



LEINA MOURA CARNEIRO CARVALHO

Os Receptáculos Seminais em Astacidea (Crustacea: Decapoda): Origem Morfológica, Terminologia e Implicações Filogenéticas

The Seminal Receptacles in Astacidea (Crustacea: Decapoda): Morphological Origin,
Terminology and Phylogenetic Implications

v. único

SÃO PAULO

2022

LEINA MOURA CARNEIRO CARVALHO

Os Receptáculos Seminais em Astacidea (Crustacea: Decapoda): Origem Morfológica, Terminologia e Implicações Filogenéticas

The Seminal Receptacles in Astacidea (Crustacea: Decapoda):
Morphological Origin, Terminology and Phylogenetic Implications

v. único

Versão corrigida

Tese submetida ao Programa de Pós-Graduação do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo em cumprimento parcial aos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ciências (Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade).

Orientador (a): Prof. Dr. Marcos Domingos Siqueira Tavares

SÃO PAULO

2022

Autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

Catálogo na Publicação
Serviço de Biblioteca e Documentação
Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo

Carvalho, Leina Moura Carneiro

Os receptáculos seminais em Astacidea (Crustácea: Decapoda): origem morfológica, terminologia e implicações filogenéticas. = The seminal receptacles in Astacidea (Crustacea: Decapoda): morphological origin, terminology and phylogenetic implications. / Leina Moura Carneiro Carvalho; Marcos Domingos Siqueira Tavares. São Paulo, 2022. 215p.

Tese submetida ao Programa de Pós-Graduação do Museu de Zoologia Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, em cumprimento parcial aos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências (Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade).

Versão corrigida

Volume único

1. Astacidea – Crustacea. 2. Astacidea - morfologia. 3. Astacidea - filogenia. I. Tavares, Marcos Domingos Siqueira, orient. II. Título.

CDU 595.384.8

CRB-8 3805

[Carvalho, Leina]

Os Receptáculos Seminais em Astacidea (Crustácea: Decapoda): Origem Morfológica, Terminologia e Implicações Filogenéticas

The Seminal Receptacles in Astacidea (Crustacea: Decapoda): Morphological Origin, Terminology and Phylogenetic Implications

Tese submetida ao Programa de Pós-Graduação do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo em cumprimento parcial aos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ciências (Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade).

Data de aprovação: ____/____/____

COMISSÃO JULGADORA

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Decisão: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Decisão: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Decisão: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Decisão: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Decisão: _____ Assinatura: _____

À minha avô materna, Dona Jôse. Por todo seu amor e carinho.

AGRADECIMENTOS

Gostaria de dizer obrigada a todos que de alguma forma contribuíram para a realização desse trabalho e para o meu caminho na vida pessoal e acadêmica. Agradeço à Deus, aos Orixás, à minha família por seu amor incondicional, sem ela eu não estaria aqui. Agradeço também à minha madrinha Doriana por seu recente e importante papel na minha vida.

O meu muitíssimo obrigado ao meu orientador Prof. Dr. Marcos Tavares, pela oportunidade e principalmente pela confiança no meu trabalho. E a Coordenação de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001, pela bolsa de estudos concedida.

Ao corpo docente do Programa de Pós-graduação do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo que contribuiu muito para a minha formação, e à banca examinadora que aceitou avaliar esse estudo e que cujas considerações serão de grande auxílio para a construção do documento final.

Agradeço imensamente à equipe do Laboratório de Carcinologia: Joana e Maria José, e às colegas Luciane Ferreira e Luciana Martins pelo auxílio. Agradeço também à equipe de Tomografia do Museu: Vanessa e Beto, grandes parceiros nessa caminhada. E a todos os funcionários, principalmente à Marta e Dione pela competência no atendimento, auxílio e apoio.

Agradeço ao colega Guilherme Ide que me auxiliou com as fotografias, ao Alex Silva pela formatação do documento.

Por último e não menos importante, agradeço do fundo do coração aos meus amigos (a família que a gente escolhe) alguns que trago já há anos, outros fortalecidos maravilhosamente na recente rotina da caminhada. Pessoas que sempre estão dispostas a me ajudar com uma palavra de afeto, com um sorriso, com uma escuta ativa ou uma bronca. Eles me dão uma coisa muito importante: sensação de pertencimento. Certeza de que não sou a única estranha no ninho e que não estou só. Obrigada Jaqueline, Adauto, Deborah, Lully, Erich, Alexandre, Íris, Cleuton, Igor, Rubens e Mariana, vocês são muito especiais para mim.

"O conhecimento serve para encantar as pessoas, não para humilhá-las". Mario Sergio Cortella.

RESUMO

O presente trabalho investiga a origem morfológica dos receptáculos seminais do táxon Astacidea, discute as terminologias utilizadas na denominação desses órgãos e sugere a utilização de alguns deles como sinapomorfias em filogenias. O estudo baseou-se na análise do esqueleto axial de espécies pertencentes ao acervo do Museu de Zoologia de São Paulo. Um total de dezessete espécies foram utilizadas: *Enoplometopus antillensis* Lütken, 1865, *Homarus americanus* H.Milne Edwards, 1837, *Metanephrops rubellus* (Moreira, 1903), *Nephrops norvegicus* (Linnaeus, 1758), *Nephropsis aculeata* Smith, 1881, *Nephropsis agassizii* Milne-Edwards, 1880, *Nephropsis rosea* Spence Bate, 1888, *Nephropsis stewarti* Wood-Mason, 1872, *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817), *Procambarus clarkii* (Girard, 1852), *Astacoides betsileoensis* Petit, 1923, *Parastacus saffordi* Faxon, 1898, *Parastacus brasiliensis* von Martens, 1869, *Parastacus pilimanus* (von Martens, 1869) *Parastacus varicosus* Faxon, 1898, *Astacus astacus* (Linnaeus, 1758) e *Pontastacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823). Os exemplares foram tratados com Hidróxido de Potássio (KOH) para maceração e remoção das partes moles do corpo, visando melhorar a observação dos caracteres morfológicos sexuais, e depois, foram submetidos a análises de tomografia computadorizada. Os receptáculos seminais de todas as espécies foram descritos a partir da interpretação das imagens geradas por tomografia e observações ao estereoscópio. Posteriormente, realizamos uma análise filogenética adicionando os caracteres morfológicos dos receptáculos seminais recém descritos, e utilizando como base o trabalho de Anhyong (2006). Foram obtidos 45 caracteres morfológicos em 21 táxons e o grupo externo composto pela espécie *Neoglyphea inopinata* Forest & de Saint Laurent, 1975. Obtivemos sete árvores com 112 passos. O índice de consistência (IC) foi de 53, e o índice de retenção (IR) foi de 68. Descrevemos pela primeira vez a presença de espermateca em oito espécies distribuídas em quatro gêneros, mostramos pela primeira vez novas estruturas nesses órgãos, como por exemplo, espinhos que supostamente fixam o material espermático e a presença do material espermático dentro de uma espermateca. O monofiletismo dos Astacidea (Homarida + Astacida) foi recuperado. Recuperamos também o monofiletismo de Astacida e Cambaridae. Para Homarida, sugerimos que a presença de espermateca (Senso Tavares & Secretan 1993) seja utilizada como sinapomorfia.

Palavras-chave: espermateca; *annulus ventralis*; lagostas; lagostins; esqueleto axial

ABSTRACT

The present work investigates the morphological origin of the seminal receptacles of the taxon Astacidea, discusses the terminologies used in the denomination of these receptacles and suggests the use of some of them as synapomorphies in phylogenies. The study was based on the analysis of the axial skeleton of species belonging to the collection of the Museu de Zoologia de São Paulo. A total of seventeen species were used: *Enoplometopus antillensis* Lütken, 1865, *Homarus americanus* H.Milne Edwards, 1837, *Metanephrops rubellus* (Moreira, 1903), *Nephrops norvegicus* (Linnaeus, 1758), *Nephropsis aculeata* Smith, 1881, *Nephropsis agassizii* Milne-Edwards, 1880, *Nephropsis rosea* Spence Bate, 1888, *Nephropsis stewarti* Wood-Mason, 1872, *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817), *Procambarus clarkii* (Girard, 1852), *Astacoides betsileoensis* Petit, 1923, *Parastacus saffordi* Faxon, 1898, *Parastacus brasiliensis* von Martens, 1869, *Parastacus pilimanus* (von Martens, 1869) *Parastacus varicosus* Faxon, 1898, *Astacus astacus* (Linnaeus, 1758) e *Pontastacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823). The specimens were treated with Potassium Hydroxide (KOH) for maceration and removal of the soft parts of the body, in order to improve the observation of sexual morphological characters, and then, they were submitted to computed tomography analysis. The seminal receptacles of all species were described from the interpretation of the images generated in the tomograph and the observations in the stereoscope. Subsequently, we performed a phylogenetic analysis by adding the seminal receptacles just described, and using the work of Anhyong (2006) as a basis. We obtained 45 morphological characters in 21 taxa and the outgroup was composed of the species *Neoglypheia inopinata* Forest & de Saint Laurent, 1975. We obtained seven trees with 112 steps. The consistency index (CI) was 53, and the retention index (RI) was 68. We describe for the first time the presence of spermatheca in eight species distributed in four genera, we show for the first-time new structures in these organs such as spines that supposedly fix sperm material and the presence of sperm material inside the spermatheca. The monophyly of the Astacidea (Homarida + Astacida) was recovered. We also recovered the monophyly of Astacida and Cambaridae. For Homarida, we suggest that the presence of spermatheca (Senso Tavares & Secretan 1993) be used as a synapomorphy.

Keywords: spermathecal. *annulus ventralis*. clawed lobsters. crayfish. axial skeleton

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Árvore filogenética simplificada para posição de Decapoda e a divisão em Dendrobranchiata e Pleocyemata. Adaptado de Tudge, Asakura & Ahyong, 2012.

Figura 2. Figura esquemática do cefalotórax de um Decapoda para compreensão da posição dos segmentos torácicos e da localização dos pereópodos. Os números referem-se aos segmentos torácicos (do número 4 ao número 8) e as setas referem-se aos pares de pereópodos (do número 1 ao número 5). Adaptado de Tavares & Secretan (1993).

Figura 3. Corte transversal esquemático do cefalotórax de um Decapoda para compreensão da formação de um esclerito torácico: Ter (Tergo), Ple (Pleura), Est (Esterno). Em Ape (Apêndices), ficam conectados os pereópodos. Adaptado de Tavares & Secretan (1993).

Figura 4. Corte transversal esquemático do cefalotórax de um Decapoda no segmento de número 6 para compreensão da localização dos caracteres sexuais da fêmea nos diferentes tipos de fecundação. Est 6 (esterno torácico de número 6) p3 (pereópodo de número 3). A, fecundação externa, a seta aponta o receptáculo seminal sem conexão com as gonadas (aqui o receptáculo está presente no sexto segmento, mas esse pode ser encontrado também no sétimo ou oitavo segmento). B, fecundação interna, o receptáculo seminal está conectado às gônadas. Adaptado de Tavares & Secretan (1993).

Figura 5. Figura esquemática de visão ventral do cefalotórax de um Decapoda para compreensão da posição dos receptáculos seminais. A-B-C, os receptáculos podem ser encontrados no sexto, sétimo, ou no oitavo segmento torácico. D, o receptáculo seminal é encontrado em uma junção do sétimo com o oitavo segmento torácico. Adaptado de Tavares & Secretan (1993).

Figura 6. A, figura esquemática para compreensão dos esternitos e da sua expansão para o interior do corpo formando os interesternitos. B, o receptáculo seminal é encontrado em uma

junção do interesternito de número 7 com o interesternito de número 8. C, o receptáculo seminal é formado por uma invaginação do um único esternito (nesse caso de número 8, mas também poderia ser o de número 7 ou 6). Adaptado de Tavares & Secretan (1993).

Figura 7. A, visão dorsal de uma fêmea de *Nephrops norvegicus* com a carapaça e outras partes moles removidas através de solução em Hidróxido de Potássio. B, figura para compreensão da organização do esqueleto axial e suas principais partes. Adaptado de Secretan-Rey (2002).

Fig 8. A, visão ventral dos segmentos torácicos 7 e 8 (onde se localiza a região da espermateca) na espécie *Nephrops norvegicus*; B, corte longitudinal mostrando a cavidade da espermateca (estrutura intersegmentar formada pela união dos interesternitos 7 e 8). Adaptado de Secretan-Rey (2002).

Figura 9. Figura baseada na morfologia externa de uma espécie de *Cambarus gracilis*. A, externo de uma fêmea, seta preta aponta para a região onde se encontra o *annulus ventralis*. B, aspecto do *annulus ventralis* em detalhe. Adaptado de Andrews (1905).

Figura 10. Desenvolvimento do *annulus ventralis* em *Procambarus fallax* (Hagen, 1870). E e F, as setas brancas apontam para a formação da entrada do *annulus ventralis* ainda em juvenis da espécie. E, juvenil de 1,9 cm CT escala 100 µm. F, juvenil de 3,9 cm de CT escala 200 µm. G e H, fêmeas adultas de 4,6 e 6,8 de CT respectivamente revelando o sulco central de forma mais proeminente. Escala 200 µm. Adaptado de Vogh *et al.* (2004).

Figura 11. *Enoplometopus antillensis* Lütken, 1865 MZUSP 40270, espécime adquirido no mercado pet de aquários. A, visão dorsal. B, visão lateral. C, visão ventral com detalhe para localização dos pereópodos e espermateca, a seta maior aponta o gonóporo feminino (sempre presente na altura do pereópodo de número 3) e seta menor aponta a região da espermateca. Escala A-B 30 mm (referente ao comprimento da carapaça). D, 6.5 mm (referente ao comprimento da região da espermateca medido longitudinalmente).

Figura 12. *Enoplometopus antillensis* Lütken, 1865 MZUSP 12966. Esternitos torácicos pares sempre representados em vermelho e ímpares em amarelo. A, cefalotórax de uma fêmea em visão ventral, seta maior aponta posição do gonoporo feminino, seta menor aponta presença de sulco longitudinal (entrada da espermateca). B, cefalotórax de uma fêmea em visão dorsal (carapaça removida com destaque para a região da espermateca). C, corte longitudinal (visão antero posterior) a linha pontilhada preta formando uma elipse aponta região da espermateca, esternitos 6, 5 e 4 também são evidenciados. D, corte longitudinal (visão antero posterior) detalhe da câmara da espermateca evidenciando a contribuição dos segmentos 7 e 8 para a formação do órgão (esternitos 6 e 5 também representados). Escala A 4 mm, B 2.0 mm, C 3.0 mm, D 2.0 mm.

Figura 13. *Homarus americanus* H. Milne Edwards, 1837 MZUSP 40267. A, visão dorsal. B, visão lateral. C, visão ventral com detalhe para localização dos pereópodos e espermateca. Seta maior aponta o gonóporo feminino, (sempre presente na altura do pereópodo de número 3) e seta menor aponta a região da espermateca. Escala A-B 74 mm (referente ao comprimento da carapaça). D, 13.1 mm (referente ao comprimento da região da espermateca medido longitudinalmente).

Figura 14. *Homarus americanus* H. Milne Edwards, 1837 MZUSP 40267. Esternitos torácicos pares sempre representados em vermelho e ímpares em amarelo. A, cefalotórax de uma fêmea em visão ventral, seta maior aponta posição do gonoporo feminino, seta menor aponta presença de sulco longitudinal (possível entrada da espermateca). B, cefalotórax de uma fêmea em visão dorsal (carapaça removida com destaque para a região da espermateca). C, corte longitudinal (visão antero posterior) mostrando em detalhe os esternitos torácicos de 8 até 4. D, corte longitudinal (visão antero posterior) detalhe da câmara da espermateca evidenciando a contribuição dos segmentos 7 e 8 para a formação do órgão. Escala A 15 mm, B 4 mm, C 8mm, D 3 mm.

Figura 15. *Metanephrops rubellus* (Moreira, 1903) MZUSP 5059. A, visão dorsal. B, visão lateral. C, visão ventral com detalhe para localização dos pereópodos e espermateca. Seta maior aponta o gonóporo feminino, (sempre presente na altura do pereópodo de número 3) e seta menor aponta a região da espermateca. Escala A-B, 28 mm (referente ao comprimento

da carapaça). D, 5.0 mm (referente ao comprimento da região da espermateca medido longitudinalmente).

Figura 16. *Metanephrops rubellus* (Moreira, 1903) MZUSP 5059. Esternitos torácicos pares sempre representados em vermelho e ímpares em amarelo. A, cefalotórax de uma fêmea em visão ventral, seta maior aponta posição do gonoporo feminino, seta menor aponta a entrada da espermateca em verde. B, cefalotórax de uma fêmea em visão dorsal (carapaça removida com destaque para a região onde se encontra a espermateca, porém, imperceptível nesse ponto de vista por ser bem diminuta). C, corte longitudinal (visão antero posterior) mostrando em detalhe os esternitos torácicos 8, 7 e 6. D, corte longitudinal (visão antero posterior) detalhe da câmara da espermateca evidenciando a contribuição dos segmentos 7 e 8 para a formação do órgão, a seta aponta parte membranosa e pouco calcificada do interesternito 7 (em amarelo) que se deposita sobre o interesternito 8 formando uma espermateca diminuta em forma de curva. Escala A 5.5 mm, B 2.5mm, C 2.0 mm, D 1.0 mm.

Figura 17. *Nephrops norvegicus* (Linnaeus, 1758) MZUSP 16119. A, visão dorsal. B, visão lateral. C, visão ventral com detalhe para localização dos pereópodos e espermateca. Seta maior aponta o gonóporo feminino, (sempre presente na altura do pereópodo de número 3) e seta menor aponta a região da espermateca. Escala A-B, 32 mm (referente ao comprimento da carapaça). D, 4.5 mm (referente ao comprimento da região da espermateca medido longitudinalmente).

Figura 18. *Nephrops norvegicus* (Linnaeus, 1758) MZUSP 16119. Esternitos torácicos pares sempre representados em vermelho e ímpares em amarelo. A, cefalotórax de uma fêmea em visão ventral, seta maior aponta posição do gonoporo feminino, seta menor aponta a entrada da espermateca em verde. B, cefalotórax de uma fêmea em visão dorsal (carapaça removida com destaque para a região onde se encontra a espermateca). C, corte longitudinal (visão antero posterior) mostrando em detalhe os esternitos torácicos, 8, 7 e 6. D, corte longitudinal (visão antero posterior) detalhe da câmara da espermateca evidenciando a contribuição dos segmentos 7 e 8 para a formação do órgão, figura revela interesternitos côncavos formando uma espermateca globosa seta maior mostrando espinhos em detalhe e seta menor evidencia a entrada da espermateca. Escala A 4 mm, B 2.5 mm, C 2.0 mm, D 1.0 mm.

Figura 19. Junção do trabalho de Secretan-Rey (2002) com o presente estudo para comparação. *Nephrops norvegicus* (Linnaeus, 1758). A, visão ventral dos segmentos torácicos 7 e 8 (onde se localiza a região da espermateca). B, corte longitudinal (região antero posterior) mostrando a cavidade da espermateca (estrutura intersegmentar formada pela união dos interesternitos). C, cefalotórax de uma fêmea em visão ventral com destaque para segmentos torácicos 7 e 8 (onde se localiza a região da espermateca). D, corte longitudinal (região antero posterior) evidenciando interesternitos côncavos 7 e 8 formando uma espermateca globosa. Sem escala, apenas para fins comparativos.

Figura 20. *Nephropsis aculeata* Smith, 1881 MZUSP 12844. A, visão dorsal. B, visão lateral. C, visão ventral com detalhe para localização dos pereópodos e espermateca. Seta maior aponta o gonópodo feminino, (sempre presente na altura do pereópodo de número 3) e seta menor aponta a região da espermateca. Escala A-B, 30 mm (referente ao comprimento da carapaça). D, 7.0 mm (referente ao comprimento da região da espermateca medido longitudinalmente).

Figura 21. *Nephropsis aculeata* Smith, 1881 MZUSP 12844. Esternitos torácicos pares sempre representados em vermelho e ímpares em amarelo. A, cefalotórax de uma fêmea em visão ventral, seta maior aponta posição do gonoporo feminino, seta menor aponta presença de sulco longitudinal (possível entrada da espermateca). B, cefalotórax de uma fêmea em visão dorsal (carapaça removida com destaque para a região da espermateca). C, corte longitudinal (visão antero posterior) a linha pontilhada preta formando uma elipse aponta região da espermateca, esternitos 6, 5 e 4 também são evidenciados. D, corte longitudinal (visão antero posterior) detalhe da câmara da espermateca evidenciando esternitos 8, 7, 6 e 5 e a contribuição dos segmentos 7 e 8 para a formação do órgão. Escala A 5 mm, B 2.5 mm, C 5.0 mm, D 3.5 mm.

Figura 22. *Nephropsis agassizii* Milne-Edwards, 1880 MZUSP 16133. A, visão dorsal. B, visão lateral. C, visão ventral com detalhe para localização dos pereópodos e espermateca. Seta maior aponta o gonópodo feminino (sempre presente na altura do pereópodo de número 3) e seta menor aponta a região da espermateca. Escala A-B, 23 mm (referente ao comprimento

da carapaça). D, 4.0 mm (referente ao comprimento da região da espermateca medido longitudinalmente).

Figura 23. *Nephropsis agassizii* Milne-Edwards, 1880 MZUSP 16133. Esternitos torácicos pares sempre representados em vermelho e ímpares em amarelo. A, cefalotórax de uma fêmea em visão ventral, seta maior aponta posição do gonoporo feminino, seta menor aponta presença de sulco longitudinal (possível entrada da espermateca). B, cefalotórax de uma fêmea em visão dorsal (carapaça removida com destaque para a região da espermateca). C, corte longitudinal (visão antero posterior) a linha pontilhada preta formando uma elipse aponta região da espermateca, esternitos 6, 5 e 4 também são evidenciados. D, corte longitudinal (visão antero posterior) detalhe da câmara da espermateca evidenciando esternitos 8, 7 e 6 e a contribuição dos segmentos 7 e 8 para a formação do órgão. Escala A 3 mm, B 1.5 mm, C 3.5 mm, D 1.0 mm.

Figura 24. *Nephropsis rosea* Spence Bate, 1888 MZUSP 16299. A, visão dorsal. B, visão lateral. C, visão ventral com detalhe para localização dos pereópodos e espermateca. Seta maior aponta o gonoporo feminino, (sempre presente na altura do pereópodo de número 3) e seta menor aponta a região da espermateca. Escala A-B, 32 mm (referente ao comprimento da carapaça). D, 4.0 mm (referente ao comprimento da região da espermateca medido longitudinalmente).

Figura 25. *Nephropsis rosea* Spence Bate, 1888 MZUSP 16299. Esternitos torácicos pares sempre representados em vermelho e ímpares em amarelo. A, cefalotórax de uma fêmea em visão ventral, seta maior aponta posição do gonoporo feminino, seta menor aponta presença de sulco longitudinal (possível entrada da espermateca). B, cefalotórax de uma fêmea em visão dorsal (carapaça removida com destaque para a região da espermateca). C, corte longitudinal (visão antero posterior) a linha pontilhada preta formando uma elipse aponta região da espermateca. D, corte longitudinal (visão antero posterior) detalhe da câmara da espermateca evidenciando esternitos 8, 7 para a formação do órgão. Escala A 6 mm, B 2.0 mm C 3.0 mm, D 2.0 mm.

Figura 26. *Nephropsis stewarti* Wood-Mason, 1872 MZUSP 16109. A, visão dorsal. B, visão lateral. C, visão ventral com detalhe para localização dos pereópodos e espermateca. Seta maior aponta o gonóporo feminino, (sempre presente na altura do pereópodo de número 3) e seta menor aponta a região da espermateca. Escala A-B, 40 mm (referente ao comprimento da carapaça). D, 5.0 mm (referente ao comprimento da região da espermateca medido longitudinalmente).

Figura 27. *Nephropsis stewarti* Wood-Mason, 1872 MZUSP 16109. Cefalotórax de uma fêmea. A, visão dorsal. B, visão ventral. Em A, a maior seta aponta o gonóporo feminino e a menor seta o sulco longitudinal (possível entrada da espermateca). B, vista dorsal (com a carapaça removida) a seta preta aponta espermateca apresentando conteúdo espermático. Escala A 10 mm, Escala B 4.0 mm (referente ao comprimento da espermateca medido longitudinalmente).

Figura 28. *Nephropsis stewarti* Wood-Mason, 1872 MZUSP 16109. Esternitos torácicos pares sempre representados em vermelho e ímpares em amarelo. A, cefalotórax de uma fêmea em visão ventral, seta maior aponta posição do gonoporo feminino, seta menor aponta presença de sulco longitudinal (possível entrada da espermateca). B, cefalotórax de uma fêmea em visão dorsal (carapaça removida com destaque para a região da espermateca). C, corte longitudinal (visão antero posterior) a linha pontilhada preta formando uma elipse aponta região da espermateca, esternitos 6, 5 e 4 também são evidenciados. D, corte longitudinal (visão antero posterior) detalhe da câmara da espermateca evidenciando esternitos 8 e 7 e sua contribuição para a formação do órgão. Escala A 6 mm, B 2.0 mm, C 2.5 mm, D 1.5 mm.

Figura 29. *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) MZUSP 6732. A, visão dorsal. B, visão lateral. C, visão ventral com detalhe para localização dos pereópodos e espermateca. Seta maior aponta o gonóporo feminino, (sempre presente na altura do pereópodo de número 3) e seta menor aponta a região do *annulus ventralis*. Escala A-B, 30 mm (referente ao comprimento da carapaça). D, 3.0 mm (referente ao comprimento da região da *annulus ventralis* longitudinalmente).

Figura 30. *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) MZUSP6732. Esternitos torácicos pares sempre representados em vermelho e ímpares em amarelo. A, cefalotorax em visão ventral, seta aponta posição do gonoporo feminino. B, cefalotorax em visão dorsal (carapaça removida com destaque para a região do *annulus ventralis*). C, corte longitudinal (visão antero posterior), mostrando a divisão dos segmentos torácicos de 8 até 5 e o *annulus ventralis* localizado no oitavo segmento torácico (apontado por seta). D, corte longitudinal (visão antero posterior) mostrando a divisão dos segmentos torácicos e o *annulus ventralis*, em detalhe, localizado no oitavo segmento torácico. Escala A 5.5 mm, B 0.95 mm, C 2.5 mm, D 0.95 mm.

Figura 31. *Procambarus clarkii* (Girard,1852) MZUSP 32315. A, visão dorsal. B, visão lateral. C, visão ventral com detalhe para localização dos pereópodos e espermateca. Seta maior aponta o gonoporo feminino, (sempre presente na altura do pereópodo de número 3) e seta menor aponta a região do *annulus ventralis*. Escala A-B, 29 mm (referente ao comprimento da carapaça). D, 2.0 mm (referente ao comprimento do *annulus ventralis* medido longitudinalmente).

Figura 32. *Procambarus clarkii* (Girard,1852) MZUSP 32315. Esternitos torácicos pares sempre representados em vermelho e ímpares em amarelo. A, cefalotorax em visão ventral, seta aponta posição do gonoporo feminino. B, cefalotorax em visão dorsal (carapaça removida com destaque para a região do *annulus ventralis*). C, corte longitudinal (visão antero posterior), mostrando a divisão dos segmentos torácicos de 8 até 5 e o *annulus ventralis* localizado no oitavo segmento torácico (apontado por seta). D, corte longitudinal (visão póster anterior) mostrando a divisão dos segmentos torácicos e o *annulus ventralis* em detalhe localizado no oitavo segmento torácico e apontado por seta. Escala A 4.0 mm, B 0.8 mm, C 2.0 mm, D 1.8 mm.

Figura 33. *Astacoides betsileoensis* Petit, 1923 MZUSP 16092. Fêmea. A, visão dorsal. B, visão lateral. C, visão ventral com detalhe para localização dos pereópodos e espermateca. Seta maior aponta o gonoporo feminino, (sempre presente na altura do pereópodo de número 3) e seta menor aponta a região de onde estaria localizada a espermateca. Escala A-B, 46 mm

(referente ao comprimento da carapaça). D, 5.0 mm (referente ao comprimento da região de onde estaria localizada a espermateca medido longitudinalmente).

Figura 34. *Astacoides betsileoensis* Petit, 1923 MZUSP 16092. Fêmea. Esternitos torácicos pares sempre representados em vermelho e ímpares em amarelo. A, cefalotórax de uma fêmea em visão ventral, seta aponta posição do gonoporo feminino. B, cefalotórax de uma fêmea em visão dorsal (carapaça removida com destaque para a região de onde estaria localizada a espermateca). C, corte longitudinal (visão antero posterior) com detalhe para os esternitos torácicos de 8 até 4, seta aponta a região onde estaria localizada a espermateca. D, corte longitudinal (visão antero posterior) em detalhe mostrando esternitos 8, 7 e 6 e a região onde estaria localizada a câmara da espermateca (linha pontilhada preta formando uma elipse). Escala A 10 mm, B 3mm, C 8.5 mm, D 4.5 mm.

Figura 35. *Astacoides betsileoensis* Petit, 1923 MZUSP 16092. Macho. A, visão dorsal. B, visão lateral. C, visão ventral com detalhe para localização dos pereópodos e espermateca. Seta maior aponta o gonóporo masculino, (sempre presente na altura do pereópodo de número 5) e seta menor aponta a região de onde estaria localizada a espermateca. Escala A-B 46 mm (referente ao comprimento da carapaça). D, 5.0 mm (referente ao comprimento da região de onde estaria localizada a espermateca medido longitudinalmente).

Figura 36. *Astacoides betsileoensis* Petit, 1923 MZUSP 16092. Esternitos torácicos pares sempre representados em vermelho e ímpares em amarelo. A, cefalotórax de um macho em visão ventral. B, cefalotórax de um macho em visão dorsal (carapaça removida com destaque para a região de onde estaria localizada a espermateca). C, corte longitudinal (visão antero posterior) com detalhe para os esternitos torácicos de 8 até 5, seta aponta a região onde estaria localizada a espermateca. D, corte longitudinal (visão antero posterior) em detalhe mostrando esternitos 8, 7 e 6 e a região onde estaria localizada a câmara da espermateca (linha pontilhada preta formando uma elipse). Escala A 15 mm, B 4.5 mm, C 9.0 mm, D 3.0 mm.

Figura 37. *Parastacus brasiliensis* von Martens, 1869 MZUSP 6936. A, visão dorsal. B, visão lateral. C, visão ventral com detalhe para localização dos pereópodos e espermateca. Seta

maior aponta o gonóporo feminino, (sempre presente na altura do pereópodo de número 3) e seta menor aponta o gonóporo masculino (sempre presente na altura do pereópodo de número 5). Escala A-B, 28 mm (referente ao comprimento da carapaça). D, 2.0 mm (referente ao comprimento da região de onde estaria localizada a espermateca medido longitudinalmente).

Figura 38. *Parastacus brasiliensis* von Martens, 1869 MZUSP 6936. Esternitos torácicos pares sempre representados em vermelho e ímpares em amarelo. A, cefalotórax de um indivíduo em visão ventral, seta maior aponta posição do gonóporo feminino e seta menor aponta a posição do gonóporo masculino. B, cefalotórax de um indivíduo em visão dorsal (carapaça removida com destaque para a região de onde estaria localizada a espermateca). C, corte longitudinal (visão antero posterior) com detalhe para os esternitos torácicos de 8 até 4, seta aponta a região onde estaria localizada a espermateca. D, corte longitudinal (visão antero posterior) em detalhe mostrando esternitos 8 e 7, região onde estaria localizada a câmara da espermateca (linha pontilhada preta formando uma elipse). Escala A 4.5 mm, B 2.5mm, C 3.0 mm, D 1.0 mm.

Figura 39. *Parastacus pilimanus* (von Martens, 1869) MZUSP 6935. A, visão dorsal. B, visão lateral. C, visão ventral com detalhe para localização dos pereópodos e espermateca. Setas maior e menor apontam o gonóporo feminino (sempre presente na altura do pereópodo de número 3) e o gonóporo masculino (sempre presente na altura do pereópodo de número 5). Escala A-B, 23 mm (referente ao comprimento da carapaça). D, 2.0 mm (referente ao comprimento da região de onde estaria localizada a espermateca medido longitudinalmente).

Figura 40. *Parastacus pilimanus* (von Martens, 1869) MZUSP 6935. Esternitos torácicos pares sempre representados em vermelho e ímpares em amarelo. A, cefalotórax de um indivíduo em visão ventral, seta maior aponta posição do gonoporo feminino e seta menor aponta a posição do gonóporo masculino. B, cefalotórax de um indivíduo em visão dorsal (carapaça removida com destaque para a região de onde estaria localizada a espermateca). C, corte longitudinal (visão antero posterior) com detalhe para os esternitos torácicos de 8 até 4, seta aponta a região onde estaria localizada a espermateca. D, corte longitudinal (visão antero

posterior) em detalhe mostrando esternitos 8, 7 e 6 e a região onde estaria localizada a câmara da espermateca (linha pontilhada preta formando uma elipse). Escala A 4.0 mm, B 1.5mm, C 8.5 mm, D 1.5 mm.

Figura 41. *Parastacus saffordi* Faxon, 1898 MZUSP 33441. A, visão dorsal. B, visão lateral. C, visão ventral com detalhe para localização dos pereópodos e espermateca. Seta maior aponta o gonóporo feminino (sempre presente na altura do pereópodo de número 3) e seta menor aponta o gonóporo masculino (sempre presente na altura do pereópodo de número 5). Escala A-B, 41 mm (referente ao comprimento da carapaça). D, 3.0 mm (referente ao comprimento da região de onde estaria localizada a espermateca medido longitudinalmente).

Figura 42. *Parastacus saffordi* Faxon, 1898 MZUSP 33441. Esternitos torácicos pares sempre representados em vermelho e ímpares em amarelo. A, cefalotórax de um indivíduo em visão ventral, seta maior aponta posição do gonoporo feminino e seta menor aponta a posição do gonóporo masculino. B, cefalotórax de um indivíduo em visão dorsal (carapaça removida com destaque para a região de onde estaria localizada a espermateca). C, corte longitudinal (visão antero posterior) com detalhe para os esternitos torácicos de 8 até 4, seta aponta a região onde estaria localizada a espermateca. D, corte longitudinal (visão antero posterior) em detalhe mostrando esternitos 8 e 7, região onde estaria localizada a câmara da espermateca (linha pontilhada preta formando uma elipse). Escala A 9.5 mm, B 2.5mm, C 4.5 mm, D 1.5 mm.

Figura 43. *Parastacus varicosus* Faxon, 1898 MZUSP 6934. A, visão dorsal. B, visão lateral. C, visão ventral com detalhe para localização dos pereópodos e espermateca. Seta maior aponta o gonóporo feminino, (sempre presente na altura do pereópodo de número 3) e seta menor aponta o gonóporo masculino (sempre presente na altura do pereópodo de número 5). Escala A-B, 11 mm (referente ao comprimento da carapaça). C, 1.5 mm (referente ao comprimento da região de onde estaria localizada a espermateca medido longitudinalmente).

Figura 44. *Parastacus varicosus* Faxon, 1898 MZUSP 6934. A, visão ventral de uma fêmea, seta aponta pedúnculo que faz parte do espermatóforo. B, visão ventral com detalhe para localização do pedúnculo. Escala A 4.0 mm, B 1.0 mm.

Figura 45. *Parastacus varicosus* Faxon, 1898 MZUSP 6934. Esternitos torácicos pares sempre representados em vermelho e ímpares em amarelo. A, cefalotórax de um indivíduo em visão ventral, seta maior aponta posição do gonoporo feminino e seta menor aponta a posição do gonoporo masculino. B, cefalotórax de um indivíduo em visão dorsal (carapaça removida com destaque para a região de onde estaria localizada a espermateca). C, corte longitudinal (visão antero posterior) com detalhe para os esternitos torácicos de 8 até 4, seta aponta a região onde estaria localizada a espermateca. D, corte longitudinal (visão antero posterior) em detalhe mostrando esternitos 8 e 7, região onde estaria localizada a câmara da espermateca (linha pontilhada preta formando uma elipse). Escala A 4.0 mm, B 1.5mm, C 2.0 mm, D 0.95 mm.

Figura 46. *Astacus astacus* (Linaneus, 1758) MZUSP 4849. Esternitos torácicos pares sempre representados em vermelho e ímpares em amarelo. A, cefalotórax de uma fêmea em visão ventral, seta aponta posição do gonoporo feminino. B, cefalotórax de uma fêmea em visão dorsal (carapaça removida com destaque para a região de onde estaria localizada a espermateca). C, corte longitudinal (ista antero posterior) com detalhe para os esternitos torácicos de 8 até 4, seta aponta a região onde estaria localizada a espermateca. D, corte longitudinal (vista antero posterior) em detalhe mostrando esternitos 8, 7 e 6 e a região onde estaria localizada a câmara da espermateca (linha pontilhada preta formando uma elipse). Escala A 5.5 mm, B 2.0mm, C 4.0 mm, D 1.5 mm.

Figura 47. *Pontastacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823) MZUSP 4851. A, visão dorsal. B, visão lateral. C, visão ventral com detalhe para localização dos pereópodos e espermateca. Seta maior aponta o gonoporo feminino (sempre presente na altura do pereópodo de número 3) e seta menor aponta a região da espermateca. Escala A-B, 45 mm (referente ao comprimento da carapaça). D, 4.0 mm (referente ao comprimento da região de onde estaria localizada a espermateca medido longitudinalmente).

Figura 48. *Pontastacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823) MZUSP 4851. Esternitos torácicos pares sempre representados em vermelho e ímpares em amarelo. A, cefalotórax de uma fêmea em visão ventral, seta aponta posição do gonoporo feminino. B, cefalotórax de uma fêmea

em visão dorsal (carapaça removida com destaque para a região de onde estaria localizada a espermateca). C, corte longitudinal (vista antero posterior) com detalhe para os esternitos torácicos de 8 até 4, seta aponta a região onde estaria localizada a espermateca. D, corte longitudinal (visão antero posterior) em detalhe mostrando esternitos 8, 7 e 6 e a região onde estaria localizada a câmara da espermateca (linha pontilhada preta formando uma elipse). Escala A 6.0 mm, B 2.0mm, C 6.0 mm, D 1.5 mm.

Figura 49. Filogenia mais recente para os Astacidea. Os Homarida representados acima como “Clawed Lobsters” e os táxons dos Astacida abaixo: Parastacidae, Cambaroididae, Astacidae e Cambaridae. Adaptado de (Crandall & De Grave 2017 & Stern *et al.* 2017).

Figura 50. Filogenias remetem ao monofiletismo de Astacidea e sua proximidade com o taxom Glypheidae. A, adaptado Ahyong & O'Meally (2004). B, adaptado de Ahyong (2006) *são táxons fósseis.

Figura 51. Árvore 1. Filogenia para os gêneros do clado Astacidea Latreille, 1802. Números superiores indicam o caráter; números inferiores indicam os estados de caráter. Círculos pretos representam caracteres não ambíguos; círculos brancos representam homoplasias.

Figura 52. Árvore 2. Filogenia para os gêneros do clado Astacidea Latreille, 1802. Números superiores indicam o caráter; números inferiores indicam os estados de caráter. Círculos pretos representam caracteres não ambíguos; círculos brancos representam homoplasias.

Figura 53. Árvore 3. Filogenia para os gêneros do clado Astacidea Latreille, 1802. Números superiores indicam o caráter; números inferiores indicam os estados de caráter. Círculos pretos representam caracteres não ambíguos; círculos brancos representam homoplasias.

Figura 54. Árvore 4. Filogenia para os gêneros do clado Astacidea Latreille, 1802. Números superiores indicam o caráter; números inferiores indicam os estados de caráter. Círculos pretos representam caracteres não ambíguos; círculos brancos representam homoplasias.

Figura 55. Árvore 5. Filogenia para os gêneros do clado Astacidea Latreille, 1802. Números superiores indicam o caráter; números inferiores indicam os estados de caráter. Círculos pretos representam caracteres não ambíguos; círculos brancos representam homoplasias.

Figura 56. Árvore 6. Filogenia para os gêneros do clado Astacidea Latreille, 1802. Números superiores indicam o caráter; números inferiores indicam os estados de caráter. Círculos pretos representam caracteres não ambíguos; círculos brancos representam homoplasias.

Figura 57. Árvore 7. Filogenia para os gêneros do clado Astacidea Latreille, 1802. Números superiores indicam o caráter; números inferiores indicam os estados de caráter. Círculos pretos representam caracteres não ambíguos; círculos brancos representam homoplasias.

Figura 58. Árvore 8 Senso-stricto. Filogenia para os gêneros do clado Astacidea Latreille, 1802. Números superiores indicam o caráter; números inferiores indicam os estados de caráter. Círculos pretos representam caracteres não ambíguos; círculos brancos representam homoplasias.

Figura 59. A e B, visão em detalhe do *annulus ventralis* de *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) MZUSP 6732. C e D, visão em detalhe do *annulus ventralis* de *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) MZUSP 32315. Junção das figuras para comparação.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Quadro comparativo dos aspectos reprodutivos em Decapoda. O * indica que a característica não acontece em todos os Pleocyemata.

Tabela 2. Quadro resumo com as definições de termos morfológicos sexuais dados por diferentes autores.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	30
1.1 Aspectos gerais e reprodutivos em Decapoda.....	30
1.2 O uso dos termos: receptáculo seminal, espermateca, <i>annulus ventralis</i> e télico	34
1.2.1 O termo “receptáculo seminal”	34
1.2.2 O termo espermateca	36
1.2.3 O termo <i>annulus ventralis</i>	36
1.2.4 O termo télico	37
1.3 Síntese do uso dos termos	39
1.4 Justificativa.....	41
2 OBJETIVOS.....	42
3 MATERIAL E MÉTODOS	43
3.1 Origem dos espécimes	43
3.2 Preparação dos espécimes	43
3.3 Microtomografia computadorizada.....	44
3.4 Classificação e listagem das espécies de Astacidea com a posição taxonômica das espécies estudadas.....	44
3.5 Justificativa para a escolha das espécies estudadas	46
3.6 Análise filogenética preliminar.....	47
3.7 Elementos de morfologia	48
3.7.1 O esqueleto axial torácico	48
3.7.2 Segmentos torácicos.....	49
3.7.3 Esternitos torácicos.....	52
3.7.3.1 Intersternitos torácicos.....	52
3.7.3.2 Intraesternitos torácicos.....	52
3.7.4 Pleuritos torácicos	52
3.7.4.1 Interpleuritos torácicos.....	53
3.7.4.2 Intrapleuritos torácicos.....	53

3.7.5 Fragma	53
3.7.5.1 Fragma intersegmentar	53
3.7.5.2 Fragma intrasegmentar	53
3.7.6 Espermateca	56
3.7.7 <i>Annulus ventralis</i>	58
4 RESULTADOS	61
4.1 <i>Enoplometopus antillensis</i> Lütken, 1865.....	61
4.1.1 Sétimo e oitavo esternitos torácicos	61
4.1.2 Espermateca	62
4.1.3 Observações.....	63
4.1.4 Distribuição	64
4.2 <i>Homarus americanus</i> H. Milne Edwards, 1837	67
4.2.1 Sétimo e oitavo esternitos torácicos	67
4.2.2 Espermateca	68
4.2.3 Observações.....	69
4.2.4 Distribuição	69
4.3 <i>Metanephrops rubellus</i> (Moreira, 1903)	73
4.3.1 Sétimo e oitavo segmentos torácicos	73
4.3.2 Espermateca	74
4.3.3 Observações.....	75
4.3.4 Distribuição	76
4.4 <i>Nephrops norvegicus</i> (Linnaeus, 1758)	79
4.4.1 Sétimo e oitavo segmentos torácicos	79
4.4.2 Espermateca	80
4.4.3 Observações.....	80
4.4.4 Distribuição	81
4.5 <i>Nephropsis acuelata</i> (Smith, 1881).....	85
4.5.1 Sétimo e oitavo segmentos torácicos	85
4.5.2 Espermateca	86
4.5.3 Observações.....	87

4.5.4 Distribuição	87
4.6 <i>Nephropsis agassizii</i> Milne-Edwards, 1880	91
4.6.1 Sétimo e oitavo segmentos torácicos	91
4.6.2 Espermateca	92
4.6.3 Observações.....	93
4.6.4 Distribuição	93
4.7 <i>Nephropsis rosea</i> Spence Bate, 1888	96
4.7.1 Sétimo e oitavo segmentos torácicos	96
4.7.2 Espermateca	97
4.7.3 Observações.....	98
4.7.4 Distribuição	98
4.8 <i>Nephropsis stewarti</i> Wood-Mason, 1872.....	101
4.8.1 Sétimo e oitavo segmentos torácicos	101
4.8.2 Espermateca	102
4.8.3 Observações.....	103
4.8.4 Distribuição	103
.....	104
4.9 <i>Orconectes limosus</i> (Rafinesque, 1817).....	107
4.9.1 Sétimo e oitavo segmentos torácicos	107
4.9.2 <i>Annulus ventralis</i>	108
4.9.3 Observações.....	108
4.9.4 Distribuição	109
4.10 <i>Procambarus clarkii</i> (Girard, 1852)	112
4.10.1 Sétimo e oitavo segmentos torácicos	112
4.10.2 <i>Annulus ventralis</i>	112
4.10.3 Observações.....	113
4.10.4 Distribuição	114
4.11 <i>Astacoides betsileoensis</i> Petit, 1923	117
4.11.1 Sétimo e oitavo segmentos torácicos	117
4.11.2 Ausência de receptáculo seminal	118

4.11.3 Observações.....	118
4.11.4 Distribuição	119
4.12 <i>Parastacus brasiliensis</i> (von Martens, 1869).....	124
4.12.1 Sétimo e oitavo segmentos torácicos.....	124
4.12.2 Ausência de receptáculo seminal	125
4.12.3 Observações.....	125
4.12.4 Distribuição	126
.....	127
4.13 <i>Parastacus pilimanus</i> (von Martens, 1869)	129
4.13.1 Sétimo e oitavo segmentos torácicos.....	129
4.13.2 Ausência de receptáculo seminal	130
4.13.3 Observações.....	130
4.13.4 Distribuição	131
4.14 <i>Parastacus saffordi</i> Faxon, 1898	134
4.14.1 Sétimo e oitavo segmentos torácicos.....	134
4.14.2 Ausência de receptáculo seminal	135
4.14.3 Observações.....	135
4.14.4 Distribuição	136
4.15 <i>Parastacus varicosus</i> Faxon, 1898.....	139
4.15.1 Sétimo e oitavo segmentos torácicos.....	139
4.15.2 Ausência de receptáculo seminal	140
4.15.3 Observações.....	140
4.15.4 Distribuição	141
4.16 <i>Astacus astacus</i> (Linaneus, 1758)	146
4.16.1 Sétimo e oitavo segmentos torácicos.....	146
4.16.2 Ausência de receptáculo seminal	147
4.16.3 Observações.....	147
4.16.4 Distribuição	148
4.17 <i>Pontastacus leptodactylus</i> (Eschscholtz, 1823).....	150
4.17.1 Sétimo e oitavo segmentos torácicos.....	150

4.17.2 Ausência de receptáculo seminal	151
4.17.3 Observações.....	151
4.17.4 Distribuição	151
5 IMPLICAÇÕES FILOGENÉTICAS.....	154
5.1 Análise Filogenética	154
5.2 Monofiletismo em Astacidea	154
5.3 Monofiletismo em Homarida	170
5.4 Monofiletismo em Astacida	174
5.5 Monofiletismo em Cambaridae	176
6 CONCLUSÕES.....	179
GLOSSÁRIO.....	205
ANEXOS.....	209
ANEXO A. Lista das espécies estudadas com seus respectivos números de tombo	209
ANEXO B. Lista de caracteres morfológicos utilizados para a análise filogenética (adaptado de Ahyong 2006).	210
ANEXO C. Táxons terminais utilizados para realização da filogenia (adaptado de Ahyong 2006). Terminais sinalizados com (*), foram incluídos no presente trabalho.....	213
ANEXO D: Respektivos estados da Lista de caracteres (ANEXO B) encontrados para as espécies listadas no (ANEXO C).....	215

1 INTRODUÇÃO

1.1 Aspectos gerais e reprodutivos em Decapoda

A ordem Decapoda, Latreille, 1802, compreende um grupo megadiverso conhecido do público geral como: siris, caranguejos, camarões e lagostas ou lagostins (Crandall & Buhay 2008; Wolfe *et al.* 2019). Diversificaram-se ao longo de 455 milhões de anos, e contam com mais de 14.1000 espécies viventes e 3.000 espécies fósseis reconhecidas em aproximadamente 233 famílias (De Grave *et al.* 2009; Wolfe *et al.* 2019).

São capazes de habitar uma grande variedade de ecossistemas, ocupando muitos nichos ecológicos como respiradouros no fundo do mar, cavernas, recifes de corais, em simbiose com outros animais, manguezais, estuários, e cavernas terrestres (Crandall & Buhay 2008; Wolfe *et al.* 2019).

Possuem uma vasta importância econômica e científica. A importância econômica está relacionada não apenas como fonte de alimento, mas como espécies ornamentais populares no mercado pet (Calado *et al.* 2003; Bondad-Reantaso *et al.* 2012). Além disso, os Decapoda sempre tiveram grande importância científica, servindo como organismos modelo para fisiologia, desenvolvimento, comportamento e morfologia. Mais recentemente, alguns lagostins foram estudados como sendo modelos promissores para pesquisa sobre câncer e envelhecimento (Vogt 2018).

Apesar de grande significado e de ser a ordem mais estudada, devido em parte à riqueza de espécies e à sua diversidade, ainda existem muitas divergências nas relações filogenéticas do clado Decapoda, e inferências comparativas sobre morfologia, desenvolvimento, ecologia e comportamento são muitas vezes utilizadas na falta de uma filogenia mais robusta (Crandall & Buhay 2008; Wolfe *et al.* 2019).

Os Decapoda são geralmente divididos em duas subordens: Dendrobranchiata contendo sete famílias e Pleocyemata (mais diversos) abrangendo sete infraordens: Stenopodidea (duas famílias), Carídea (37 famílias), Astacidea (seis famílias representadas

pelas lagostas marinhas e lagostins dulcícolas), Thalassinidea (12 famílias), Achelata (cinco famílias), Anomala (16 famílias) e os Brachyura (93 famílias). No entanto, o debate continua a respeito da classificação geral dos Decapoda e dos arranjos específicos das famílias dentro das infraordens, com isso, sua classificação está longe de ser considerada estável (Scholtz & Richter 1995; Rode & Babcock 2003; Crandall & De Grave 2017).

Aspectos reprodutivos e caracteres morfológicos sexuais vêm sendo utilizados há anos na filogenia dos crustáceos, e a divisão da ordem Decapoda é feita basicamente através de um desses aspectos. Decapoda é um táxon claramente definido e considerado como monofilético quando dividido em Dendrobranchiata e Pleocyemata, cujas características reprodutivas são muito distintas (Martin *et al.* 2015; Wolfe *et al.* 2019).

Em Dendrobranchiata, composto basicamente por camarões, as fêmeas desovam diretamente no ambiente, enquanto que em Pleocyemata, composto por camarões e todos os outros tipos de Decapoda, as fêmeas retêm e incubam os ovos (Martin *et al.* 2015; Wolfe *et al.* 2019). Essas duas características têm consequências morfológicas profundas e estão relacionadas à diferenciação do grupo ao longo da evolução (Fig 1).

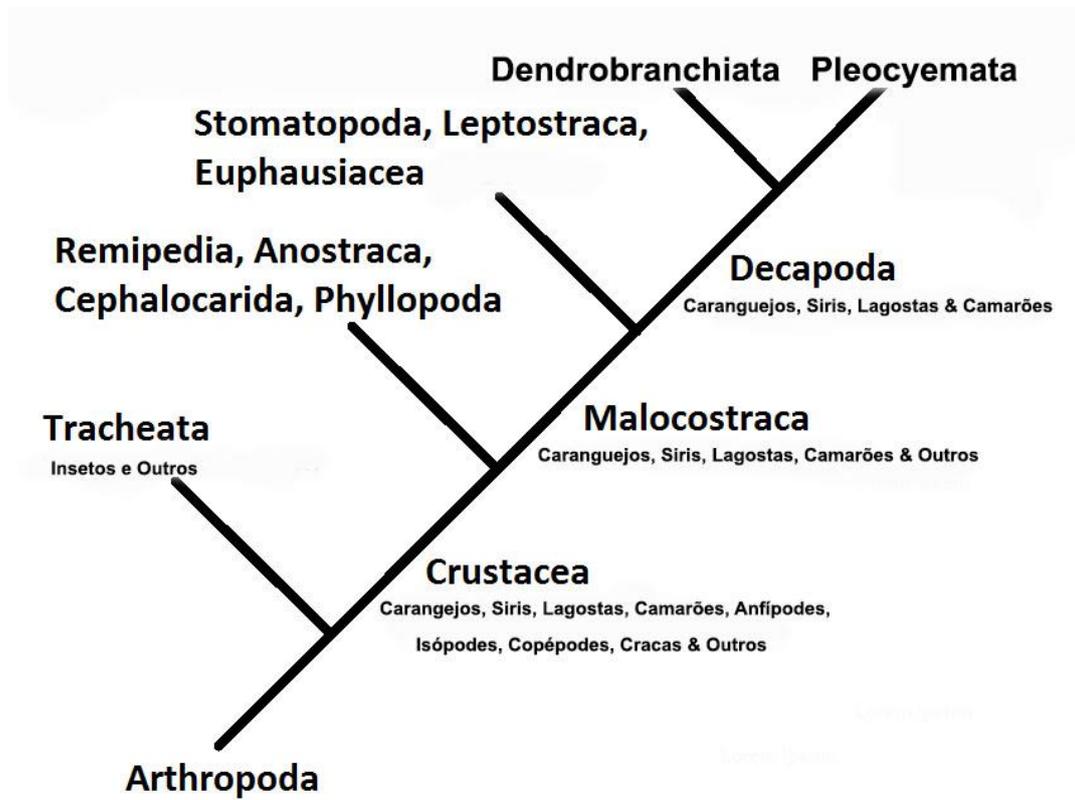


Figura 1. Árvore filogenética simplificada para posição de Decapoda e a divisão em Dendrobranchiata e Pleocyemata. Adaptado de Tudge, Asakura & Ahyong, 2012.

Além de desovarem diretamente no ambiente e não incubarem os ovos, os Dendrobranchiata realizam fecundação externa, já os Pleocyemata podem realizar tanto a fecundação interna quanto a externa. Os únicos Pleocyemata que fazem fecundação interna são os caranguejos Eubranchyura (Martin *et al.* 2015; Wolfe *et al.* 2019).

Quando da fecundação externa, ela ocorre nos Dendrobranchiata e Pleocyemata de maneira similar, com o macho depositando o espermatóforo (massa de esperma) do lado de fora do corpo da fêmea, na superfície do tórax, e os óvulos são fertilizados por ocasião da oviposição (Martin *et al.* 2015; Wolfe *et al.* 2019).

Alguns Dendrobranchiata e Pleocyemata que realizam fecundação externa, possuem ainda, algo que os diferenciam dos demais: na superfície do tórax das fêmeas, existe um órgão que recebe o espermatóforo e que é denominado de receptáculo seminal. O receptáculo seminal é de origem esquelética (exodérmica) e não está conectado aos ovários, diferentemente do que ocorre na fecundação interna onde a vulva, de origem (mesodérmica) está conectada diretamente a essas gônadas. Pelo fato de o receptáculo seminal ser um órgão completamente distinto da vulva e de não estar conectado diretamente aos ovários, consideramos esse tipo de reprodução como reprodução externa.

Basicamente, para os táxons que realizam a fecundação interna (pertencentes aos Eubranchyura) as terminologias dos caracteres morfológicos das fêmeas estão bem esclarecidas. A genitália feminina é composta por vulva, e gonodutos que se ligam as gônadas (ovários) (Guinot *et al.* 2013; Becker & Scholtz 2016). Porém, para o tipo de fecundação externa onde os machos depositam o espermatóforo em um órgão onde não existe conexão com as gônadas, a terminologia utilizada ao longo de anos não tem sido clara, o que causa ineficiência na obtenção de homologias.

Embora a fecundação externa esteja em um nível menor de complexidade, existe uma grande variação nos aspectos morfológicos sexuais das fêmeas em relação ao recebimento e armazenamento dos espermatóforos. As características morfológicas dos vários tipos de órgãos de recebimento e armazenamento de esperma de origem esquelética (exodérmica) são mal compreendidas e a compreensão insuficiente tem reflexo na terminologia (Tab 1).

	Dendobranchiata	Pleocyemata
Carregam ovos		X
Fecundação externa	X	X
Receptáculo seminal esquelético	X	X
Fecundação interna		X*
Receptáculo seminal mesodérmico		X*

Tabela 1. Quadro comparativo dos aspectos reprodutivos em Decapoda. O * indica que a característica não acontece em todos os Pleocyemata.

Mais comumente, em Dendobranchiata, o receptáculo seminal é chamado de tético, enquanto que em Pleocyemata o receptáculo seminal tem outros nomes. Nos caranguejos Podotremata (Pleocyemata) esse órgão é conhecido como espermateca. Nas lagostas marinhas e lagostins dulcículas da infraordem Astacidea são conhecidos como espermateca ou *annulus ventralis* a depender da superfamília a qual pertençam. Geralmente, nas lagostas marinhas são conhecidos como espermateca, e nos lagostins dulcículas são conhecidos como *annulus ventralis* (Perez-Farfante 1978; Bauer 1986; Tavares & Secretan 1993; Secretan-Rey 2002).

Diversos autores vêm utilizando termos completamente distintos para os órgãos de recebimento e armazenamento de esperma, e para outros caracteres morfológicos das fêmeas a partir do grupo taxonômico com o qual se relacionam. Contudo, outros também vem tentando estabelecer terminologia constante que nos permita aumentar a comunicação e o entendimento entre os cientistas afim de estabelecer trabalhos comparativos. (Perez-Farfante 1978; Bauer 1986; Tavares & Secretan 1993; Secretan-Rey 2002).

A seguir, realizamos uma revisão de como a terminologia para essas características vem sendo utilizadas na literatura.

1.2 O uso dos termos: receptáculo seminal, espermateca, *annulus ventralis* e tético

1.2.1 O termo “receptáculo seminal”

O termo receptáculo seminal é utilizado por diversos autores em Decapoda. Essa terminologia parece apropriada já que o órgão feminino é de fato uma estrutura para o recebimento/armazenamento, ou seja, um receptáculo para o material espermático/seminal. De acordo com definições literais, o termo receptáculo tem o significado tanto de um receptor quanto de um recipiente já que a etimologia da palavra oriunda do latim “receptaculum” vem do termo recipio (receber) e re-capio (segurar) (Cunha 2009).

Autores como Bauer (1986) definem o termo receptáculo seminal como sendo “uma invaginação do exoesqueleto em que o material do esperma é armazenado após a copulação” e cita ainda que esse termo é sinônimo de espermateca, mas não de tético ou *annulus ventralis*. Bauer (1986), utiliza o termo tético apenas para nomear as modificações externas do esternito torácico da fêmea relacionado com a transferência de esperma, e usa o termo espermateca para a parte interna. Esse autor não deixa claro a forma como utiliza o termo *annulus ventralis*, apenas cita a definição dos trabalhos de Andrews (1905, 1906, 1908) que define o *annulus ventralis* como sendo uma espermateca mediana com modificações externas em lagostins cambarídeos.

Tavares & Secretan (1993) sugeriram a utilização do termo receptáculo seminal apenas para os táxons onde o órgão de recebimento e armazenamento de esperma não tenha contato direto com as gônadas, tendo como objetivo distinguir esse caracter das vulvas já que são estruturas análogas. Assim, definiram o receptáculo seminal como sendo uma: “estrutura que não se liga as gônadas, e que sempre se origina de partes posteriores do esqueleto axial que são duas: placa única e placa dupla ou fragma. Esses autores ainda definiram o tético e espermateca como sendo tipos distintos de receptáculos seminais: a espermateca formada por um tipo específico de invaginação de placa dupla e o tético por outro tipo específico de invaginação de placa única.

Embora Tavares & Secretan (1993) tenham sugerido a utilização do termo receptáculo seminal apenas para os táxons onde o órgão de recebimento e armazenamento de esperma não tenha contato direto com as gônadas, o uso dessa terminologia tem sido feito de maneira mais ampla para denominar os órgãos femininos de recebimento e armazenamento de

esperma de maneira geral, mesmo daqueles onde a ligação com as gônadas existe (Guinot *et al.* 2013; McLay & Becker 2015; Becker 2016; Vehof *et al.* 2017).

1.2.2 O termo espermateca

Em 1993, Tavares & Secretan definiram os limites do carácter espermateca como sendo: um tipo de receptáculo seminal (não conectado com as gônadas) que é derivado de dois segmentos adjacentes (placa dupla) entre o fragma intersegmentar 7 e 8.

Bauer (1994) refutou a utilização do termo espermatéca dessa forma, argumentando que até por conta de sua origem (do grego sperma=semente, teca=caixa) deveria ser utilizado mais amplamente para designar qualquer espaço destinado ao recebimento e armazenamento de esperma e não restrito a forma sugerida por Tavares & Secretan (1993).

Embora Bauer (1994) tenha sugerido a utilização do termo espermateca de maneira mais ampla, e advogado que a utilização limitada desse termo seria dificilmente aceitável devido as variações de tais estruturas em Decapoda, o uso dessa terminologia tem sido feito para denominar os órgãos femininos de recebimento e armazenamento de esperma exatamente como sugerido por Tavares & Secretan (1993). Essa terminologia é vista frequentemente na literatura, especialmente nos Podotremata (grupo de caranguejos Pleocyemata que fazem fecundação externa) (Guinot *et al.* 2013; Becker 2016; Vehof *et al.* 2017).

Adicionalmente, embora o termo espermateca seja visto normalmente com frequência nos Podotremata, podemos também verificar que diversos autores já utilizaram o termo para as lagostas marinhas da infraordem Nephropidea, como verificado em (Guinot *et al.* 2013; Becker 2016; Vehof *et al.* 2017).

1.2.3 O termo *annulus ventralis*

Nos lagostins dulcícolas da infraordem Astacidea, os órgãos femininos de recebimento e armazenamento de esperma são conhecidos sob a designação de *annulus*

ventralis. Assim como na utilização do termo télico por Perez-Farfante (1978), o termo *annulus ventralis* é utilizado por autores para designar tanto modificações externas do esternito torácico da fêmea, como também as modificações internas, ou seja, invaginações ligadas ao armazenamento de esperma (Andrews 1905; Hobbs 1974).

Embora o termo *annulus ventralis* seja comumente utilizado em lagostins dulcícolas, há registros na literatura para o uso desse termo em lagostas marinhas Nephropidae (Templeman 1934).

1.2.4 O termo télico

Nos camarões Dendrobranchiata os órgãos femininos de recebimento de esperma são conhecidos sob a designação de télico. Embora o termo télico seja mais comumente utilizado para denominar os órgãos femininos nesses camarões, o termo já foi utilizado por autores como Noel (1976) em camarões Carideos e autores como Farmer (1974), Aiken e Waddy (1980), e mais recentemente Dworschak e colaboradores (2012) em lagostas marinhas Nephropidae.

Ao contrário do que propôs Bauer (1986) que utiliza o termo télico apenas para nomear as modificações externas do esternito torácico da fêmea em Penaeoidea, mantendo o termo espermateca para a parte interna, os especialistas do táxon Penaeoidea utilizam o termo télico não apenas para designar as partes externas, mas como também para as partes internas (invaginações do esterno) ligadas ao armazenamento do esperma (Perez-Farfante 1978).

Em trabalhos mais recentes como o de Dworschak e colaboradores (2012) com os Astacidea, verificamos que as definições e limites da morfologia desse caracter não foram substancialmente diferentes daqueles feitos por Perez-Farfante (1978). Esse autor define o télico como sendo um tipo de receptáculo seminal: “uma estrutura copuladora acessória semelhante a uma bolsa, formada por modificações dos esternitos torácicos, geralmente composto de placas laterais emparelhadas e uma placa posterior”. Como vemos, o autor usa

o termo télico não só para o aspecto externo, e sim, define como sendo uma bolsa, ou seja, um local que possa armazenar esperma.

Aqui, segundo as definições de Bauer (1986), teríamos um télico que termina em uma espermateca ou receptáculo seminal. E segundo definições de Tavares & Secretan (1993) teríamos um receptáculo seminal do tipo télico, já que é formado por uma característica específica que é a invaginação de uma placa única. Tavares & Secretan (1993) também definiram os limites do carácter télico como: “uma estrutura derivada de modificações externas de um único segmento (placa única) que pode ser o sexto, sétimo ou oitavo esternito torácico”.

Bauer (1994) também refutou os argumentos da proposta de Tavares & Secretan (1993) para o uso do termo télico dessa forma, justificando que mais de um segmento torácico poderia estar envolvido na formação desse carácter, principalmente em camarões *Peneoidea*, e complementou afirmando que reconhece que as definições da estrutura télico são bem variáveis explicando que usa esse termo devido a um senso convencional utilizado entre os estudiosos dos camarões peneideos. Porém, não se refere ao télico exatamente da maneira em que os especialistas em camarões peneideos utilizam, ou seja, para Bauer (1986) o termo télico é utilizado apenas para nomear as modificações externas do esternito torácico das fêmeas (Tab 2).

	Bauer, 1986	Tavares, 1993	Guinot <i>et al.</i>, 2013 (e atualmente)
Receptáculo seminal	O mesmo que espermateca, qualquer invaginação para armazenamento de esperma	Apenas aqueles que não possuem contato com as gonadas, pode ser dividido em: télico e espermateca	Utilizado para denominar órgãos de armazenamento de esperma. Tanto aqueles que possuem contato com as gônadas ou não
Télico	Utilizado apenas para o aspecto externo dos receptáculos seminais	Um tipo de receptáculo seminal sem conexão com as gonadas e formado por apenas uma placa, que pode ser a sexta, sétima ou a oitava	
Espermateca	O mesmo que receptáculo, qualquer invaginação para armazenamento de esperma	Um tipo de receptáculo seminal sem conexão com as gonadas e formado por duas placas. Sempre a junção da sétima com a oitava	Um tipo de receptáculo seminal sem conexão com as gonadas e formado por duas placas. Sempre a junção da sétima com a oitava (Senso Tavares)

Tabela 2. Quadro resumo com as definições de termos morfológicos sexuais dados por diferentes autores.

1.3 Síntese do uso dos termos

A variedade morfológica dos órgãos de recebimento e armazenamento de esperma é muito grande e tem imensa influência sobre o monofiletismo e interrelações filogenéticas nos grupos taxonômicos onde ocorrem. Tipicamente, entretanto, as abordagens existentes prendem-se ao aspecto externo dessas estruturas, sobretudo para possibilitar a distinção entre táxons (Perez Farfante & Kensley 1997). Embora não haja disputas sobre a natureza torácica desses órgãos, até hoje raramente foi estabelecida a sua origem morfológica a partir do esqueleto axial. Ou seja, quais elementos do esqueleto axial se modificam para dar origem a essa variedade de órgãos.

A depender do grupo taxômico a que pertencem, os órgãos de recebimento e armazenamento de esperma em Decapoda podem receber diferentes designações e a

ausência de um estudo minucioso da morfologia dessas estruturas, revela até então, que seu papel de receptáculo seminal é o único ponto preciso de definição comum, tanto é, que o uso do termo receptáculo seminal parece ser o único utilizado de forma equivalente entre os cientistas, portanto, utilizaremos a partir de agora o termo receptáculo seminal para nos referirmos aos órgãos de recebimento e armazenamento de esperma das fêmeas de Decapoda como ele vem sendo encontrado na literatura, ou seja, de maneira ampla, nos táxons onde existe e naqueles onde não existe conexão com as gônadas, como é o caso desse estudo.

Para além das questões de terminologia, a falta de conhecimento sobre a morfologia dos órgãos (télico, espermateca e *annulus ventralis*) constitui evidente barreira ao estabelecimento de hipóteses de homologia, conseqüentemente, com impactos negativos sobre as hipóteses de filogenia em Decapoda.

Como vimos, os receptáculos seminais nas espécies da infraordem Astacidea são conhecidos como espermateca ou *annulus ventralis* a depender da superfamília a qual pertençam. Assim, mais comumente, nas lagostas marinhas os receptáculos seminais são conhecidos como espermateca, e nos lagostins dulcícolas são conhecidos como *annulus ventralis*. A falta de conhecimento sobre a origem morfológica desses órgãos nesses táxons restringe a argumentação de que a espermateca e o *annulus ventralis* sejam estruturas homólogas.

Como podemos notar ao longo das explanações acima, Decapoda é o grupo que apresenta a maior variabilidade nos usos de termos para o receptáculo seminal, acontece no táxon Astacidea tanto dentro dos Homarida (lagostas marinhas) como dentro dos Astacida (lagostins dulcícolas) Astacidea (Homarida+Astacida) e isso pode implicar em diferentes hipóteses de filogenia nas relações internas desse grupo.

1.4 Justificativa

A falta de compreensão da origem morfológica dos órgãos de recebimento e armazenamento de esperma também conhecidos pelo termo de receptáculo seminal, influenciam na forma como diferentes terminologias são utilizadas em diversos grupos, e, geralmente, essa utilização não é baseada no valor original das estruturas. A definição dos limites dessas estruturas (mesmo quando são encontradas variações topográficas) é crucial para estabelecer relações morfológicas com consequentes implicações filogenéticas, e o uso de uma terminologia constante, contribui com o estabelecimento de hipóteses de filogenia mais robustas. Avanços recentes nos estudos de biologia molecular impactaram fundamentalmente em nossa compreensão das relações evolutivas desses Decapoda, porém, a despeito dos estudos morfológicos realizados, as grandes diferenças morfológicas existentes entre os diferentes tipos de receptáculo seminal em Astacidea, aparentemente, nunca foram mencionadas. É neste contexto de conhecimentos morfológicos insuficientes com repercussões filogenéticas significativas que se insere o presente estudo.

2 OBJETIVOS

A partir do estudo de espécies das quatro superfamílias da Infraordem Astacidea: lagostins dulcícolas (Parastacoidea e Astacoidea) e lagostas marinhas (Enoplometopoidea e Nephropoidea), os principais objetivos deste trabalho foram:

Esclarecer (a partir do esqueleto axial) a origem morfológica dos receptáculos seminais em lagostas marinhas (Homarida) e lagostins dulcícolas (Astacida).

Determinar os limites das estruturas (definição), dos receptáculos seminais no táxon Astacidea demonstrando a necessidade de terminologia constante para estabelecer homologia com base no valor original das estruturas esqueléticas axiais independentemente das suas variações topográficas.

Estabelecer relações morfológicas entre espermateca e *anulus ventralis*, e contribuir com o estabelecimento de hipóteses mais robustas de homologias primárias nos níveis de universalidade adequados.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Origem dos espécimes

Os espécimes estudados são provenientes do acervo do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) (previamente preservados em álcool a 70%) ou foram obtidos junto ao mercado pesqueiro e de aquário.

Os obtidos no mercado pesqueiro ou de aquário também foram fixados e conservados em álcool 70% e identificados ao nível de espécie, e, conseqüentemente, integrados ao acervo do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP).

Foram estudadas 17 espécies de grupos taxonômicos distintos do táxon Astacidea. A relação dos espécimes utilizados e seus respectivos números de tombo constam no anexo A desse trabalho.

3.2 Preparação dos espécimes

Para o estudo do esqueleto axial, foi utilizado um tratamento com Hidróxido de Potássio (KOH) para maceração e remoção das partes moles do corpo, visando facilitar a dissecação e melhorar a observação dos caracteres morfológicos e sexuais. Para o tratamento com KOH, adaptamos o protocolo de Mocquard (1883), detalhado abaixo:

1- Dissecação dos pereópodes mediante a um corte na altura da coxa;

2-Mergulho em solução de KOH preparada com água quente até que o indivíduo estivesse completamente submerso. O tempo de ação da solução variou entre um e três dias, dependendo do tamanho do espécime. Foi necessária a avaliação contínua do estado de maceração para evitar exposição excessiva ao KOH;

3-Lavagem dos espécimes em água corrente e limpeza manual do esqueleto para retirada de eventuais restos de tecidos utilizando pinças;

4-Acondicionamento em vidraria apropriada, conservação em álcool 70% e etiquetagem;

5-Cada metamer foi isolado e estudado separadamente, visando melhorar a observação dos caracteres morfológicos para serem estudadas sob microscópio estereoscópio.

Para isolarmos os metameres com maior facilidade os exemplares foram submetidos a ação de uma solução de 41,3 g EDTA e 4,5 g de NaOH para 100ml de água deslitada durante 3 dias. Também foi necessária a avaliação contínua do estado dos esqueletos para evitar exposição excessiva à solução. As estruturas foram analisadas em vista dorsal, ventral e medial, seguindo a terminologia de Secretan-Rey (2002).

As análises dos esqueletos foram realizadas em microscópio estereoscópico Leica MZ95 com câmara clara acoplada e luminária Leica CLS 150x.

3.3 Microtomografia computadorizada

Para complementar as disseções e reconstituir a posição e a estrutura dos órgãos relevantes in situ e seu padrão anatômico tridimensional (imagem 3D), todos os espécimes foram previamente tratados com 1% de solução de Iodo em torno de (24-72 h) para a melhor atuação do contraste e foram submetidos a análises de tomografia computadorizada do MZUSP (Microtomógrafo o Phoenix v|tome|x m microfocus da General Electric Company). O processamento e reconstrução das imagens foram realizadas com o Phoenix datos|x 2 reconstruction; GE Sensing and Inspection Technologies GmbH e as análises e edição das imagens foram feitas com o software VG Studio Max version 2.2.3.69611 64bits, Volume Graphics GmbH e posteriormente editadas no Adobe Photoshop 7.0.

3.4 Classificação e listagem das espécies de Astacidea com a posição taxonômica das espécies estudadas.

Filo Arthropoda Latreille, 1829

Subfilo Crustacea Brünnich, 1772

Classe Malacostraca Latreille, 1802

Subclasse Eumalacostraca Grobben, 1892

Superordem Eucarida Calmam, 1904

Ordem Decapoda Latreille, 1802

Subordem Pleocyemata Burkenroad, 1963

Infraordem Astacidea Latreille, 1802

Superfamília Enoplometopoidea Saint Laurent, 1988 - Família Enoplometopidae Saint Laurent, 1988

Enoplometopus antillensis Lütken, 1865

Superfamília Nephropoidea Dana, 1852 - Família Nephropidae Dana, 1852

Homarus americanus H. Milne Edwards, 1837

Metanephrops rubellus (Moreira, 1903)

Nephrops norvegicus (Linnaeus, 1758)

Nephropsis aculeata Smith, 1881

Nephropsis agassizii Milne-Edwards, 1880

Nephropsis rosea Spence Bate, 1888

Nephropsis stewarti Wood-Mason, 1872

Superfamília Astacoidea Latreille, 1802 - Família Astacidae Latreille, 1802

Astacus astacus (Linnaeus, 1758)

Pontastacus leptodactylus (Eschscholtz, 1823)

Superfamília Astacoidea Latreille, 1802 - Família Cambaridae Latreille, 1802

Orconectes limosus (Rafinesque, 1817)

Procambarus clarkii (Girard, 1852)

Superfamília Astacoidea Latreille, 1802 – Família Cambaroididae Villalobos, 1955

Até o momento não foi possível obter representantes de Cambaroididae para preparação do esqueleto axial.

Superfamília Parastacoidea Huxley, 1879 - Família Parastacidae Huxley, 1879

Astacoides betsileoensis Petit, 1923

Parastacus brasiliensis von Martens, 1869

Parastacus pilimanus (von Martens, 1869)

Parastacus saffordi Faxon, 1898

Parastacus varicosus Faxon, 1898

3.5 Justificativa para a escolha das espécies estudadas

Levando-se em consideração que o clado Astacidea é um grupo amplo, formado por quatro superfamílias, (Enoplometopoidea Nephropoidea Parastacoidea e Astacoidea) buscamos, nesse estudo, fazer uma cobertura ampla, com a análise de todas as superfamílias.

Analisamos ao longo do trabalho um total de 17 espécies distribuídas em 11 gêneros 4 superfamílias e 5 famílias.

3.6 Análise filogenética preliminar

A matriz de dados foi conduzida tomando como base o trabalho de Ahyong (2006) que por sua vez, incorpora os estudos de Tshudy & Babcock (1997) e Tshudy & Sorhannus (2000 a, b, 2003).

Três modificações importantes foram feitas na matriz de dados de Ahyong (2006) para que pudéssemos elaborar a presente matriz: 1) foram inseridos 5 novos táxons de Astacida (lagostins dulcícolas) para analisar as relações internas em Astacidea contribuindo para hipóteses de filogenia (já que Ahyong (2006) analisou apenas *Astacus* e se baseou majoritariamente em Homarida); 2) foram inseridos 2 novos caracteres morfológicos: espermateca: ausente (0) presente (1) e *annulus ventralis*: ausente (0) presente (1) de modo a testar a hipótese de que esses receptáculos seminais sejam possíveis sinapomorfias; 3) foram excluídos os táxons fósseis dos terminais, já que não conseguimos informações inequívocas de como seria o aspecto morfológico dos seus receptáculos seminais.

Assim como em Ahyong (2006), utilizamos os Glypheidae como grupo externo onde foi selecionada a espécie *Neoglyphea inopinata* Forest & de Saint Laurent, 1975. Os Glypheidae são um táxon conhecido pela ocorrência em águas profundas e por ser quase que completamente extinto (Ahyong & O'Meally, 2004; Amati *et al.* 2004; Schram & Dixon, 2004).

A matriz de dados foi preparada no programa Winclada (Nixon 2002), e no total é composta por 21 taxons terminais e 45 caracteres morfológicos. O programa também foi utilizado para avaliar a otimização dos caracteres, sua distribuição e o comprimento do cladograma.

Para a análise filogenética, os dados morfológicos foram processados no programa TNT (Goloboff *et al.* 2008), empregando a busca heurística tradicional com o algoritmo TBR (Tree Bisection and Reconnection), com 10.000 réplicas e 100 árvores salvas por réplica. Todos os caracteres foram considerados não ordenados e igualmente ponderados, sob a parcimônia de Fitch (1971). As árvores foram enraizadas com base nos estados de caracteres observados em Ahyong (2006).

O método estatístico Bootstrap (Efron 1979) foi calculado através do programa TNT para estimar os limites de confiança dos ramos internos da análise filogenética. As pranchas das árvores filogenéticas foram editadas no programa computacional Adobe Photoshop 7.0.

Todos os caracteres utilizados estão listados nos anexos desse trabalho, bem como os táxons terminais e a matriz de dados.

3.7 Elementos de morfologia

3.7.1 O esqueleto axial torácico

O receptáculo seminal não conectado aos ovários tem origem no esqueleto axial torácico (Tavares & Secretan 1993; Secretan-Rey 2002; Guinot & Quenette 2005; Guinot *et al.* 2013). Assim, para ilustrar o entendimento dos resultados, apresentamos a seguir alguns aspectos morfológicos dos constituintes básicos do esqueleto axial para, em seguida, apresentarmos os resultados obtidos.

Os Decapoda possuem um sistema esquelético a partir de placas de origem cuticular. O conjunto desta estrutura recebe o nome de esqueleto axial. O termo "esqueleto axial" foi proposto por Secretan (1980; 1998) e (Secretan-Rey 2002) para substituir o termo "esqueleto interno, endofragmal, ou endofragma" e corresponde a parte interna do esqueleto torácico e que é metamerizada (Tavares & Secretan 1993; Secretan-Rey 2002; Guinot & Quenette 2005; Guinot *et al.* 2013). Esse esqueleto rígido e metamerizado com vários elementos fundidos é utilizado como ferramenta para entender inúmeras modificações que ocorreram ao longo da evolução no corpo desses animais (Secretan 1980; Secretan-Rey 2002; Guinot *et al.* 2013).

A principal função do esqueleto axial torácico é a de fornecer suporte para o corpo e servir de ponto de apoio para a inserção de fibras musculares. Estudos detalhados dessas estruturas esqueléticas em Decapoda vem permitindo ao longo dos anos, determinar padrões e estabelecer relações de homologia dando suporte e auxiliando observações baseadas em

caracteres mais tradicionais, entretanto, o número de espécies que tem o esqueleto axial descrito é muito baixo, e, ainda hoje, trabalhos de taxonomia envolvendo essa estrutura são escassos na literatura. Essa escassez está relacionada a necessidade de sacrifício dos exemplares, e também aos problemas com a terminologia das estruturas (Secretan 1998; Guinot *et al.* 2013).

3.7.2 Segmentos torácicos

Os Decapoda possuem 8 segmentos na região do cefalotórax. Os três primeiros estão fusionados na região da cabeça, e os outros 5 encontram-se inseridos no tórax. São nos segmentos torácicos (do quarto ao oitavo) que estão conectados os pares de pernas. No quarto segmento está o primeiro par de pernas, no quinto segmento o segundo par, e assim por diante (Fig 2).

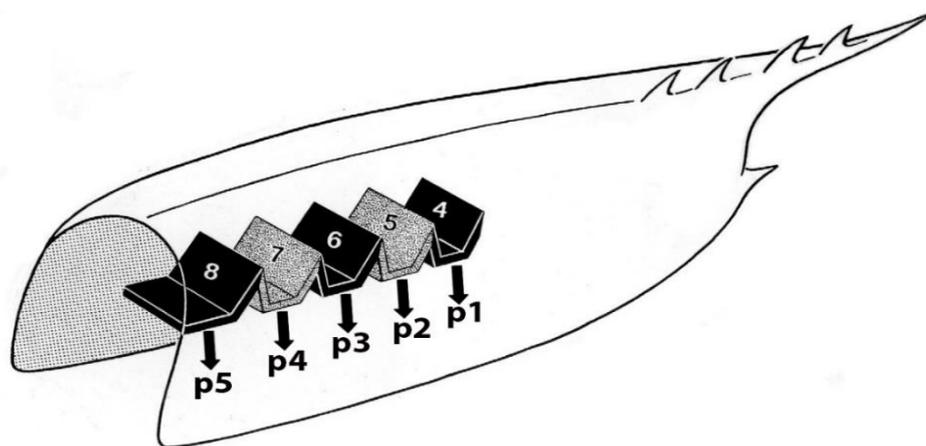


Figura 2. Figura esquemática do cefalotórax de um Decapoda para compreensão da posição dos segmentos torácicos e da localização dos pereópodos (pares de pernas). Os números referem-se aos segmentos torácicos (do número 4 ao número 8) e as setas referem-se aos pares de pereópodos (do número 1 ao número 5). Adaptado de Tavares & Secretan (1993).

Cada segmento torácico, também nomeados como esclerito, é composto basicamente de três estruturas: o esterno torácico, o tergo e a pleura. O esterno torácico é uma placa ventral rígida que protege a região inferior do corpo. O tergo protege a região superior, e pleura protege as regiões laterais. Esses escleritos são estruturas que isolam o organismo do

ambiente exterior e são formadas por apenas uma folha ou cutícula tegumentar. Eles também são sempre segmentares, ou seja, são estruturas que se referem sempre a um único segmento (Tavares & Secretan 1993; Secretan-Rey 2002; Guinot & Quenette 2005; Guinot *et al.* 2013) (Fig 3).

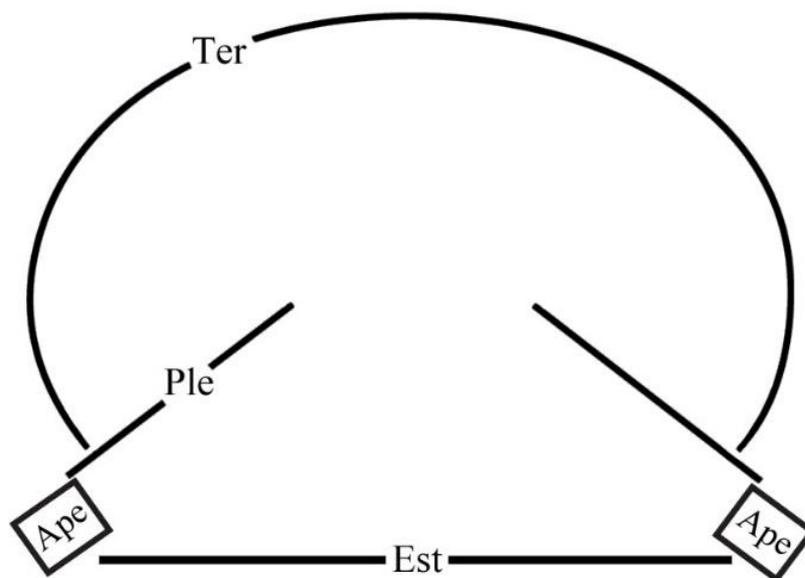


Figura 3. Corte transversal esquemático do cefalotórax de um Decapoda para compreensão da formação de um esclerito torácico: Ter (Tergo), Ple (Pleura), Est (Esterno). Em Ape (Apêndices), ficam conectados os pereópodos. Adaptado de Tavares & Secretan (1993).

As aberturas sexuais dos machos (gonóporo masculino) estão sempre localizadas no oitavo segmento torácico, coincidindo com a posição do pereópodo de número 5, já nas fêmeas, o gonóporo feminino está sempre localizado no sexto segmento torácico coincidindo com a posição do pereópodo de número 3. Ainda nas fêmeas, para os grupos onde ocorre a fecundação interna (os caranguejos *Brachyura*) tanto a abertura sexual quanto o receptáculo seminal estão localizados no sexto segmento, permitindo uma conexão direta com as gônadas. Já naqueles grupos onde ocorre a fecundação externa (todos os demais Decapodas) embora as aberturas sexuais (gonóporos) ainda sejam encontradas no sexto segmento, os receptáculos podem ser encontrados no sexto, sétimo, ou em uma junção do sétimo com o oitavo segmento torácico como podemos verificar figuras a seguir (Fig 4 e Fig 5).

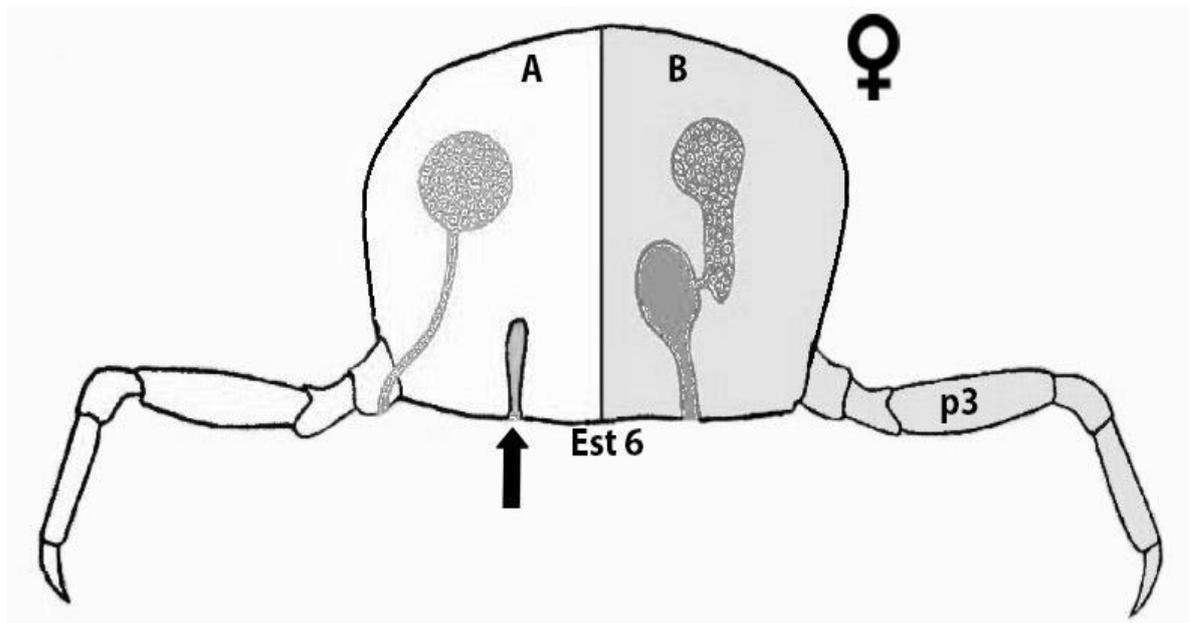


Figura 4. Corte transversal esquemático do cefalotórax de um Decapoda no segmento de número 6 para compreensão da localização dos caracteres sexuais da fêmea nos diferentes tipos de fecundação. Est 6 (esterno torácico de número 6) p3 (pereópodo de número 3). A, fecundação externa, a seta aponta o receptáculo seminal sem conexão com as gonadas (aqui o receptáculo está presente no sexto segmento, mas esse pode ser encontrado também no sétimo ou oitavo segmento). B, fecundação interna, o receptáculo seminal está conectada às gônadas. Adaptado de Tavares & Secretan (1993).

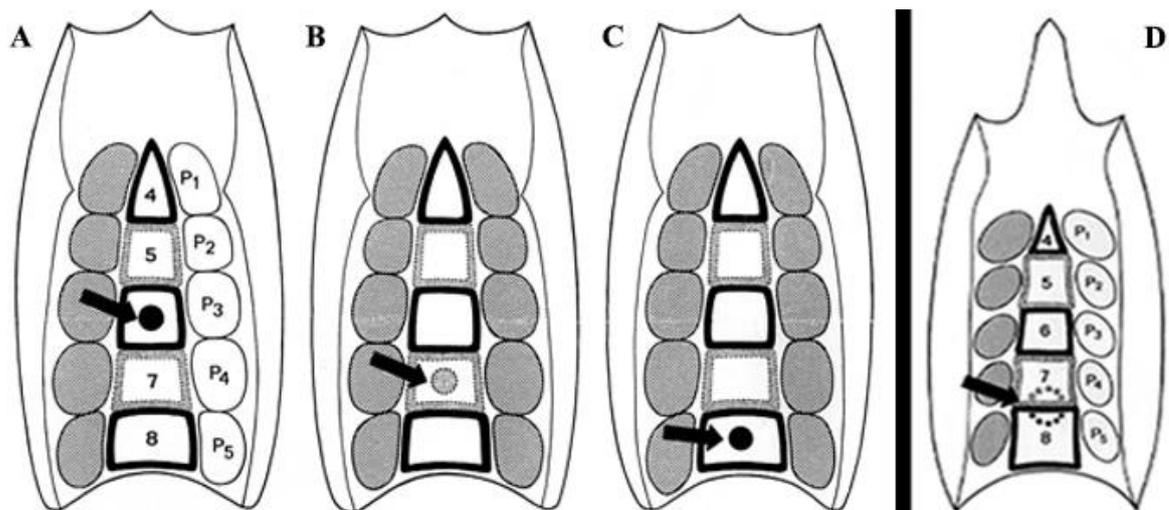


Figura 5. Figura esquemática de visão ventral do cefalotórax de um Decapoda para compreensão da posição dos receptáculos seminais. A-B-C, os receptáculos podem ser encontrados no sexto, sétimo, ou no oitavo segmento torácico. D, o receptáculo seminal é encontrado em uma junção do sétimo com o oitavo segmento torácico. Adaptado de Tavares & Secretan (1993).

3.7.3 Esternitos torácicos

O esterno torácico é composto por esternitos torácicos. Esses esternitos emitem expansões do esterno para o interior do corpo e são formados por duas folhas ou cutículas tegumentares. Podemos ainda dividir os esternitos torácicos em dois tipos: interesternitos e intraesternitos (Tavares & Secretan 1993; Secretan-Rey 2002; Guinot & Quenette 2005; Guinot *et al.* 2013) (Fig 6 e Fig 7).

3.7.3.1 Interesternitos torácicos

Quando há expansão do esternito torácico para o interior do corpo com a função de isolar cada segmento do seu vizinho, as folhas ou cutículas tegumentares dos segmentos adjacentes tendem a se fundir, ou seja, formam uma folha tegumentar dupla. A essa folha tegumentar dupla formada por segmentos adjacentes damos o nome de interesternito. (Tavares & Secretan 1993; Secretan-Rey 2002; Guinot & Quenette 2005; Guinot *et al.* 2013).

3.7.3.2 Intraesternitos torácicos

Nesse caso, a formação da folha tegumentar dupla se deu devido a uma invaginação e posterior movimentação da própria folha que se dobra. Aqui, temos uma folha tegumentar dupla, porém, formada por um mesmo esternito ao qual damos o nome de intraesternito (Tavares & Secretan 1993; Secretan-Rey 2002; Guinot & Quenette 2005; Guinot *et al.* 2013).

3.7.4 Pleuritos torácicos

Da mesma forma que os esternitos, os pleuritos emitem expansões para o interior do corpo. Podemos ainda dividir os pleuritos torácicos em dois tipos: interpleuritos torácicos e

intrapleuritos torácicos (Tavares & Secretan 1993; Secretan-Rey 2002; Guinot & Quenette 2005; Guinot *et al.* 2013).

3.7.4.1 Interpleuritos torácicos

São originários de dois pleuritos de dois segmentos adjacentes (Tavares & Secretan, 1993; Secretan-Rey 2002; Guinot & Quenette 2005; Guinot *et al.* 2013).

3.7.4.2 Intrapleuritos torácicos

São originários do pleurito do mesmo segmento (Tavares & Secretan 1993; Secretan-Rey 2002; Guinot & Quenette 2005; Guinot *et al.* 2013).

3.7.5 Fragma

Chamamos de fragma todo esclerito que tenha folha tegumentar dupla, seja ele proveniente dos esternitos ou dos pleuritos. E da mesma forma podemos dividi-los em fragmas intersegmentares ou intrasegmentares (Tavares & Secretan 1993; Secretan-Rey 2002; Guinot & Quenette 2005; Guinot *et al.* 2013).

3.7.5.1 Fragma intersegmentar

A formação do fragma intersegmentar acontece quando derivado da junção de esternitos ou pleuritos de segmentos adjacentes (Tavares & Secretan 1993; Secretan-Rey 2002; Guinot & Quenette 2005; Guinot *et al.* 2013).

3.7.5.2 Fragma intrasegmentar

A formação do fragma intrasegmentar acontece quando derivado da invaginação de esternitos ou pleuritos de um mesmo segmento. (Tavares & Secretan 1993; Secretan-Rey 2002; Guinot & Quenette 2005; Guinot *et al.* 2013).

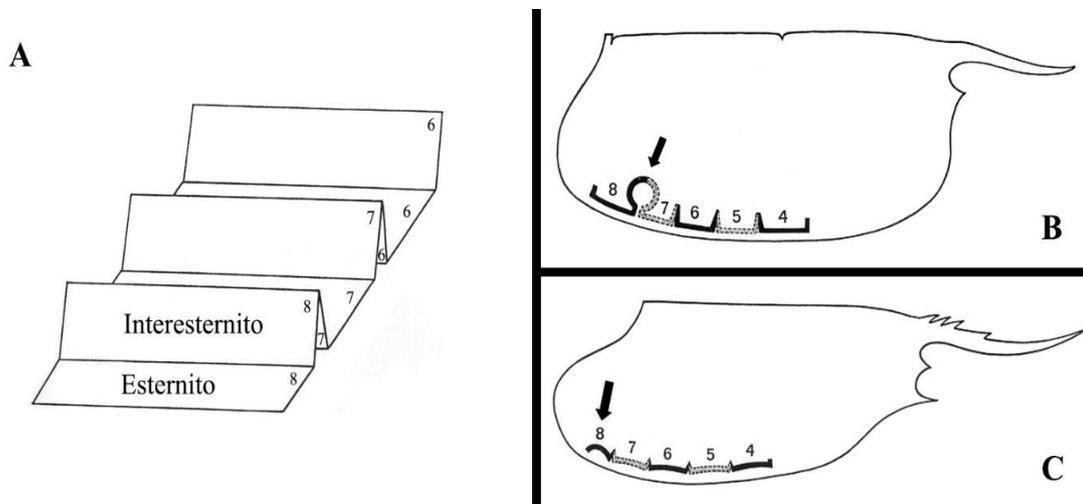


Figura 6. A, figura esquemática para compreensão dos esternitos e da sua expansão para o interior do corpo formando os interesternitos. B, o receptáculo seminal é encontrado em uma junção do intersternito de número 7 com o intersternito de número 8. C, o receptáculo seminal é formado por uma invaginação do um único esternito (nesse caso de número 8, mas também poderia ser o de número 7 ou 6). Adaptado de Tavares & Secretan (1993).

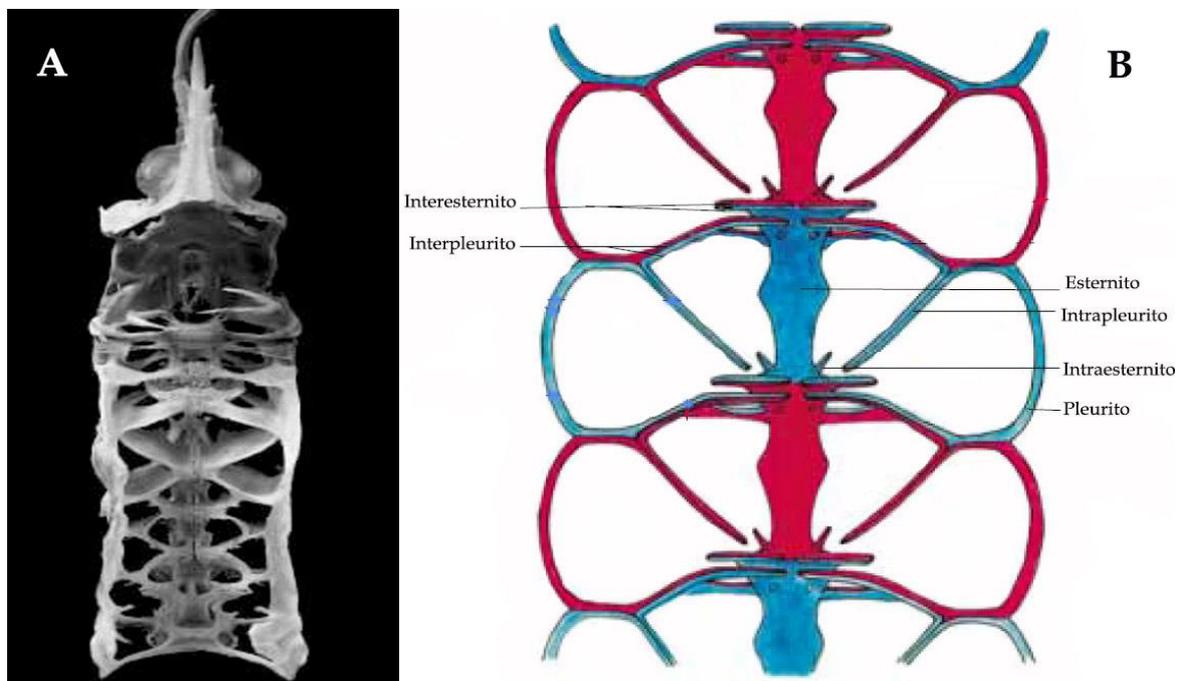


Figura 7. A, visão dorsal de uma fêmea de *Nephrops novergicus* com a carapaça e outras partes moles removidas através de solução em Hidróxido de Potássio. B, figura para compreensão da organização do esqueleto axial e suas principais partes. Adaptado de Secretan-Rey (2002).

3.7.6 Espermateca

O receptáculo seminal espermateca (senso Tavares & Secretan 1993; Secretan-Rey 2002; Guinot & Quenette 2005; Guinot *et al.* 2013) é uma estrutura intersegmentar formada pela união dos esternitos 7 e 8 e resulta da separação das duas folhas do fragma, porém, a maneira como os interesternitos 7 e 8 podem estar ligados varia.

Com a função de receber e armazenar o material espermático, essa cavidade abre apenas externamente e não se comunica com o interior. A aposição das folhas dos escleritos, permite o isolamento do esperma protegendo seu conteúdo contra a ambiente externo. Por ser formado pelo fragma 7/8, a espermateca é facilmente localizada pelas cavidades artrodiais de P4 e P5 que ele separa (Tavares & Secretan 1993; Secretan-Rey 2002; Guinot & Quenette 2005; Guinot *et al.*, 2013).

Os trabalhos para determinação da morfologia do esqueleto axial e conseqüentemente dos receptáculos seminais já foram realizados em algumas espécies, dentre elas, o lagostin *Nephrops norvegicus* (Linnaeus, 1758) foi uma das primeiras estudadas para a compreensão da origem morfológica desses órgãos, como por exemplo, a espermateca. Para compreender a origem do receptáculo seminal a partir dos elementos esqueléticos, Secretan-Rey (2002) isolou cada metamer a partir de dissecções de exemplares macerados em solução de Hidróxido de Potássio, e esclareceu os aspectos morfológicos estruturais detalhando pela primeira vez a espermateca de um Astacideo (Fig 8). Em nosso trabalho, aprofundamos o estudo de *N. norvegicus* a partir de técnicas de tomografia computadorizada (e dissecções suplementares) para reconstituir a posição e a estrutura dos órgãos relevantes *in situ* e seu padrão anatômico tridimensional (imagem 3D).

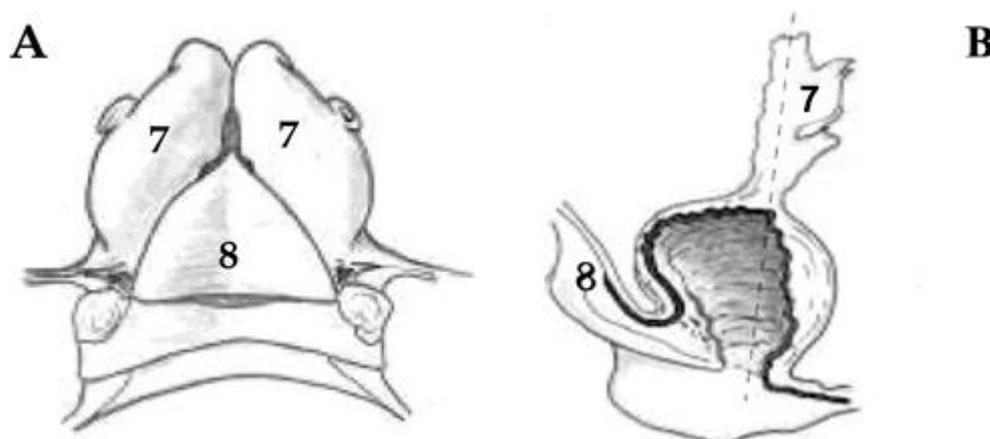


Fig 8. A, visão ventral dos segmentos torácicos 7 e 8 (onde se localiza a região da espermateca) na espécie *Nephrops norvegicus*; B, corte longitudinal mostrando a cavidade da espermateca (estrutura intersegmentar formada pela união dos interesternitos 7 e 8). Adaptado de Secretan-Rey (2002).

A compreensão da morfologia dos receptáculos seminais e a utilização de caracteres sexuais, como por exemplo a espermateca em fêmeas de Decapoda, tem fornecido informações úteis sobre relações filogenéticas e ajudou a permitir a separação do clado Brachyura Latreille, 1802, em dois grupos principais. O primeiro, Eubrachyura Saint Laurent, 1980 com um orifício feminino único (vulva) no sexto segmento, conectado com o oviduto. E o segundo, Podotremata Guinot, 1977, com uma organização estritamente apendicular e com duas aberturas presentes: uma abertura genital (gonóporo feminino) na coxa do terceiro pereópodo, e outra abertura esternal (a espermateca) tegumentar, sem conexões com os ovidutos, e nesse caso, pareada, ou seja, a presença de duas espermatecas uma de cada lado do corpo do animal. (Guinot *et al.* 2013; McLay & Becker 2015).

Trabalhos mais recentes como o de Becker & Scholtz (2016), mostraram pela primeira vez, um estudo detalhado utilizando tomografia computadorizada da espermateca de Podotrematas da superfamília Homoloidea.

A seguir, demonstramos os resultados obtidos e descrevemos os aspectos morfológicos dos receptáculos seminais nas diferentes superfamílias do clado Astacidea (utilizando sempre como comparação a espécie *N. norvegicus*).

3.7.7 *Annulus ventralis*

Embora a natureza torácica do *annulus ventralis* esteja bem estabelecida, sua origem a partir do esqueleto axial é pouco conhecida. Em um dos primeiros estudos, Andrews (1905) descreveu diversos aspectos da morfologia externa e do desenvolvimento do *annulus ventralis* em *Cambarus affinis*, sem, entretanto, elucidar a origem morfológica do órgão. Ele reconheceu a função e a natureza esquelética do *annulus ventralis* ao mencionar que este receptáculo de esperma além de ter o “formato de uma placa alongada transversalmente com uma área central deprimida na parte de trás, é uma bolsa epidérmica dobrada que se abre para o exterior por uma fenda estreita”.

Andrews, também comenta que em toda a área deprimida ocorre uma linha em ziguezague, que é, na realidade, uma sutura fechada de onde uma fenda leva para dentro, um tubo curvo (Fig 9-B).

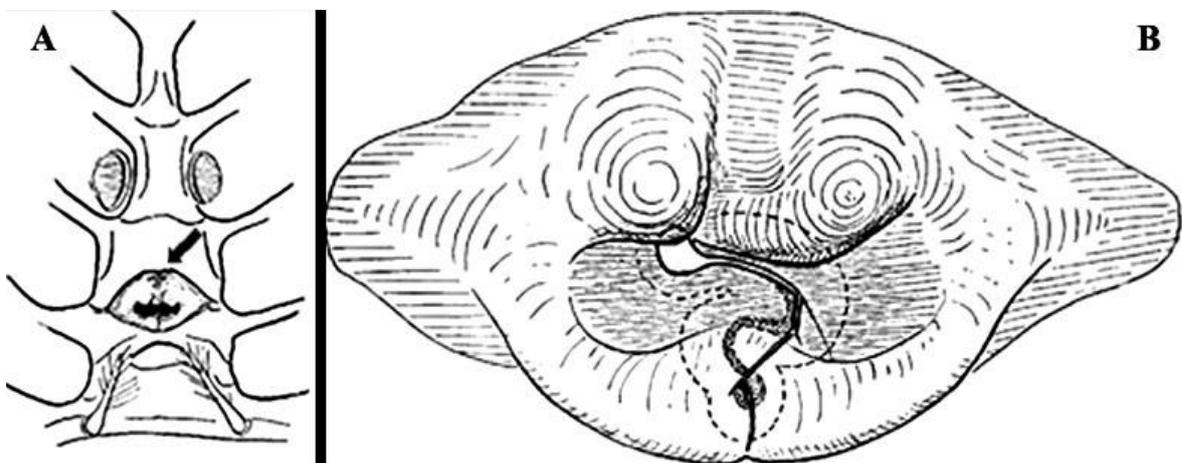


Figura 9. Figura baseada na morfologia externa de uma espécie de *Cambarus gracilis*. A, externo de uma fêmea, seta preta aponta para a região onde se encontra o *annulus ventralis*. B, aspecto do *annulus ventralis* em detalhe. Adaptado de Andrews (1905).

Alguns autores subsequentes definiram o *annulus ventralis* como uma espermateca típica de Cambaridae (o único Astacidea com espermateca). E a descreveram também como sendo unipareada geralmente presente na parte ventral do cefalotórax entre os

pereopodos 4 e 5 (esternitos torácicos 7 e 8) (Andrews 1906; Reynolds 2002; Scholtz 2002; Vogt *et al.* 2018).

Mais recentemente, Vogh *et al.* (2004) descreveram o *annulus ventralis* como uma estrutura que se desenvolve a partir da parte posterior do sétimo segmento torácico e que permanece ligada ao quarto pereópodo. O estudo foi realizado com a espécie de lagostim *Procambarus fallax* (Hagen 1870), de reprodução partenogenética, e que é encontrado basicamente em populações de aquário.

Ao investigar os caracteres sexuais externos dessa espécie os autores descreveram: “como acontece em todas as famílias de lagostins, os gonóporos estão localizados nas coxas do terceiro par de pereópodos, e além disso, há uma espermateca não pareada ou espermatéca ímpar, o *annulus ventralis* que está presente no lado ventral do cefalotórax entre os pereópodos 4 e 5 e segmentos torácicos 7 e 8”. Esse trabalho adicionalmente mencionou a presença de uma “crista” transversal paralela que se desenvolve a partir do oitavo segmento, não deixando claro se os dois segmentos torácicos estão de fato realmente envolvidos na formação do *annulus ventralis* ou não (Fig 10).

No trecho acima verificamos que os autores utilizam o termo “espermateca”, mesmo quando claramente descrevem o órgão feminino com o termo “*annulus ventralis*”. Esses estudos mostraram a complexidade de como essas estruturas são denominadas. Eles acabam por descrever as características externas dos órgãos sem referências da estrutura interna, resumindo o órgão a apenas sua função, sem interesse a origem morfológica e aspectos de homologia.

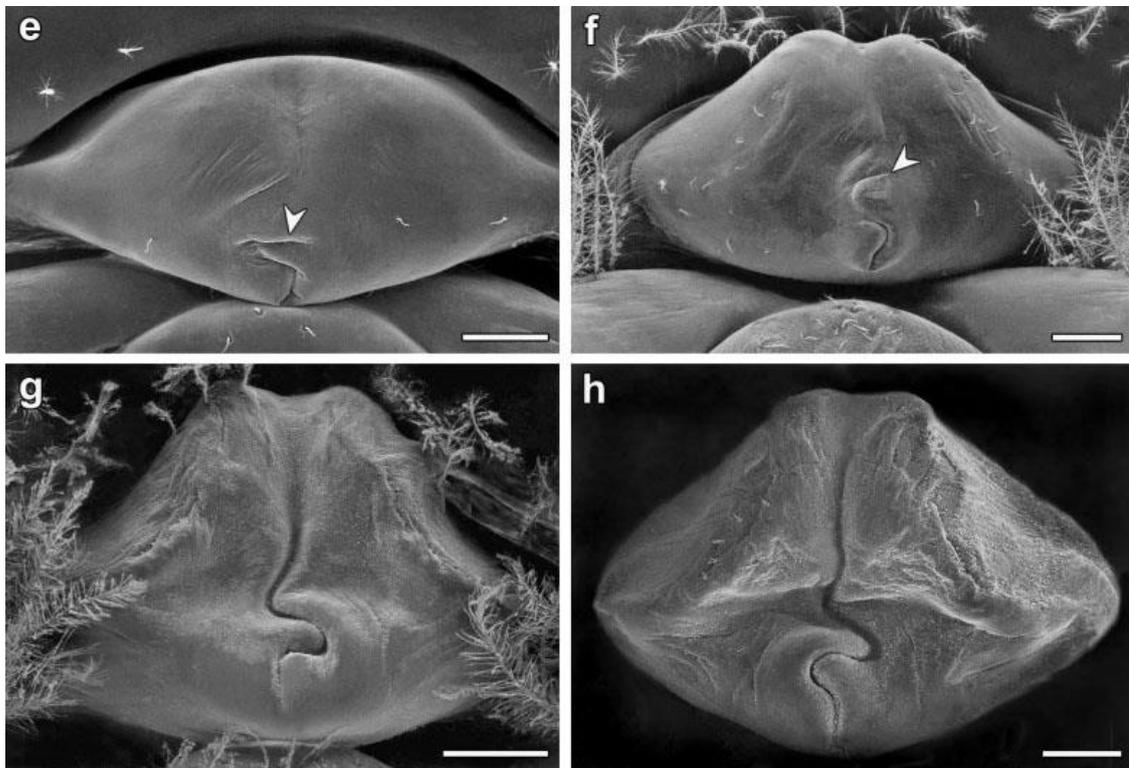


Figura 10. Desenvolvimento do *annulus ventralis* em *Procambarus fallax* (Hagen, 1870). E e F, as setas brancas apontam para a formação da entrada do *annulus ventralis* ainda em juvenis da espécie. E, juvenil de 1,9 cm CT escala 100 μ m. F, juvenil de 3,9 cm de CT escala 200 μ m. G e H, fêmeas adultas de 4,6 e 6,8 de CT respectivamente revelando o sulco central de forma mais proeminente. Escala 200 μ m. Adaptado de Vogh *et al.* (2004).

4 RESULTADOS

4.1 *Enoplometopus antillensis* Lütken, 1865

4.1.1 Sétimo e oitavo esternitos torácicos

Áreas compostas por importante dimorfismo sexual, a fêmea apresenta claras diferenças nessa região. Representamos essas áreas coloridas nas figuras para facilitar a visualização, o esternito torácico de número 7 sempre em amarelo e o de número oito sempre em vermelho (Fig 12).

O sétimo e oitavo segmentos torácicos (assim como os demais) podem ser identificados facilmente pela posição dos pares de pereópodos (na figura apresentados do número 1 ao número 5). No oitavo segmento, encontra-se o par de pereópodos de número 5, no sétimo segmento, o par de pereópodos de número 4 e assim sucessivamente. A região anterior do oitavo segmento está conectada ao sétimo segmento torácico, e esse, conectado ao sexto segmento e assim sucessivamente.

Como nesse estudo estamos focados no receptáculo seminal, todas as descrições a seguir serão referentes às características das fêmeas. Outra característica do sexo, é a presença do gonóporo feminino, encontrado na região do sexto segmento torácico localizado ao lado do pereópodo de número 3 (região arredondada indicado pela seta Fig 12-A).

Na parte posterior do oitavo esternito, verifica-se uma área mais calcificada que está conectada ao abdômen, nas laterais, estão os côndilos (região que se conecta ao par de pereópodos de número 5). A parte inferior, sofre um afinamento em direção ao sétimo esternito e é bastante reduzida quando comparada com outras espécies em Astacidea (Fig 12).

O sétimo esternito, por sua vez, possui um formato triangular, e é cerca de 4 vezes maior que a região do oitavo (bastante avançada quando comparada com outras espécies em Astacidea). Tem a base cindida para se conectar ao esternito de número 8, e conecta-se tão justamente que aparentemente não deixa nenhum pequeno espaço que sirva de entrada

para a espermateca. Por outro lado, a própria região do esternito 7 onde está localizada a espermateca, apresenta um sulco longitudinal longo, por toda a extensão, e possui uma região pouco calcificada e muito membranosa, que pode permitir a entrada do espermatóforo na cavidade (seta preta na figura indica essa região Fig 11D e Fig 12A). Na visão dorsal apresentada pela figura 12B, não conseguimos ver tão claramente a espermateca como nas imagens de outros Astacidea desse presente trabalho, porém, trata-se de uma espermateca realmente avantajada (característica que comprovamos também durante a dissecação) e que ocupa praticamente toda a extensão do esternito de número 7.

Os interesternitos torácicos do sétimo e oitavos segmentos apresentam-se formados por duas folhas ou cutículas tegumentares. No caso dos interesternitos, há a formação de fragma que originará a espermateca, formada pela união e conseqüente separação dessas duas cutículas tegumentares.

Em *E. antillensis*, o segmento de número 7 sofre grande modificação para a formação da camara da espermateca e contribui com a maior porcentagem na formação desta, o segmento de número 8, por sua vez contribui com apenas uma pequena parte dessa formação.

A espermateca de *E. antillensis* é bem maior quando comparada com a espermateca de *N. norvegicus*, mesmo em fêmeas de tamanhos similares, o que sugere diferenças em aspectos reprodutivos nessas duas espécies. Aparecem como áreas espessas e bem calcificadas (em detrimento da sua formação de folha tegumentar dupla). São também, estruturas achatadas em forma de lâmina e que se encontram transversais em relação ao eixo do corpo.

4.1.2 Espermateca

No presente estudo, mostramos pela primeira vez a existência de uma espermateca na espécie *E. antillensis*. O órgão apresenta a mesma origem morfológica daquela encontrada na espécie *N. norvegicus*: é uma estrutura intersegmentar, formada pelos segmentos

torácicos adjacentes 7 e 8 (senso Tavares & Secretan 1993; Guinot & Quenette 2005). A câmara formada pelo fragma 7/8, cria um espaço para receber o espermatóforo.

As espermatecas de *E. antillensis* e *N. norvegicus* diferem entre si. A de *E. antillensis* é bem maior quando comparada a de *N. norvegicus* e a câmara de sua espermateca não apresenta o mesmo aspecto globoso, isso porque, em *E. antillensis*, a maior parte do fragma 7/8 é composta pelo esternito de número 7, que é bem modificado, e que acaba contribuindo com a maior parte da formação da espermateca.

Maior quando comparada a *N. norvegicus* (que é formada por uma placa concava e outra convexa). A espermatecas de *E. antillensis* não possui um formato globoso, os intraesternitos estão unidos de forma que o esternito de número 7 contribui com a maior parte.

4.1.3 Observações

Geralmente encontrados em plataforma rochosas e recifes, de 30 até 200 metros. As lagostas do gênero *Enoplometopus* são conhecidos por suas cores atraentes, e são umas das poucas lagostas vendidas no comércio de aquários (Calado 2003).

Giraldes *et al.* (2012), estudando a composição dos crustáceos decápodos nos recifes de Porto de Galinhas, Pernambuco, Brasil, registrou essa espécie como rara e de baixa abundância. Em países de língua inglesa as espécies de *Enoplometopus* são conhecidas popularmente como “dwarf reef lobster” e “red reef lobster”, em Portugal como “lagosta recifal de fogo”, e no Brasil como “lagosta palhaço” (Melo 1999; Chan & Wahle 2011).

Devido ao seu comportamento noturno e enigmático são difíceis de se obter, e sua captura é feita geralmente por mergulho ou snorkeling para serem então, vendidas aos países onde há uma demanda por eles, onde alcançam um alto valor no mercado internacional (Melo 1999). A maioria das espécies incluindo *Enoplometopus antillensis* apresentam comportamento agonístico, sendo altamente agressivos o que faz com que aquaristas recomendem a manutenção de apenas um animal por tanque (Calado 2003).

Existe uma carência de conhecimento sobre as espécies pertencentes a esse gênero mesmo que em âmbito mundial. No Brasil, o status de conservação da espécie *Enoplometopus antillensis* Lütken, 1865, foi avaliado na reunião do ICMBio, ocorrida em 2010.

4.1.4 Distribuição

Atlântico Ocidental Bermuda e Flórida até a Venezuela e Brasil (do Ceará até o Rio de Janeiro, incluindo o arquipélago de Fernando de Noronha, Atol das Rocas, e as ilhas Oceânicas de Trindade e Martins Vaz. (Fausto Filho 1970; Melo 1999; Coelho *et al.* 2007). Atlântico Central-Ilhas de Ascensão e de Santa Helena. Atlântico Oriental desde a Ilha da Madeira até o Golfo de Guiné (Calado 2006; Gregati *et al.* 2006).

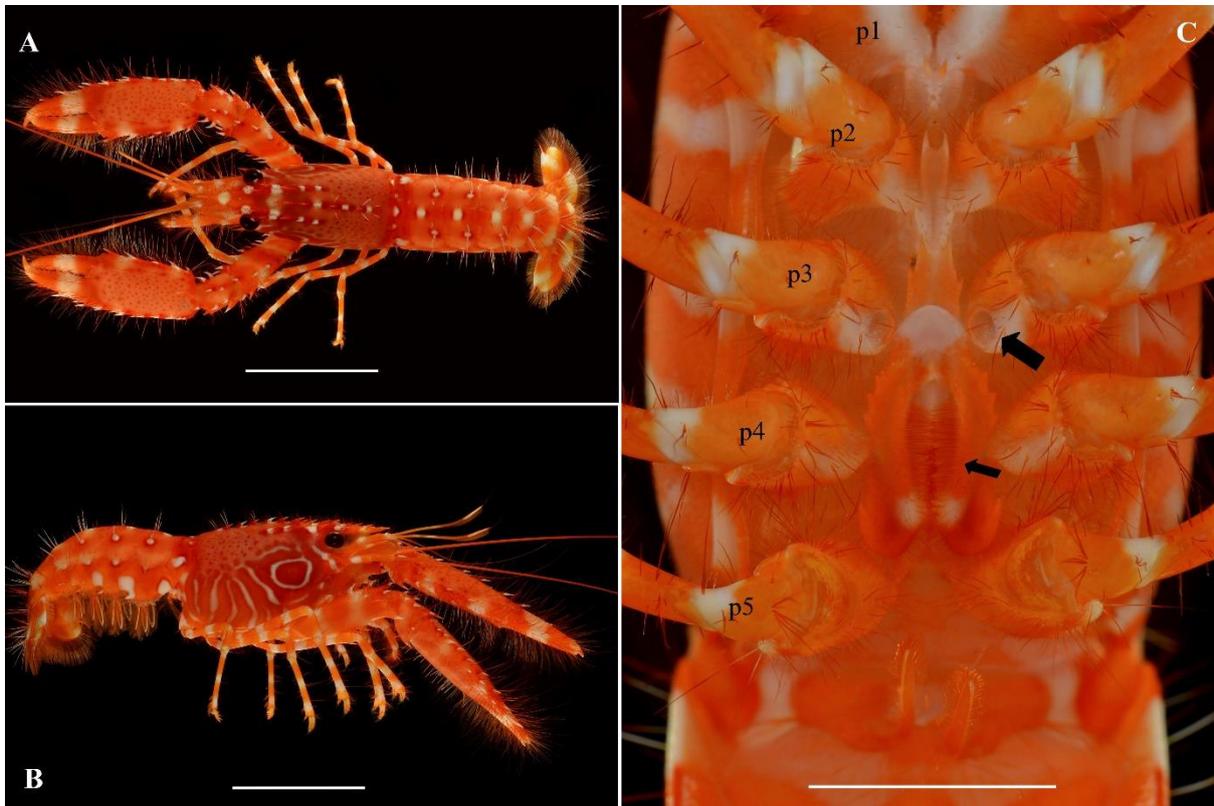


Figura 11. *Enoplometopus antillensis* Lütken, 1865 MZUSP 40270, espécime adquirido no mercado pet de aquários. A, visão dorsal. B, visão lateral. C, visão ventral com detalhe para localização dos pereópodos e espermateca, a seta maior aponta o gonóporo feminino (sempre presente na altura do pereópodo de número 3) e seta menor aponta a região da espermateca. Escala A-B 30 mm (referente ao comprimento da carapaça). D, 6.5 mm (referente ao comprimento da região da espermateca medido longitudinalmente).

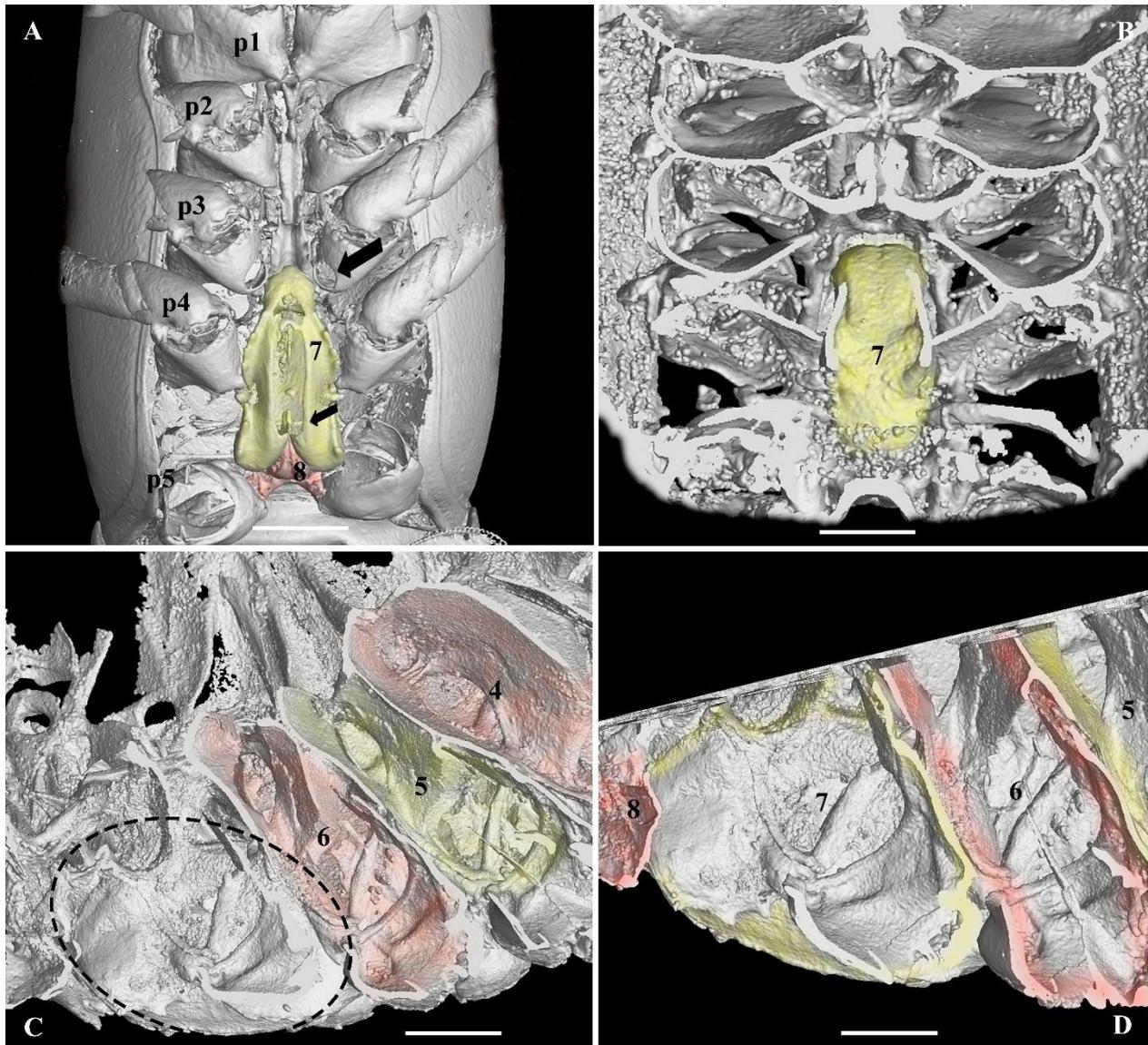


Figura 12. *Enoplometopus antillensis* Lütken, 1865 MZUSP 12966. Esternitos torácicos pares sempre representados em vermelho e ímpares em amarelo. A, cefalotórax de uma fêmea em visão ventral, seta maior aponta posição do gonoporo feminino, seta menor aponta presença de sulco longitudinal (entrada da espermateca). B, cefalotórax de uma fêmea em visão dorsal (carapaça removida com destaque para a região da espermateca). C, corte longitudinal (visão antero posterior) a linha pontilhada preta formando uma elipse aponta região da espermateca, esternitos 6, 5 e 4 também são evidenciados. D, corte longitudinal (visão antero posterior) detalhe da câmara da espermateca evidenciando a contribuição dos segmentos 7 e 8 para a formação do órgão (esternitos 6 e 5 também representados). Escala A 4 mm, B 2.0 mm, C 3.0 mm, D 2.0 mm.

4.2 *Homarus americanus* H. Milne Edwards, 1837

4.2.1 Sétimo e oitavo esternitos torácicos

Áreas compostas por importante dimorfismo sexual, a fêmea apresenta claras diferenças nessa região. Representamos essas áreas coloridas nas figuras para facilitar a visualização, o esternito torácico de número 7 sempre em amarelo e o de número oito sempre em vermelho (Fig 14).

O sétimo e oitavo segmentos torácicos (assim como os demais) podem ser identificados facilmente pela posição dos pares de pereópodos (na figura apresentados do número 1 ao número 5). No oitavo segmento, encontra-se o par de pereópodos de número 5, no sétimo segmento, o par de pereópodos de número 4 e assim sucessivamente. A região anterior do oitavo segmento está conectada ao sétimo segmento torácico, e esse, conectado ao sexto segmento e assim sucessivamente.

Como nesse estudo estamos focados no receptáculo seminal, todas as descrições a seguir serão referentes às características das fêmeas. Outra característica do sexo, é a presença do gonóporo feminino, encontrado na região do sexto segmento torácico localizado ao lado do pereópodo de número 3 (região arredondada indicado pela seta Fig 14-A).

Na parte posterior do oitavo esternito, verifica-se uma área mais calcificada que está conectada ao abdômen, nas laterais, estão os côneilos (região que se conecta ao par de pereópodos de número 5). A parte inferior, sofre um afinilamento em direção ao sétimo esternito.

O sétimo esternito, por sua vez, possui um formato triangular e tem a base cindida para se conectar ao esternito de número 8, e conecta-se tão justamente que aparentemente não deixa nenhum pequeno espaço que sirva de entrada para a espermateca. Por outro lado, apresenta um sulco longitudinal longo, por toda a extensão do esternito de número 7, mas que sofre um pequeno afinilamento no centro dessa extensão, dividindo o sulco em duas partes. Esse sulco, pode permitir a entrada do espermatóforo em algum momento do seu estágio de desenvolvimento (menor seta na figura indica a região do sulco Fig 14-A).

Os interesternitos torácicos do sétimo e oitavos segmentos apresentam-se formados por duas folhas ou cutículas tegumentares. No caso dos interesternitos, há a formação de fragma que originará a espermateca, formada pela união e consequente separação dessas duas cutículas tegumentares (Fig 14-C). Nessa figura, podemos ver claramente todos os esternitos torácicos do número 8 ao número 4.

Em *H. americanus*, o interesternito de número 7 sofre grande modificação para a formação da câmara da espermateca contribuindo para grande parte da sua formação (Fig 14-D). O segmento de número 8, também contribui, porém, a região do esterno (uma placa ventral rígida que protege a região inferior do corpo é bem mais extensa) .

A espermateca de *H. americanus* é diferente quando comparada a espermateca de *N. norvegicus* (que é formada por uma placa concava e outra convexa). A espermatecas de *H. americanus* não possuem um um formato globoso, e os intraesternitos estão unidos de forma distinta.

4.2.2 Espermateca

No presente estudo, mostramos pela primeira vez a existência de uma espermateca na espécie *H. americanus*. A espermateca apresenta a mesma origem morfológica daquela encontrada em *N. norvegicus*, é uma estrutura intersegmentar, formada pelos segmentos torácicos adjacentes 7 e 8 (senso Tavares & Secretan 1993; Guinot & Quenette 2005). A câmara formada pelo fragma 7/8, cria um espaço para receber o espermatóforo.

As espermatecas de *H. americanus* e *N. norvegicus* diferem entre si. A espécie *H. americanus* não apresenta uma esmermatéca com aspecto globoso assim como em *N. norvegicus*. Isso porque, a forma como os esternitos de número sete e oitos estão ligados é bem distinta.

Em *H. americanus*, o interesternito de número sete modifica-se, e em vez de formar uma placa côncava como *N. norvegicus*, se aproxima mais a forma de um ângulo de 90° (Fig 14-D). Em *N. novergicus*, os interesternitos em forma concava, ao juntar-se, atribui-lhe um

formato globoso. Em *H. americanos* os interesternitos estão em formato de ângulo, ao juntar-se, faz com que aparente um formato próximo ao retangular.

4.2.3 Observações

Encontrados em vários tipos de fundo, especialmente substratos rochosos em profundidades de (de 4 a 50 m mais comumente) mas podem ser encontrados em profundidades maiores de até 600 m. Poucos invertebrados têm atraído tanta atenção ao longo de tantos anos como a espécie *H. americanus*, essa espécie, provavelmente, é uma das mais bem estudadas espécies de todos os tempos (Cooper & Uzman 1971, Helluy & Beltz 1991, Nicosia & Lavalli 1999, Wolfe *et al.* 2019).

Muitas das informações a respeito deles são provenientes de estudos relacionados à pesca utilizando armadilhas ou redes de arrasto como ferramentas de amostragem, e, que detalham na maioria das vezes, a demografia populacional da espécie e sua diminuição, padrões sazonais de muda, além de relações de ecologia, comportamento, aquicultura dentre outras informações (Cooper & Uzman 1971, Helluy & Beltz 1991, Nicosia & Lavalli 1999, Wolfe *et al.* 2019).

As fêmeas ovígeras são encontradas durante todo o ano e é uma das pescarias de crustáceos mais importantes do Atlântico Norte (Tavares 1993, Scarratt 1996, Nicosia & Lavalli 1999). A pesca de espécies do gênero *Homarus* é uma das maiores do mundo, administrada por agências estaduais e federais dos EUA e Canadá que regulamentam tamanho mínimo de coleta e a proibição da captura de fêmeas ovígeras e de espécimes com ecdise, o que garante alguma proteção aos estoques naturais (Cooper & Uzman 1971, Scarratt 1996, Nicosia & Lavalli 1999).

4.2.4 Distribuição

Atlântico Ocidental desde Newfoundland (Canadá) até a Carolina do Norte (EUA).
(Tavares 1993).

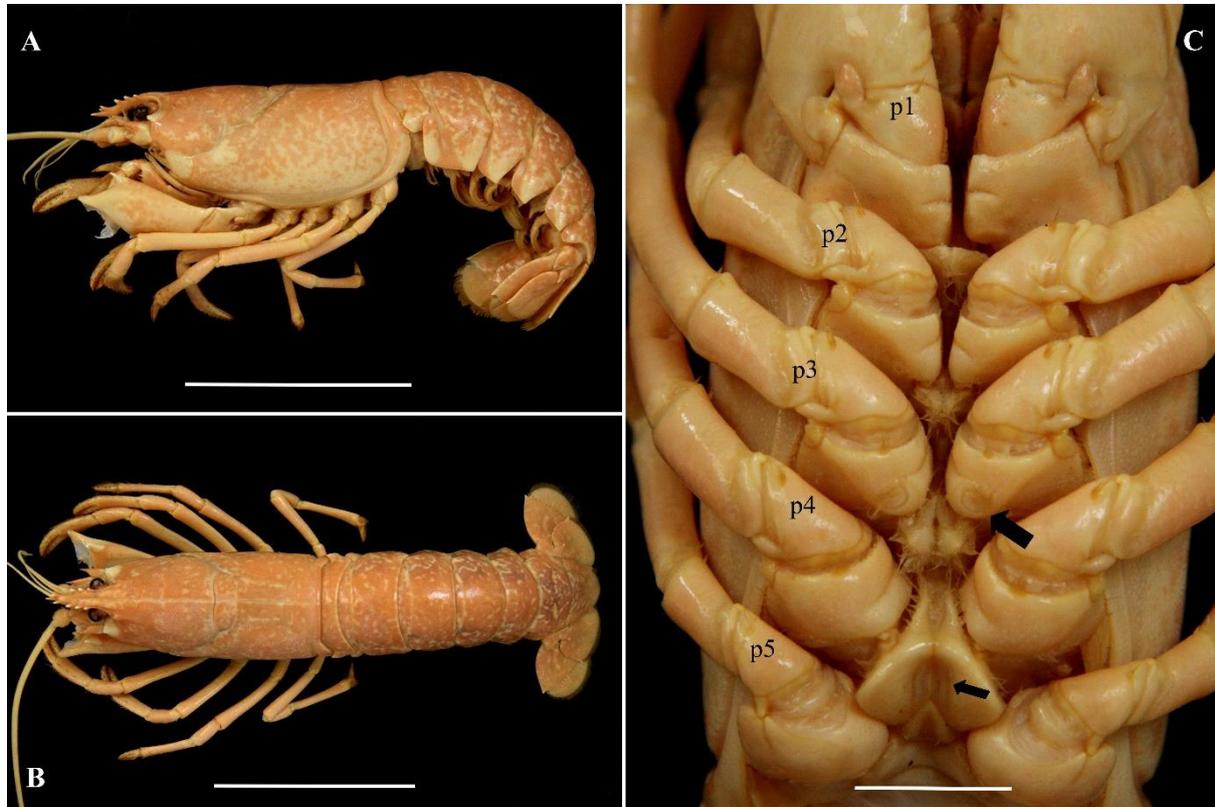


Figura 13. *Homarus americanus* H. Milne Edwards, 1837 MZUSP 40267. A, visão lateral. B, visão dorsal. C, visão ventral com detalhe para localização dos pereópodos e espermateca. Seta maior aponta o gonópore feminino, (sempre presente na altura do pereópodo de número 3) e seta menor aponta a região da espermateca. Escala A-B, 74 mm (referente ao comprimento da carapaça). D, 13.1 mm (referente ao comprimento da região da espermateca medido longitudinalmente).

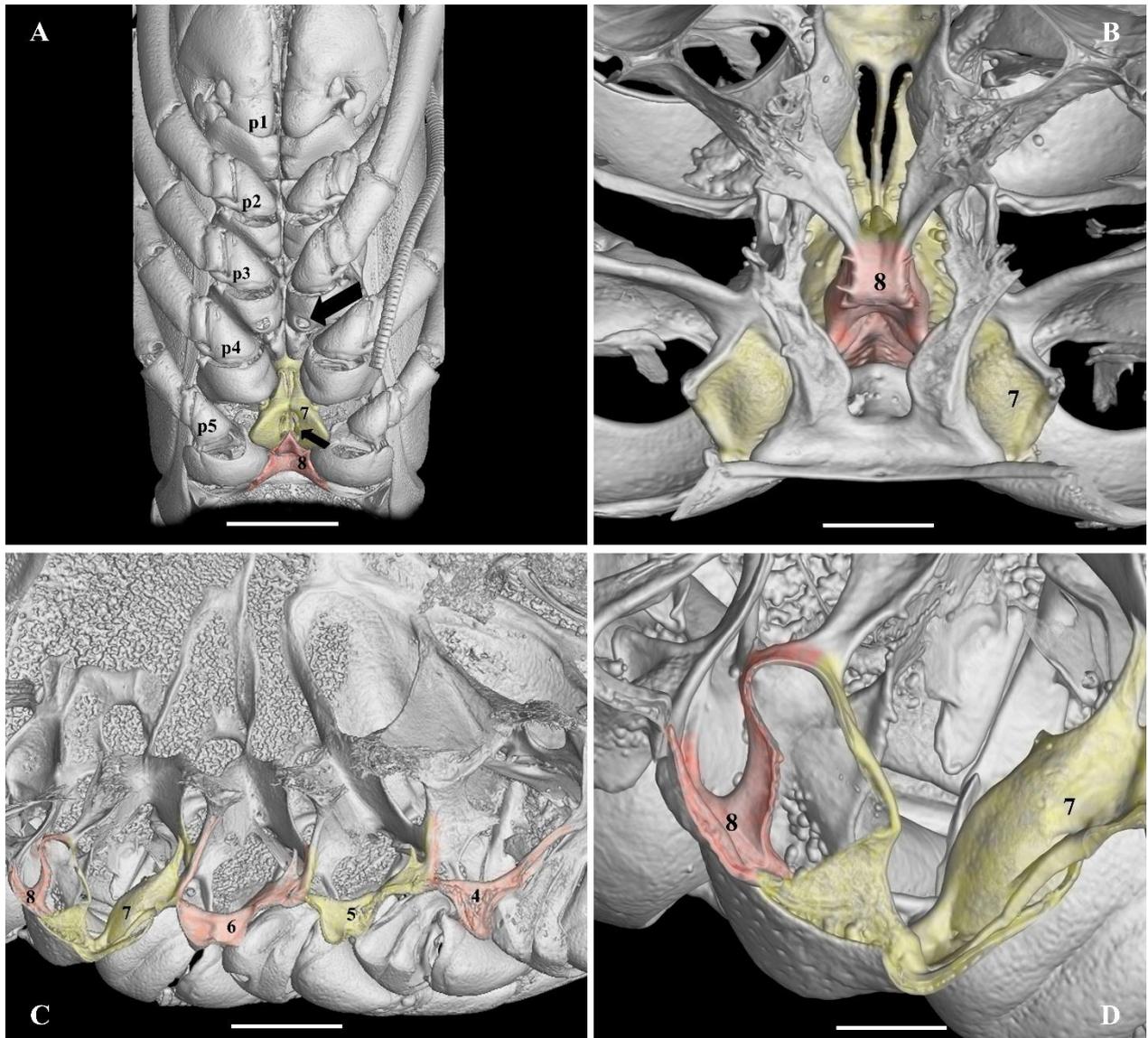


Figura 14. *Homarus americanus* H. Milne Edwards, 1837 MZUSP 40267. Esternitos torácicos pares sempre representados em vermelho e ímpares em amarelo. A, cefalotórax de uma fêmea em visão ventral, seta maior aponta posição do gonoporo feminino, seta menor aponta presença de sulco longitudinal (possível entrada da espermateca). B, cefalotórax de uma fêmea em visão dorsal (carapaça removida com destaque para a região da espermateca). C, corte longitudinal (visão antero posterior) mostrando em detalhe os esternitos torácicos de 8 até 4. D, corte longitudinal (visão antero posterior) detalhe da câmara da espermateca evidenciando a contribuição dos segmentos 7 e 8 para a formação do órgão. Escala A 15 mm, B 4 mm, C 8mm, D 3 mm.

4.3 *Metanephrops rubellus* (Moreira, 1903)

4.3.1 Sétimo e oitavo segmentos torácicos

Áreas compostas por importante dimorfismo sexual, a fêmea apresenta claras diferenças nessa região. Representamos essas áreas coloridas nas figuras para facilitar a visualização, o esternito torácico de número 7 sempre em amarelo e o de número oito sempre em vermelho (Fig 16).

O sétimo e oitavo segmentos torácicos (assim como os demais) podem ser identificados facilmente pela posição dos pares de pereópodos (na figura apresentados do número 1 ao número 5). No oitavo segmento, encontra-se o par de pereópodos de número 5, no sétimo segmento, o par de pereópodos de número 4 e assim sucessivamente. A região anterior do oitavo segmento está conectada ao sétimo segmento torácico, e esse, conectado ao sexto segmento e assim sucessivamente.

Como nesse estudo estamos focados no receptáculo seminal, todas as descrições a seguir serão referentes às características das fêmeas. Outra característica do sexo, é a presença do gonóporo feminino, encontrado na região do sexto segmento torácico localizado ao lado do pereópodo de número 3 (região arredondada indicado pela seta Fig 16-A).

A região posterior do oitavo esternito, apresenta uma área mais calcificada que está conectada ao abdômen, nas laterais, estão os condilos (região que se conecta ao par de pereópodos de número 5. A região anterior, sofre um afunilamento em direção ao sétimo esternito terminando em um formato arredondado, se visto lateralmente, esse afunilamento é comporta uma abertura em sua ponta.

O sétimo esternito, por sua vez, possui um formato triangular, tendo a base cindida e se conecta ao esternito de número 8, porém, deixando um pequeno espaço que serve para a entrada da espermateca (veja a entrada da espermateca na Fig 16-A em verde, apontada pela seta).

Os interesternitos torácicos do sétimo e oitavos segmentos apresentam-se formados por duas folhas ou cutículas tegumentares. No caso dos interesternitos, há a formação de

fragma que originará a espermateca, formada pela união e conseqüente separação dessas duas cutículas (Fig 16-C).

Em *M. rubellus* os interesternitos 7 e 8 estão justapostos ao longo de uma grande extensão (veja essa justaposição nas figs 16-D). Essa característica não possibilita a formação de uma espermateca ampla ou globosa. Ao contrário, na espécie *N. norvegicus* (que veremos a seguir) quase todo o fragma 7/8 se separa para formar a câmara da espermateca e somente uma pequena porção distal permanece unida como fragma 7/8.

Em *M. rubellus*, os interesternitos 7 e 8 quase não se separam, e são formados por uma placa côncava (esternito 7) e outra convexa (esternito 8) possibilitando então, a formação de uma espermateca muito reduzida quando comparada a espermateca de *N. norvegicus*. O interesternito 7 apresenta uma área membranosa e muito pouco calcificada, e se deposita sobre esternito 8 formando uma espermateca em formato de curva. (Veja em detalhe essa área apontada pela seta preta na Fig 16-D).

4.3.2 Espermateca

No presente estudo, mostramos pela primeira vez a existência de espermateca em *M. rubellus*. O órgão apresenta a mesma origem morfológica daquela encontrada em *N. norvegicus*, ou seja, é uma estrutura intersegmentar, formada pelos segmentos torácicos adjacentes 7 e 8 (senso Tavares & Secretan 1993; Guinot & Quenette 2005). A câmara formada pelo fragma 7/8, cria um espaço para receber o espermatóforo.

As espermatecas de *M. rubellus* e *N. norvegicus* diferem entre si. A câmara da espermateca de *M. rubellus* é muito menor em volume e não tem o mesmo aspecto globoso, isso porque, em *M. rubellus* a maior parte do fragma 7/8 não se separa para formar a câmara da espermateca, ou seja, o "teto" da câmara se prolonga por uma grande porção fragmal em direção ao interior do corpo (Fig 16-D).

Pelo fato de ser diminuta, não se consegue ver com facilidade na Fig 16-B, quando mostramos a espermateca em vista dorsal com a carapaça removida. Ao contrário, quando fizemos esse mesmo recorte na espécie *N. norvegicus*, é notório perceber a câmara que é

formada, originando toda a espermateca. Aqui, em *M. rubellus*, apontamos com uma seta, onde se encontra a espermateca na (Fig 16-B).

A espermateca de *M. rubellus* é formada por uma placa concava e outra convexa, e não possui um formato globoso. Os Intraesternitos estão unidos formando uma folha tegumentar dupla na maior parte da sua extensão. O interesternito 7 apresenta uma área membranosa e muito pouco calcificada, e se deposita sobre o esternito 8 formando uma espermateca em formato de curva.

A espermateca dessa espécie foi uma das mais complexas de se identificar, isso porque, a contribuição do interesternito de número 7, é quase imperceptível. Pelo fato dessa estrutura apresentar-se de forma pouco calcificada, e quase que completamente membranosa, ela não aparecia com facilidade nas imagens da tomografia computadorizada, por isso, a necessidade de sempre analisar o espécime dissecado se fez presente nesse estudo, com intuito de sempre complementar as interpretações das imagens.

4.3.3 Observações

É encontrado ocupando águas entre 50 até 270 m de profundidade e, preferencialmente, associado a substratos de areia ou lama, onde escava suas tocas com 25 a 30 cm de profundidade de onde saem apenas para alimentação e cópula. Apesar de serem animais solitários, uma vez que ocupam individualmente suas tocas escavadas no substrato, também pode acontecer a ocorrência de múltipla ocupação dessas tocas (Severino-Rodrigues *et al.* 2007).

No Brasil, *M. rubellus* destaca-se pela grande importância na pesca comercial (inclusive para importação), com maior esforço pesqueiro situado ao longo da costa sudeste e sul do Brasil (Williams 1986; Dall'Occo *et al.* 2007). Essa espécie é comumente pescada pela frota industrial de arrasto duplo que tem como alvos os camarões *Farfantepenaeus paulensis* e *F. brasiliensis*, e que opera do norte do Rio de Janeiro até o sul do Rio Grande do Sul (Perez & Pezzuto, 1998, 2006).

Com a diminuição das capturas das espécies de camarão, a frota camaroeira passou a atuar com maior intensidade sobre *M. rubellus*. Foi constatado que a pesca inclui majoritariamente indivíduos adultos aptos à reprodução, com baixa ocorrência de indivíduos imaturos em geral, sugerindo que o desenvolvimento de *M. rubellus* ocorre em maiores profundidades do que a área de pesca (Furquim 2008, Severino-Rodrigues *et al.* 2016). A pesca industrial é a maior ameaça para esta espécie, tanto pela sua captura e comércio, quanto a degradação do seu habitat.

Ao contrário de outras espécies de interesse pesqueiro, informações sobre a biologia de *M. rubellus* são escassas, poucas são as publicações relacionadas a reprodução ou crescimento e existe a necessidade de uma regulamentação pesqueira, contudo, ainda não existem dados que possam demonstrar um declínio populacional da espécie no Brasil (Santana *et al.* 2016).

4.3.4 Distribuição

Distribui-se no Atlântico Ocidental, no Brasil (do Espírito Santo ao Rio grande do Sul) Uruguai e Argentina (Tavares 1998; Melo 1999; Dall’Occo *et al.* 2007).

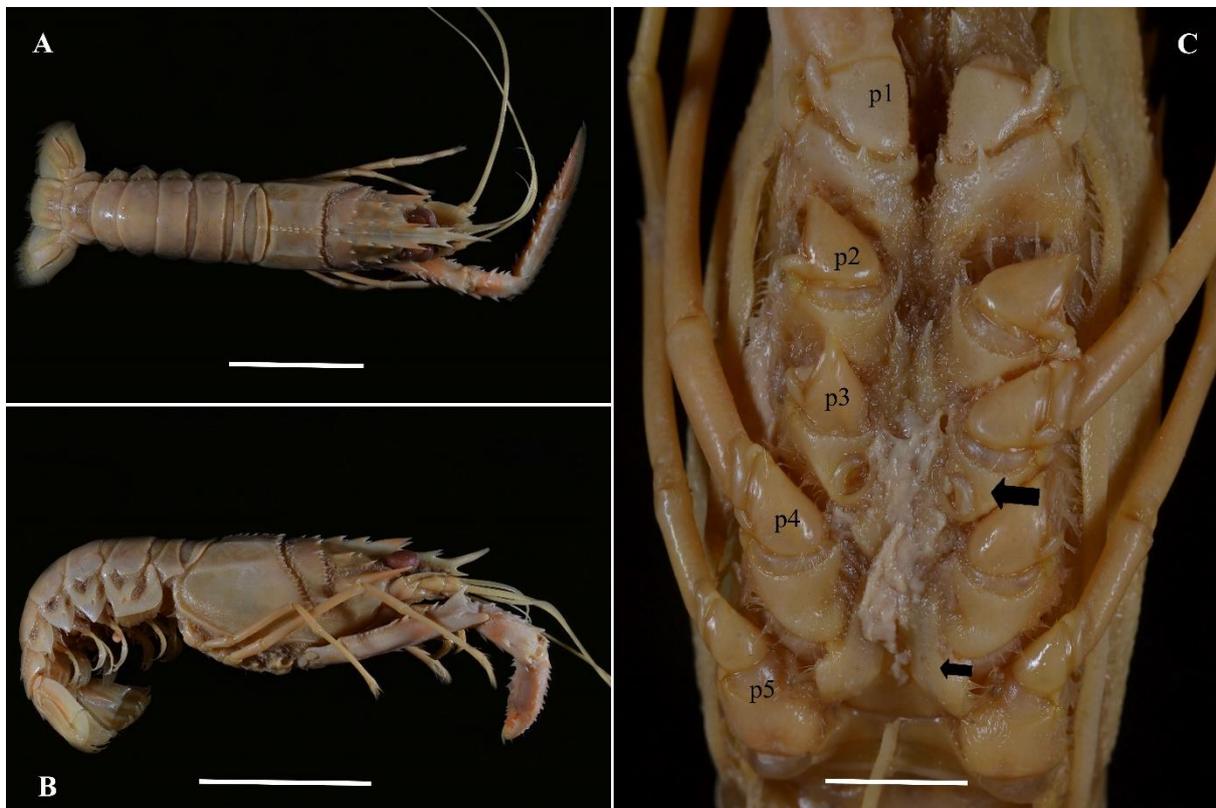


Figura 15. *Metanephrops rubellus* (Moreira, 1903) MZUSP 5059. A, visão dorsal. B, visão lateral. C, visão ventral com detalhe para localização dos pereópodos e espermateca. Seta maior aponta o gonóporo feminino, (sempre presente na altura do pereópodo de número 3) e seta menor aponta a região da espermateca. Escala A-B, 28 mm (referente ao comprimento da carapaça). D, 5.0 mm (referente ao comprimento da região da espermateca medido longitudinalmente).

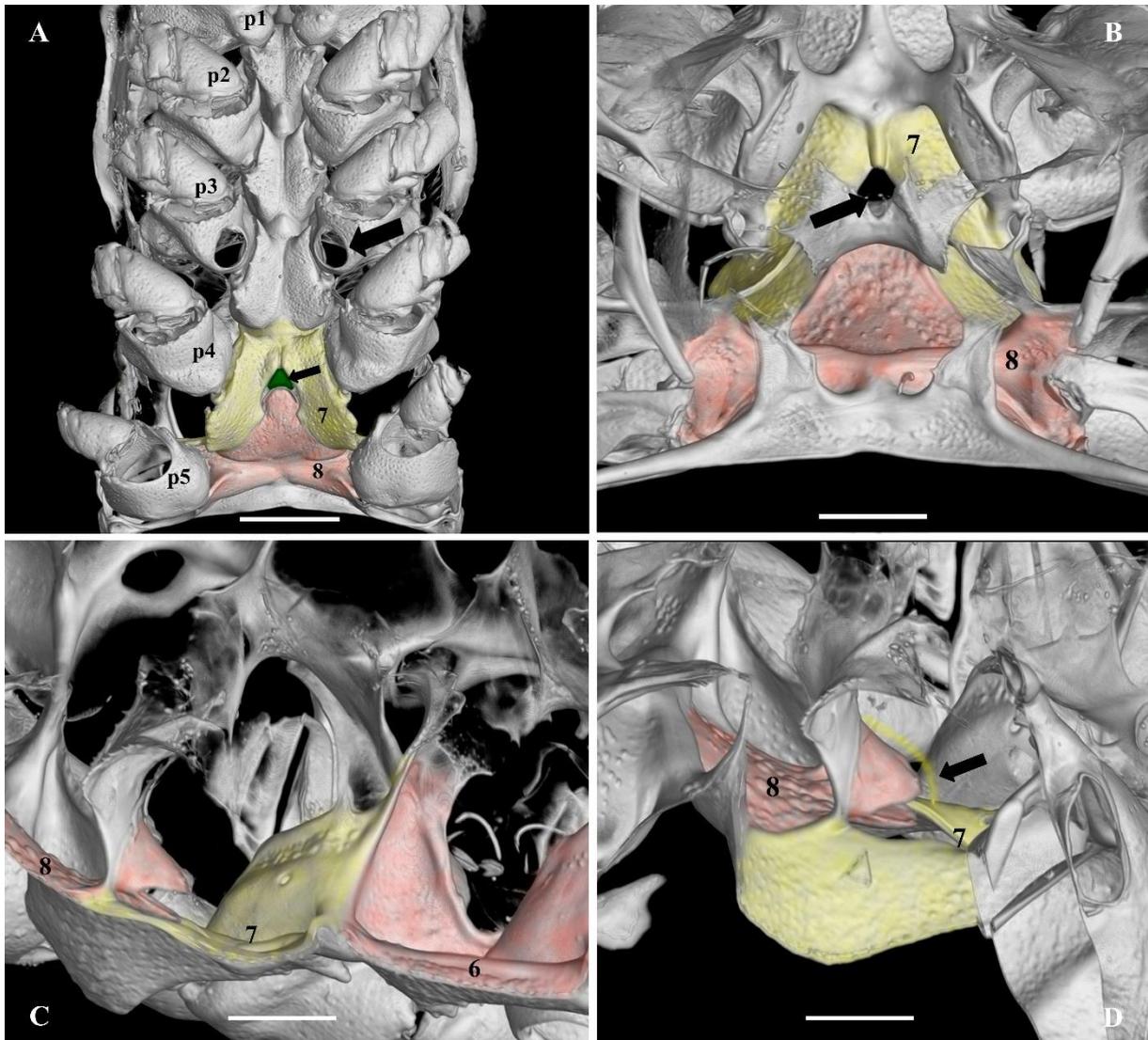


Figura 16. *Metanephrops rubellus* (Moreira, 1903) MZUSP 5059. Esternitos torácicos pares sempre representados em vermelho e ímpares em amarelo. A, cefalotórax de uma fêmea em visão ventral, seta maior aponta posição do gonoporo feminino, seta menor aponta a entrada da espermateca em verde. B, cefalotórax de uma fêmea em visão dorsal (carapaça removida com destaque para a região onde se encontra a espermateca, porém, imperceptível nesse ponto de vista por ser bem diminuta). C, corte longitudinal (visão antero posterior) mostrando em detalhe os esternitos torácicos 8, 7 e 6. D, corte longitudinal (visão antero posterior) detalhe da câmara da espermateca evidenciando a contribuição dos segmentos 7 e 8 para a formação do órgão, a seta aponta parte membranosa e pouco calcificada do interesternito 7 (em amarelo) que se deposita sobre o interesternito 8 formando uma espermateca diminuta em forma de curva. Escala A 5.5 mm, B 2.5mm, C 2.0 mm, D 1.0 mm.

4.4 *Nephrops norvegicus* (Linnaeus, 1758)

4.4.1 Sétimo e oitavo segmentos torácicos

Áreas compostas por importante dimorfismo sexual, a fêmea apresenta claras diferenças nessa região. Representamos essas áreas coloridas nas figuras para facilitar a visualização, o esternito torácico de número 7 sempre em amarelo e o de número oito sempre em vermelho (Fig 18).

O sétimo e oitavo segmentos torácicos (assim como os demais) podem ser identificados facilmente pela posição dos pares de pereópodos (na figura apresentados do número 1 ao número 5). No oitavo segmento, encontra-se o par de pereópodos de número 5, no sétimo segmento, o par de pereópodos de número 4 e assim sucessivamente. A região anterior do oitavo segmento está conectada ao sétimo segmento torácico, e esse, conectado ao sexto segmento e assim sucessivamente.

Como nesse estudo estamos focados no receptáculo seminal, todas as descrições a seguir serão referentes às características das fêmeas. Outra característica do sexo, é a presença do gonóporo feminino, encontrado na região do sexto segmento torácico localizado ao lado do pereópodo de número 3 (região arredondada indicado pela seta Fig 18-A).

A região posterior do oitavo esternito, apresenta uma área mais calcificada que está conectada ao abdômen, nas laterais, estão os condilos (região que se conecta ao par de pereópodos de número 5. A região anterior, sofre um afinilamento em direção ao sétimo esternito terminando em um formato extremamente pontiagudo quando comparado as demais espécies.

O sétimo esternito, por sua vez, possui um formato triangular, tendo a base cindida e se conecta ao esternito de número 8, porém, deixando um pequeno espaço que serve para a entrada da espermateca (veja a entrada da espermateca na Fig 18-A em verde, apontada pela seta).

Os interesternitos torácicos do sétimo e oitavos segmentos apresentam-se formados por duas folhas ou cutículas tegumentares. No caso dos interesternitos, há a formação de

fragma que originará a espermateca, formada pela união e conseqüente separação dessas duas cutículas. O interesternito de número 8 apresenta um campo de espinhos voltados para a parte interna da câmara da espermateca, descobertos por ocasião do presente trabalho (Fig 18-D), presumivelmente, os espinhos do interesternito 8 auxiliam a retenção do espermatóforo no interior da espermateca.

Em *N. norvegicus* os interesternitos 7 e 8 não estão justapostos ao longo de uma grande extensão como em *M. rubellus* e quase todo o fragma 7/8 se separa para formar a câmara onde somente uma pequena porção distal permanece unida como fragma 7/8. Essa característica possibilita a formação de uma espermateca ampla e globosa. Os interesternitos 7 e 8 formam duas placas côncavas que se complementam formando uma espermateca em formato globoso.

4.4.2 Espermateca

A espermateca de *N. norvegicus* já havia sido descrita por Tavares & Secretan (1993) e Guinot & Quenette (2005) como sendo uma estrutura semiglobosa, intersegmentar, formada pelo fragma interesternal 7 e 8 (penúltimo e último interesternitos torácicos, respectivamente). Nesse trabalho, porém, encontramos novas estruturas como os espinhos no esternito de número 8 e verificamos alguns detalhes como a contribuição quase que equivalente dos esternitos (7 e 8) na formação do órgão (Fig 18). A abertura para a entrada da câmara da espermateca situa-se no esternito 7, cindido em duas partes.

De acordo com a ilustração de Secretan-Rey (2002) o interesternito de número 8 parece formar a maior parte da câmara da espermateca (Fig 8). Entretanto, nossos resultados baseados em imagens 3D nos permitem inferir que os interesternitos 7 e 8 contribuem em partes aproximadamente iguais para essa formação (Fig 18-C/D).

4.4.3 Observações

A pesca da espécie *N. norvegicus* é uma das maiores do mundo perdendo apenas para as espécies do gênero *Homarus*. A pesca de arrasto é o principal modo, embora armadilhas com isca sejam usadas em algumas áreas devido à irregularidade do fundo do mar ou devido às proibições regionais da pesca de arrasto (Bell *et al.* 2006).

Essa espécie também é uma das mais estudadas da Europa, revisões da história de vida e parâmetros biológicos *N. norvegicus* são fornecidas por Figueiredo e Thomas (1967), Farmer (1975), Chapman (1980), Sardà (1995), e Bell *et al.* (2006). Esses trabalhos abrangentes incluem informações sobre crescimento (curvas de crescimento, taxas de crescimento, padrões de muda, reprodução, tamanho em primeira maturidade, ciclo reprodutivo, fecundidade e desenvolvimento larval, escavação, comportamento etc).

Apesar ter sido uma das primeiras espécies a serem utilizadas em trabalhos envolvendo o esqueleto axial para o entendimento dos receptáculos seminais, com o aprofundamento do presente estudo a partir de técnicas de tomografia computadorizada, verificamos novos aspectos morfológicos importantes, como o campo de espinhos voltados para a parte interna da câmara espermateca.

4.4.4 Distribuição

Distribui-se por toda a plataforma continental e costa do Atlântico Nordeste, das Ilhas Canárias, no Sul, à Islândia, no Norte. Também pode ser encontrada no Mediterrâneo ocidental, mar Adriático e mar Egeu (Bell *et al.* 2006).

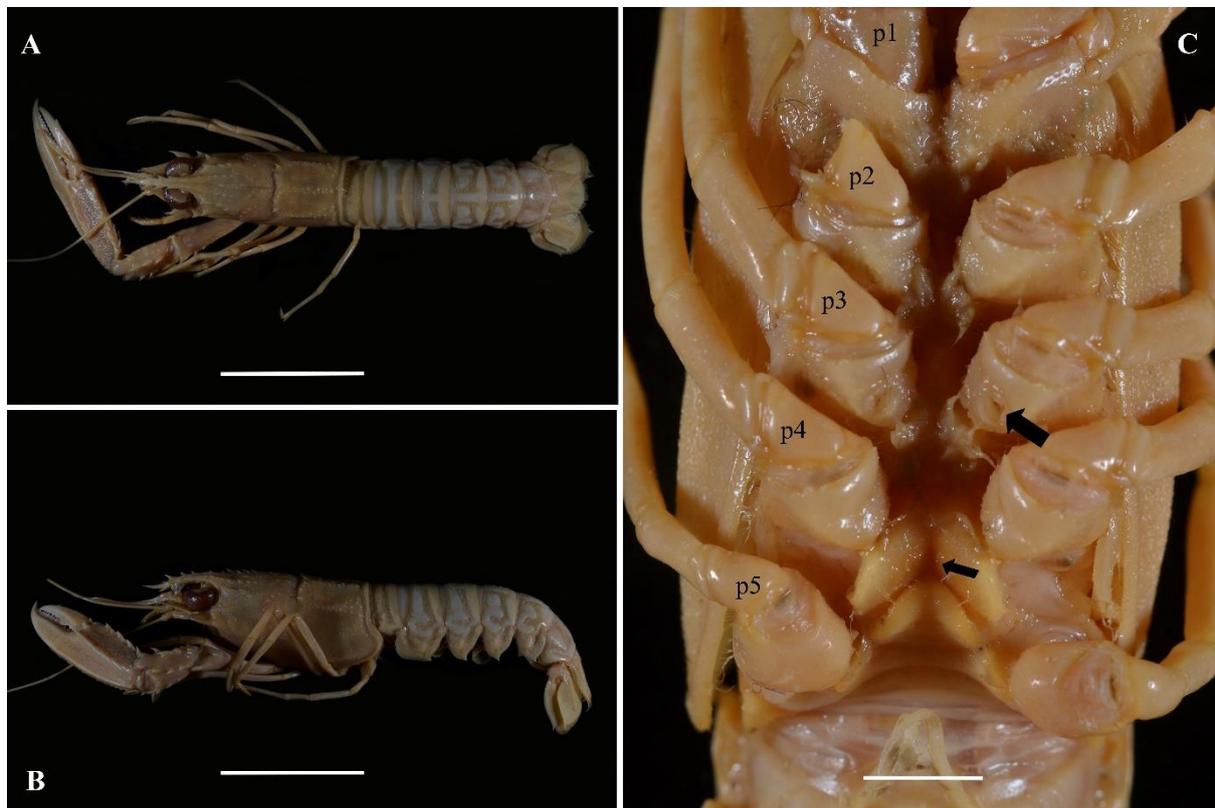


Figura 17. *Nephrops norvegicus* (Linnaeus, 1758) MZUSP 16119. A, visão dorsal. B, visão lateral. C, visão ventral com detalhe para localização dos pereópodos e espermateca. Seta maior aponta o gonóporo feminino, (sempre presente na altura do pereópodo de número 3) e seta menor aponta a região da espermateca. Escala A-B, 32 mm (referente ao comprimento da carapaça). D, 4.5 mm (referente ao comprimento da região da espermateca medido longitudinalmente).

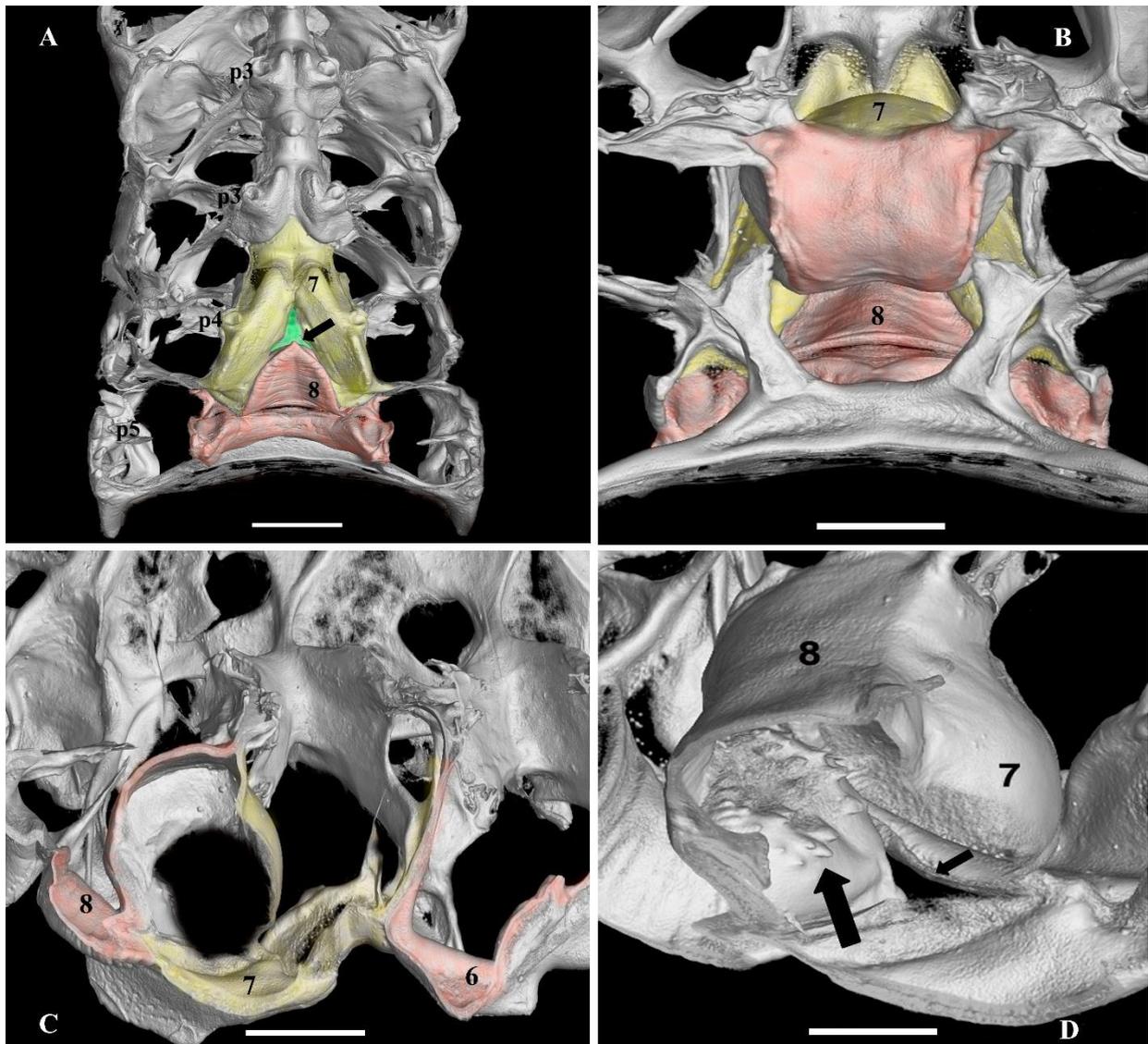


Figura 18. *Nephrops norvegicus* (Linnaeus, 1758) MZUSP 16119. Esternitos torácicos pares sempre representados em vermelho e ímpares em amarelo. A, cefalotórax de uma fêmea em visão ventral, seta maior aponta posição do gonoporo feminino, seta menor aponta a entrada da espermateca em verde. B, cefalotórax de uma fêmea em visão dorsal (carapaça removida com destaque para a região onde se encontra a espermateca). C, corte longitudinal (visão antero posterior) mostrando em detalhe os esternitos torácicos, 8, 7 e 6. D, corte longitudinal (visão antero posterior) detalhe da câmara da espermateca evidenciando a contribuição dos segmentos 7 e 8 para a formação do órgão, figura revela interesternitos côncavos formando uma espermateca globosa seta maior mostrando espinhos em detalhe e seta menor evidencia a entrada da espermateca. Escala A 4 mm, B 2.5 mm, C 2.0 mm, D 1.0 mm.

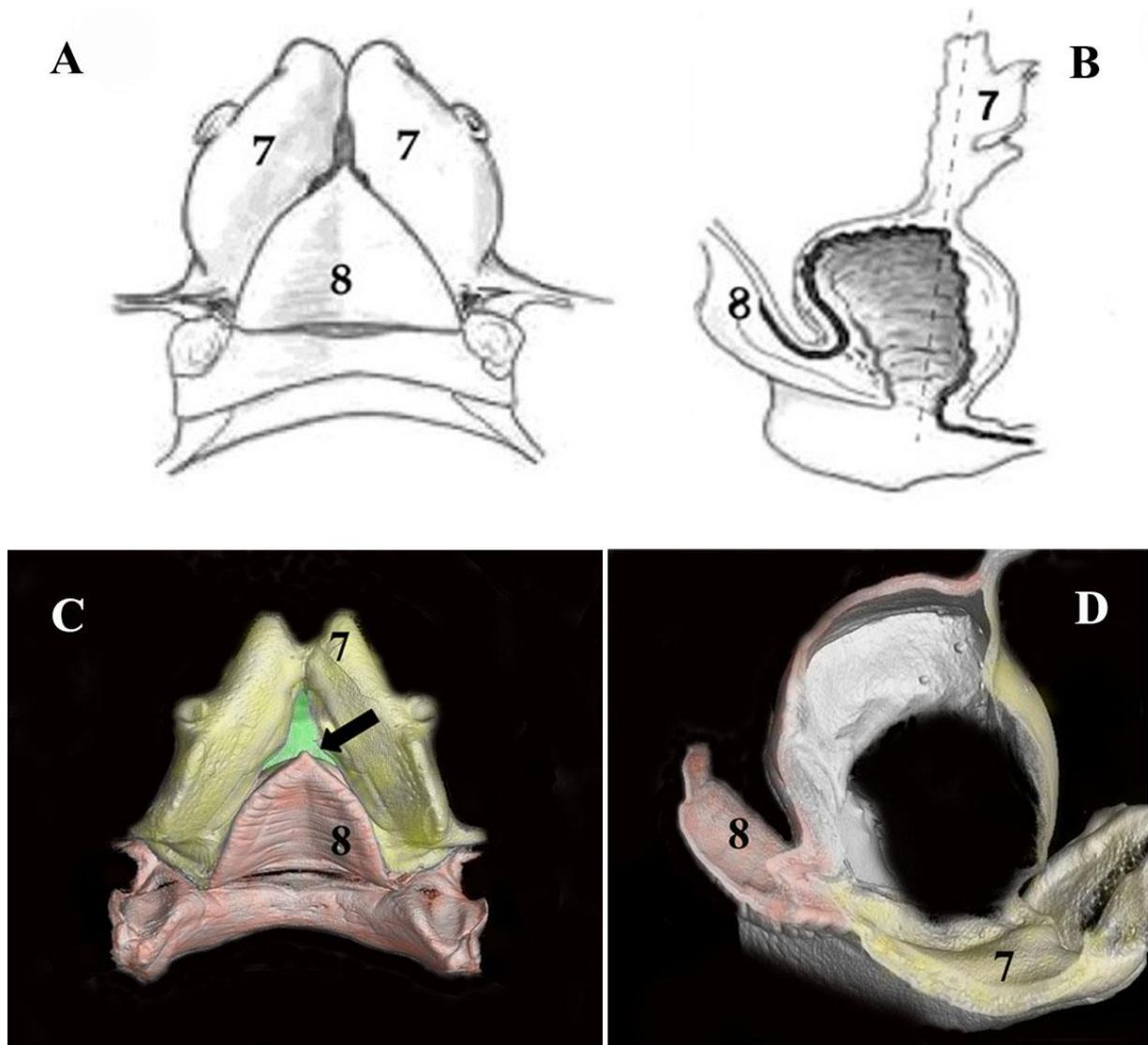


Figura 19. Junção do trabalho de Secretan-Rey (2002) com o presente estudo para comparação. *Nephrops norvegicus* (Linnaeus, 1758). A, visão ventral dos segmentos torácicos 7 e 8 (onde se localiza a região da espermateca). B, corte longitudinal (região antero posterior) mostrando a cavidade da espermateca (estrutura intersegmentar formata pela união dos interesternitos). C, cefalotórax de uma fêmea em visão ventral com destaque para segmentos torácicos 7 e 8 (onde se localiza a região da espermateca). D, corte longitudinal (região antero posterior) evidenciando interesternitos côncavos 7 e 8 formando uma espermateca globosa. Sem escala, apenas para fins comparativos.

4.5 *Nephropsis acuelata* (Smith, 1881)

4.5.1 Sétimo e oitavo segmentos torácicos

Áreas compostas por importante dimorfismo sexual, a fêmea apresenta claras diferenças nessa região. Representamos essas áreas coloridas nas figuras para facilitar a visualização, o esternito torácico de número 7 sempre em amarelo e o de número oito sempre em vermelho (Fig 21).

O sétimo e oitavo segmentos torácicos (assim como os demais) podem ser identificados facilmente pela posição dos pares de pereópodos (na figura apresentados do número 1 ao número 5). No oitavo segmento, encontra-se o par de pereópodos de número 5, no sétimo segmento, o par de pereópodos de número 4 e assim sucessivamente. A região anterior do oitavo segmento está conectada ao sétimo segmento torácico, e esse, conectado ao sexto segmento e assim sucessivamente.

Como nesse estudo estamos focados no receptáculo seminal, todas as descrições a seguir serão referentes às características das fêmeas. Outra característica do sexo, é a presença do gonóporo feminino, encontrado na região do sexto segmento torácico localizado ao lado do pereópodo de número 3 (região arredondada indicado pela seta Fig 21-A).

A região posterior do oitavo esternito, apresenta uma área mais calcificada que está conectada ao abdômen, nas laterais, estão os condilos (região que se conecta ao par de pereópodos de número 5. A região anterior, sofre um afinamento em direção ao sétimo esternito terminando em um formato pontiagudo.

O sétimo esternito, por sua vez, possui um formato triangular. Tem a base cindida para se conectar ao esternito de número 8, e conecta-se tão justamente que aparentemente não deixa nenhum pequeno espaço que sirva de entrada para a espermateca. Por outro lado, apresenta um sulco longitudinal longo, por toda a extensão do esternito de número 7, podendo permitir a entrada do espermátóforo em algum momento do seu estágio de desenvolvimento (seta preta na figura indica a região do sulco Fig 21-A).

Os interesternitos torácicos do sétimo e oitavos segmentos apresentam-se formados por duas folhas ou cutículas tegumentares. No caso dos interesternitos, há a formação de fragma que originará a espermateca, formada pela união e conseqüente separação dessas duas cutículas tegumentares.

Em *N. aculeata*, o segmento de número 7 sofre grande modificação para a formação da camada espermateca, assim como em *H. americanos*. O segmento de número 7 acaba contribuindo para grande parte da formação da espermateca. O segmento de número 8, por sua vez contribui com menor parte dessa formação.

A espermateca de *N. aculeata* é bem ampla, maior quando comparada a espermateca de *N. norvegicus*, e possui grandes similaridades com a espermateca de *H. americanos*.

4.5.2 Espermateca

No presente estudo, mostramos pela primeira vez a existência de espermateca em *N. aculeata*. A espermateca apresenta a mesma origem morfológica daquela encontrada em *N. norvegicus*, é uma estrutura intersegmentar, formada pelos segmentos torácicos adjacentes 7 e 8 (senso Tavares & Secretan 1993; Guinot & Quenette 2005). A câmara formada pelo fragma 7/8, cria um espaço para receber o espermatóforo.

As espermatecas de *N. aculeata* e *N. norvegicus* diferem entre si. A espécie *N. aculeata* não apresenta uma esmermateca com aspecto globoso assim como em *N. norvegicus*, isso porque, a forma como os esternitos de número sete e oitos estão ligados é bem distinta. Por outro lado, apresenta similaridades com as espermateca de *H. americanus*.

Em *N. agassizii*, o interesternito de número sete modifica-se, e em vez de formar uma placa côncava como *N. norvegicus*, se aproxima mais a forma de um ângulo de 90° (Fig 21-D). Em *N. novergicus*, os interesternitos em forma concava, ao juntar-se, atribui-lhe um formato globoso. Em *N. aculeata* e *H. americanus* os interesternitos em formato de ângulo, ao juntar-se, faz com que aparente um formato próximo ao retangular (veja região circular pontilhada

na Fig 21-C) e o encontro dos interesternitos 7 e 8 e sua contribuição para a formação do órgão.

4.5.3 Observações

Ocorre em profundidades de 137 e 824 m, principalmente entre 200 e 600 m. Em fundos lamacentos, especialmente areia fina ou fundos de lama (Holthuis 1991; Carpenter 2002). Devido à geomorfologia da plataforma e profundidade (que limita a operação de pesca em águas profundas) *N. aculeata* é pouco explorado comercialmente (Briones-Fourzán *et al.* 2020).

Para o gênero *Nephropsis* em particular, não há relatos conhecidos de captura por escala comercial nos oceanos Atlântico e Pacífico, embora alguns desses crustáceos têm alto potencial biológico e pesqueiro (Holthuis 1991). A maioria destas espécies faz parte das capturas acessórias nas pescarias onde o alvo é o camarão vermelho real *Pleoticus robustus* entrando esporadicamente para os mercados locais (Carpenter 2002). Com efeito, navios de pescarias capturaram volumes de *N. aculeata* (especialmente em áreas do sudoeste do Atlântico Norte, Golfo do México e Mar Caribe (Roe 1966; Carpenter 2002).

No mar do Caribe *N. aculeata* tem sido uma das mais representativas na abundância de crustáceos de águas profundas (Pérez *et al.* 2019). No entanto, esta espécie tanto em nível local ou global é um dos crustáceos de águas profundas menos estudados. A maioria das informações disponíveis se refere a temas taxonômicos, enquanto há muita pouca informação sobre tópicos do ciclo de vida, dinâmica populacional, reprodução, distribuição espacial e abundância (Carpenter 2002; Pérez *et al.* 2019).

4.5.4 Distribuição

Atlântico Ocidental desde Massachusetts e Bermudas até a Guiana Francesa e Suriname, incluindo todo o Golfo do México e Mar do Caribe (Holthuis 1974; Holthuis 1991; Carpenter 2002).



Figura 20. *Nephropsis aculeata* Smith, 1881 MZUSP 12844. A, visão dorsal. B, visão lateral. C, visão ventral com detalhe para localização dos pereópodos e espermateca. Seta maior aponta o gonóporo feminino, (sempre presente na altura do pereópodo de número 3) e seta menor aponta a região da espermateca. Escala A-B, 30 mm (referente ao comprimento da carapaça). D, 7.0 mm (referente ao comprimento da região da espermateca medido longitudinalmente).

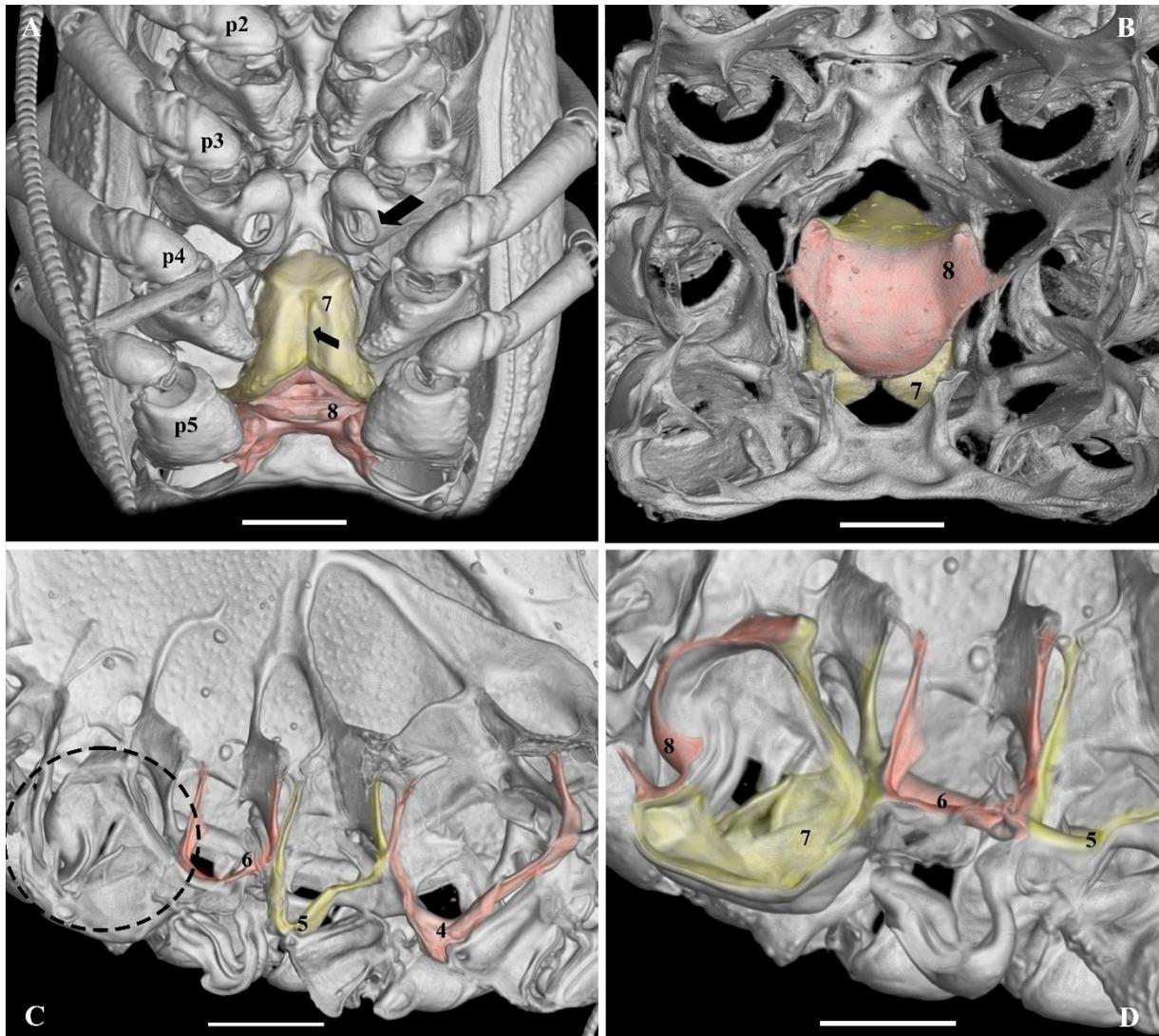


Figura 21. *Nephropsis aculeata* Smith, 1881 MZUSP 12844. Esternitos torácicos pares sempre representados em vermelho e ímpares em amarelo. A, cefalotórax de uma fêmea em visão ventral, seta maior aponta posição do gonoporo feminino, seta menor aponta presença de sulco longitudinal (possível entrada da espermateca). B, cefalotórax de uma fêmea em visão dorsal (carapaça removida com destaque para a região da espermateca). C, corte longitudinal (visão antero posterior) a linha pontilhada preta formando uma elipse aponta região da espermateca, esternitos 6, 5 e 4 também são evidenciados. D, corte longitudinal (visão antero posterior) detalhe da câmara da espermateca evidenciando esternitos 8, 7, 6 e 5 e a contribuição dos segmentos 7 e 8 para a formação do órgão. Escala A 5 mm, B 2.5 mm, C 5.0 mm, D 3.5 mm.

4.6 *Nephropsis agassizii* Milne-Edwards, 1880

4.6.1 Sétimo e oitavo segmentos torácicos

Áreas compostas por importante dimorfismo sexual, a fêmea apresenta claras diferenças nessa região. Representamos essas áreas coloridas nas figuras para facilitar a visualização, o esternito torácico de número 7 sempre em amarelo e o de número oito sempre em vermelho (Fig 23).

O sétimo e oitavo segmentos torácicos (assim como os demais) podem ser identificados facilmente pela posição dos pares de pereópodos (na figura apresentados do número 1 ao número 5). No oitavo segmento, encontra-se o par de pereópodos de número 5, no sétimo segmento, o par de pereópodos de número 4 e assim sucessivamente. A região anterior do oitavo segmento está conectada ao sétimo segmento torácico, e esse, conectado ao sexto segmento e assim sucessivamente.

Como nesse estudo estamos focados no receptáculo seminal, todas as descrições a seguir serão referentes às características das fêmeas. Outra característica do sexo, é a presença do gonóporo feminino, encontrado na região do sexto segmento torácico localizado ao lado do pereópodo de número 3 (região arredondada indicado pela seta Fig 23-A).

A região posterior do oitavo esternito, apresenta uma área mais calcificada que está conectada ao abdômen, nas laterais, estão os condilos (região que se conecta ao par de pereópodos de número 5. A região anterior, sofre um afinamento em direção ao sétimo esternito terminando em um formato pontiagudo.

O sétimo esternito, por sua vez, possui um formato triangular. Tem a base cindida para se conectar ao esternito de número 8, e conecta-se tão justamente que aparentemente não deixa nenhum pequeno espaço que sirva de entrada para a espermateca. Por outro lado, apresenta um sulco longitudinal não muito longo, por toda a extensão do esternito de número 7, podendo permitir a entrada do espermatóforo em algum momento do seu estágio de desenvolvimento (seta preta na figura indica a região do sulco Fig 23-A).

Os interesternitos torácicos do sétimo e oitavos segmentos apresentam-se formados por duas folhas ou cutículas tegumentares. No caso dos interesternitos, há a formação de fragma que originará a espermateca, formada pela união e conseqüente separação dessas duas cutículas tegumentares.

Em *N. agassizii*, o segmento de número 7 sofre grande modificação para a formação da camada espermateca, assim como em *N. aculeata* e *H. americanos*. O segmento de número 7 acaba contribuindo para grande parte da formação da espermateca. O segmento de número 8, por sua vez contribui com menor parte dessa formação.

A espermateca de *N. agassizii* é bem ampla, maior quando comparada a espermateca de *N. norvegicus*, e possui grandes similaridade com a espermateca de *N. aculeata* e *H. americanus*

4.6.2 Espermateca

No presente estudo, mostramos pela primeira vez a existência de espermateca em *N. agassizii*. A espermateca apresenta a mesma origem morfológica daquela encontrada em *N. norvegicus*, é uma estrutura intersegmentar, formada pelos segmentos torácicos adjacentes 7 e 8 (senso Tavares & Secretan 1993; Guinot & Quenette 2005). A câmara formada pelo fragma 7/8, cria um espaço para receber o espermatóforo.

As espermatecas de *N. agassizii* e *N. norvegicus* diferem entre si. A espécie *N. agassizii* não apresenta uma esmermateca com aspecto globoso assim como em *N. norvegicus*, isso porque, a forma como os esternitos de número sete e oitos estão ligados é bem distinta. Por outro lado, apresenta similaridades com as espermateca de *N. aculeata* e *H. americanos*.

Em *N. agassizii*, o interesternito de número sete modifica-se, e em vez de formar uma placa côncava como *N. norvegicus*, se aproxima mais a forma de um ângulo de 90° (Fig 23-D). Em *N. novergicus*, os interesternitos em forma concava, ao juntar-se, atribui-lhe um formato globoso. Em *N. agassizii*, assim como em *N. aculeata* e *H. americanus* os interesternitos em formato de ângulo, ao juntar-se, faz com que aparente um formato próximo ao retangular

(veja região pontilhada na Fig 23-C) e o encontro dos interesternitos 7 e 8 e sua contribuição para a formação do órgão.

4.6.3 Observações

Encontrado em profundidades entre 470 e 1750 metros, geralmente entre 900 e 1400 metro. Seu pequeno tamanho e desndidade torna-o pouco atraente para fins pesqueiros. *N. agassizii* é uma pequena espécie de águas profundas de substratos arenosos ou lamacentos. É capturado apenas ocasionalmente durante a pesca de arrasto exploratório, mas nunca em grandes quantidades (Holthuis 1974, 1991; Tavares & Young 2002; Serejo *et al.* 2007; Tavares 2013).

Assim como relatado anteriorente para *N. aculeata*, para o gênero *Nephropsis* em particular, não há relatos conhecidos de captura porescala comercial nos oceanos Atlântico e Pacífico, embora alguns desses crustáceos têm alto potencial biológico e pesqueiro (Holthuis 1991). Na sua A maioria destas espécies faz parte das capturas acessórias nas pescarias que seu recurso alvo é o camarão vermelho real *Pleoticus robustus* entrando esporadicamente para os mercados locais (Carpenter 2002). Com efeito, navios de pescarias capturaram volumes de *N. aculeata* (especialmente em áreas do sudoeste do Atlântico Norte, Golfo do México e Mar Caribe (Roe 1966; Carpenter 2002).

4.6.4 Distribuição

Atlântico Ocidental, incluindo as Bahamas, Golfo do México, Mar do Caribe, Tobago e Brasil: bacia Potiguar e estados da Bahia, Espírito Santo, Rio de Janeiro e São Paulo (Holthuis 1974, 1991; Tavares 1999; Tavares & Young 2002; Serejo *et al.* 2007)



Figura 22. *Nephropsis agassizii* Milne-Edwards, 1880 MZUSP 16133. A, visão dorsal. B, visão lateral. C, visão ventral com detalhe para localização dos pereópodos e espermateca. Seta maior aponta o gonóporo feminino (sempre presente na altura do pereópodo de número 3) e seta menor aponta a região da espermateca. Escala A-B, 23 mm (referente ao comprimento da carapaça). D, 4.0 mm (referente ao comprimento da região da espermateca medido longitudinalmente).

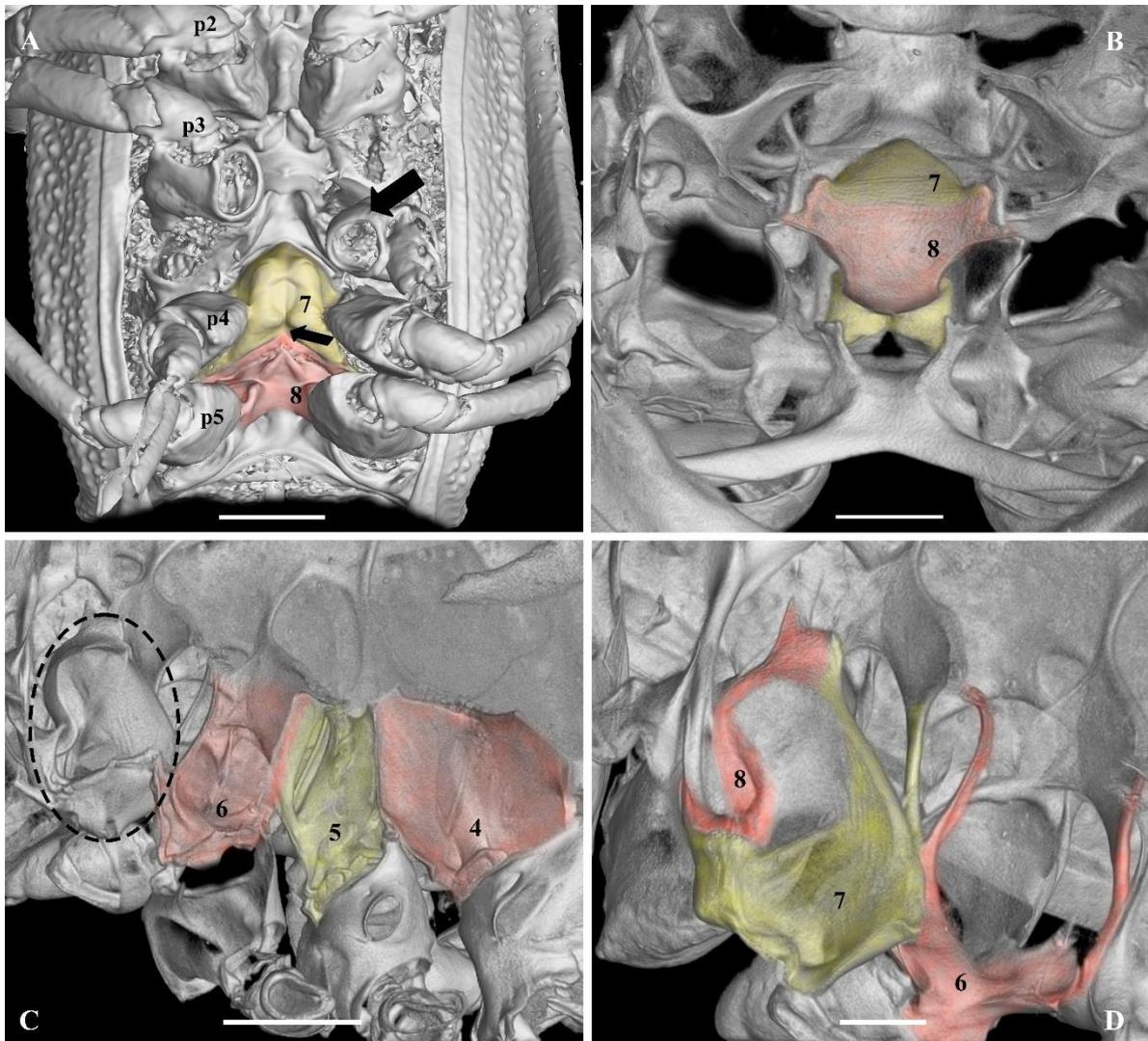


Figura 23. *Nephropsis agassizii* Milne-Edwards, 1880 MZUSP 16133. Esternitos torácicos pares sempre representados em vermelho e ímpares em amarelo. A, cefalotórax de uma fêmea em visão ventral, seta maior aponta posição do gonoporo feminino, seta menor aponta presença de sulco longitudinal (possível entrada da espermateca). B, cefalotórax de uma fêmea em visão dorsal (carapaça removida com destaque para a região da espermateca). C, corte longitudinal (visão antero posterior) a linha pontilhada preta formando uma elipse aponta região da espermateca, esternitos 6, 5 e 4 também são evidenciados. D, corte longitudinal (visão antero posterior) detalhe da câmara da espermateca evidenciando esternitos 8, 7 e 6 e a contribuição dos segmentos 7 e 8 para a formação do órgão. Escala A 3 mm, B 1.5 mm, C 3.5 mm, D 1.0 mm.

4.7 *Nephropsis rosea* Spence Bate, 1888

4.7.1 Sétimo e oitavo segmentos torácicos

Áreas compostas por importante dimorfismo sexual, a fêmea apresenta claras diferenças nessa região. Representamos essas áreas coloridas nas figuras para facilitar a visualização, o esternito torácico de número 7 sempre em amarelo e o de número oito sempre em vermelho (Fig 25).

O sétimo e oitavo segmentos torácicos (assim como os demais) podem ser identificados facilmente pela posição dos pares de pereópodos (na figura apresentados do número 1 ao número 5). No oitavo segmento, encontra-se o par de pereópodos de número 5, no sétimo segmento, o par de pereópodos de número 4 e assim sucessivamente. A região anterior do oitavo segmento está conectada ao sétimo segmento torácico, e esse, conectado ao sexto segmento e assim sucessivamente.

Como nesse estudo estamos focados no receptáculo seminal, todas as descrições a seguir serão referentes às características das fêmeas. Outra característica do sexo, é a presença do gonóporo feminino, encontrado na região do sexto segmento torácico localizado ao lado do pereópodo de número 3 (região arredondada indicado pela seta Fig 25-A).

A região posterior do oitavo esternito, apresenta uma área mais calcificada que está conectada ao abdômen, nas laterais, estão os condilos (região que se conecta ao par de pereópodos de número 5. A região anterior, sofre um afinamento em direção ao sétimo esternito terminando em um formato pontiagudo. Grande parte desse esternito se apresentou de forma pouco calcificada e muito membranosa, o que fez que não aparecesse na imagem, deixando uma região preta (transparente) na Fig 25-A.

O sétimo esternito, por sua vez, possui um formato triangular. Tem a base cindida para se conectar ao esternito de número 8, e conecta-se tão justamente que aparentemente não deixa nenhum pequeno espaço que sirva de entrada para a espermateca. Por outro lado, apresenta um sulco longitudinal longo, por toda a extensão do esternito de número 7,

podendo permitir a entrada do espermátóforo em algum momento do seu estágio de desenvolvimento (menor seta indica a região do sulco Fig 25-A).

Os interesternitos torácicos do sétimo e oitavos segmentos apresentam-se formados por duas folhas ou cutículas tegumentares. No caso dos interesternitos, há a formação de fragma que originará a espermateca, formada pela união e conseqüente separação dessas duas cutículas tegumentares.

Em *N. rosea*, o segmento de número 7 sofre grande modificação para a formação da camada espermateca, assim como em *N. agassizzi*, *N. aculeata* e *H. americanus*. O segmento de número 7 acaba contribuindo para grande parte da formação da espermateca. O segmento de número 8, por sua vez contribui com menor parte dessa formação.

A espermateca de *N. rosea* é bem ampla, maior quando comparada a espermateca de *N. norvegicus*, e possui grandes similaridade com a espermateca de *N. agassizzi*, *N. aculeata* e *H. americanus*.

4.7.2 Espermateca

No presente estudo, mostramos pela primeira vez a existência de espermateca em *N. rosea*. A espermateca apresenta a mesma origem morfológica daquela encontrada em *N. norvegicus*, é uma estrutura intersegmentar, formada pelos segmentos torácicos adjacentes 7 e 8 (senso Tavares & Secretan 1993; Guinot & Quenette 2005). A câmara formada pelo fragma 7/8, cria um espaço para receber o espermátóforo.

As espermatecas de *N. rosea* e *N. norvegicus* diferem entre si. A espécie *N. rosea* não apresenta uma espermateca com aspecto globoso assim como em *N. norvegicus*, isso porque, a forma como os esternitos de número sete e oitos estão ligados é bem distinta. Por outro lado, apresenta similaridades com as espermateca de *N. agassizzi*, *N. aculeata* e *H. americanus*.

Em *N. rosea*, o interesternito de número sete modifica-se, e em vez de formar uma placa côncava como *N. norvegicus*, se aproxima mais a forma de um ângulo de 90° (Fig 25-D). Em *N. norvegicus*, os interesternitos em forma concava, ao juntar-se, atribui-lhe um formato

globoso. Em *N. rosea*, assim como em *N. agassizzi*, *N. aculeata* e *H. americanus* os interesternitos em formato de ângulo, ao juntar-se, faz com que aparente um formato próximo ao retangular (veja região pontilhada na Fig 25-C) e o encontro dos interesternitos 7 e 8 e sua contribuição para a formação do órgão.

4.7.3 Observações

Nephropsis rosea ocorrem em alto mar, preferencialmente em substratos de lama ou areia fina em profundidades de 580 a 2.900 m (Holthuis 1991; Serejo *et al.* 2007; Silva *et al.* 2013; Tavares 1993).

N. rosea é uma espécie pouco frequente no Brasil, com baixa densidade e aparições esporádicas durante operações exploratórias (Silva *et al.* 2003, 2007, 2013; Tavares 2002). Contudo, são obtidas em quantidades consideráveis em explorações no Caribe (Holthuis 1991; Tavares 2002).

Assim como relatado anteriorente para o gênero *Nephropsis*, em particular, não há relatos conhecidos de captura pouscala comercial nos oceanos Atlântico e Pacífico, embora alguns desses crustáceos possuam alto potencial biológico e pesqueiro (Holthuis 1991). A maioria destas espécies faz parte das capturas acessórias nas pescarias onde o alvo é o camarão vermelho real *Pleoticus robustus* entrando esporadicamente para os mercados locais (Carpenter 2002).

4.7.4 Distribuição

Pode ser encontrada desde Bermudas até o norte da América do Sul, incluindo as ilhas das Bahamas, Golfo do México, Mar do Caribe e Brasil (Amapá, Bahia e Espírito Santo) (Holthuis 1991; Dall’Occo *et al.* 2007; Serejo *et al.* 2007; Alves-Junior *et al.* 2016).



Figura 24. *Nephropsis rosea* Spence Bate, 1888 MZUSP 16299. A, visão lateral. B, visão dorsal. C, visão ventral com detalhe para localização dos pereópodos e espermateca. Seta maior aponta o gonóporo feminino, (sempre presente na altura do pereópodo de número 3) e seta menor aponta a região da espermateca. Escala A-B, 32 mm (referente ao comprimento da carapaça). D, 4.0 mm (referente ao comprimento da região da espermateca medido longitudinalmente).

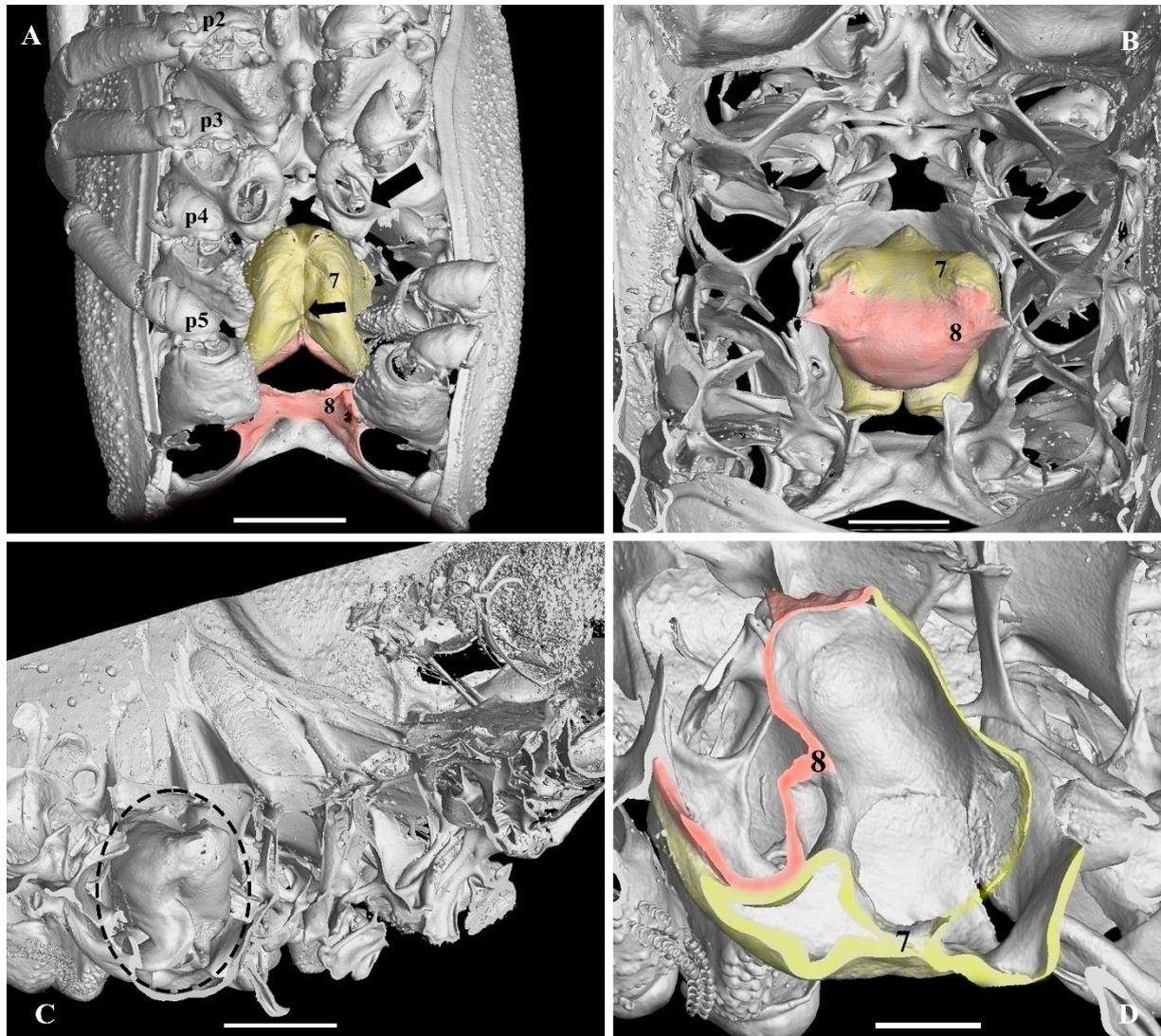


Figura 25. *Nephropsis rosea* Spence Bate, 1888 MZUSP 16299. Esternitos torácicos pares sempre representados em vermelho e ímpares em amarelo. A, cefalotórax de uma fêmea em visão ventral, seta maior aponta posição do gonoporo feminino, seta menor aponta presença de sulco longitudinal (possível entrada da espermateca). B, cefalotórax de uma fêmea em visão dorsal (carapaça removida com destaque para a região da espermateca). C, corte longitudinal (visão antero posterior) a linha pontilhada preta formando uma elipse aponta região da espermateca. D, corte longitudinal (visão antero posterior) detalhe da câmara da espermateca evidenciando esternitos 8, 7 para a formação do órgão. Escala A 6 mm, B 2.0 mm C 3.0 mm, D 2.0 mm.

4.8 *Nephropsis stewarti* Wood-Mason, 1872

4.8.1 Sétimo e oitavo segmentos torácicos

Áreas compostas por importante dimorfismo sexual, a fêmea apresenta claras diferenças nessa região. Representamos essas áreas coloridas nas figuras para facilitar a visualização, o esternito torácico de número 7 sempre em amarelo e o de número oito sempre em vermelho (Fig 28).

O sétimo e oitavo segmentos torácicos (assim como os demais) podem ser identificados facilmente pela posição dos pares de pereópodos (na figura apresentados do número 1 ao número 5). No oitavo segmento, encontra-se o par de pereópodos de número 5, no sétimo segmento, o par de pereópodos de número 4 e assim sucessivamente. A região anterior do oitavo segmento está conectada ao sétimo segmento torácico, e esse, conectado ao sexto segmento e assim sucessivamente.

Como nesse estudo estamos focados no receptáculo seminal, todas as descrições a seguir serão referentes às características das fêmeas. Outra característica do sexo, é a presença do gonóporo feminino, encontrado na região do sexto segmento torácico localizado ao lado do pereópodo de número 3 (região arredondada indicado pela seta Fig 28-A).

A região posterior do oitavo esternito, apresenta uma área mais calcificada que está conectada ao abdômen, nas laterais, estão os condilos (região que se conecta ao par de pereópodos de número 5. A região anterior, sofre um afunilamento em direção ao sétimo esternito terminando em um formato pontiagudo. Grande parte desse esternito se apresentou de forma pouco calcificada e muito membranosa, o que fez que não aparecesse na imagem, deixando uma região preta (transparente) na Fig 28-A.

O sétimo esternito, por sua vez, possui um formato triangular. Tem a base cindida para se conectar ao esternito de número 8, e conecta-se tão justamente que aparentemente não deixa nenhum pequeno espaço que sirva de entrada para a espermateca. Por outro lado, apresenta um sulco longitudinal longo, por toda a extensão do esternito de número 7,

podendo permitir a entrada do espermátóforo em algum momento do seu estágio de desenvolvimento (menor seta indica a região do sulco Fig 28-A).

Os interesternitos torácicos do sétimo e oitavos segmentos apresentam-se formados por duas folhas ou cutículas tegumentares. No caso dos interesternitos, há a formação de fragma que originará a espermateca, formada pela união e conseqüente separação dessas duas cutículas tegumentares.

Em *N. stewarti*, o segmento de número 7 sofre grande modificação para a formação da camada espermatéca, assim como em *N. rosea*, *N. agassizzi*, *N. aculeata* e *H. americanus*. O segmento de número 7 acaba contribuindo para grande parte da formação da espermateca. O segmento de número 8, por sua vez contribui com menor parte dessa formação.

A espermateca de *N. stewarti* é bem ampla, maior quando comparada a espermateca de *N. norvegicus*, e possui grandes similaridade com a espermateca de *N. rosea*, *N. agassizzi*, *N. aculeata* e *H. americanus*.

4.8.2 Espermateca

No presente estudo, mostramos pela primeira vez a existência de espermateca em *N. stewarti*. A espermateca apresenta a mesma origem morfológica daquela encontrada em *N. norvegicus*, é uma estrutura intersegmentar, formada pelos segmentos torácicos adjacentes 7 e 8 (senso Tavares & Secretan 1993; Guinot & Quenette 2005). A câmara formada pelo fragma 7/8, cria um espaço para receber o espermátóforo.

Mostramos também pela primeira vez, a presença de conteúdo espermático segundo foto (seta indica a região Fig 27-B).

As espermatecas de *N. stewarti* e *N. norvegicus* diferem entre si. A espécie *N. stewarti* não apresenta uma esmermateca com aspecto globoso assim como em *N. norvegicus*, isso porque, a forma como os esternitos de número sete e oitos estão ligados é bem distinta. Por outro lado, apresenta similaridades com as espermateca de *N. rosea*, *N. agassizzi*, *N. aculeata* e *H. americanus*.

Em *N. stewarti*, o interesternito de número sete modifica-se, e em vez de formar uma placa côncava como *N. norvegicus*, se aproxima mais a forma de um ângulo de 90° (Fig 28-D). Em *N. norvegicus*, os interesternitos em forma côncava, ao juntar-se, atribui-lhe um formato globoso. Em *N. stewarti*, assim como em *N. rosea*, *N. agassizzi*, *N. aculeata* e *H. americanos*, os interesternitos em formato de ângulo, ao juntar-se, faz com que aparente um formato próximo ao retangular (veja região pontilhada na Fig 28-C) e o encontro dos interesternitos 7 e 8 e sua contribuição para a formação do órgão.

4.8.3 Observações

Ocorre em profundidades de 170 a 1.060 m (Chan 1998). Embora haja muitos registros desta espécie mostrando uma ampla distribuição geográfica na área que ocorre. Por outro lado, existem poucos estudos em relação ao ciclo de vida. (Zarenkov 2006; Dineshbabu 2008; Radhakrishnan *et al.* 2019; Chang & Chan 2019).

Alguns trabalhos mostram essa espécie como sendo uma iguaria e que exige bom preço no mercado de exportação, porém, há pouca ou quase nenhuma informação sobre dados da pesca regular (Kizhakudan & Thirumilu 2006). Estudos mais recentes como o de Dineshbabu (2008), mostram que a pesca dessa espécie se iniciou em 2000, como resultado da introdução de arrastões em alto mar, contando com uma captura elevada nas fases iniciais, que diminuiu à medida que a exploração continuou. O autor também cita que são necessários mais estudos para chegar a alguma conclusão sobre o a história de vida e o estoque dessa espécie.

4.8.4 Distribuição

A espécie *N. stewarti* é distribuída desde a costa do Indo-Pacífico Ocidental da África Oriental ao Japão, Filipinas, Indonésia e Noroeste Austrália (Chan 1998).

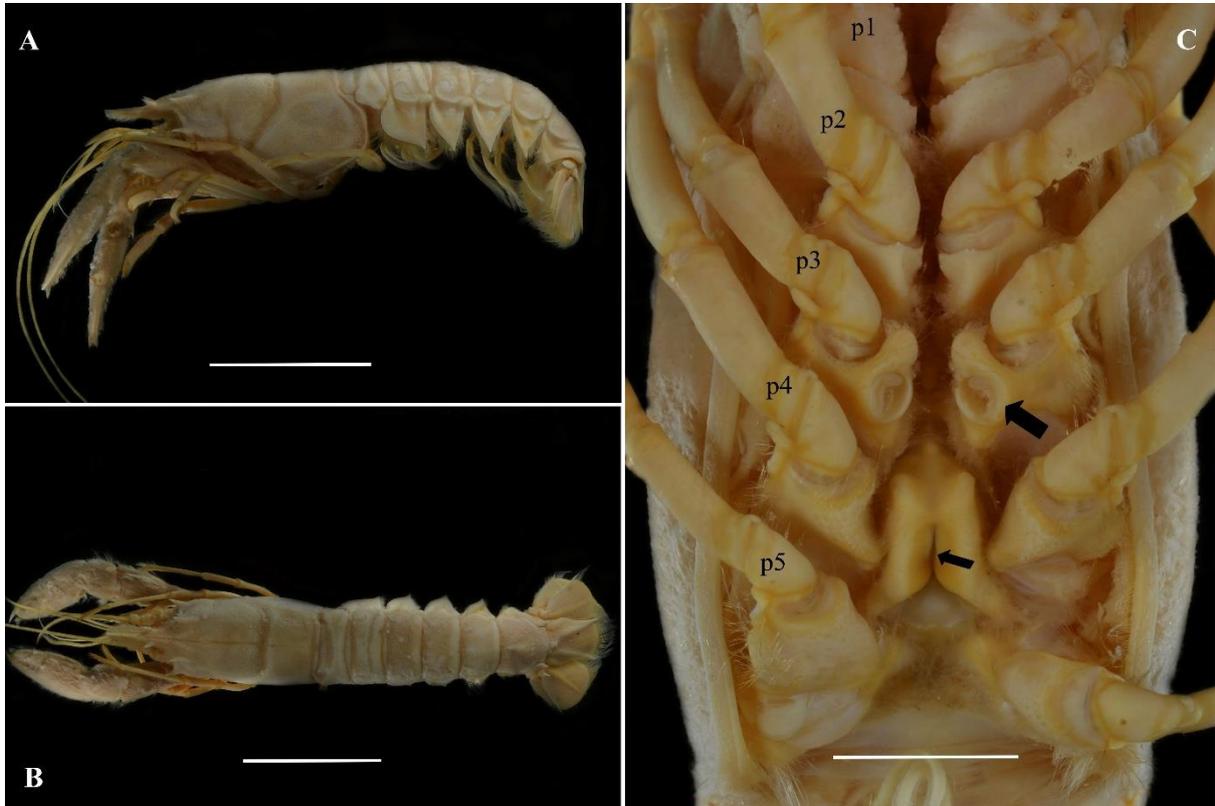


Figura 26. *Nephropsis stewarti* Wood-Mason, 1872 MZUSP 16109. A, visão lateral. B, visão dorsal. C, visão ventral com detalhe para localização dos pereópodos e espermateca. Seta maior aponta o gonóporo feminino, (sempre presente na altura do pereópodo de número 3) e seta menor aponta a região da espermateca. Escala A-B, 40 mm (referente ao comprimento da carapaça). D, 5.0 mm (referente ao comprimento da região da espermateca medido longitudinalmente).

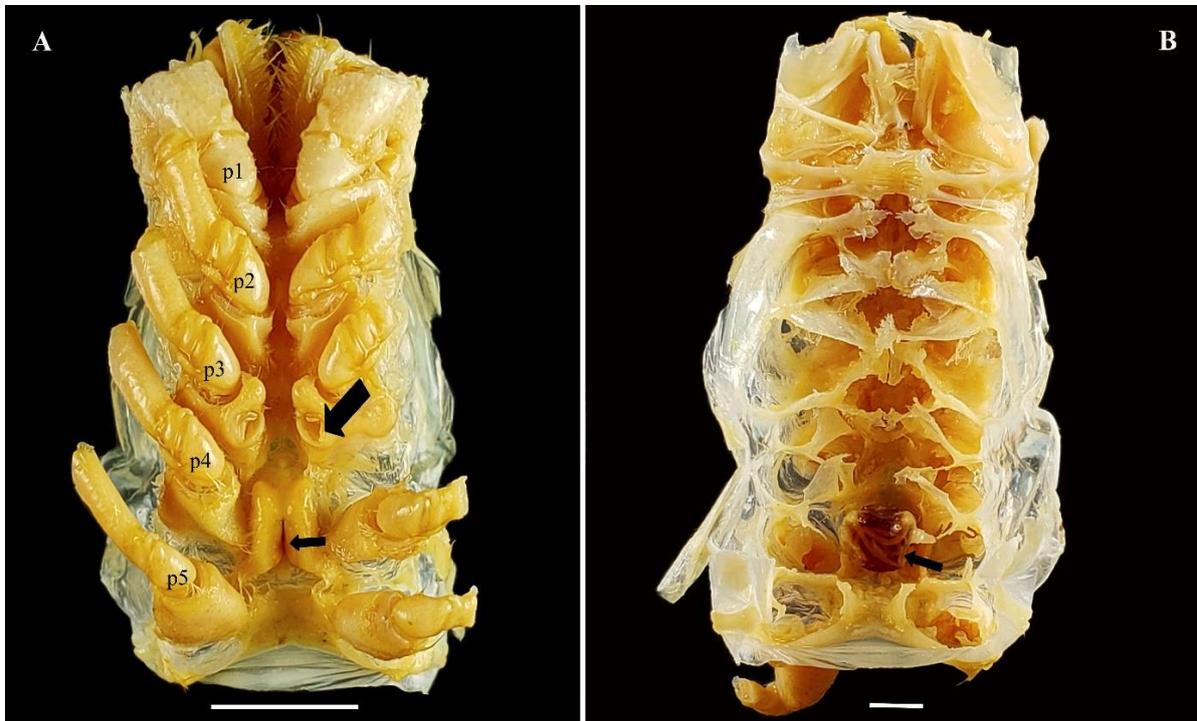


Figura 27. *Nephropsis stewarti* Wood-Mason, 1872 MZUSP 16109. Cefalotórax de uma fêmea. A, visão dorsal. B, visão ventral. Em A, a maior seta aponta o gonóporo feminino e a menor seta o sulco longitudinal (possível entrada da espermateca). B, vista dorsal (com a carapaça removida) a seta preta aponta espermateca apresentando conteúdo espermático. Escala A 10 mm, Escala B 4.0 mm (referente ao comprimento da espermateca medido longitudinalmente).

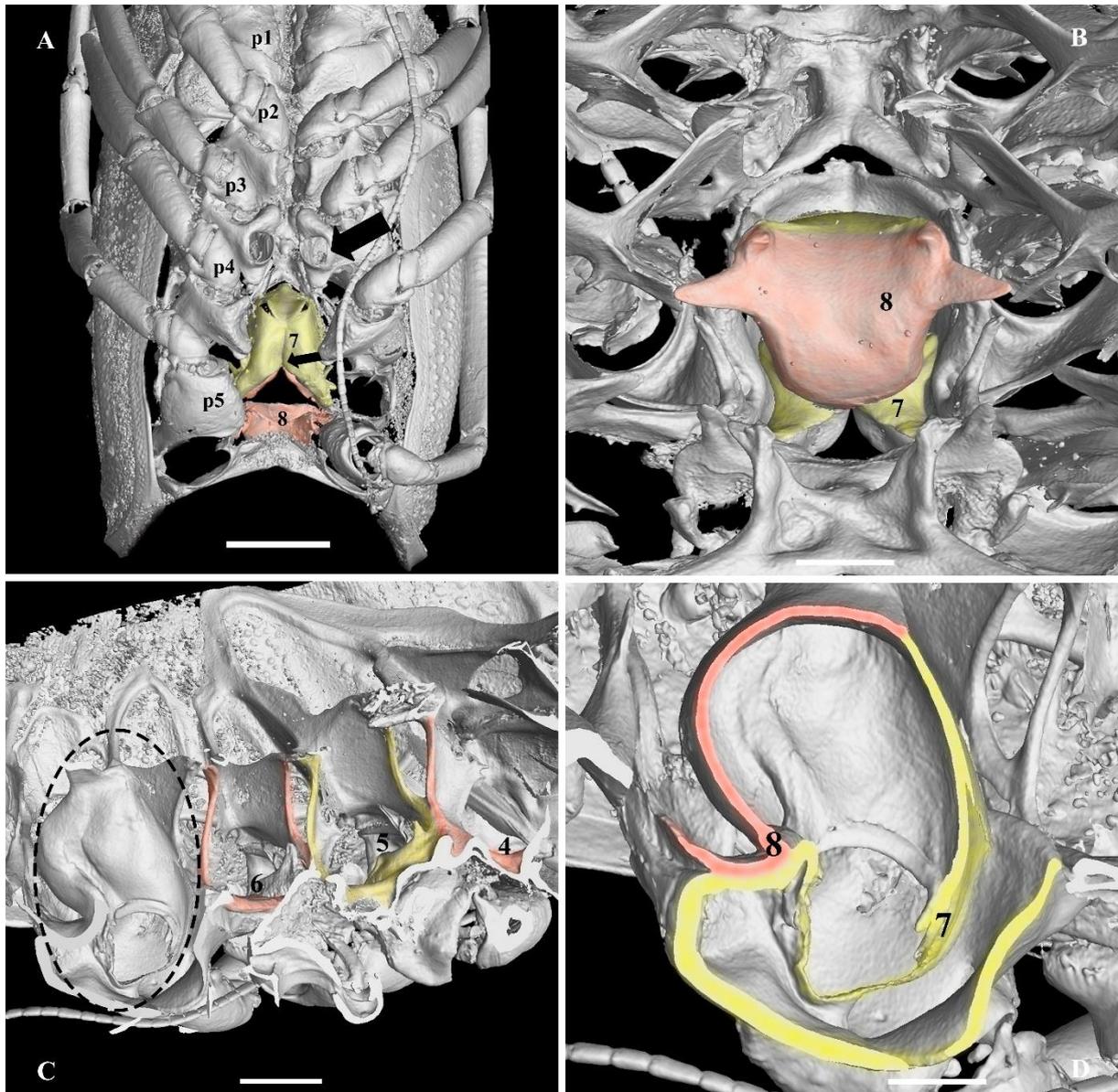


Figura 28. *Nephropsis stewarti* Wood-Mason, 1872 MZUSP 16109. Esternitos torácicos pares sempre representados em vermelho e ímpares em amarelo. A, cefalotórax de uma fêmea em visão ventral, seta maior aponta posição do gonoporo feminino, seta menor aponta presença de sulco longitudinal (possível entrada da espermateca). B, cefalotórax de uma fêmea em visão dorsal (carapaça removida com destaque para a região da espermateca). C, corte longitudinal (visão antero posterior) a linha pontilhada preta formando uma elipse aponta região da espermateca, esternitos 6, 5 e 4 também são evidenciados. D, corte longitudinal (visão antero posterior) detalhe da câmara da espermateca evidenciando esternitos 8 e 7 e sua contribuição para a formação do órgão. Escala A 6 mm, B 2.0 mm, C 2.5 mm, D 1.5 mm.

4.9 *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817)

4.9.1 Sétimo e oitavo segmentos torácicos

Áreas compostas por importante dimorfismo sexual, a fêmea apresenta claras diferenças nessa região. Representamos essas áreas coloridas nas figuras para facilitar a visualização, o esternito torácico de número 7 sempre em amarelo e o de número oito sempre em vermelho (Fig 30).

O sétimo e oitavo esternitos torácicos (assim como os demais) podem ser identificados facilmente pela posição dos pares de pereópodos (na figura, apresentados do número 1 ao número 4). No oitavo segmento, encontra-se o par de pereópodos de número 5, no sétimo segmento, o par de pereópodos de número 4 e assim sucessivamente. A região anterior do oitavo segmento está conectada ao sétimo segmento torácico, e esse, conectado ao sexto segmento e assim sucessivamente.

Como nesse estudo estamos focados no receptáculo seminal, todas as descrições a seguir serão referentes às características das fêmeas. Outra característica do sexo, é a presença do gonóporo feminino, encontrado na região do sexto segmento torácico localizado ao lado do pereópodo de número 3 (região arredondada indicado pela maior seta Fig 30-A).

A região posterior do oitavo esternito, apresenta uma área mais calcificada que está conectada ao abdômen, nas laterais, estão os condilos (região que se conecta ao par de pereópodos de número 5. A região anterior, sofre um pequeno afunilamento (quando comparado aos animais que apresentam espermateca) em direção ao sétimo esternito terminando em um formato seimi-pontiagudo. Este segmento apresenta em sua região dorsal, uma depressão alongada horizontalmente (Fig 30-A), que quando vista pela parte de trás, mostra-se em formato de um tubo curvo (Fig 30-B). O sétimo esternito, por sua vez, possui um formato semi-triangular.

4.9.2 *Annulus ventralis*

O *annulus ventralis* e a espermateca são órgãos completamente distintos sob o ponto de vista de sua origem morfológica. Em nosso trabalho, verificamos que o *annulus ventralis* não pode ser considerado uma espermateca (senso Tavares) tendo em vista que é uma estrutura intrasegmentar, formada apenas por um elemento torácico (nesse caso pelo esternito de número 8) que invagina formando um canal. Nossos resultados deixam claro que o *annulus ventralis* está totalmente localizado no segmento de número 8, ao contrário do que foi proposto por Vogh *et al.* (2004).

Vogh *et al.* (2004) consideraram que o *annulus ventralis* se desenvolve a partir da região posterior do sétimo segmento torácico e que permanece ligada ao quarto pereópodo, e ainda complementaram: “o *annulus ventralis* está presente no lado ventral do cefalotórax entre os pereópodos 4 e 5 e segmentos torácicos 7 e 8”. Vogh *et al.* (2004) ainda adicionaram que existe a presença de uma “crista” transversal paralela que se desenvolve a partir do oitavo segmento, não deixando claro se os dois segmentos torácicos estão de fato realmente envolvidos na formação do *annulus ventralis* ou não.

Em nosso trabalho, a partir de técnicas de tomografia computadorizada com o corte transversal do torax, é possível constatar com detalhes, que a localização exata do *annulus ventralis* se dá no esternito de número 8.

4.9.3 Observações

Orconectes limosus habita (em sua área natural) águas de fundo lamoso e turvas, ambientes lodosos, córregos, lagos, grandes rios com abundante vegetação aquática e até canais poluídos. Já foi encontrado em riachos pedregosos com correntes moderadas e na Europa, pode ser encontrado em uma ampla gama de habitats incluindo, águas de fluxo rápido, embora tenha preferência por águas profundas e calmas (Hamr 2002; Petrusek *et al.* 2006; Ahern *et al.* 2008).

É comumente usado como isca de peixe e como alimento para peixes, essa utilização na aquicultura levou à sua introdução em novos locais e países. Foi introduzido na Europa para compensar o forte declínio da espécie *Astacus astacus* e embora nativo da América do Norte, é agora um dos lagostins mais comuns na Europa continental sendo considerado como uma das espécies mais invasivas. É muito adaptável, capaz de suportar condições relativamente desfavoráveis e podem ser encontrados em diferentes habitats acabando por desestabilizar a biodiversidade devido ao seu comportamento escavador (Hentonen e Huner, 1999; Holdich *et al.* 2006).

Além disso, *O. limosus* é hospedeiro do agente causador da doença do lagostim que provavelmente é a razão mais importante para o declínio das espécies europeias. Hoje, apresenta uma ameaça significativa para essas espécies causando desaparecimento e declínio de populações e merecendo um monitoramento cuidadoso das autoridades locais (Kozubiková *et al.* 2005)

4.9.4 Distribuição

É nativo da costa leste da América do Norte, do Maine ao baixo rio James e Virgínia e também em toda a Europa Continental (Hamr 2002; Holdich *et al.* 2006).



Figura 29. *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) MZUSP 6732. A, visão lateral. B, visão dorsal. C, visão ventral com detalhe para localização dos pereópodos e espermateca. Seta maior aponta o gonóporo feminino, (sempre presente na altura do pereópodo de número 3) e seta menor aponta a região do *annulus ventralis*. Escala A-B, 30 mm (referente ao comprimento da carapaça). D, 3.0 mm (referente ao comprimento da região da *annulus ventralis* longitudinalmente).

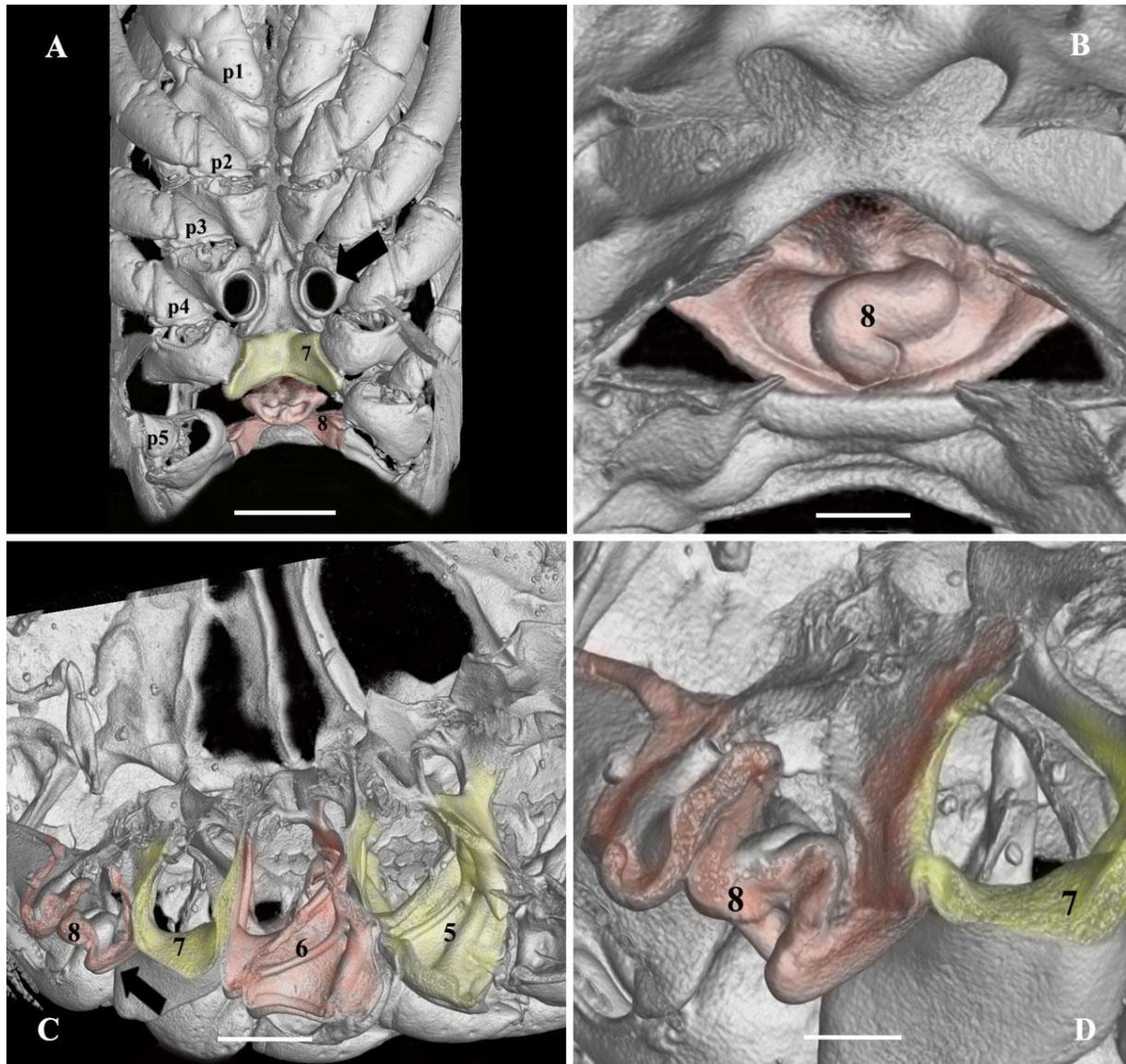


Figura 30. *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) MZUSP6732. Esternitos torácicos pares sempre representados em vermelho e ímpares em amarelo. A, cefalotorax em visão ventral, seta aponta posição do gonoporo feminino. B, cefalotorax em visão dorsal (carapaça removida com destaque para a região do *annulus ventralis*). C, corte longitudinal (visão antero posterior), mostrando a divisão dos segmentos torácicos de 8 até 5 e o *annulus ventralis* localizado no oitavo segmento torácico (apontado por seta). D, corte longitudinal (visão antero posterior) mostrando a divisão dos segmentos torácicos e o *annulus ventralis*, em detalhe, localizado no oitavo segmento torácico. Escala A 5.5 mm, B 0.95 mm, C 2.5 mm, D 0.95 mm.

4.10 *Procambarus clarkii* (Girard, 1852)

4.10.1 Sétimo e oitavo segmentos torácicos

Áreas compostas por importante dimorfismo sexual, a fêmea apresenta claras diferenças nessa região. Representamos essas áreas coloridas nas figuras para facilitar a visualização, o esternito torácico de número 7 sempre em amarelo e o de número oito sempre em vermelho (Fig 32).

O sétimo e oitavo esternitos torácicos (assim como os demais) podem ser identificados facilmente pela posição dos pares de pereópodos (na figura, apresentados do número 1 ao número 4). No oitavo segmento, encontra-se o par de pereópodos de número 5, no sétimo segmento, o par de pereópodos de número 4 e assim sucessivamente. A região anterior do oitavo segmento está conectada ao sétimo segmento torácico, e esse, conectado ao sexto segmento e assim sucessivamente.

Como nesse estudo estamos focados no receptáculo seminal, todas as descrições a seguir serão referentes às características das fêmeas. Outra característica do sexo, é a presença do gonóporo feminino, encontrado na região do sexto segmento torácico localizado ao lado do pereópodo de número 3 (região arredondada indicado pela maior seta Fig 32-A).

A região posterior do oitavo esternito, apresenta uma área mais calcificada que está conectada ao abdômen, nas laterais, estão os condilos (região que se conecta ao par de pereópodos de número 5. A região anterior, sofre um pequeno afunilamento (quando comparado aos animais que apresentam espermateca) em direção ao sétimo esternito terminando em um formato semi-pontiagudo. Este segmento apresenta em sua região dorsal, uma depressão alongada horizontalmente (Fig 32-A), que quando vista pela parte de trás, mostra-se em formato de um tubo curvo (Fig 32-B). O sétimo esternito, por sua vez, possui um formato semi-triangular.

4.10.2 *Annulus ventralis*

O *annulus ventralis* e a espermateca são órgãos completamente distintos sob o ponto de vista de sua origem morfológica. Em nosso trabalho, verificamos que o *annulus ventralis* não pode ser considerado uma espermateca (senso Tavares) tendo em vista que é uma estrutura intrasegmentar, formada apenas por um elemento torácico (nesse caso pelo esternito de número 8) que invagina formando um canal. Nossos resultados deixam claro que o *annulus ventralis* está totalmente localizado no segmento de número 8, ao contrário do que foi exposto por Vogh *et al.* (2004).

Vogh *et al.* (2004) apontaram o *annulus ventralis* como sendo uma estrutura que se desenvolve a partir da parte posterior do sétimo segmento torácico e que permanece ligada ao quarto pereópodo, e ainda complementa “o *annulus ventralis* está presente no lado ventral do cefalotórax entre os pereópodos 4 e 5 e segmentos torácicos 7 e 8”. Vogh *et al.* (2004) ainda adiciona que existe a presença de uma “crista” transversal paralela que se desenvolve a partir do oitavo segmento, não deixando claro se os dois segmentos torácicos estão de fato realmente envolvidos na formação do *annulus ventralis* ou não.

Em nosso trabalho, a partir de técnicas de tomografia computadorizada com o corte transversal do torax, é possível verificar com detalhes, que a localização exata do *annulus ventralis* se dá no esternito de número 8.

4.10.3 Observações

Procambarus clarkii ocorre normalmente em águas calmas não demasiado frias, como rios de curso lento, sistemas de rega, campos alagadiços. Em geral são calmos, vivendo quase sempre escondidos, já que não gostam de luminosidade elevada. Assim como *O. limosus*, possui a capacidade de adaptação a distintos ecossistemas e as populações desta espécie são capazes de crescer rapidamente (Cruz & Rebelo 2007; Gherardi & Panov 2009).

Embora originária da costa leste da América do Norte sua distribuição não nativa é enorme, compreendendo todos os continentes à exceção da Antártica e da Oceania. Foi introduzida em diversos países com a finalidade de isca para aquicultura e hoje é considerado

uma espécie invasora, sendo um caso de preocupação em diversas partes do mundo devido aos seus hábitos escavadores, alimentares, e alta capacidade de adaptação. Tem alto potencial em constituir uma ameaça grave de impacto para as espécies autóctones e aos ambientes invadidos (Rodriguez *et al.* 2005; Gherardi & Acquistapace 2007; Pintor *et al.* 2008).

Assim como *O. limosus*, *P. clarkii* é hospedeiro do agente causador da doença do lagostim que provavelmente é a razão mais importante para o declínio das espécies europeias. Hoje, apresenta uma ameaça significativa para as espécies nativas europeias causando desaparecimento e declínio merecendo um monitoramento cuidadoso das autoridades locais (Gherardi & Panov 2009; Aquiloni *et al.* 2011).

4.10.4 Distribuição

Golfo do México, desde o norte do México até à Flórida e ao longo dos cursos de água das bacias do Mississipi e Missouri até ao sul de Illinois e Ohio. Diversas regiões da Ásia, África, Europa e América do Sul (Gherardi & Acquistapace 2007; Wisen *et al.* 2008).

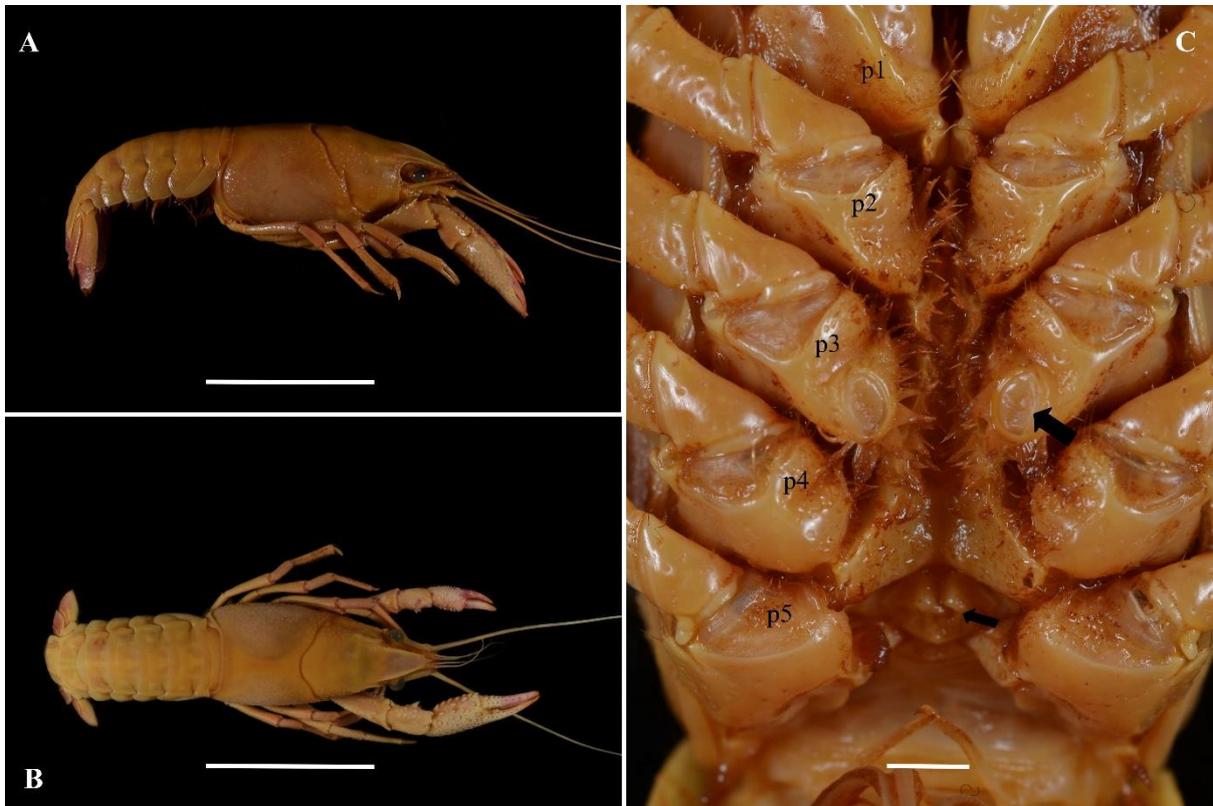


Figura 31. *Procambarus clarkii* (Girard,1852) MZUSP 32315. A, visão lateral. B, visão dorsal. C, visão ventral com detalhe para localização dos pereópodos e espermateca. Seta maior aponta o gonóporo feminino, (sempre presente na altura do pereópodo de número 3) e seta menor aponta a região do *annulus ventralis*. Escala A-B, 29 mm (referente ao comprimento da carapaça). D, 2.0 mm (referente ao comprimento do *annulus ventralis* medido longitudinalmente).

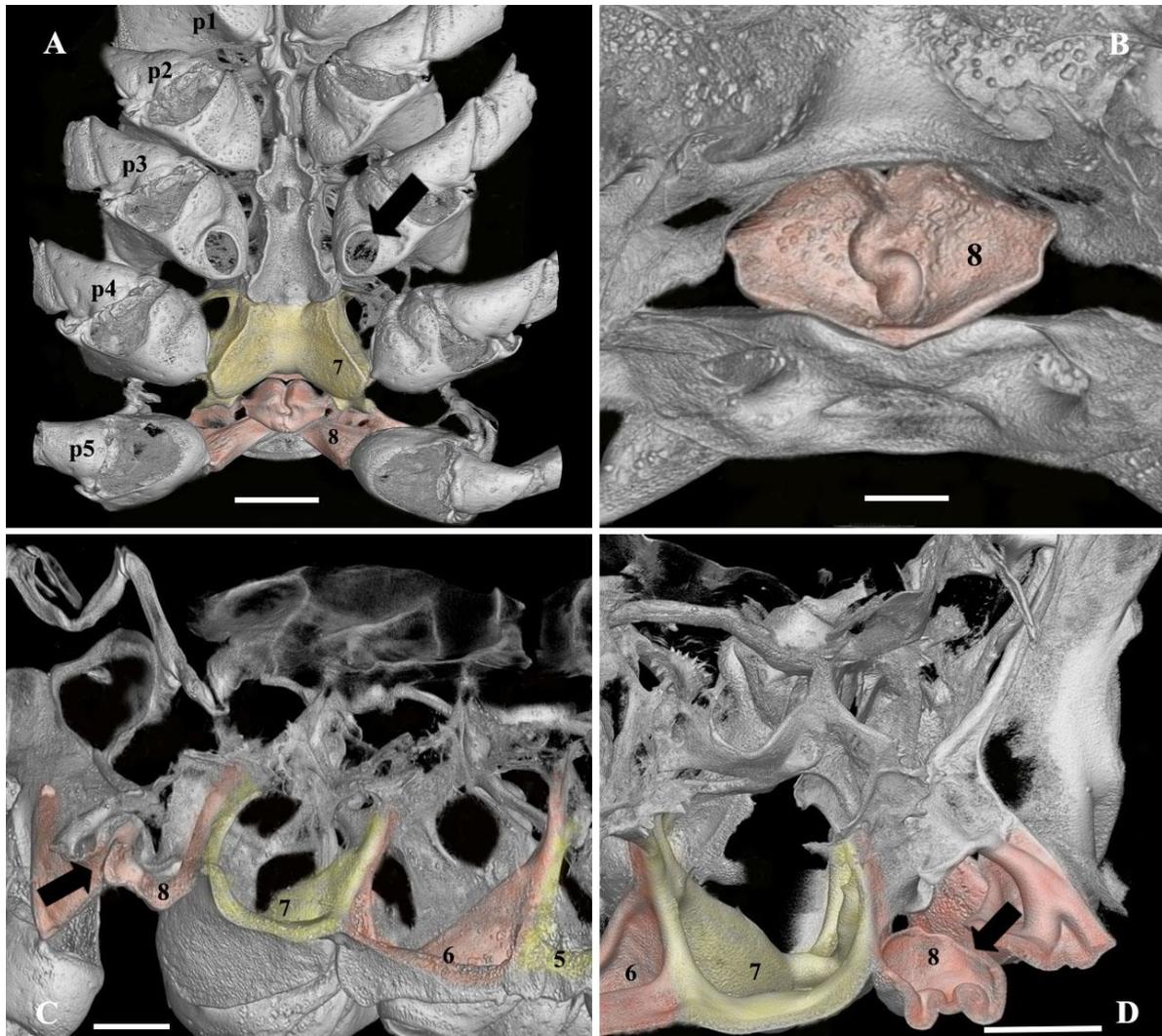


Figura 32. *Procambarus clarkii* (Girand,1852) MZUSP 32315. Esternitos torácicos pares sempre representados em vermelho e ímpares em amarelo. A, cefalotorax em visão ventral, seta aponta posição do gonoporo feminino. B, cefalotorax em visão dorsal (carapaça removida com destaque para a região do *annulus ventralis*). C, corte longitudinal (visão antero posterior), mostrando a divisão dos segmentos torácicos de 8 até 5 e o *annulus ventralis* localizado no oitavo segmento torácico (apontado por seta). D, corte longitudinal (visão póstero anterior) mostrando a divisão dos segmentos torácicos e o *annulus ventralis* em detalhe localizado no oitavo segmento torácico e apontado por seta. Escala A 4.0 mm, B 0.8 mm, C 2.0 mm, D 1.8 mm.

4.11 *Astacoides betsileoensis* Petit, 1923

4.11.1 Sétimo e oitavo segmentos torácicos

Áreas compostas por importante dimorfismo sexual, a fêmea apresenta claras diferenças nessa região. Representamos essas áreas coloridas nas figuras para facilitar a visualização, o esternito torácico de número 7 sempre em amarelo e o de número oito sempre em vermelho (Fig 34).

O sétimo e oitavo segmentos torácicos (assim como os demais) podem ser identificados facilmente pela posição dos pares de pereópodos (na figura apresentados do número 1 ao número 5). No oitavo segmento, encontra-se o par de pereópodos de número 5, no sétimo segmento, o par de pereópodos de número 4 e assim sucessivamente. A região anterior do oitavo segmento está conectada ao sétimo segmento torácico, e esse, conectado ao sexto segmento e assim sucessivamente.

Como nesse estudo estamos focados no receptáculo seminal, todas as descrições a seguir serão referentes às características das fêmeas (porém para essa espécie, representamos também um macho). Outra característica do sexo, é a presença do gonóporo feminino, encontrado na região do sexto segmento torácico localizado ao lado do pereópodo de número 3 (região arredondada indicado pela seta Fig 34-A).

A região posterior do oitavo esternito, apresenta uma área mais calcificada que está conectada ao abdômen, nas laterais, estão os condilos (região que se conecta ao par de pereópodos de número 5. A região anterior, possui uma área pouco calcificada e muito membranosa, que se conecta com o esternito de número 7 (Fig 34-A).

O sétimo esternito, por sua vez, possui um formato semi-triangular. Diferentemente das espécies anteriormente aqui relatadas, a fêmea não apresenta nenhuma região que pareça ser uma região de entrada para um possível spermatóforo. Nem a entrada de uma possível espermateca, nem a depressão típica do *annulus ventralis*.

Os interesternitos torácicos do sétimo e oitavos segmentos apresentam-se formados por duas folhas ou cutículas tegumentares. No caso dos interesternitos, há a formação de

fragma, porém, esse fragma, não apresenta espaço interno, ou seja, não apresenta um espaço oco para a formação de uma provável câmara. Realmente, quando olhamos as (Figs 34-C e D, podemos verificar que a junção entre os intersternitos 7/8 é diferente dos demais, e a estrutura assemelha-se muito com uma possível espermateca, porém, com o auxílio das dissecações que fizemos em laboratório, podemos descartar essa possibilidade. Na (Fig 34-B) que é a região onde costumeiramente encontra-se a espermateca, podemos notar também, que não há presença desse órgão.

O macho, representado na próxima descrição (Fig 36), com exceção para a característica do gonópodo feminino, apresentam as mesmas características em relação aos intersternitos.

4.11.2 Ausência de receptáculo seminal

No presente estudo, verificamos a ausência de receptáculo seminal (espermateca e de *annulus ventralis*) em *A. betsileoensis*. Mostramos pela primeira vez, a estrutura morfológica do esqueleto axial da espécie, reportando a formação de fragma, que se abre por uma pequena extensão, mas que continua justaposta em sua maioria, não apresentando espaço oco para a formação da câmara da espermateca. A espécie também não apresenta a formação típica (invaginação intrasegmentar) do *annulus ventralis*.

4.11.3 Observações

Astacoides betsileoensis ocorrem em altitudes elevadas, localidades conhecidas entre 800 e 2000 metros acima nível do mar, são poucas as espécies que são encontradas em altitudes como essa. Costumam ser colhidos pela população local para uso de subsistência e comércio em pequena escala. Apesar dessa importância econômica, quase não há informações publicadas disponíveis sobre a ecologia e sua distribuição e isso afeta sua vulnerabilidade a ameaças (Boyko *et al.* 2005; Jones *et al.* 2006).

São portadores de uma aparência bem típica por possuir um grande número de espinhos e ter uma ornamentação mais chamativa de que qualquer outra espécie existente. Mesmo com grande importância ecológica, são um dos gêneros mais fascinantes e menos estudados do mundo. Enfrentam no momento, perda de habitat e a exploração excessiva impactando na biodiversidade de habitats de água doce em Madagascar (Olson & Dinerstein 1998; Benstead *et al.* 2003).

4.11.4 Distribuição

Os lagostins de água doce do gênero *Astacoides* são endêmicos das terras altas do Leste Madagascar (Jones *et al.* 2006).

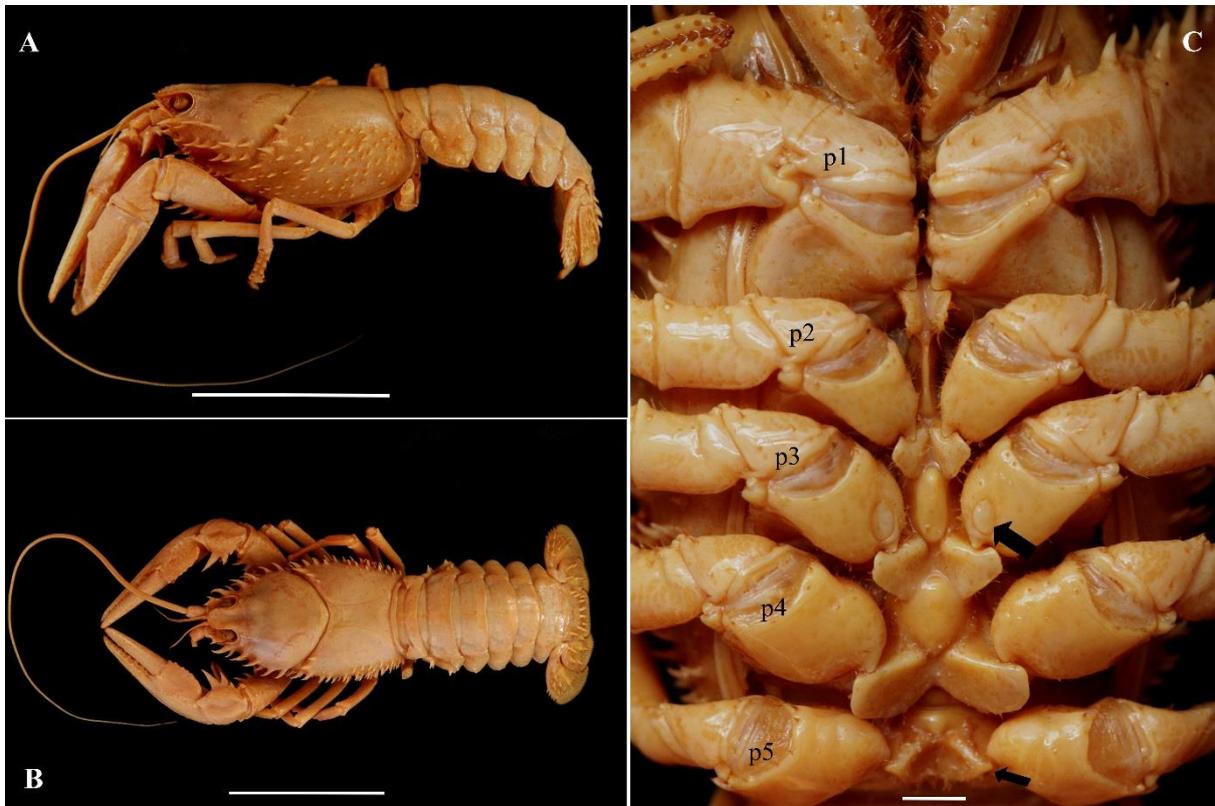


Figura 33. *Astacoides betsileoensis* Petit, 1923 MZUSP 16092. Fêmea. A, visão lateral. B, visão dorsal. C, visão ventral com detalhe para localização dos pereópodos e espermateca. Seta maior aponta o gonóporo feminino, (sempre presente na altura do pereópodo de número 3) e seta menor aponta a região de onde estaria localizada a espermateca. Escala A-B, 46 mm (referente ao comprimento da carapaça). D, 5.0 mm (referente ao comprimento da região de onde estaria localizada a espermateca medido longitudinalmente).

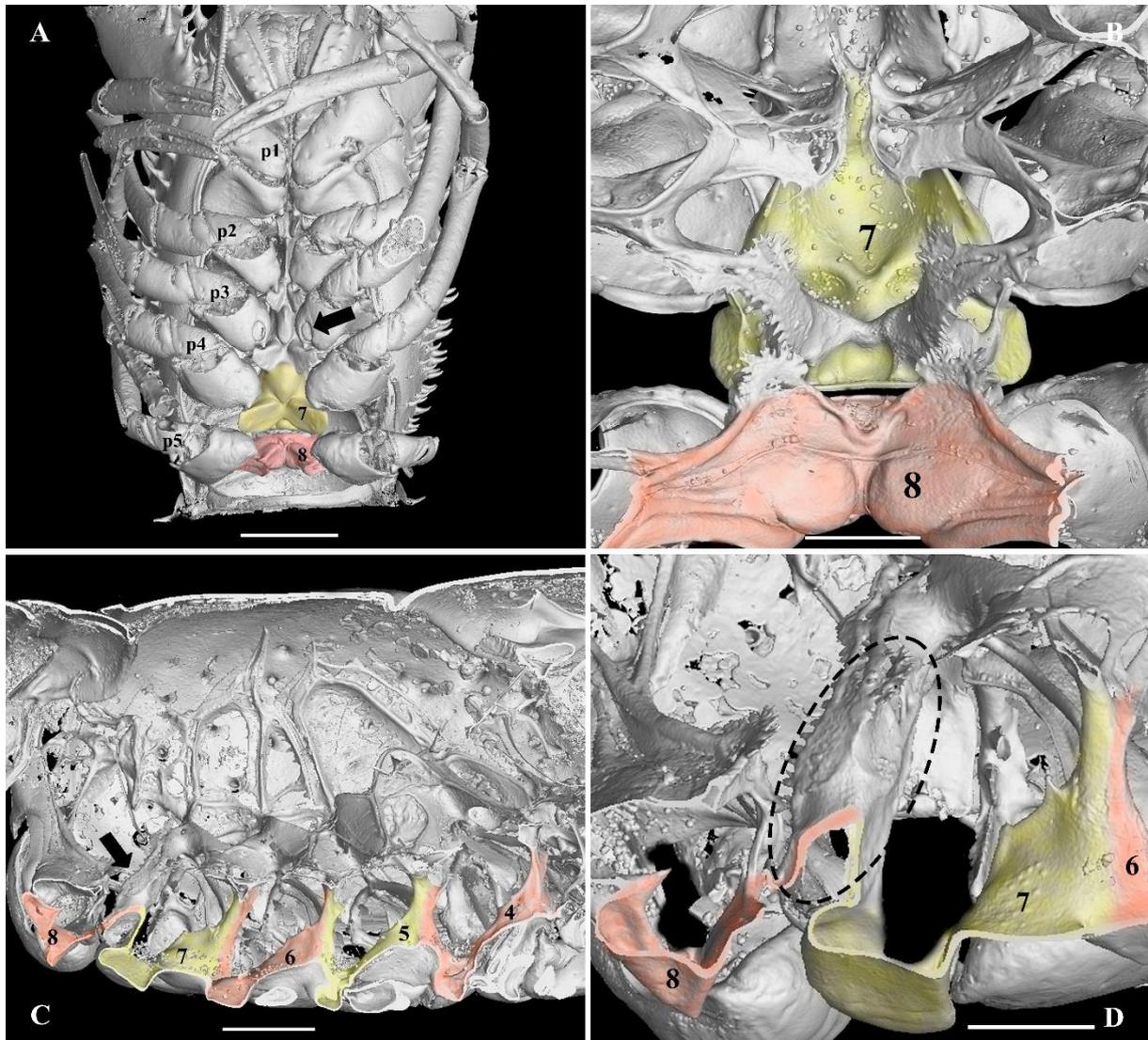


Figura 34. *Astacoides betsileoensis* Petit, 1923 MZUSP 16092. Fêmea. Esternitos torácicos pares sempre representados em vermelho e ímpares em amarelo. A, cefalotórax de uma fêmea em visão ventral, seta aponta posição do gonoporo feminino. B, cefalotórax de uma fêmea em visão dorsal (carapaça removida com destaque para a região de onde estaria localizada a espermateca). C, corte longitudinal (visão antero posterior) com detalhe para os esternitos torácicos de 8 até 4, seta aponta a região onde estaria localizada a espermateca. D, corte longitudinal (visão antero posterior) em detalhe mostrando esternitos 8, 7 e 6 e a região onde estaria localizada a câmara da espermateca (linha pontilhada preta formando uma elipse). Escala A 10 mm, B 3mm, C 8.5 mm, D 4.5 mm.



Figura 35. *Astacoides betsileoensis* Petit, 1923 MZUSP16092. Macho. A, visão lateral. B, visão dorsal. C, visão ventral com detalhe para localização dos pereópodos e espermateca. Seta maior aponta o gonóporo masculino, (sempre presente na altura do pereópodo de número 5) e seta menor aponta a região de onde estaria localizada a espermateca. Escala A-B 46 mm (referente ao comprimento da carapaça). D, 5.0 mm (referente ao comprimento da região de onde estaria localizada a espermateca medido longitudinalmente).

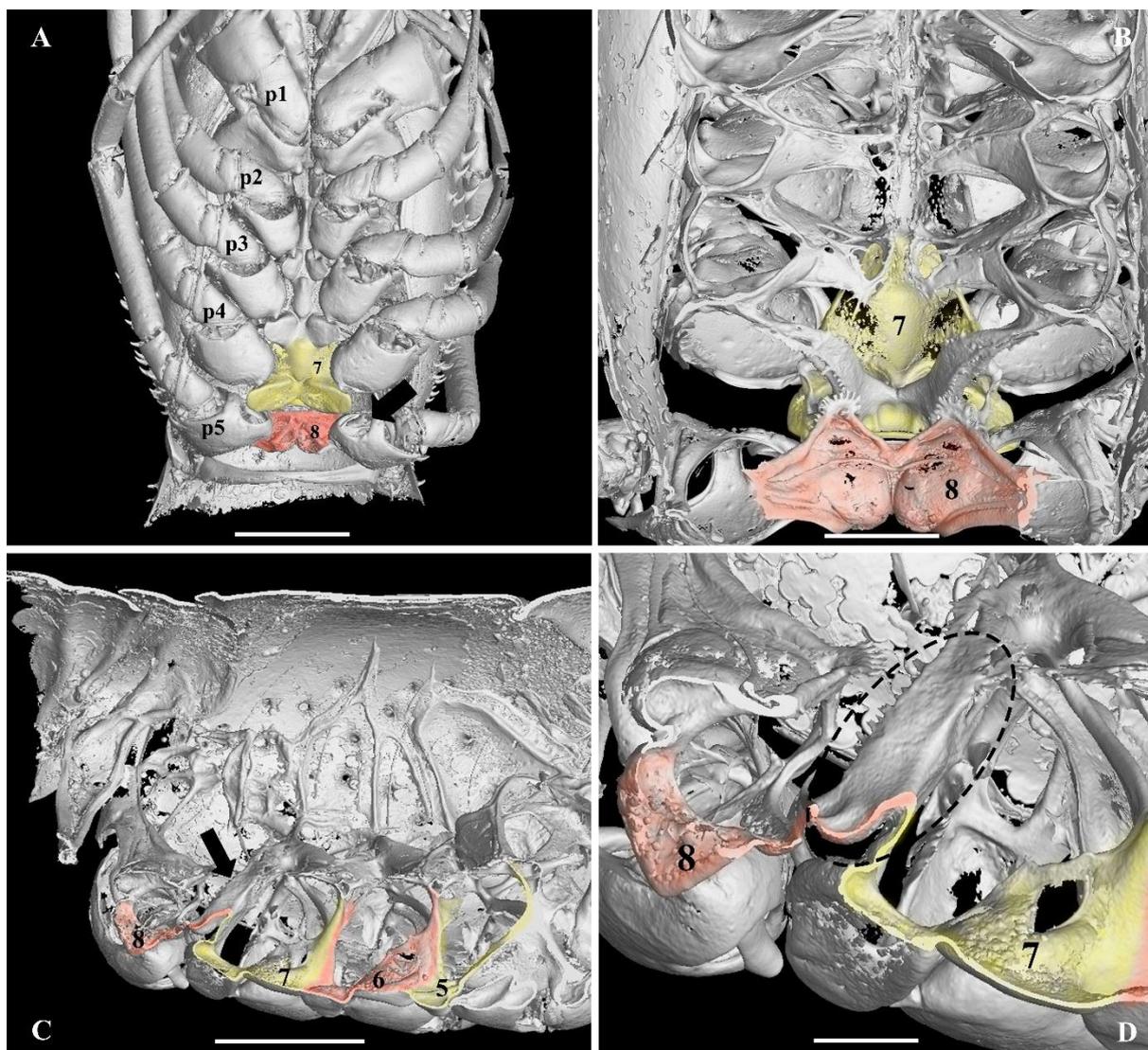


Figura 36. *Astacoides betsileoensis* Petit, 1923 MZUSP 16092. Esternitos torácicos pares sempre representados em vermelho e ímpares em amarelo. A, cefalotórax de um macho em visão ventral. B, cefalotórax de um macho em visão dorsal (carapaça removida com destaque para a região de onde estaria localizada a espermateca). C, corte longitudinal (visão antero posterior) com detalhe para os esternitos torácicos de 8 até 5, seta aponta a região onde estaria localizada a espermateca. D, corte longitudinal (visão antero posterior) em detalhe mostrando esternitos 8, 7 e 6 e a região onde estaria localizada a câmara da espermateca (linha pontilhada preta formando uma elipse). Escala A 15 mm, B 4.5 mm, C 9.0 mm, D 3.0 mm.

4.12 *Parastacus brasiliensis* (von Martens, 1869)

4.12.1 Sétimo e oitavo segmentos torácicos

Áreas compostas por importante dimorfismo sexual, a fêmea apresenta claras diferenças nessa região. Representamos essas áreas coloridas nas figuras para facilitar a visualização, o esternito torácico de número 7 sempre em amarelo e o de número oito sempre em vermelho (Fig 38).

O sétimo e oitavo segmentos torácicos (assim como os demais) podem ser identificados facilmente pela posição dos pares de pereópodos (na figura apresentados do número 1 ao número 5). No oitavo segmento, encontra-se o par de pereópodos de número 5, no sétimo segmento, o par de pereópodos de número 4 e assim sucessivamente. A região anterior do oitavo segmento está conectada ao sétimo segmento torácico, e esse, conectado ao sexto segmento e assim sucessivamente.

Como nesse estudo estamos focados no receptáculo seminal, a descrição abaixo é referente às características das fêmeas, porém, o espécime abaixo apresenta gonóporo feminino e masculino. O gonóporo feminino foi encontrado na região do sexto segmento torácico localizado ao lado do pereópodo de número 3 (região arredondada indicado pela maior seta Fig 38-A). O gonóporo masculino encontrado na região do oitavo segmento torácico localizado ao lado do pereópodo de número 5 (região arredondada indicado pela menor seta Fig 38-A).

A região posterior do oitavo esternito, apresenta uma área mais calcificada que está conectada ao abdômen, nas laterais, estão os condilos (região que se conecta ao par de pereópodos de número 5. A região anterior, possui uma área pouco calcificada e muito membranosa, que se conecta com o esternito de número 7 (Fig 38-A).

O sétimo esternito, por sua vez, possui um formato semi-triangular. Diferentemente das espécies anteriormente aqui relatadas, a fêmea não apresenta nenhuma região que pareça ser uma região de entrada para um possível spermatóforo. Nem a entrada de uma possível espermateca, nem a depressão típica do *annulus ventralis*.

Os interesternitos torácicos do sétimo e oitavos segmentos apresentam-se formados por duas folhas ou cutículas tegumentares. No caso dos interesternitos, há a formação de fragma, porém, esse fragma, não apresenta espaço interno, ou seja, não apresenta um espaço oco para a formação de uma provável câmara. Realmente, quando olhamos as (Figs 38-C e D), podemos verificar que a junção entre os intersternitos 7/8 é diferente dos demais, e a estrutura assemelha-se muito com uma possível espermateca, porém, com o auxílio das dissecações que fizemos em laboratório, podemos descartar essa possibilidade. Na (Fig 38-B) que é a região onde costumeiramente encontra-se a espermateca, podemos notar também, que não há presença desse órgão.

4.12.2 Ausência de receptáculo seminal

No presente estudo, verificamos a ausência de receptáculo seminal (espermateca e de *annulus ventralis*) em *P. brasiliensis*. Mostramos pela primeira vez, a estrutura morfológica do esqueleto axial da espécie, reportando a formação de fragma, que se abre por uma pequena extensão, mas que continua justaposta em sua maioria, não apresentando espaço oco para a formação da câmara da espermateca. A espécie também não apresenta a formação típica (invaginação intrasegmentar) do *annulus ventralis*. A estrutura do esqueleto axial de *P. brasiliensis* é muito similar a estrutura de *A. betsiolensis*.

4.12.3 Observações

Como a maioria das espécies do gênero *Parastacus* é uma espécie escavadora que constrói galerias rasas. Aspectos da biologia desta espécie ainda são muito pouco conhecidos (Buckup & Rossi 1980).

4.12.4 Distribuição

Conhecido apenas para localidades do estado de Santa Catarina no Brasil (Buckup & Rossi 1980).



Figura 37 *Parastacus brasiliensis* von Martens, 1869 MZUSP 6936. A, visão lateral. B, visão dorsal. C, visão ventral com detalhe para localização dos pereópodos e espermateca. Seta maior aponta o gonóporo feminino, (sempre presente na altura do pereópodo de número 3) e seta menor aponta o gonóporo masculino (sempre presente na altura do pereópodo de número 5). Escala A-B, 28 mm (referente ao comprimento da carapaça). D, 2.0 mm (referente ao comprimento da região de onde estaria localizada a espermateca medido longitudinalmente).

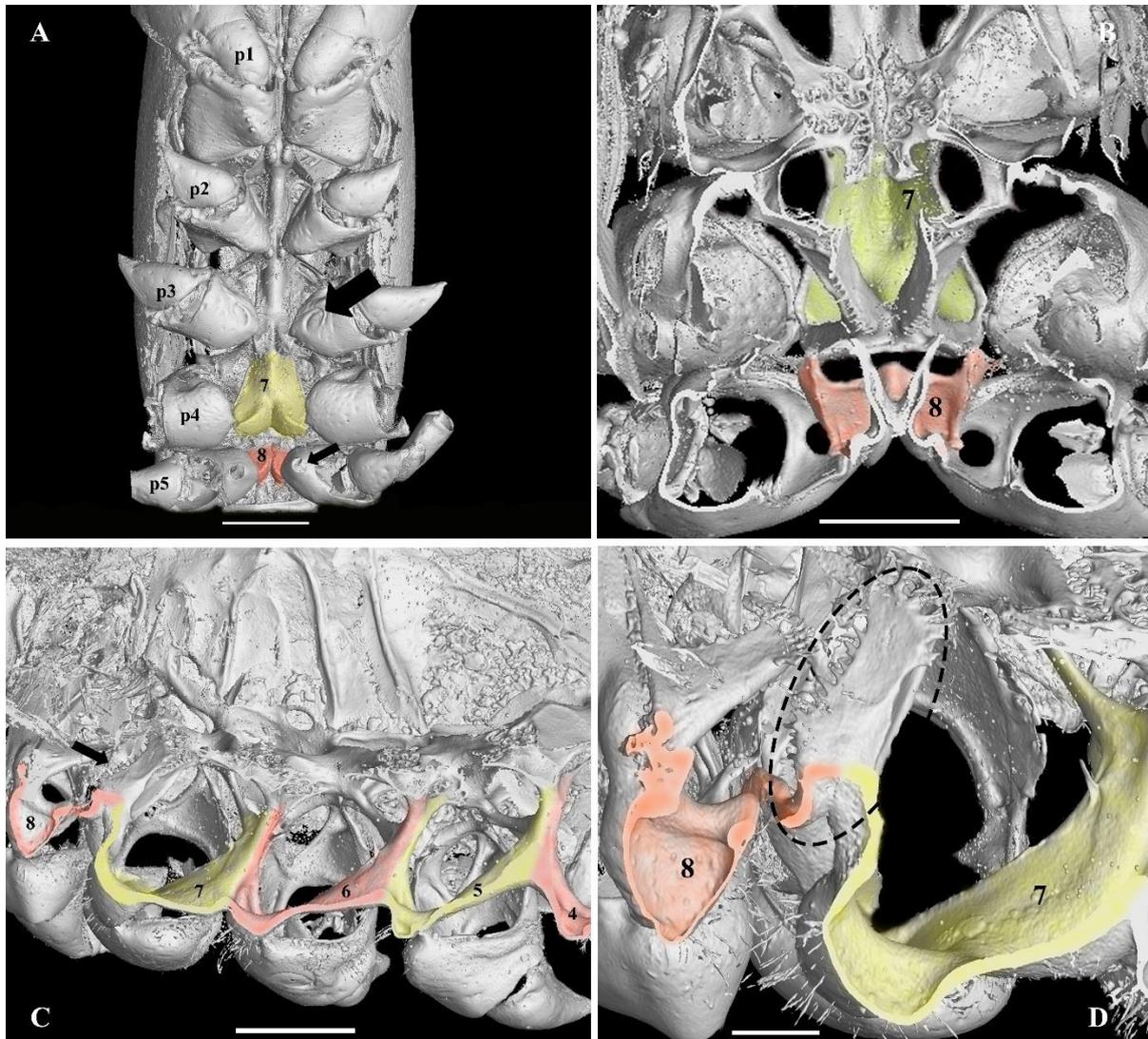


Figura 38. *Parastacus brasiliensis* von Martens, 1869 MZUSP 6936. Esternitos torácicos pares sempre representados em vermelho e ímpares em amarelo. A, cefalotórax de um indivíduo em visão ventral, seta maior aponta posição do gonóporo feminino e seta menor aponta a posição do gonóporo masculino. B, cefalotórax de um indivíduo em visão dorsal (carapaça removida com destaque para a região de onde estaria localizada a espermateca). C, corte longitudinal (visão antero posterior) com detalhe para os esternitos torácicos de 8 até 4, seta aponta a região onde estaria localizada a espermateca. D, corte longitudinal (visão antero posterior) em detalhe mostrando esternitos 8 e 7, região onde estaria localizada a câmara da espermateca (linha pontilhada preta formando uma elipse). Escala A 4.5 mm, B 2.5mm, C 3.0 mm, D 1.0 mm.

4.13 *Parastacus pilimanus* (von Martens, 1869)

4.13.1 Sétimo e oitavo segmentos torácicos

Áreas compostas por importante dimorfismo sexual, a fêmea apresenta claras diferenças nessa região. Representamos essas áreas coloridas nas figuras para facilitar a visualização, o esternito torácico de número 7 sempre em amarelo e o de número oito sempre em vermelho (Fig 40).

O sétimo e oitavo segmentos torácicos (assim como os demais) podem ser identificados facilmente pela posição dos pares de pereópodos (na figura apresentados do número 1 ao número 5). No oitavo segmento, encontra-se o par de pereópodos de número 5, no sétimo segmento, o par de pereópodos de número 4 e assim sucessivamente. A região anterior do oitavo segmento está conectada ao sétimo segmento torácico, e esse, conectado ao sexto segmento e assim sucessivamente.

Como nesse estudo estamos focados no receptáculo seminal, a descrição abaixo é referente às características das fêmeas, porém, o espécime abaixo apresenta gonóporo feminino e masculino. O gonóporo feminino foi encontrado na região do sexto segmento torácico localizado ao lado do pereópodo de número 3 (região arredondada indicado pela maior seta Fig 40-A). O gonóporo masculino encontrado na região do oitavo segmento torácico localizado ao lado do pereópodo de número 5 (região arredondada indicado pela menor seta Fig 40-A).

A região posterior do oitavo esternito, apresenta uma área mais calcificada que está conectada ao abdômen, nas laterais, estão os condilos (região que se conecta ao par de pereópodos de número 5. A região anterior, possui uma área pouco calcificada e muito membranosa, que se conecta com o esternito de número 7 (Fig 40-A).

O sétimo esternito, por sua vez, possui um formato semi-triangular. Diferentemente das espécies anteriormente aqui relatadas, a fêmea não apresenta nenhuma região que pareça ser uma região de entrada para um possível spermatóforo. Nem a entrada de uma possível espermateca, nem a depressão típica do *annulus ventralis*.

Os interesternitos torácicos do sétimo e oitavos segmentos apresentam-se formados por duas folhas ou cutículas tegumentares. No caso dos interesternitos, há a formação de fragma, porém, esse fragma, não apresenta espaço interno, ou seja, não apresenta um espaço oco para a formação de uma provável câmara. Realmente, quando olhamos as (Figs 40-C e D, podemos verificar que a junção entre os intersternitos 7/8 é diferente dos demais, e a estrutura assemelha-se muito com uma possível espermateca, porém, com o auxílio das dissecações que fizemos em laboratório, podemos descartar essa possibilidade. Na (Fig 40-B) que é a região onde costumeiramente encontra-se a espermateca, podemos notar também, que não há presença desse órgão.

4.13.2 Ausência de receptáculo seminal

No presente estudo, verificamos a ausência de receptáculo seminal (espermateca e de *annulus ventralis*) em *P. pilimanus*. Mostramos pela primeira vez, a estrutura morfológica do esqueleto axial da espécie, reportando a formação de fragma, que se abre por uma pequena extensão, mas que continua justaposta em sua maioria, não apresentando espaço oco para a formação da câmara da espermateca. A espécie também não apresenta a formação típica (envaginação intrasegmentar) do *annulus ventralis*. A estrutura do esqueleto axial de *P. pilimanus* é muito similar a estrutura de *P. brasiliensis* e *A. betsiolensis*.

4.13.3 Observações

Parastacus pilimanus (Von Martens, 1869) é uma espécie escavadora típica de áreas alagadiças ou ambientes semi-terrestres onde formam agregações e constroem galerias rasas com inúmeras entradas que convergem em uma grande câmara central (assim como as demais espécies do gênero *Parastacus*). Aspectos da biologia desta espécie ainda são muito pouco conhecidos, porém, é sabido que são altamente adaptados às condições hipóxicas dentro das tocas, permanecendo lá a maior parte do tempo e apenas se aventurando para

procurar recursos e depois retornando. (Buckup & Rossi, 1980; Amestoy, 1982; Morrone & Lopretto, 1994).

4.13.4 Distribuição

Sua distribuição geográfica inclui o sudeste do estado do Rio Grande do Sul no Brasil, nordeste da Argentina e sudeste do Uruguai (Amestoy 1982; Morrone & Lopretto 1994).



Figura 39. *Parastacus pilimanus* (von Martens, 1869) MZUSP 6935. A, visão lateral. B, visão dorsal. C, visão ventral com detalhe para localização dos pereópodos e espermateca. Seta maior aponta o gonóporo feminino (sempre presente na altura do pereópodo de número 3) e seta menor aponta o gonóporo masculino (sempre presente na altura do pereópodo de número 5). Escala A-B, 23 mm (referente ao comprimento da carapaça). D, 2.0 mm (referente ao comprimento da região de onde estaria localizada a espermateca medido longitudinalmente).

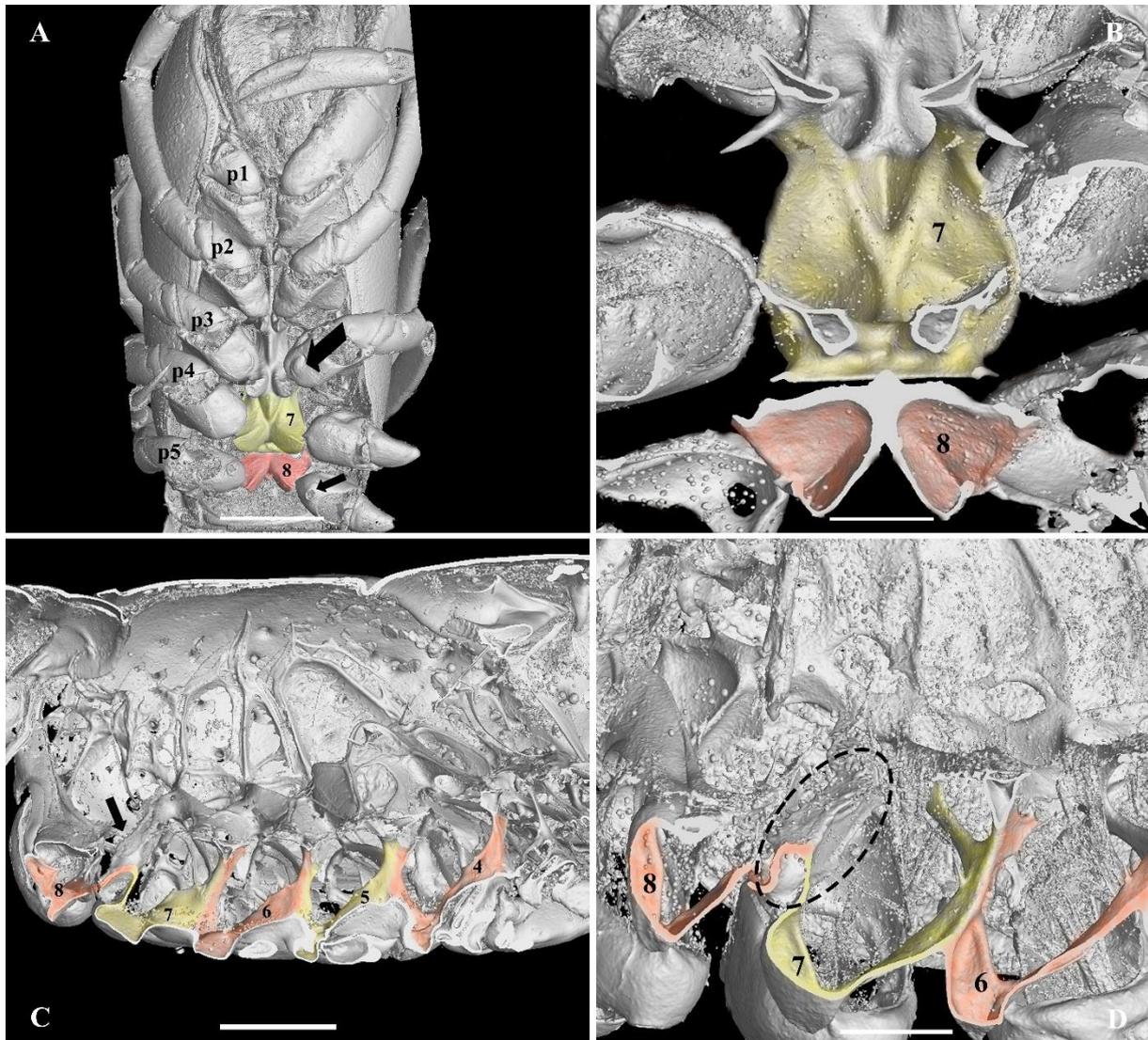


Figura 40. *Parastacus pilimanus* (von Martens, 1869) MZUSP 6935. Esternitos torácicos pares sempre representados em vermelho e ímpares em amarelo. A, cefalotórax de um indivíduo em visão ventral, seta maior aponta posição do gonoporo feminino e seta menor aponta a posição do gonóporo masculino. B, cefalotórax de um indivíduo em visão dorsal (carapaça removida com destaque para a região de onde estaria localizada a espermateca). C, corte longitudinal (visão antero posterior) com detalhe para os esternitos torácicos de 8 até 4, seta aponta a região onde estaria localizada a espermateca. D, corte longitudinal (visão antero posterior) em detalhe mostrando esternitos 8, 7 e 6 e a região onde estaria localizada a câmara da espermateca (linha pontilhada preta formando uma elipse). Escala A 4.0 mm, B 1.5mm, C 8.5 mm, D 1.5 mm.

4.14 *Parastacus saffordi* Faxon, 1898

4.14.1 Sétimo e oitavo segmentos torácicos

Áreas compostas por importante dimorfismo sexual, a fêmea apresenta claras diferenças nessa região. Representamos essas áreas coloridas nas figuras para facilitar a visualização, o esternito torácico de número 7 sempre em amarelo e o de número oito sempre em vermelho (Fig 42).

O sétimo e oitavo segmentos torácicos (assim como os demais) podem ser identificados facilmente pela posição dos pares de pereópodos (na figura apresentados do número 1 ao número 5). No oitavo segmento, encontra-se o par de pereópodos de número 5, no sétimo segmento, o par de pereópodos de número 4 e assim sucessivamente. A região anterior do oitavo segmento está conectada ao sétimo segmento torácico, e esse, conectado ao sexto segmento e assim sucessivamente.

Como nesse estudo estamos focados no receptáculo seminal, a descrição abaixo é referente às características das fêmeas, porém, o espécime abaixo apresenta gonóporo feminino e masculino. O gonóporo feminino foi encontrado na região do sexto segmento torácico localizado ao lado do pereópodo de número 3 (região arredondada indicado pela maior seta Fig 42-A). O gonóporo masculino encontrado na região do oitavo segmento torácico localizado ao lado do pereópodo de número 5 (região arredondada indicado pela menor seta Fig 42-A).

A região posterior do oitavo esternito, apresenta uma área mais calcificada que está conectada ao abdômen, nas laterais, estão os condilos (região que se conecta ao par de pereópodos de número 5. A região anterior, possui uma área pouco calcificada e muito membranosa, que se conecta com o esternito de número 7 (Fig 42-A).

O sétimo esternito, por sua vez, possui um formato semi-triangular. Diferentemente das espécies anteriormente aqui relatadas, a fêmea não apresenta nenhuma região que pareça ser uma região de entrada para um possível spermatóforo. Nem a entrada de uma possível espermateca, nem a depressão típica do *annulus ventralis*

Os interesternitos torácicos do sétimo e oitavos segmentos apresentam-se formados por duas folhas ou cutículas tegumentares. No caso dos interesternitos, há a formação de fragma, porém, esse fragma, não apresenta espaço interno, ou seja, não apresenta um espaço oco para a formação de uma provável câmara. Realmente, quando olhamos as (Figs 42-C e D, podemos verificar que a junção entre os intersternitos 7/8 é diferente dos demais, e a estrutura assemelha-se muito com uma possível espermateca, porém, com o auxílio das dissecações que fizemos em laboratório, podemos descartar essa possibilidade. Na (Fig 42-B) que é a região onde costumeiramente encontra-se a espermateca, podemos notar também, que não há presença desse órgão.

4.14.2 Ausência de receptáculo seminal

No presente estudo, verificamos a ausência de receptáculo seminal (espermateca e de *annulus ventralis*) em *P. saffordi*. Mostramos pela primeira vez, a estrutura morfológica do esqueleto axial da espécie, reportando a formação de fragma, que se abre por uma pequena extensão, mas que continua justaposta em sua maioria, não apresentando espaço oco para a formação da câmara da espermateca. A espécie também não apresenta a formação típica (envaginação intrasegmentar) do *annulus ventralis*. A estrutura do esqueleto axial de *P. saffordi* é muito similar a estrutura de *P. pilimanus*, *P. brasiliensis* e *A. betsiolensis*.

4.14.3 Observações

Habitam locais variados, podem ser encontrados tanto em locais pantanosos e relativamente distante de grandes corpos d'água quanto em margens de riachos. Desta forma, são mais tolerantes a diferentes parâmetros ambientais. Entretanto, como todos os demais *Parastacus*, são sensíveis a altas temperaturas.

É a espécie com distribuição mais ampla encontrada do Brasil. Assim como os outros do gênero *Parastacus*, possui grande importância ecológica, fazendo parte da alimentação de diversos mamíferos e aves ribeirinhas, como lontras e cuícas (Buckup, 2010)

4.14.4 Distribuição

É uma espécie encontrada na região sul do Brasil (estado de SC, e mais raramente no RS) e Uruguai (Buckup, 2010; Reynold et al 2011).



Figura 41. *Parastacus saffordi* Faxon, 1898 MZUSP 33441. A, visão lateral. B, visão dorsal. C, visão ventral com detalhe para localização dos pereópodos e espermateca. Seta maior aponta o gonóporo feminino (sempre presente na altura do pereópodo de número 3) e seta menor aponta o gonóporo masculino (sempre presente na altura do pereópodo de número 5). Escala A-B, 41 mm (referente ao comprimento da carapaça). D, 3.0 mm (referente ao comprimento da região de onde estaria localizada a espermateca medido longitudinalmente).

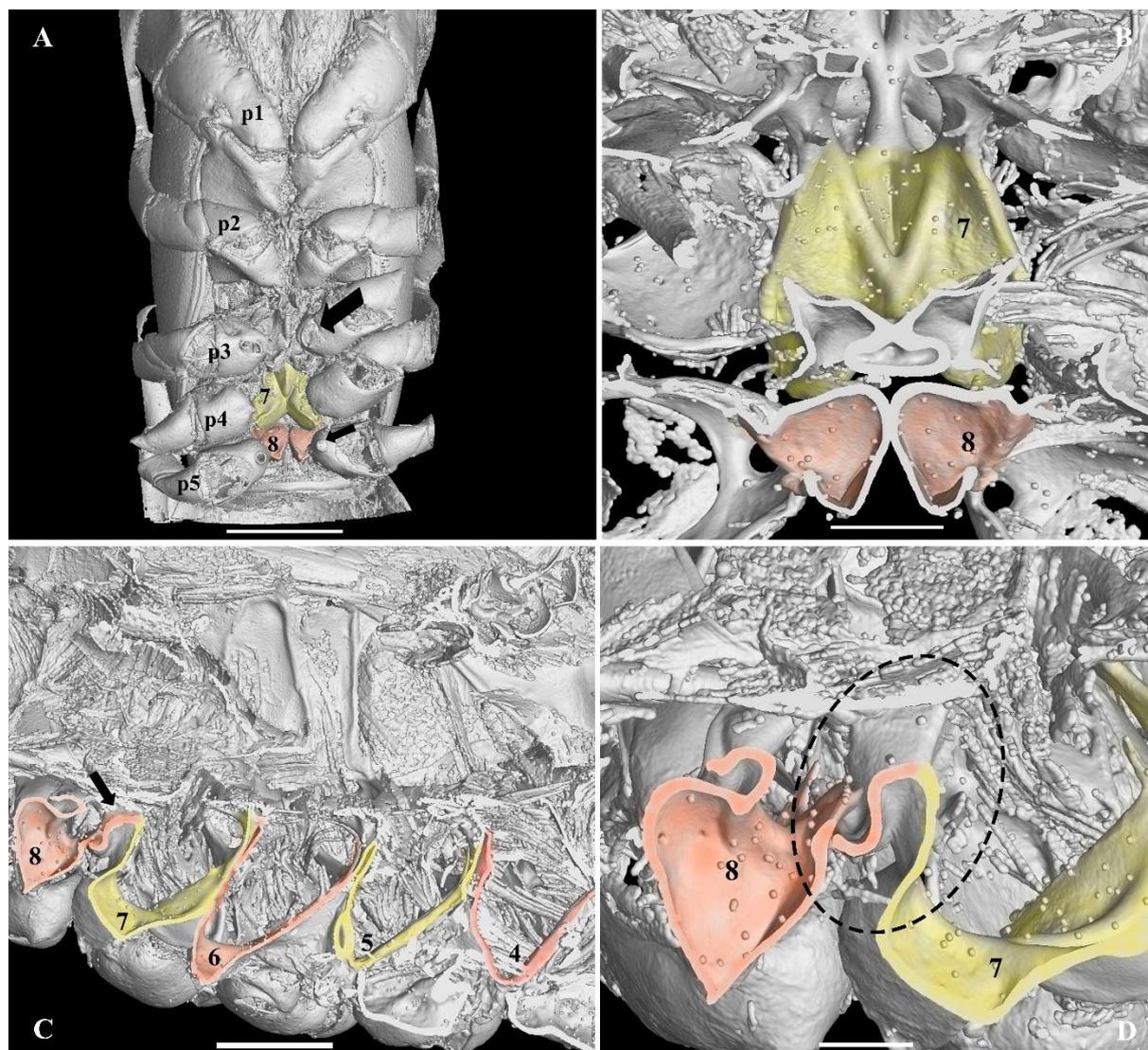


Figura 42. *Parastacus saffordi* Faxon, 1898 MZUSP 33441. Esternitos torácicos pares sempre representados em vermelho e ímpares em amarelo. A, cefalotórax de um indivíduo em visão ventral, seta maior aponta posição do gonoporo feminino e seta menor aponta a posição do gonóporo masculino. B, cefalotórax de um indivíduo em visão dorsal (carapaça removida com destaque para a região de onde estaria localizada a espermateca). C, corte longitudinal (visão antero posterior) com detalhe para os esternitos torácicos de 8 até 4, seta aponta a região onde estaria localizada a espermateca. D, corte longitudinal (visão antero posterior) em detalhe mostrando esternitos 8 e 7, região onde estaria localizada a câmara da espermateca (linha pontilhada preta formando uma elipse). Escala A 9.5 mm, B 2.5mm, C 4.5 mm, D 1.5 mm.

4.15 *Parastacus varicosus* Faxon, 1898

4.15.1 Sétimo e oitavo segmentos torácicos

Áreas compostas por importante dimorfismo sexual, a fêmea apresenta claras diferenças nessa região. Representamos essas áreas coloridas nas figuras para facilitar a visualização, o esternito torácico de número 7 sempre em amarelo e o de número oito sempre em vermelho (Fig 45).

O sétimo e oitavo esternitos torácicos (assim como os demais) podem ser identificados facilmente pela posição dos pares de pereópodos (na figura, apresentados do número 1 ao número 4). No oitavo segmento, encontra-se o par de pereópodos de número 5, no sétimo segmento, o par de pereópodos de número 4 e assim sucessivamente. A região anterior do oitavo segmento está conectada ao sétimo segmento torácico, e esse, conectado ao sexto segmento e assim sucessivamente.

Como nesse estudo estamos focados no receptáculo seminal, a descrição abaixo é referente às características das fêmeas, porém, o espécime abaixo apresenta gonóporo feminino e masculino. O gonóporo feminino foi encontrado na região do sexto segmento torácico localizado ao lado do pereópodo de número 3 (região arredondada indicado pela maior seta Fig 45-A). O gonóporo masculino encontrado na região do oitavo segmento torácico localizado ao lado do pereópodo de número 5 (região arredondada indicado pela menor seta Fig 45-A).

A região posterior do oitavo esternito, apresenta uma área mais calcificada que está conectada ao abdômen, nas laterais, estão os condilos (região que se conecta ao par de pereópodos de número 5. A região anterior, possui uma área pouco calcificada e muito membranosa, que se conecta com o esternito de número 7 (Fig 45-A).

O sétimo esternito, por sua vez, possui um formato semi-triangular. Diferentemente das espécies anteriormente aqui relatadas, a fêmea não apresenta nenhuma região que pareça ser uma região de entrada para um possível espermatóforo. Nem a entrada de uma possível espermateca, nem a depressão típica do *annulus ventralis*.

Os interesternitos torácicos do sétimo e oitavos segmentos apresentam-se formados por duas folhas ou cutículas tegumentares. No caso dos interesternitos, há a formação de fragma, porém, esse fragma, não apresenta espaço interno, ou seja, não apresenta um espaço oco para a formação de uma provável câmara. Realmente, quando olhamos as (Figs 45-C e D, podemos verificar que a junção entre os intersternitos 7/8 é diferente dos demais, e a estrutura assemelha-se muito com uma possível espermateca, porém, com o auxílio das dissecações que fizemos em laboratório, podemos descartar essa possibilidade. Na (Fig 45-B) que é a região onde costumeiramente encontra-se a espermateca, podemos notar também, que não há presença desse órgão.

Nessa espécie, nós encontramos o que se presume ser um pedúnculo que fez parte do espermatóforo. A (Fig-44)

4.15.2 Ausência de receptáculo seminal

No presente estudo, verificamos a ausência de receptáculo seminal (espermateca e de *annulus ventralis*) em *P. varicosus*. Mostramos pela primeira vez, a estrutura morfológica do esqueleto axial da espécie, reportando a formação de fragma, que se abre por uma pequena extensão, mas que continua justaposta em sua maioria, não apresentando espaço oco para a formação da câmara da espermateca. A espécie também não apresenta a formação típica (envaginação intrasegmentar) do *annulus ventralis*. A estrutura do esqueleto axial de *P. varicosus* é muito similar a estrutura de *P. saffordi*, *P. pilimanus*, *P. brasiliensis* e *A. betsiolensis*.

4.15.3 Observações

Parastacus varicosus é uma espécie escavadora assim como as demais do gênero *Parastacus* e constrói galerias rasas e espiraladas que terminam em uma câmara habitacional onde geralmente são encontrados dois indivíduos (Amestoy 1982).

A biologia desta espécie é pouco conhecida, uma vez que os dados disponíveis tratam apenas de alguns aspectos de seu comportamento escavador, ciclo de vida (Amestoy 1982) e biologia reprodutiva em condições de laboratório (Amestoy 1983). Thompson (1982) estudou a anatomia e histologia gonadal de 100 fêmeas de *Parastacus pilimanus* (Von Martens 1869) e *Parastacus varicosus*, concluindo que possuem gonóporos de ambos os sexos.

Trabalhos posteriores concluíram que as características reprodutivas do gênero *Parastacus* ainda são pobremente conhecidas e constituem um dos pontos mais controversos na biologia das espécies, porém, apontam que todas as espécies deste gênero apresentam a intersexualidade, ou seja, a presença de características sexuais primárias e/ou secundárias no mesmo indivíduo (Sagi *et al.*; 1996 Rudolph & Almeida, 2000). Esse fenômeno também pode ser encontrado em outros parastacídeos, como os gêneros australianos *Cherax* Erichson, 1846 (Horwitz 1988; López-Greco *et al* 2007; Vasquez *et al.* 2008) e os sulamericanos *Samastacus* e *Virilastacus* Hobbs, 1991 (Rudolph 1997; 2013; Rudolph & Almeida 2000).

No gênero *Parastacus*, a intersexualidade é caracterizada pela presença de gonóporos masculinos e femininos mesmo indivíduo (Rudolph & Almeida, 2000). Tal fato é conhecido desde a metade do século XIX (Von Martens 1869; Faxon 1898) e pode estar relacionado com um hermafroditismo rudimentar (Lönnerberg 1898).

O sistema sexual dos lagostins sulamericanos pode ser classificado como de três tipos: (1) gonocorismo, encontrado nas espécies dos gêneros *Samastacus* e *Virilastacus*; (2) intersexualidade permanente, encontrada no gênero *Parastacus*: *P. pugnax*, *P. varicosus*, *P. saffordi*, *P. pilimanus*; (3) hermafroditismo protândrico parcial, encontrado em *P. nicoleti* e *P. brasiliensis* (Rudolph & Almeida, 2000). Esse tipo de hermafroditismo é caracterizado pela presença mútua das gônadas masculina e feminina em um mesmo indivíduo, mas em diferentes estágios da vida, sendo o masculino o primeiro sexo (Rudolph 1997; Rudolph & Almeida 2000; Rudolph & Verdi 2010).

4.15.4 Distribuição

Estado do Rio Grande do Sul no Brasil, e as províncias de Maldonado e Rocha, no leste do Uruguai (Hobbs 1989; Morrone & Lopretto 1994).



Figura 43. *Parastacus varicosus* Faxon, 1898 MZUSP 6934. A, visão lateral. B, visão dorsal. C, visão ventral com detalhe para localização dos pereópodos e espermateca. Seta maior aponta o gonóporo feminino, (sempre presente na altura do pereópodo de número 3) e seta menor aponta o gonóporo masculino (sempre presente na altura do pereópodo de número 5). Escala A-B, 11 mm (referente ao comprimento da carapaça). C, 1.5 mm (referente ao comprimento da região de onde estaria localizada a espermateca medido longitudinalmente).

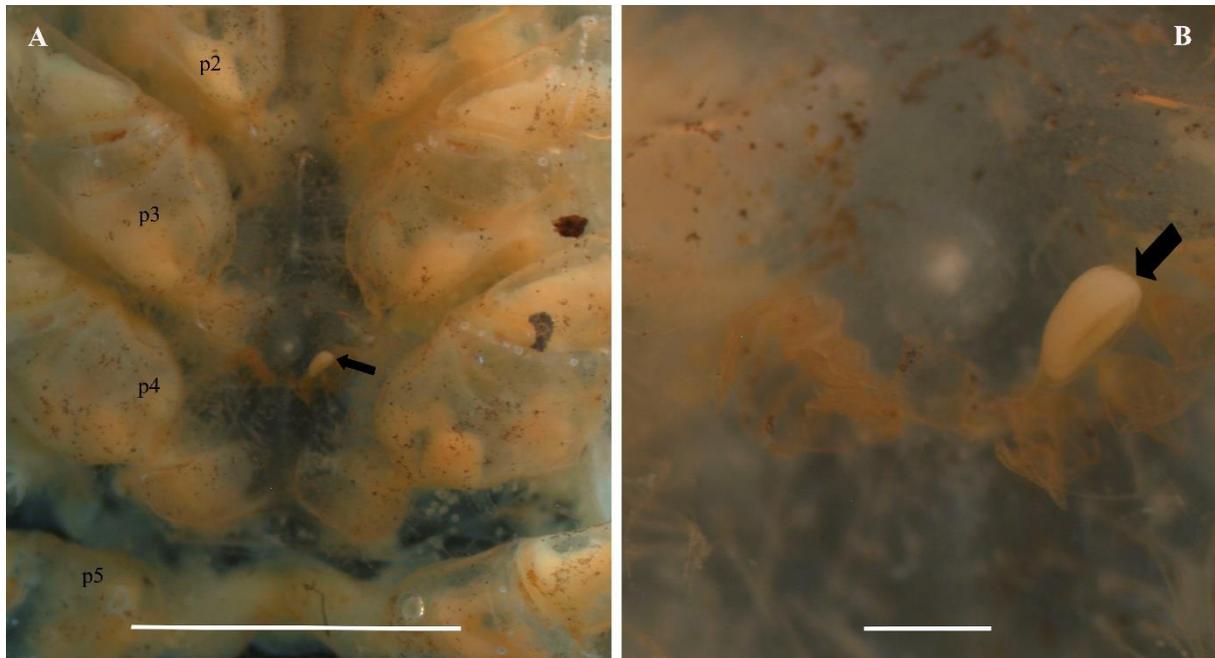


Figura 44. *Parastacus varicosus* Faxon, 1898 MZUSP 6934. A, visão ventral de uma fêmea, seta aponta pedúnculo que faz parte do espermatóforo. B, visão ventral com detalhe para localização do pedúnculo. Escala A 4.0 mm, B 1.0 mm.

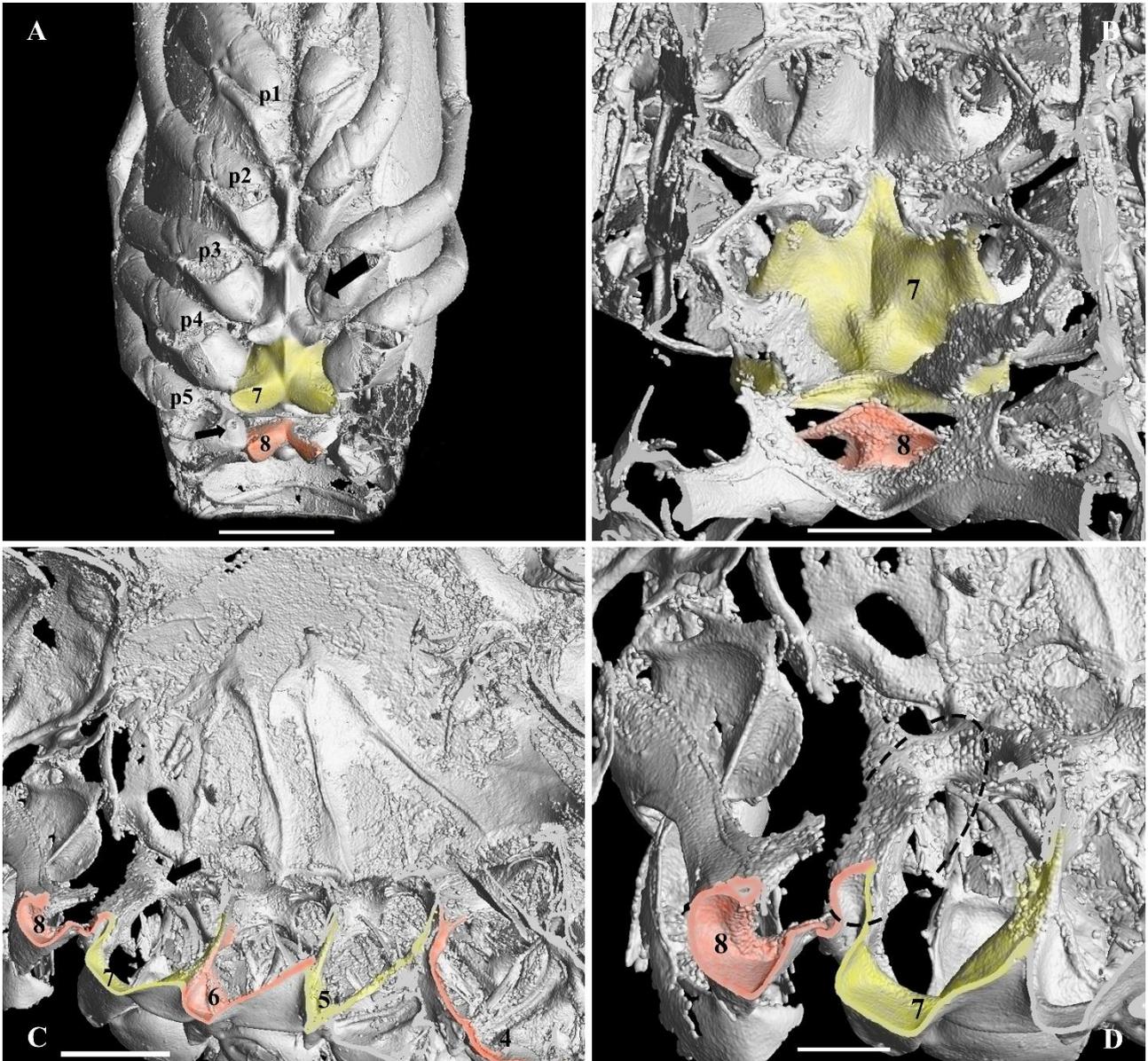


Figura 45. *Parastacus varicosus* Faxon, 1898 MZUSP 6934. Esternitos torácicos pares sempre representados em vermelho e ímpares em amarelo. A, cefalotórax de um indivíduo em visão ventral, seta maior aponta posição do gonoporo feminino e seta menor aponta a posição do gonóporo masculino. B, cefalotórax de um indivíduo em visão dorsal (carapaça removida com destaque para a região de onde estaria localizada a espermateca). C, corte longitudinal (visão antero posterior) com detalhe para os esternitos torácicos de 8 até 4, seta aponta a região onde estaria localizada a espermateca. D, corte longitudinal (visão antero posterior) em detalhe mostrando esternitos 8 e 7, região onde estaria localizada a câmara da espermateca (linha pontilhada preta formando uma elipse). Escala A 4.0 mm, B 1.5mm, C 2.0 mm, D 0.95 mm.

4.16 *Astacus astacus* (Linaneus, 1758)

4.16.1 Sétimo e oitavo segmentos torácicos

Áreas compostas por importante dimorfismo sexual, a fêmea apresenta claras diferenças nessa região. Representamos essas áreas coloridas nas figuras para facilitar a visualização, o esternito torácico de número 7 sempre em amarelo e o de número oito sempre em vermelho (Fig 46).

O sétimo e oitavo segmentos torácicos (assim como os demais) podem ser identificados facilmente pela posição dos pares de pereópodos (na figura apresentados do número 1 ao número 5). No oitavo segmento, encontra-se o par de pereópodos de número 5, no sétimo segmento, o par de pereópodos de número 4 e assim sucessivamente. A região anterior do oitavo segmento está conectada ao sétimo segmento torácico, e esse, conectado ao sexto segmento e assim sucessivamente.

Como nesse estudo estamos focados no receptáculo seminal, todas as descrições a seguir serão referentes às características das fêmeas. Outra característica do sexo, é a presença do gonóporo feminino, encontrado na região do sexto segmento torácico localizado ao lado do pereópodo de número 3 (região arredondada indicado pela seta Fig 46-A).

A região posterior do oitavo esternito, apresenta uma área mais calcificada que está conectada ao abdômen, nas laterais, estão os condilos (região que se conecta ao par de pereópodos de número 5. A região anterior, possui uma área pouco calcificada e muito membranosa, que se conecta com o esternito de número 7 (Fig 46-A).

O sétimo esternito, por sua vez, possui um formato semi-triangular. Diferentemente das espécies anteriormente aqui relatadas, a fêmea não apresenta nenhuma região que pareça ser uma região de entrada para um possível spermatóforo. Nem a entrada de uma possível espermateca, nem a depressão típica do *annulus ventralis*.

Os interesternitos torácicos do sétimo e oitavos segmentos apresentam-se formados por duas folhas ou cutículas tegumentares. No caso dos interesternitos, há a formação de fragma, porém, esse fragma, não apresenta espaço interno, ou seja, não apresenta um espaço

oco para a formação de uma provável câmara. Realmente, quando olhamos as (Figs 46-C e D, podemos verificar que a junção entre os intersternitos 7/8 é diferente dos demais.

Diferente do que foi apresentado em algumas espécies anteriores, o fragma não se assemelha com uma possível espermateca, os intersternitos estão justapostos em toda sua extensão, e não apresenta nenhum espaço para formação do órgão.

4.16.2 Ausência de receptáculo seminal

No presente estudo, verificamos a ausência de receptáculo seminal (espermateca e de *annulus ventralis*) em *A. astacus*. Mostramos pela primeira vez, a estrutura morfológica do esqueleto axial da espécie, reportando a formação de fragma, que não se abre em nenhum momento e que continua justaposto ao longo de toda a sua extensão diferente das espécies *P. saffordi*, *P. pilimanus*, *P. brasiliensis* e *A. betsiolensis* que foram aqui reportadas anteriormente.

4.16.3 Observações

É a espécie de lagostim dulcícola mais comum na Europa e uma fonte de alimento tradicional. São encontrados em córregos, rios, reservatórios, lagoas e lagos tanto em planícies como em morros, que inclui pedras, troncos, raízes e plantas aquáticas. Prefere fundos macios com alguma areia e geralmente não é encontrada em corpos d'água com substrato lamacento. Além disso, prefere bancos macios onde constrói tocas simples. Embora amplamente difundida, sofreu declínios em números populacionais devido a introdução de espécies não indígenas, perda de habitat e sobre-exploração (Holdich *et al.* 2002; Souty-Grosset *et al.* 2006).

Possuem importante função biológica servindo como uma importante fonte de alimento para uma variedade de espécies, incluindo lontras, salmonídeos e pássaros, incluindo canibalismo. A predação juntamente com gradientes de temperatura e

disponibilidade de abrigo, é o principal determinante da distribuição desta espécie (Abrahamsson 1966; Skurdal & Taugbol 2002).

4.16.4 Distribuição

Pode ser encontrada em toda a Europa Central, até a Península Balcânica, e ao norte até a Escandinávia e Finlândia e Europa Oriental (Holdich *et al.* 2002; Souty-Grosset *et al.* 2006).

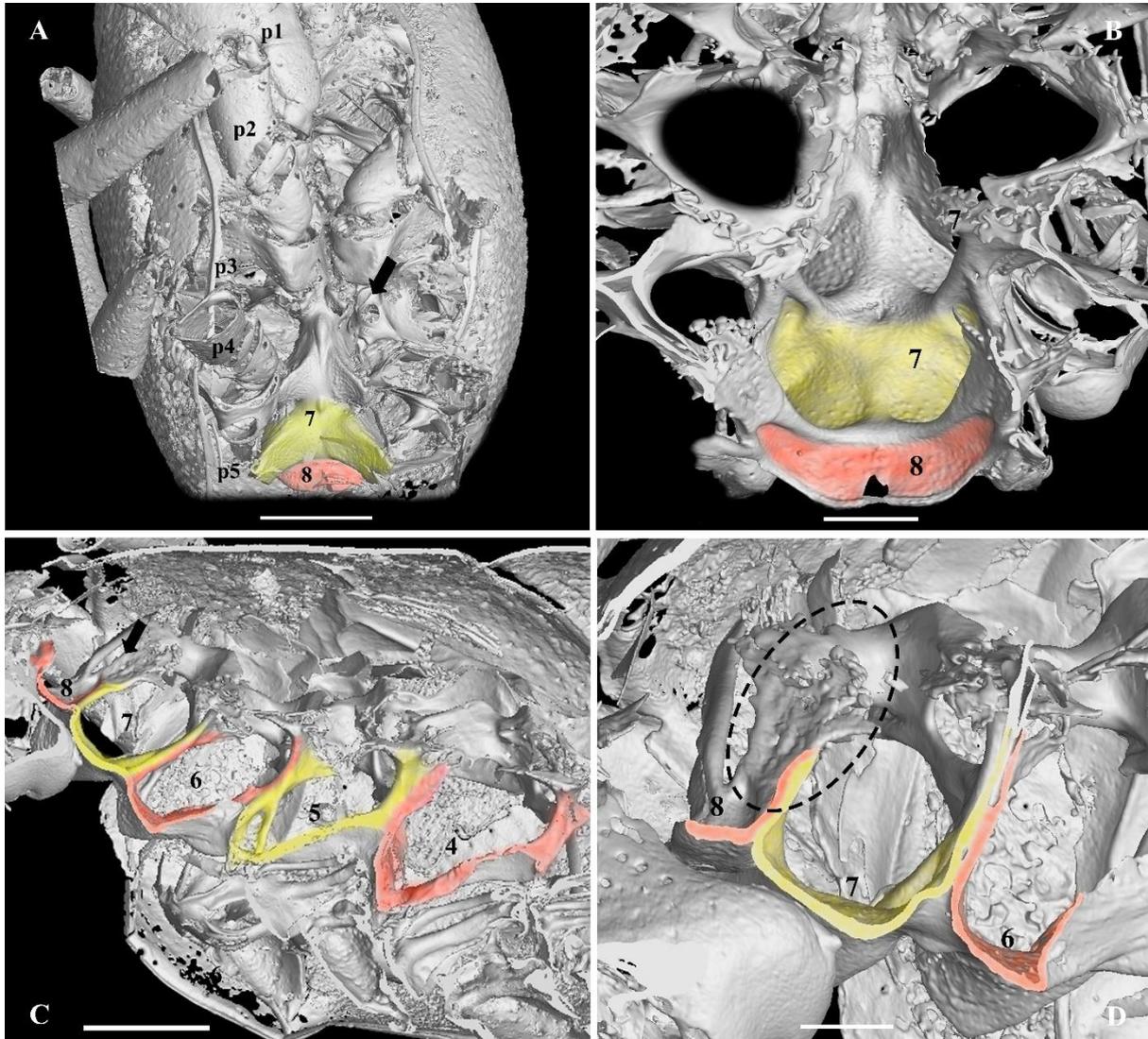


Figura 46. *Astacus astacus* (Linaneus, 1758) MZUSP 4849. Esternitos torácicos pares sempre representados em vermelho e ímpares em amarelo. A, cefalotórax de uma fêmea em visão ventral, seta aponta posição do gonoporo feminino. B, cefalotórax de uma fêmea em visão dorsal (carapaça removida com destaque para a região de onde estaria localizada a espermateca). C, corte longitudinal (ista antero posterior) com detalhe para os esternitos torácicos de 8 até 4, seta aponta a região onde estaria localizada a espermateca. D, corte longitudinal (vista antero posterior) em detalhe mostrando esternitos 8, 7 e 6 e a região onde estaria localizada a câmara da espermateca (linha pontilhada preta formando uma elipse). Escala A 5.5 mm, B 2.0mm, C 4.0 mm, D 1.5 mm.

4.17 *Pontastacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823)

4.17.1 Sétimo e oitavo segmentos torácicos

Áreas compostas por importante dimorfismo sexual, a fêmea apresenta claras diferenças nessa região. Representamos essas áreas coloridas nas figuras para facilitar a visualização, o esternito torácico de número 7 sempre em amarelo e o de número oito sempre em vermelho (Fig 48).

O sétimo e oitavo segmentos torácicos (assim como os demais) podem ser identificados facilmente pela posição dos pares de pereópodos (na figura apresentados do número 1 ao número 5). No oitavo segmento, encontra-se o par de pereópodos de número 5, no sétimo segmento, o par de pereópodos de número 4 e assim sucessivamente. A região anterior do oitavo segmento está conectada ao sétimo segmento torácico, e esse, conectado ao sexto segmento e assim sucessivamente.

Como nesse estudo estamos focados no receptáculo seminal, todas as descrições a seguir serão referentes às características das fêmeas. Outra característica do sexo, é a presença do gonóporo feminino, encontrado na região do sexto segmento torácico localizado ao lado do pereópodo de número 3 (região arredondada indicado pela seta Fig 48-A).

A região posterior do oitavo esternito, apresenta uma área mais calcificada que está conectada ao abdômen, nas laterais, estão os condilos (região que se conecta ao par de pereópodos de número 5. A região anterior, possui uma área pouco calcificada e muito membranosa, que se conecta com o esternito de número 7 (Fig 48-A).

O sétimo esternito, por sua vez, possui um formato semi-triangular. Diferentemente das espécies anteriormente aqui relatadas, a fêmea não apresenta nenhuma região que pareça ser uma região de entrada para um possível espermatóforo. Nem a entrada de uma possível espermateca, nem a depressão típica do *annulus ventralis*.

Os interesternitos torácicos do sétimo e oitavos segmentos apresentam-se formados por duas folhas ou cutículas tegumentares. No caso dos interesternitos, há a formação de fragma, porém, esse fragma, não apresenta espaço interno, ou seja, não apresenta um espaço

oco para a formação de uma provável câmara. Realmente, quando olhamos as (Figs 48-C e D, podemos verificar que a junção entre os intersternitos 7/8 é diferente dos demais.

Diferente do que foi apresentado em algumas espécies anteriores e similar a aparência ao aspecto morfológico de *Astacus astacus*, o fragma não se assemelha com uma possível espermateca, os intersternitos estão justapostos em toda sua extensão, e não apresenta nenhum espaço para formação do órgão.

4.17.2 Ausência de receptáculo seminal

No presente estudo, verificamos a ausência de receptáculo seminal (espermateca e de *annulus ventralis*) em *P. leptodactylus*. Mostramos pela primeira vez, a estrutura morfológica do esqueleto axial da espécie, que apresenta grande similiaridade com a *A. astacus*, ou seja, há formação de fragma, que não se abre em nenhum momento e que continua justaposto ao longo de toda a sua extensão diferente das espécies *P. saffordi*, *P. pilimanus*, *P. brasiliensis* e *A. betsiolensis* que foram aqui reportadas anteriormente.

4.17.3 Observações

Parastacus leptodactylus é uma espécie europeia nativa encontrada em ambientes de água doce e salobra. Tem importância comercial para as indústrias de pesca e aquicultura e sua produção tem aumentado muito anualmente (Wickins & Lee 2002; Kouba *et al.* 2014; Cilbiz *et al.* 2020). Na segunda metade do século XX *P. leptodactylus* foi introduzido em corpos d'água em mais de 14 países, incluindo Suécia, Finlândia, Polônia, Lituânia e norte da Rússia (Holdich *et al.* 2009; Kouba *et al.* 2014).

4.17.4 Distribuição

Abrange a Europa, leste da Rússia e o Oriente Médio (Kouba *et al.* 2014).



Figura 47. *Pontastacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823) MZUSP 4851. A, visão lateral. B, visão dorsal. C, visão ventral com detalhe para localização dos pereópodos e espermateca. Seta maior aponta o gonóporo feminino (sempre presente na altura do pereópodo de número 3) e seta menor aponta a região da espermateca. Escala A-B, 45 mm (referente ao comprimento da carapaça). D, 4.0 mm (referente ao comprimento da região de onde estaria localizada a espermateca medido longitudinalmente).

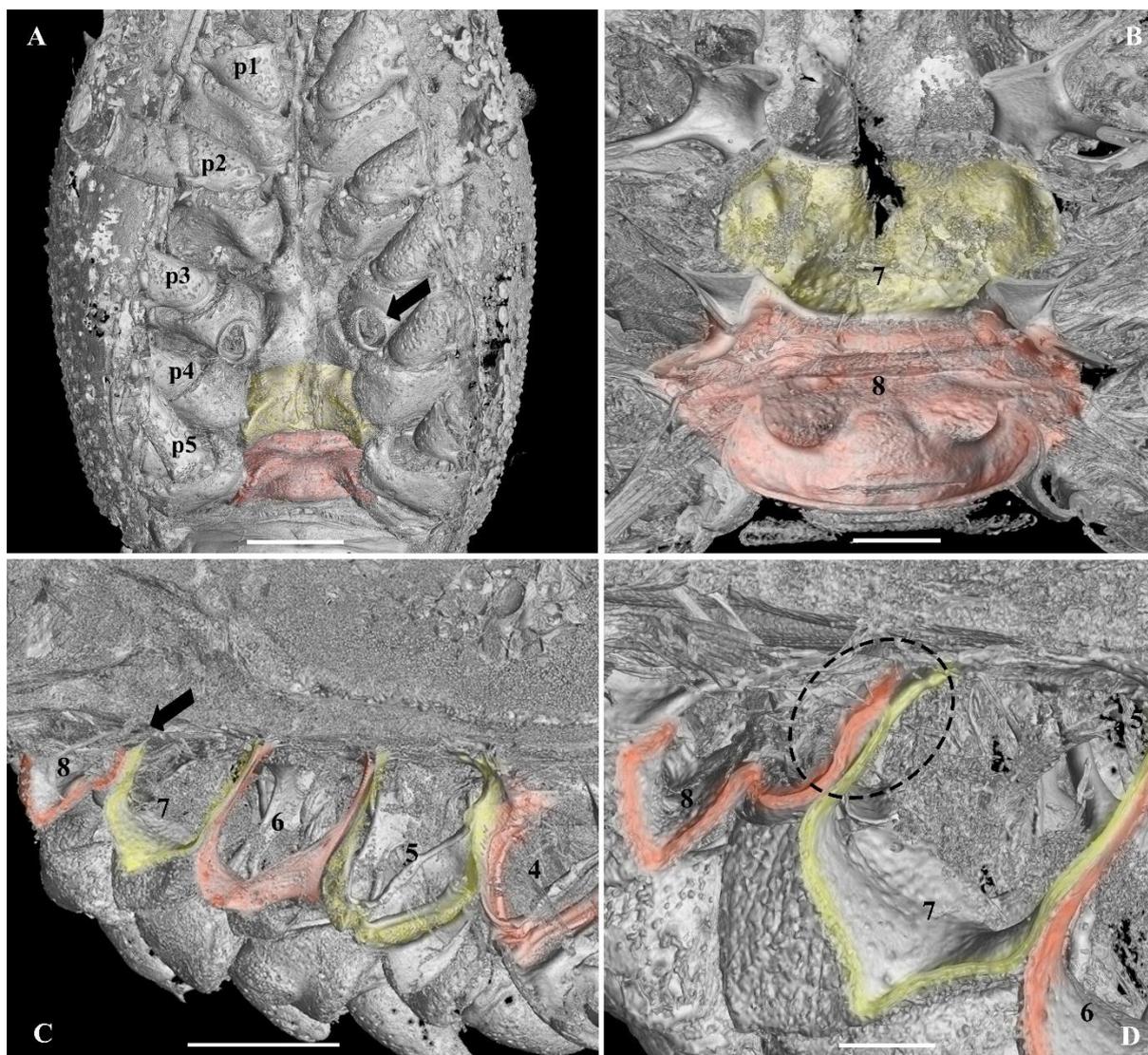


Figura 48. *Pontastacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823) MZUSP 4851. Esternitos torácicos pares sempre representados em vermelho e ímpares em amarelo. A, cefalotórax de uma fêmea em visão ventral, seta aponta posição do gonoporo feminino. B, cefalotórax de uma fêmea em visão dorsal (carapaça removida com destaque para a região de onde estaria localizada a espermateca). C, corte longitudinal (ista antero posterior) com detalhe para os esternitos torácicos de 8 até 4, seta aponta a região onde estaria localizada a espermateca. D, corte longitudinal (visão antero posterior) em detalhe mostrando esternitos 8, 7 e 6 e a região onde estaria localizada a câmara da espermateca (linha pontilhada preta formando uma elipse). Escala A 6.0 mm, B 2.0mm, C 6.0 mm, D 1.5 mm.

5 IMPLICAÇÕES FILOGENÉTICAS

5.1 Análise Filogenética

O estudo morfológico dos 21 terminais resultou em uma matriz com 45 caracteres, desses, provenientes do estudo da carapaça (28), baseados na morfologia da carapaça, olhos (1), antena (1), maxilípodos (3), pereópodos (2), esterno torácico (2), abdome (2), urópodo (1), telso (3) e receptáculo seminal das fêmeas (2). Os estados referentes a esses 45 caracteres encontram-se listados no ANEXO B. A análise filogenética gerou 7 árvores com 112 passos. O índice de consistência (IC) foi de 53, e o índice de retenção (IR) foi de 68.

5.2 Monofiletismo em Astacidea

Os Astacidea Borradaile, 1907 compreendem uma infraordem composta pelas lagostas marinhas do táxon Homarida Bate, 1888 e pelos lagostins dulcícolas do táxon Astacida Latreille, 1802. São alguns dos crustáceos mais conhecidos do mundo e podem ser encontrados em diversas regiões do globo com exceção da Antártida, sendo que a maior diversidade de espécies ocorre em latitudes maiores, ou seja, em regiões de clima temperado, tanto para o hemisfério norte quanto para o sul (Crandall & Buhay 2008; Wolfe *et al.* 2019).

Estão distribuídos por grande diversidade de habitats (rios, lagos, mares e até mesmo galerias terrestres). Possuem grande importância econômica e social, pois são grandes representantes na dieta de diversos países e também importância ambiental, pelo papel que desempenham em diversos ecossistemas (Ahyong & O'Meally 2004; Breinholt *et al.* 2009; Richman *et al.* 2015).

Podem variar em tamanho desde alguns poucos centímetros até mais de 1 metro. Costumam ser animais de corpo mais ou menos alongado (cilíndricos ou achatados) e com uma cauda contendo um leque terminal. Geralmente possuem espinhos proeminentes ao longo do corpo e olhos móveis ou ausentes (Horn *et al.* 2008; Tavares 2013; Brusca *et al.* 2018; Richman *et al.* 2015). Os cinco pares de perópodos seguem a seguinte configuração: os

três primeiros pares são quelados, ou seja, em forma de pinça, sendo que o primeiro par geralmente é maior que os demais e bem desenvolvido, com um dedo móvel, ou dátilo, que se fecha junto a um dedo fixo. Geralmente, os três primeiros pares estão relacionados à manipulação de alimento, auxílio na locomoção e limpeza do corpo. Os dois últimos pereópodos não são quelados, e apresentam uma terminação numa estrutura de unha, com função principalmente locomotora (Horn *et al.* 2008; Tavares 2013; Brusca *et al.* 2018; Richman *et al.* 2015).

A morfologia dos pereópodos foi a primeira e principal característica a ser apresentada como sinapomorfia de Astacidea (três primeiros pares quelados) desde que esse clado fora constituído por Borradaile em 1907, ainda com o nome de Astacura. Desde então, baseando-se nesse e outros caracteres morfológicos, Astacidea passou a ser considerado como um táxon monofilético (Borradaile 1907; Gurney 1938; Kaestner 1970).

Anos depois, a análise morfológica de Scholtz & Richter (1995) mostrou o contrário. Eles argumentaram que embora Homarida e Astacida tivessem a mesma aparência, esta estaria ligada à caracteres plesiomórficos e sustentaram não ter encontrado nada que pudessem unir Homarida aos Astacida. Então, baseando-se em algumas características dos pereópodos como a forma do ísquio do primeiro par, sugeriram que os Astacida estariam mais próximos dos Thalassinida e então advogaram a favor da parafilia do táxon Astacidea.

Outras análises morfológicas começaram a ser feitas e apesar de abordagens diferentes, mostraram árvores com o mesmo padrão, sugerindo os Homarida como sendo um grupo irmão de Astacida e recuperando então o monofiletismo de Astacidea (Schram 2001; Dixon *et al.* 2003; Amati *et al.* 2004; Ah Yong & O'Meally 2004; Schram & Dixon 2004). Nesses trabalhos, as sinapomorfias que embasaram o monofiletismo de Astacidea foram três: a ornamentação suborbital longitudinal da carapaça em forma de espinhos ou carina, a orientação do dátilo do primeiro pereópodo (sempre horizontal ou oblíquo) e a presença dos três primeiros pares de pereópodos quelados (Schram 2001; Dixon *et al.* 2003; Amati *et al.* 2004; Ah Yong & O'Meally 2004; Schram & Dixon 2004).

Concomitantemente, análises moleculares também foram realizadas com trabalhos de Crandall *et al.* (2000) seguido por Dixon *et al.* (2003), Schram & Dixon (2004), Ah Yong &

O'Meally (2004), Porter et al. (2005), Tsang et al. (2008), e Chu et al. (2009). Tal como acontece com as árvores morfológicas, existiram algumas diferenças entre elas, porém, demonstraram relações consistentes que também apontaram para o monofiletismo de Astacidea. Recentemente, o monofiletismo dos Astacidea também foi reportado em trabalhos biogeográficos (Crandall & De Grave 2017; Stern *et al.* 2017) (Fig 49).

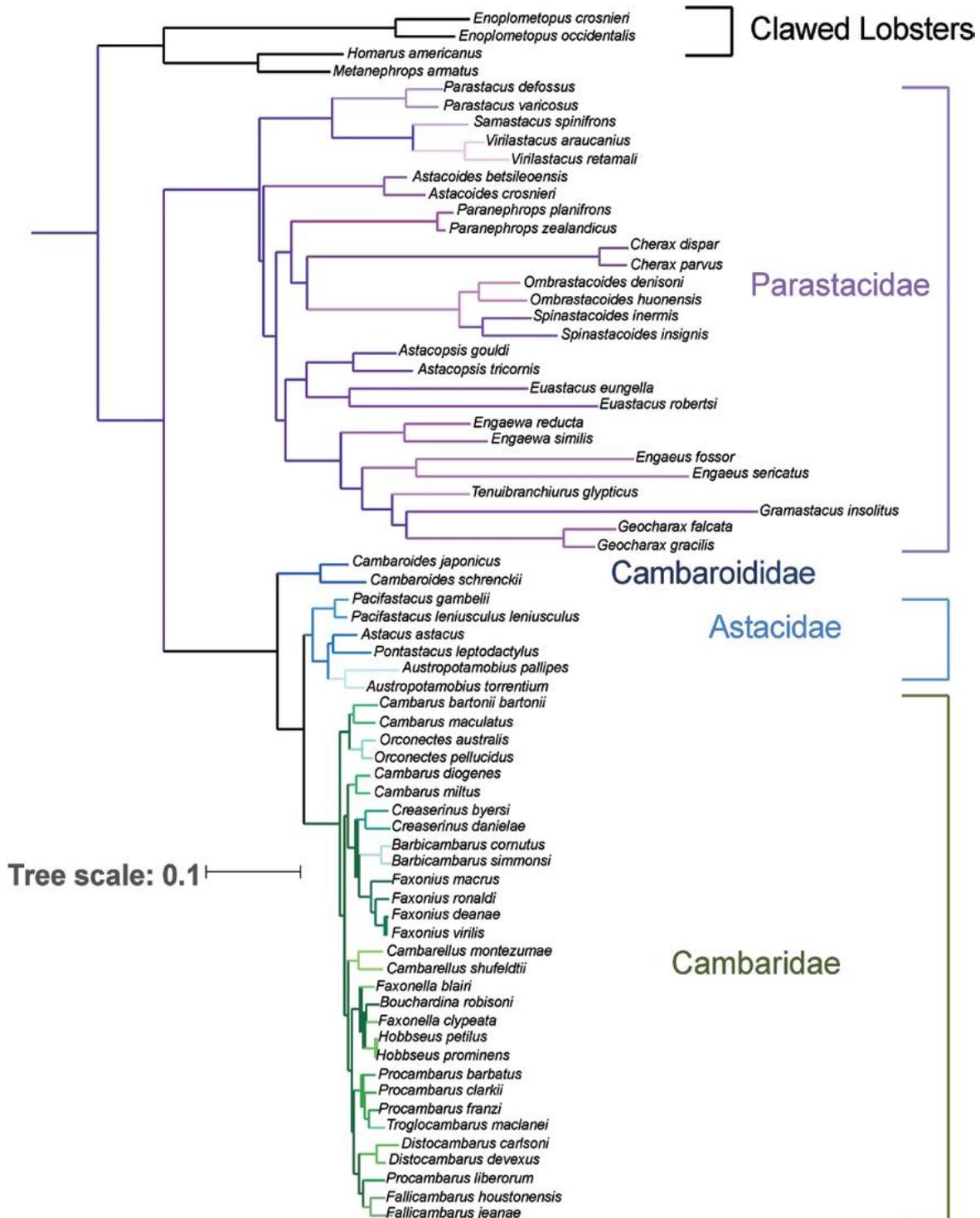


Figura 49. Filogenia mais recente para os Astacidea. Os Homarida representados acima como “Clawed Lobsters” e os táxons dos Astacida abaixo: Parastacidae, Cambaroididae, Astacidae e Cambaridae. Adaptado de (Crandall & De Grave 2017 & Stern *et al.* 2017).

Quando da recuperação do monofiletismo de Astacidea feita por Ahyong & O'Meally (2004), esses autores estudaram as relações de Homarida, Astacida, e outros Decapoda utilizando 105 caracteres morfológicos em 45 táxons terminais. Além de demonstrarem Homarida como grupo irmão de Astacida, propuseram também que estes dois juntos constituem o grupo irmão das lagostas Glypheidae. Posteriormente, Ahyong (2006) também demonstrou o monofiletismo de Astacidea, dessa vez, estudando as relações internas em Homarida a partir de 46 caracteres morfológicos e 28 terminais e utilizando Glypeidade como grupo externo (Fig 50).

Nossos resultados também recuperaram o monofiletismo dos Astacidea (Figuras 51 a 58). Em nossa análise, utilizamos 45 caracteres morfológicos e 21 terminais de táxons de Astacidea com base no trabalho de Ahyong (2006). As modificações importantes feitas na matriz de dados de Ahyong (2006) para que pudéssemos elaborar a nossa matriz, estão descritas na sessão de materiais e métodos deste trabalho. Há que se salientar, que nosso estudo contribuiu com caracteres morfológicos sexuais dos receptáculos seminais, enquanto que Ahyong (2006) se limitou aos caracteres do cefalotórax e apêndices.

As árvores 1 (Fig 51) 4 (Fig 54) e 5 (Fig 55) foram consideradas como sendo a mais parcimoniosas (tomamos a árvore 1 como base). Todas elas apontaram 4 características principais como sendo sinapomorfias de Astacidea, são eles os caracteres: 20, 23, 26 e 43. Os três primeiros relacionados à ornamentação da carapaça e o último relacionado ao sétimo e oitavo esternitos torácicos. Os resultados sustentam o monofiletismo de Astacidea (Homarida + Astacida). Porém, o monofiletismo de Homarida não pode ser demonstrado, dado que os gêneros *Thaumastocheles* e *Thaumastochelopsis*, sabidamente pertencentes à família Nephropidae foram excluídos de Homarida (figura 51).

Os gêneros *Thaumastocheles* e *Thaumastochelopsis* estão intimamente relacionados à Nephropidae considerada monofilética (Tshudy *et al.* 2005; Anhyong 2006; Tsang *et al.* 2008; Chu *et al.* 2009; Tshudy *et al.* 2009). *Thaumastocheles* e *Thaumastochelopsis* foram excluídos de Nephropidae na nossa análise provavelmente devido a ausência de informações (missing data) da morfologia dos receptáculos seminais nesses gêneros. Apesar de *Thaumastocheles* e *Thaumastochelopsis* terem sido excluídos de Homarida em nossa análise,

nossos resultados mostraram que a presença de espermateca (caracter 44) foi recuperada como sinapomorfia de Homarida. Em nosso trabalho, não pudemos investigar a presença de espermateca em *Thaumastocheles* e *Thaumastochelopsis* por faltam de exemplares para análise. Porém, podemos demonstrar pela primeira vez a presença de espermateca em 7 espécies de Homarida: *Enoplometopus antillensis*, *Homarus americanus*, *Metanephrops rubellus*, *Nephropsis acuelata*, *Nephropsis agassizii*, *Nephropsis rósea*, *Nephropsis stewarti*. Antes, a presença de espermateca era apenas conhecida para *Nephrops norvegicus* (Secretan-Rey 2002).

As árvores 2 (Fig 52) 3 (Fig 53) 6 (Fig 56) e 7 (Fig 57), além de adicionalmente demonstrarem o monofiletismo de Astacidea, apontaram os seguintes caracteres como suas principais sinapomorfias: 20,23,26 e 43 (já mencionados) e também o caracter 44 (presença de espermateca). Acontece que é muito pouco provável que a presença da espermateca possa ter aparecido no táxon Astacidea e depois ter se perdido ou se transformado em *annulus ventralis*. Nessas árvores, o monofiletismo de Astacidea (Homarida + Astacida) também foi recuperado, assim como o monofiletismo de Astacida. Porém, o mesmo não aconteceu com o táxon Homarida. Além dos gêneros *Thaumastocheles* e *Thaumastochelopsis* terem ficado de fora o grupo, o mesmo foi observado com o gênero *Enoplometopus* família Enoplometopidae.

Nessas quatro últimas filogenias, os *Enoplometopus* apareceram como um grupo irmão dos Astacida, tendo como base para isso as sinapomorfias representadas pelos caracteres 19 e 30 (o primeiro se referente a ornamentação da carapaça e o segundo se refere ao formato do pleuron do segundo somito).

Nós acreditamos que seja pouco provável que os *Enoplometopus* estejam relacionados à Astacida (como sugerido pela ornamentação da carapaça e peluritos abdominais). Nas filogenias propostas por: Ahyong & O'Meally (2004), Ahyong (2006), Tsang *et al.* (2008), *Enoplometopus* é parte integrante de Homarida. Além disso, sugerimos a possibilidade da presença de espermateca ímpar (senso Tavares & Secretan 1993 e Guinot & Quenette, 2005) em Homarida vir a ser interpretada como uma sinapomorfia para o grupo,

já que engloba as superfamílias Nephropoidea e Enoplometopoidea (essa discussão será melhor aprofundada na sessão Monofiletismo em Homarida).

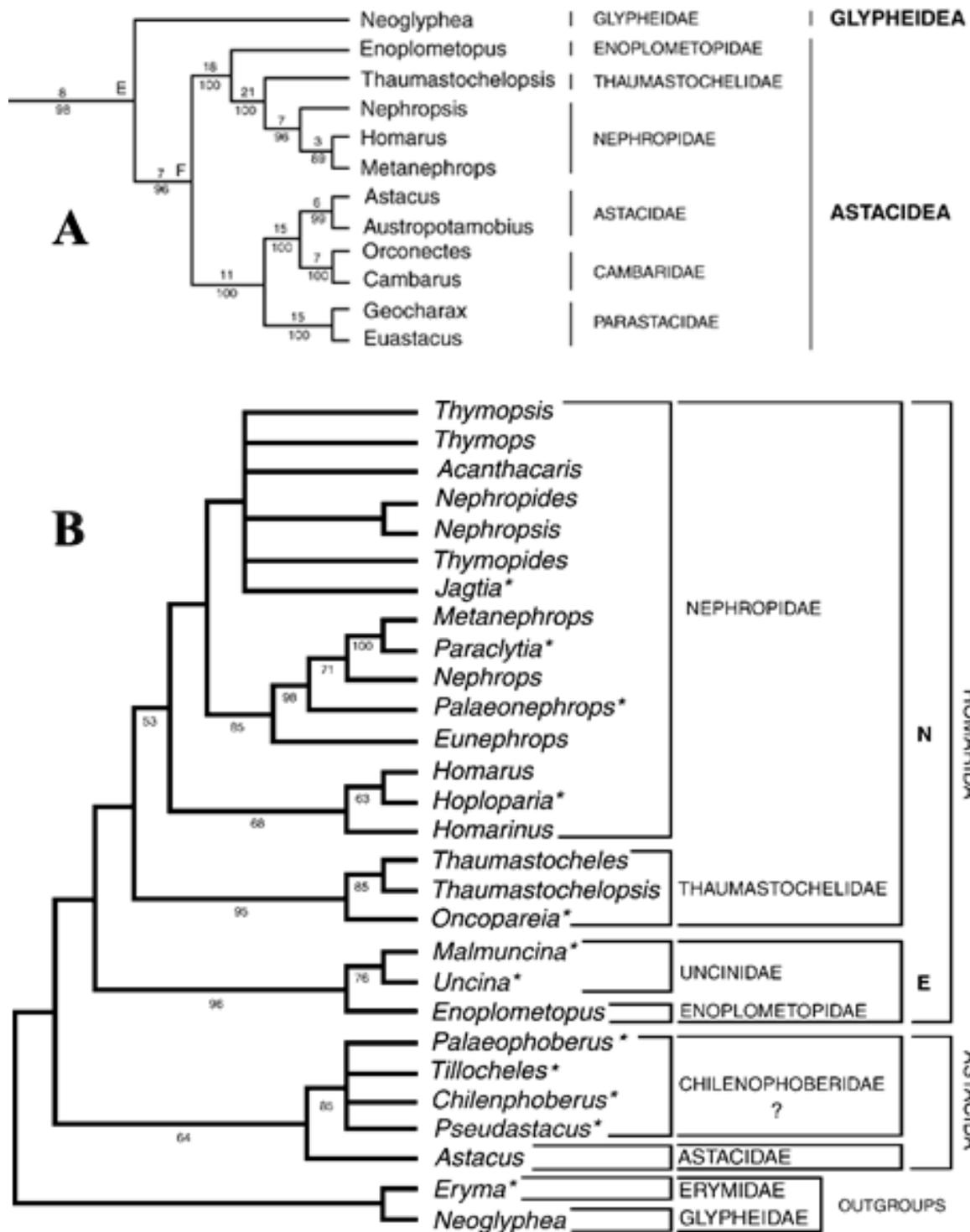


Figura 50. Filogenias remetem ao monofilismo de Astacidea e sua proximidade com o táxon Glypheidae. A, adaptado Ahyong & O'Meally (2004). B, adaptado de Ahyong (2006) *são táxons fósseis.

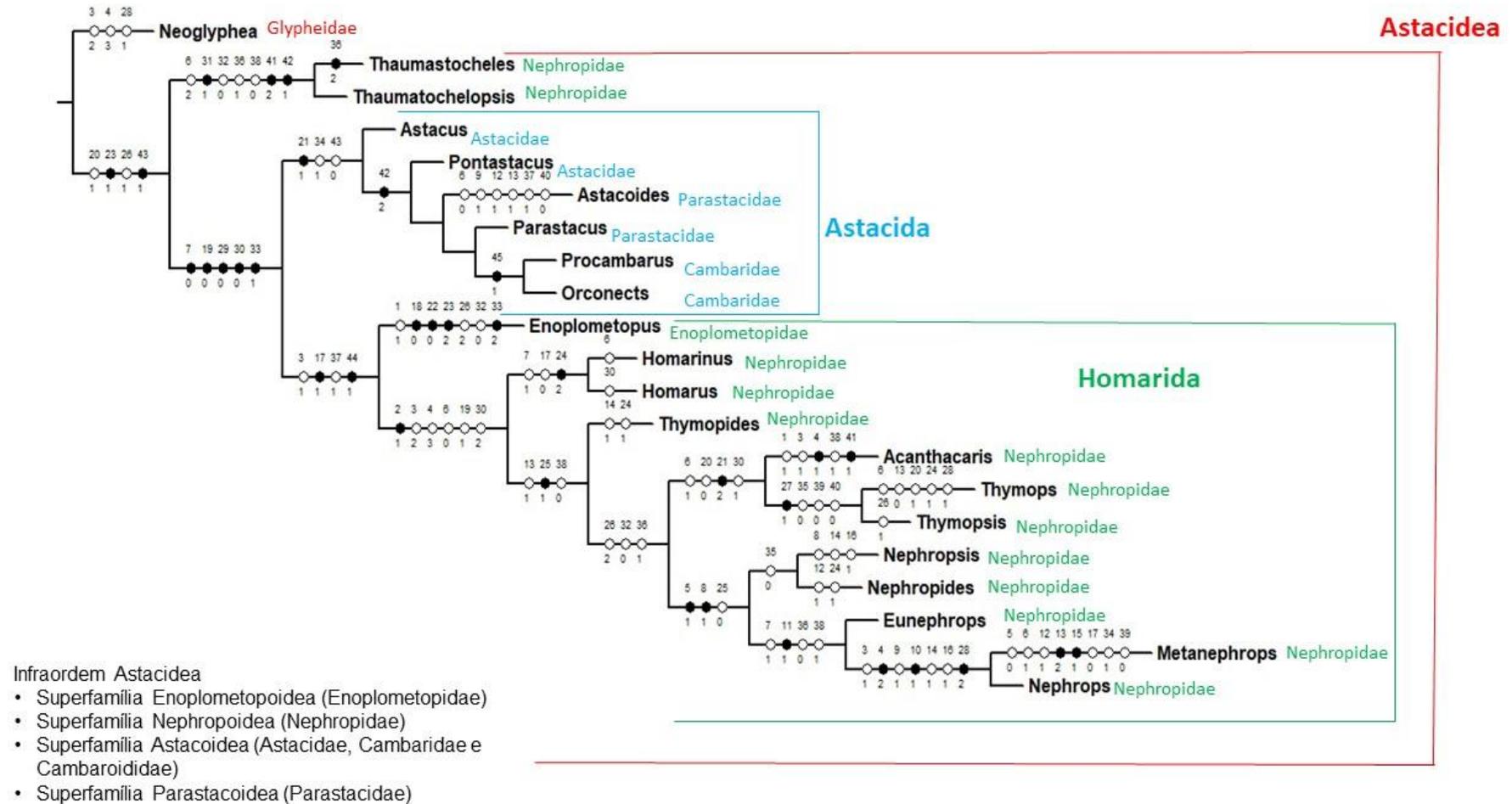


Figura 51. Árvore 1. Filogenia para os gêneros do clado Astacidea Latreille, 1802. Números superiores indicam o caráter; números inferiores indicam os estados de caráter. Círculos pretos representam caracteres não ambíguos; círculos brancos representam homoplasias.

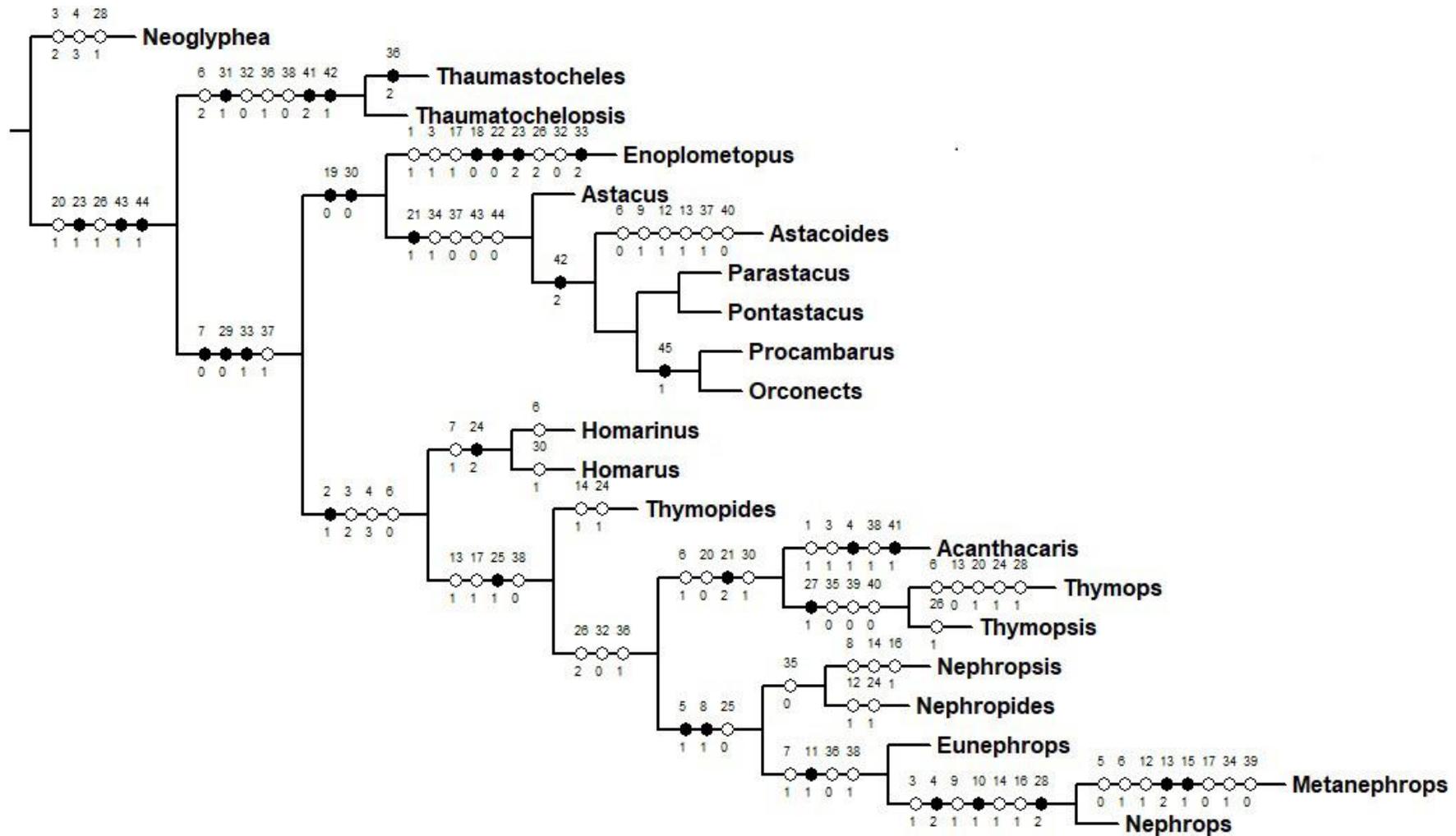


Figura 52. Árvore 2. Filogenia para os gêneros do clado Astacidea Latreille, 1802. Números superiores indicam o caráter; números inferiores indicam os estados de caráter.

Círculos pretos representam caracteres não ambíguos; círculos brancos representam homoplasias.

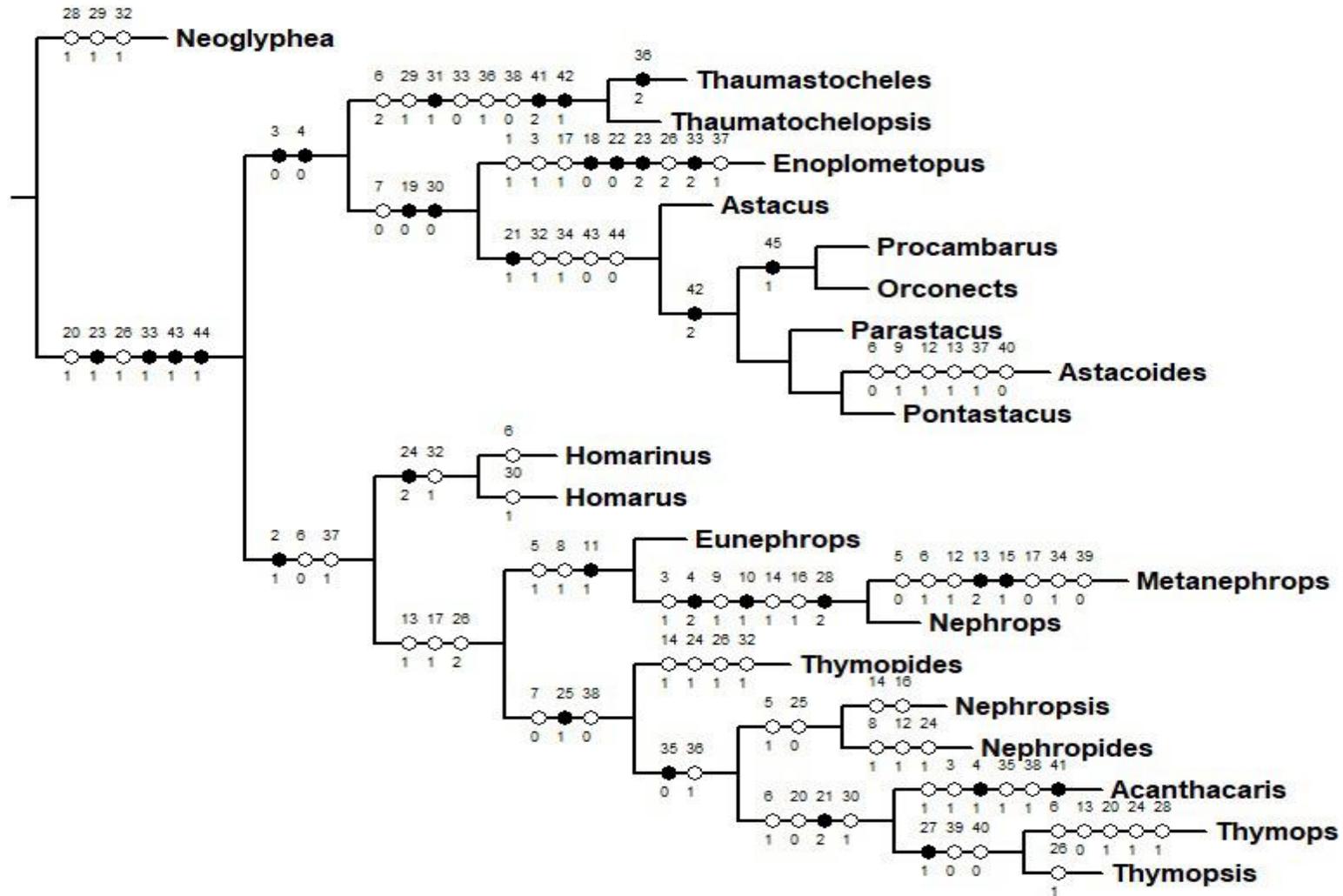


Figura 53. Árvore 3. Filogenia para os gêneros do clado Astacidea Latreille, 1802. Números superiores indicam o caráter; números inferiores indicam os estados de caráter. Círculos pretos representam caracteres não ambíguos; círculos brancos representam homoplasias.

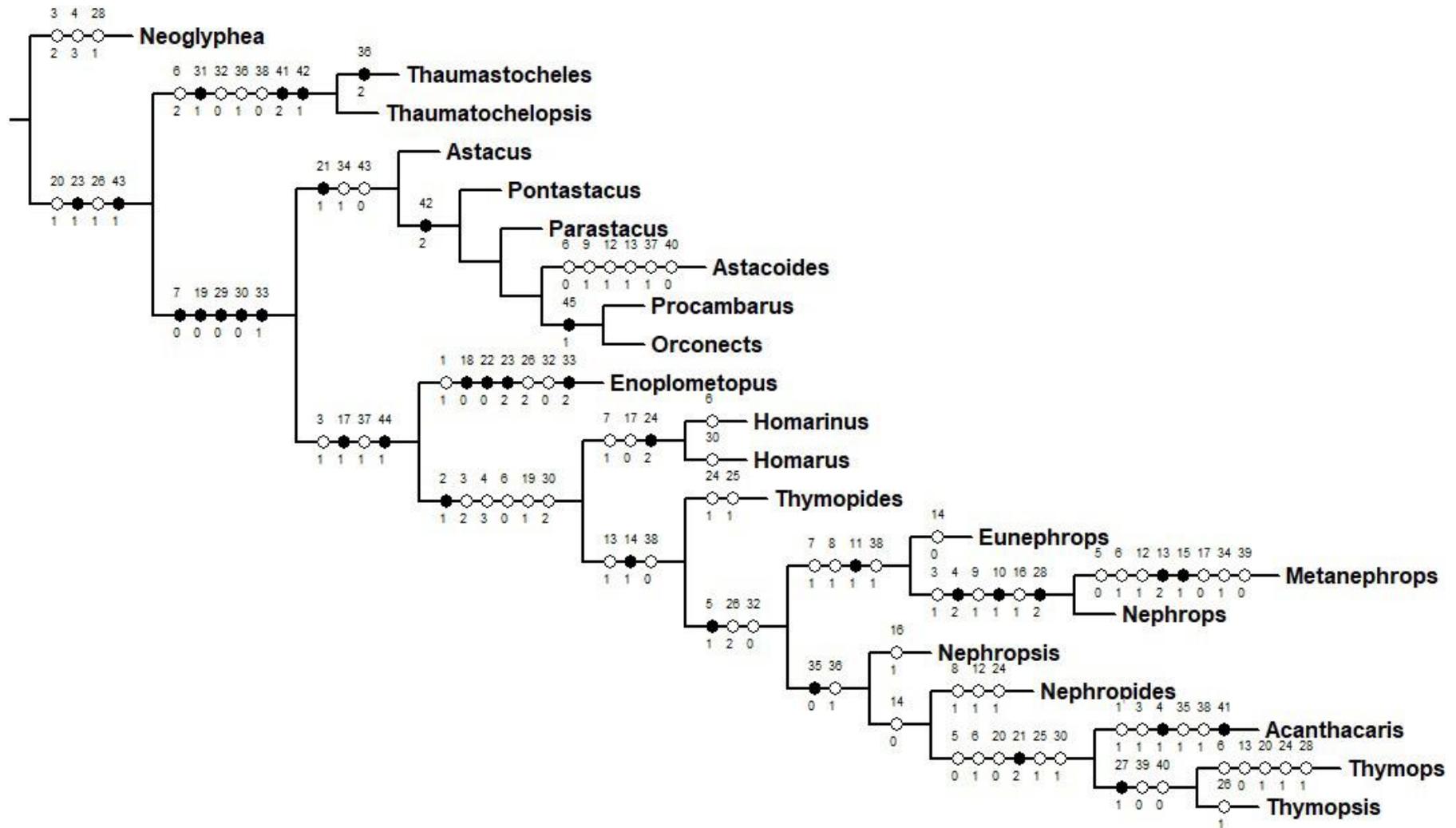


Figura 54. Árvore 4. Filogenia para os gêneros do clado Astacidea Latreille, 1802. Números superiores indicam o caráter; números inferiores indicam os estados de caráter. Círculos pretos representam caracteres não ambíguos; círculos brancos representam homoplasias.

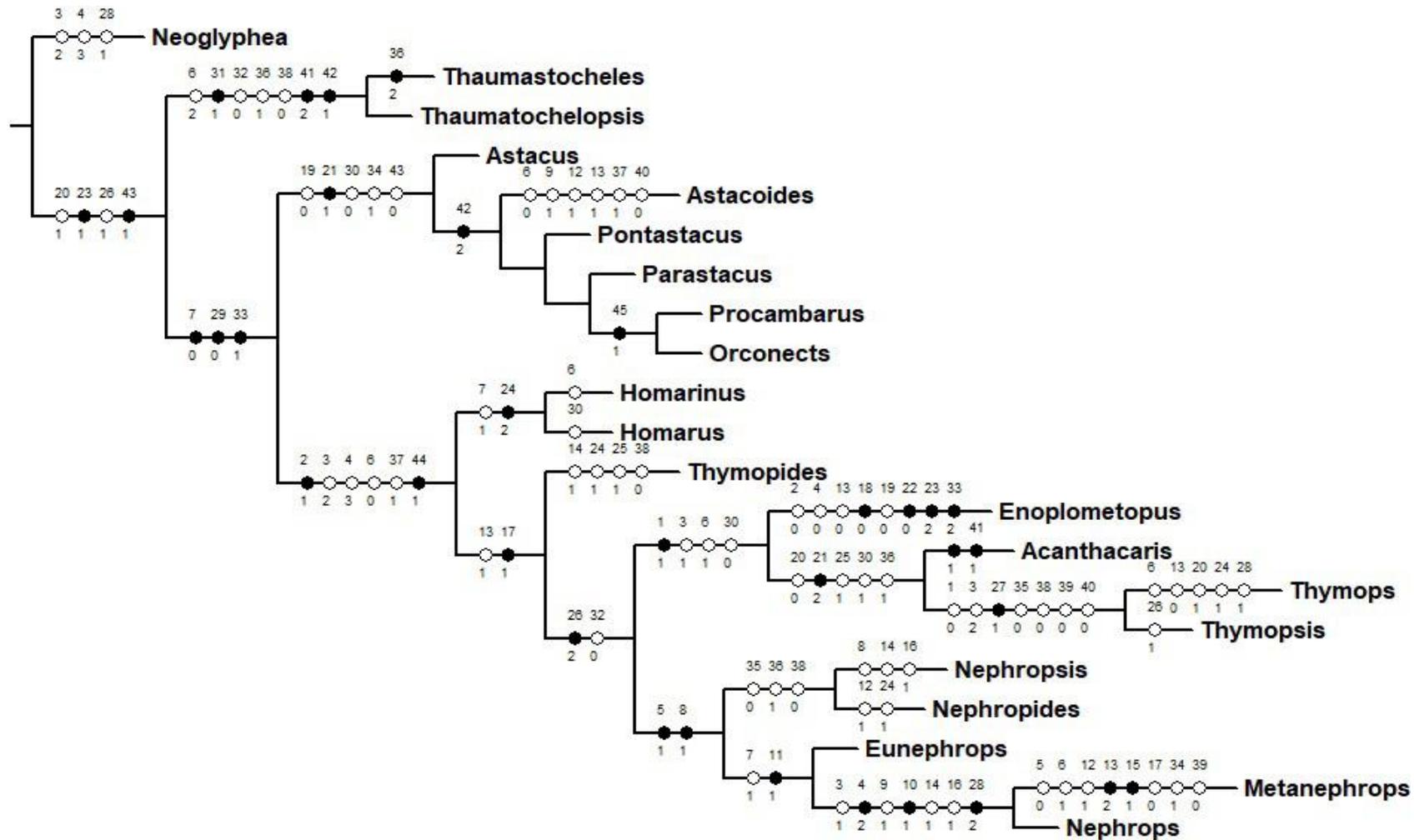


Figura 55. Árvore 5. Filogenia para os gêneros do clado Astacidea Latreille, 1802. Números superiores indicam o caráter; números inferiores indicam os estados de caráter. Círculos pretos representam caracteres não ambíguos; círculos brancos representam homoplasias.

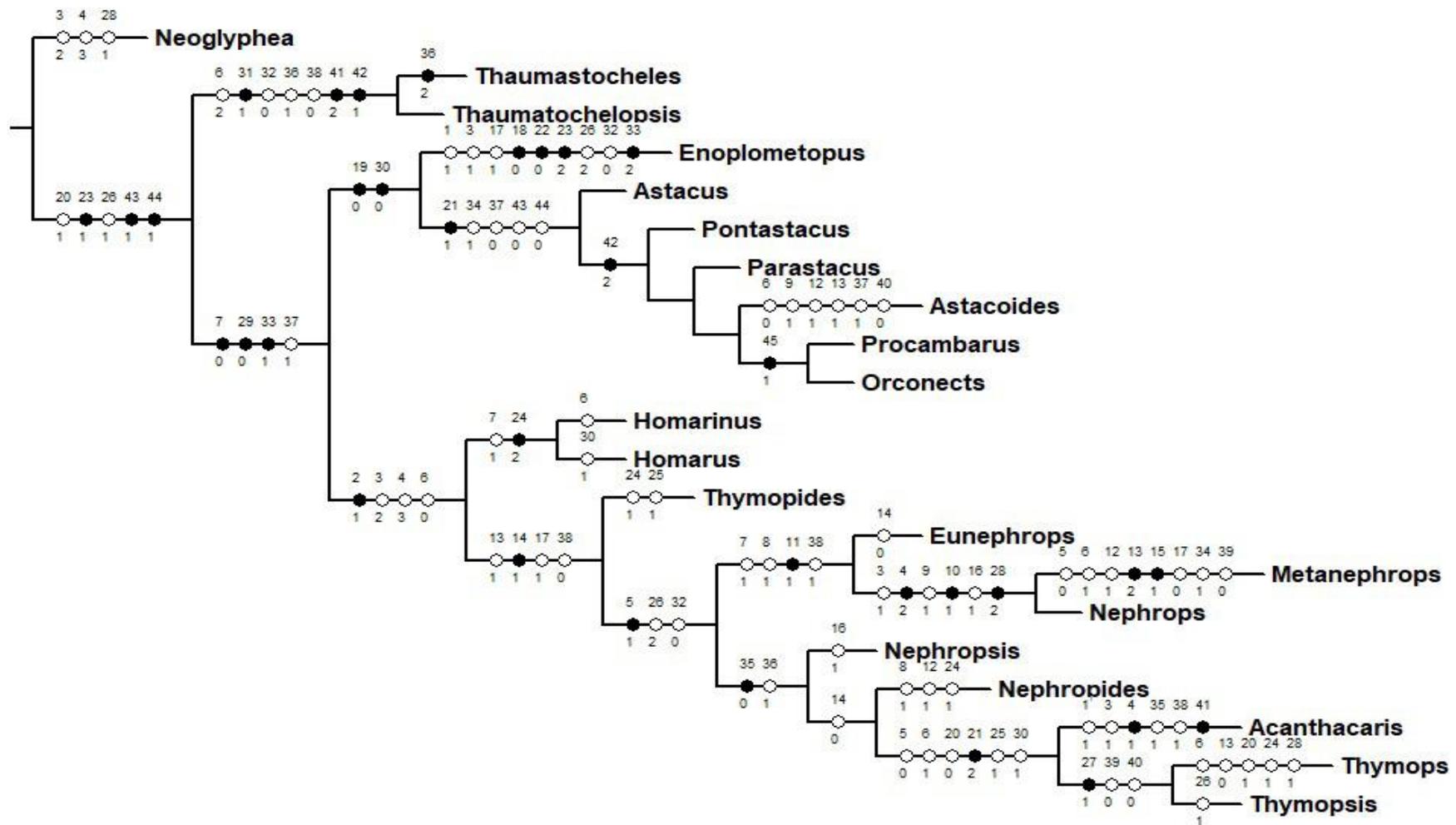


Figura 56. Árvore 6. Filogenia para os gêneros do clado Astacidea Latreille, 1802. Números superiores indicam o caráter; números inferiores indicam os estados de caráter. Círculos pretos representam caracteres não ambíguos; círculos brancos representam homoplasias.

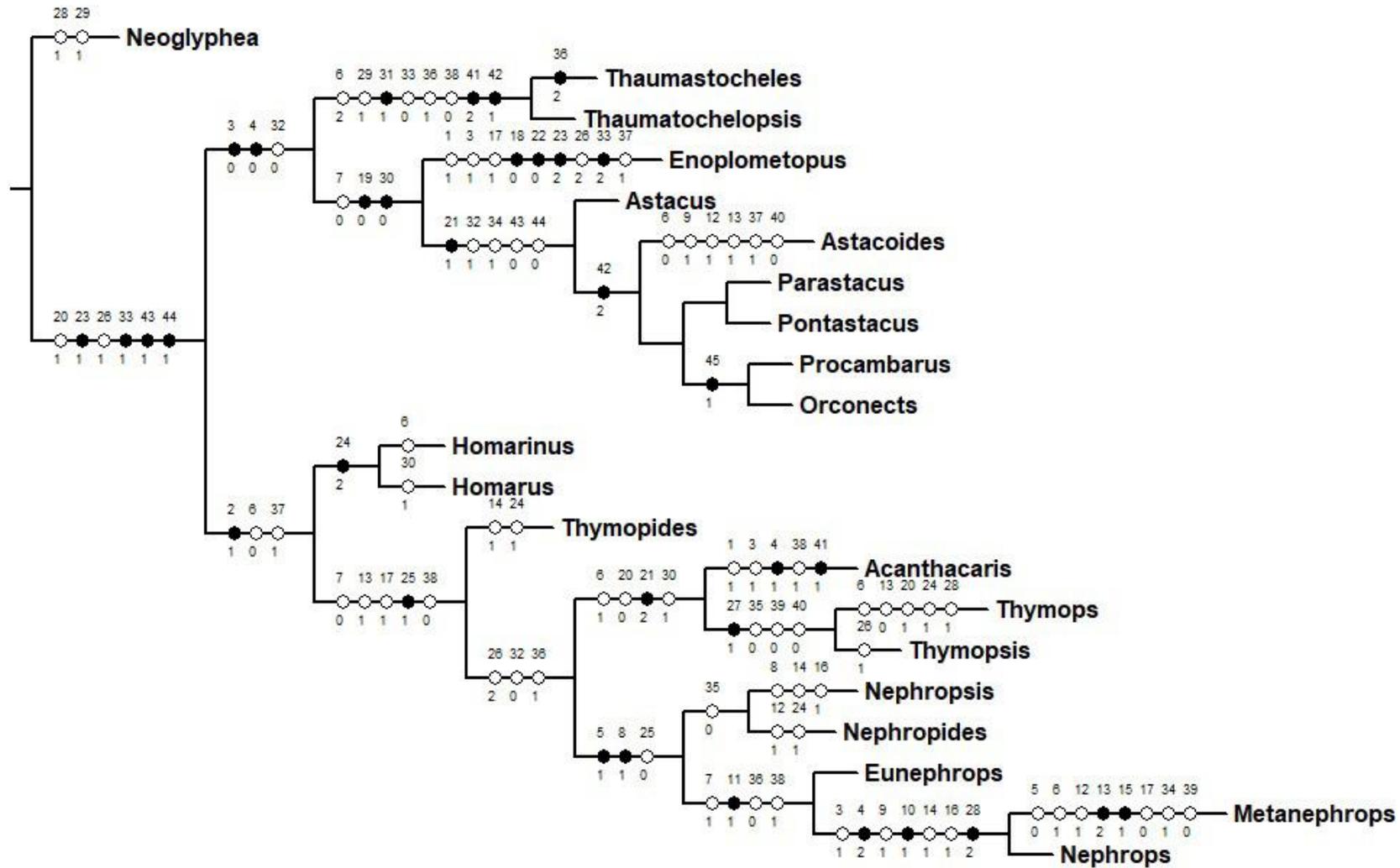


Figura 57. Árvore 7. Filogenia para os gêneros do clado Astacidea Latreille, 1802. Números superiores indicam o caráter; números inferiores indicam os estados de caráter. Círculos pretos representam caracteres não ambíguos; círculos brancos representam homoplasias.

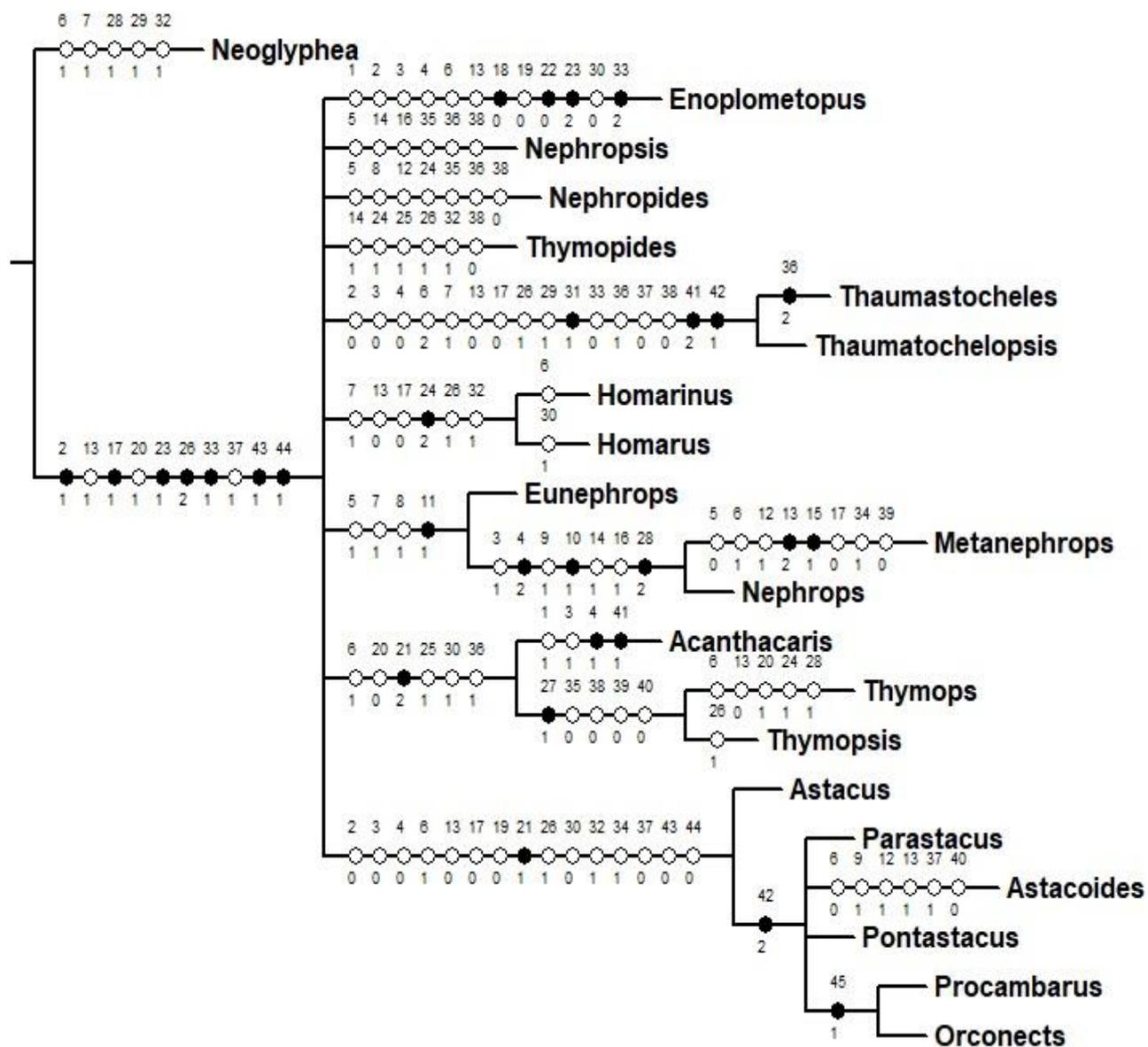


Figura 58. Árvore 8 Senso-stricto. Filogenia para os gêneros do clado Astacidea Latreille, 1802. Números superiores indicam o caráter; números inferiores indicam os estados de caráter. Círculos pretos representam caracteres não ambíguos; círculos brancos representam homoplasias.

Astacidea (Homarida + Astacida) está constituída atualmente por quatro superfamílias: duas de lagostins dulcícolas (Astacida: Parastacoidea, Astacoidea) e duas superfamílias de lagostas marinhas (Homarida: Enoplometopidea, Nephropidea) (Scholtz & Richter 1995; Rode & Babcock 2003; Crandall & De Grave 2017). Alguns autores relataram que Glypheidae são grupo irmão de Astacidea formando o táxon Astacura. Consideraram também que o táxon mais próximo de Astacura seria Achelata (conhecidos na literatura como "spiny lobsters" e "slipper lobsters").

Filogenias morfológicas e moleculares recentes aprofundaram a compreensão das relações entre os lagostins de água doce e sua relação com as lagostas marinhas, sugerindo que Astacida e Homarida são grupos irmãos que divergiram há aproximadamente 330 milhões de anos (Crandall *et al.* 2000; Bracken-Grissom *et al.* 2014; Stern *et al.* 2017).

Astacidea, por ser monofilético, não implica que a espermateca de Homarida e o *annulus ventralis* de Astacida sejam homólogos. De fato, nossos resultados mostram que a espermateca e o *annulus ventralis* são órgãos completamente distintos do ponto de vista morfológico.

Os estudos morfológicos de Scholtz & Richter (1995) não revelaram caracteres morfológicos que unissem por um lado os Homarida (que possuem espermateca) com Cambaridae (Astacida com *annulus ventralis*). *Annulus ventralis* e espermateca (senso Tavares & Secretan, 1993) nunca foram mencionadas nem utilizadas como base para hipóteses filogenéticas e podem ser sinapomórficos cada um em seu nível de generalidade.

5.3 Monofiletismo em Homarida

Os Homarida compreendem um táxon amplamente distribuído no ambiente marinho. Apesar das espécies possuírem um plano corporal semelhante, elas podem ser encontradas em diferentes habitats, desde águas rasas e costeiras, abrigando-se em tocas, fundos lamosos ou substratos rochosos e até em ambiente de grandes profundidades de até 3000 metros. (Bracken-Grissom *et al.* 2014).

São encontrados ao longo de toda a plataforma continental em oceanos temperados e tropicais (com exceção do continente Antártico). Possuem alto valor comercial e rico registro fóssil, o que permite estimar as origens e diversificação das suas principais linhagens evolutivas (Bracken-Grissom *et al.* 2014).

A evidência paleontológica indica que, antes e durante o período Cretáceo, os Homarida eram mais comuns em plataformas de ambientes rasos do que são hoje. Alguns estudos especulam que essa mudança esteve relacionada à expansão da diversificação dos peixes e caranguejos nesses ambientes de plataforma rasa durante o período, sugerindo que interações predatórias ou competitivas contribuíram para a extinção de certas linhagens e a distribuição restrita de seus descendentes (Vermeij 1977; Anyhong *et al.* 2014).

O monofiletismo dos Homarida sempre foi muito discutido. Alguns autores, utilizando tanto dados morfológicos quanto moleculares, descreveram o táxon como sendo um grupo monofilético as suas superfamílias (Enoplometopidae e Nephropidae) como grupos irmãos (Scholtz & Richter 1995; Tshudy & Babcock 1997; Ahyong & O'Meally, 2004; Ahyong 2006, Tsang *et al.* 2008).

Ahyong (2006), embora conclua o monofiletismo dos Homarida utilizando dados morfológicos, não utiliza em sua matriz, nenhum carácter sexual, como por exemplo, os receptáculos seminais. Dos 46 utilizados como diagnose, aproximadamente 50% resumiram-se a características da carapaça como presença e número de espinhos, apenas um carácter sexual foi mencionado, referente ao pleópodo dos machos.

Por outro lado, Dworschak *et al.* (2012) declararam os Homarida como sendo um grupo parafilético, contendo apenas alguns descendentes do ancestral em comum. Esses autores, baseados em trabalhos como os de De Grave *et al.* (2009), advogaram que esse táxon exclui notavelmente outros grupos como por exemplo as lagostas extintas Glypheoidea “sem garras” assim, o grupo que aqui chamamos de Homarida, seria um grupo por conveniência e não um grupo natural.

Os Homarida que também são conhecidos na literatura como “clawed lobsters” (lagostas com garras) sendo assim chamados para diferencia-los das demais lagostas (sem

garras) como alguns Glypheoidea onde a principal característica é a ausência de quelas nos quatros primeiros pares de pereópodos.

Os Homarida compreendem as superfamílias Enoplometopidae e Nephropidae (Tshudy & Babcock 1997; Ahyong & O'Meally 2004; Ahyong 2006; Tsang *et al.* 2008). Os Enoplometopidae são um pequeno grupo geralmente habitantes de recifes ou de ambientes rasos, e mais difíceis de serem capturados. Eles não são pescados comercialmente, mas recentemente tornaram-se importantes no comércio de aquários e são conhecidos como “red-lobsters” lagostas vermelhas (Calado *et al.* 2003; Bondad-Reantaso *et al.* 2012).

Os Nephropidae são um grupo muito maior, incluem espécies comercialmente mais importantes e sua pesca comercial é bem desenvolvida. Os gêneros *Homarus* e *Nephrops* são os mais abundantes e ecologicamente importantes, e, conseqüentemente, são os gêneros mais estudados que os outros táxons de Homarida (Anyhong *et al.* 2014).

São poucos os estudos e as análises cladísticas realizadas com os Homarida, e as relações entre as famílias são pouco conhecidas (De Grave *et al.* 2009; Dworschak *et al.* 2012).

Quando se fala dos Enoplometopídeos, a relação desse táxon com outros decápodes tem sido um problema há varios anos. Por exemplo, a controvérsia cercou a inclusão ou exclusão dos Enoplometopidae. Os *Enoplometopus* spp. foram classificados inicialmente na família Nephropidae por Dana (1852), posteriormente, eles foram colocados com Nephropidae sendo transferidos depois para a família Axiidae por Huxley (1879). Finalmente, de Saint Laurent (1988) sugriu a própria família Enoplometopidae para incluí-los (de Saint Laurent 1988; Ahyong 2006; Tsang *et al.* 2008; Chu *et al.* 2009; De Grave *et al.* 2009).

Na família Nephropidae, por ocasião da descrição do gênero *Metanephrops* Jenkins, 1972, as diferenças apontadas em relação à *Nephrops* Leach, 1814, resumiram-se ao número de espinhos rostrais, proporção do espinho antenal, número de sulcos na carapaça, proporções do escafocerito e heteroquelia do primeiro par de pereópodes (Jenkins 1972). As grandes diferenças morfológicas entre as espermatecas de *Nephrops* e *Metanephrops*, ou mesmo a simples existência de espermateca nesses gêneros nunca foi mencionada.

Ambas as posições *Homarus* como o táxon irmão de *Nephrops*, em vez de *Homarinus*, como é comum em análises morfológicas, apoiam fortemente *Homarus* e *Homarinus* como

tendo evoluído em linhagens separadas, e ambos os gêneros estão “seguramente” aninhados em clados com formas “ornamentadas”. Portanto, suas semelhanças morfológicas são interpretadas como resultantes não de ancestralidade, mas da convergência morfológica (Tshudy et al., 2009). *Nephrops* e *Metanephrops* (semelhante ao caso de *Homarus* e *Homarinus*, *Nephrops* e *Metanephrops* são táxons irmãos em análises morfológicas). (Tshudy & Sorhannus, 2000; D. Tshudy et al. unpubl. dados), mas amplamente díspares em árvores baseadas em DNA (Tam & Kornfield, 1998; Chu et al. 2006; Tshudy et al. 2005; Tshudy et al. 2009).

Amati et al. (2004) analisado morfológicamente famílias dos Homarida, mostraram resultados que agrupam Nephropidae e Enoplometopidae como grupos irmãos, e que se agrupam, por sua vez, formando um táxon maior contendo Erymidae, Chimaerastacidae, Glypheidae, Astacida e outros.

O presente estudo sugere a possibilidade da presença de espermateca ímpar (senso Tavares & Secretan 1993 e Guinot & Quenette, 2005) vir a ser interpretada como uma sinapomorfia para os Homarida, já que engloba as superfamílias Nephropoidea e Enoplometopoidea. Aparentemente, até o presente momento, não havia registros na literatura de que os Enoplometopidae tivessem espermateca. Autores como Dworschak et al. (2012) dissertaram sobre vários aspectos dos Homarida em um vasto trabalho que fez parte do tratado de Zoologia. No que se refere ao “sistema reprodutor feminino” apontaram para o fato de Nephropidae apresentar espermateca (ausente em Glypheidae), sem, no entanto, mencionar nenhuma informação para os Enoplometopidae.

O fato de esses autores terem relatado que os Nephropidae possuem espermateca provavelmente foi baseado apenas no trabalho de Secretan-Rey (2002), ou seja, apenas para o gênero *Nephrops*, pois como visto nesse trabalho, demonstramos pela primeira vez a presença de espermateca em outros gêneros de Homarida como os *Enoplometopus*, *Homarus*, *Metanephrops* e *Nephropsis*.

5.4 Monofiletismo em Astacida

Os lagostins de água doce Astacida, são um grupo diversificado de crustáceos decápodes que têm desempenhado um papel central na biologia há mais de 130 anos, desde que foram propostos como sendo organismos modelo para diversos estudos, dentre eles nas áreas de fisiologia e ecologia (Stein 1977; Huxley 1880; Furshpan & Potter 1959; Douglass *et al.* 1993; McMahon 2001).

São amplamente distribuídos pelo mundo, mais especialmente no sul da América do Sul e exceto na África continental e na Antártida (Horwitz 1988; Backup & Rossi 1980; 1993; Richardson 2007; Crandall & Buhay 2008). São compostos por duas superfamílias: a superfamília Parastacoidea Huxley, 1879 é distribuída no hemisfério sul, sendo representada apenas pela família Parastacidae Huxley, 1879 (Holdich 2002; Sinclair *et al.* 2004; Crandall & Buhay 2008) e a superfamília Astacoidea Latreille, 1802, distribuída no hemisfério norte, sendo representada pelas famílias Astacidae Latreille, 1802, Cambaridae Hobbs, 1842, e mais recentemente pela família Cambaroididae Villalobos, 1955, esta última, elevada ao nível de família em Crandall & De Grave (2017).

Uma característica marcante nesses animais é sua diversidade ecológica, sendo diretamente relacionada à irradiação nos ambientes dulcícolas. São encontrados em zonas úmidas e em ambientes lóticos e lênticos onde se enterram em maior ou menor extensão. Esse comportamento está associado ao desenvolvimento de diferentes hábitos de vida, em grande parte subterrâneo, associado ao nível do lençol freático e de acordo com o habitat ocupado (Horwitz 1988; Backup & Rossi 1980; 1993; Richardson 2007; Crandall & Buhay 2008).

Huxley (1880) desenvolveu os primeiros estudos que abordaram a história evolutiva dos Astacida, estabelecendo uma classificação dos gêneros em categorias supragenéricas baseadas na estrutura das brânquias e na ornamentação da carapaça. Posteriormente vieram os trabalhos de Riek (1969, 1971, 1972) e Hobbs (1942; 1974; 1989) ambos baseados em inferências das relações taxonômicas e morfologia. Riek focado nos Astacida do hemisfério

Sul (Parastacidae) e Hobbs nos Astacida do hemisfério Norte (Cambaridae e Astacidae), enquanto Riek ao hemisfério Sul (Parastacidae).

Huxley (1880) propôs que os lagostins neárticos e paleárticos (Astacidae e Cambaridae) tivessem a mesma origem, enquanto que os lagostins neotropicais (sul da América do Sul), afrotropicais (Madagascar) e australásios (Austrália, Nova Zelândia e Nova Guiné) da família Parastacidae tivessem origem comum, porém diversa do grupo Neártico e Paleártico. Ou seja, supondo que os Astacida não seriam um grupo monofilético.

Posteriormente, Hobbs (1988) demonstrou o monofiletismo de Astacida com base principalmente em sinapomorfias do arranjo branquial e dos apêndices. Alternativamente, Ortmann (1902) propôs uma origem comum aos Astacida que teve adesão de alguns autores (Jamieson, 1991; Scholtz, 1993; 1998). Outros trabalhos adicionais e relevantes para a compreensão da filogenia dos Astacida incluem estudos de teloblastos (Sholtz 1993) e ultra-estrutura do esperma (Jamieson 1991) que demonstraram evidências da origem monofilética do táxon. Posteriormente, Crandall *et al.* (2000) utilizando exclusivamente dados moleculares também advogaram em favor do monofiletismo dos Astacida.

A monofilia dos Astacida também foi avaliada por Rode & Babcock (2003), baseando-se em caracteres morfológicos externos da carapaça e dos apêndices. As sinapomorfias dos Astacida foram definidas como: os padrões distintos de sulcos na região dorsal do cefalotórax e a mobilidade do último segmento torácico.

5.5 Monofiletismo em Cambaridae

Enquanto os lagostins de água doce Astacida foram claramente estabelecidos como um grupo monofilético, a monofilia das famílias pertencentes a esse clado foi questionada e tema de discussão por muito tempo, um dos questionamentos é relacionado à monofilia da família Cambaridae.

O gênero *Cambaroides* Faxon, 1884 permaneceu como um subgênero dentro de *Astacus* antes de ser elevado ao status genérico e colocado dentro da subfamília Cambaroidinae pertencente a família Astacidae por Villalobos (1955). A subfamília Cambaroidinae foi então posteriormente transferida para a família Cambaridae por Hobbs (1974a).

Estudos filogenéticos posteriores tiveram uma dificuldade em posicionar filogeneticamente este gênero, demonstrando que a inclusão de *Cambaroides* em ambas famílias Cambaridae ou Astacidae tornariam esses grupos não monofiléticos, mesmo mostrando uma aproximação maior de *Cambaroides* à família Astacidae do que à família Cambaridae (Crandall et al., 2000; Rode & Babcock, 2003).

Finalmente, o gênero *Cambaroides* foi então colocado filogeneticamente fora de Cambaridae e também fora de Astacidae. Estudos subsequentes forneceram ainda mais evidências e com amostragem muito mais extensa dentro de *Cambaroides* para a monofilia do grupo e a relação basal e irmã para ambos Astacidae e Cambaridae justificando então o reconhecimento de mais uma família para este gênero e suas espécies constituintes (Ahn et al. 2006; Braband et al. 2006; Kawai et al. 2013; Kawai et al. 2013; Stern et al. 2017).

Assim, Crandall e de Grave (2017) elevaram a subfamília Cambaroidinae Villalobos, 1955 ao nível de família, Cambaroididae. Exclusivamente para que o gênero *Cambaroides* reconheça a distinção filogenética, morfológica e geográfica e evite a parafilia dentro dos Astacidae ou Cambaridae.

Cambaridae, então, se apresenta como um clado monofilético. Por outro lado, vários estudos questionam a monofilia de muitos gêneros e subgêneros como *Cambarus*,

Procambarus e *Orconectes* (Crandall & Fitzpatrick 1996; Fetzner 1996; Breinholt *et al.* 2012, Crandall & De Grave *et al.* 2017)

Vários estudos questionam a monofilia de muitos gêneros e subgêneros do Hemisfério Norte, especialmente em *Orconectes* (Crandall & Fitzpatrick 1996; Fetzner 1996), *Cambarus* (Breinholt *et al.* 2012), e *Fallicambarus* (Ainscough *et al.* 2013).

Ao longo de anos, autores apoiaram-se na morfologia externa do *annulus ventralis* para distinguir táxons. Assim, Hobbs (1972; 1974; 1976) utilizou o *annulus ventralis* como caráter taxonômico para separar grupos Astacidea, mas limitou-se a ilustra-lo externamente sem se interessar pela sua origem morfológica. O conhecimento morfológico do *annulus ventralis* é importante também para a discussão sobre o monofiletismo dos lagostins de água doce. O *annulus ventralis* é considerada uma característica típica de Cambaridae (Vogt 2008). Trabalhos como o de Vogt (2008), descrevem a localização do *annulus ventralis* entre o quinto e o sétimo segmento torácico.

Em nosso trabalho, recuperamos o monofiletismo de Cambaridae, porém, demonstramos detalhes do aspecto morfológico do *annulus ventralis* utilizando técnicas de tomografia computadorizada pela primeira vez, apontando a exata localização do órgão (no oitavo segmento torácico).

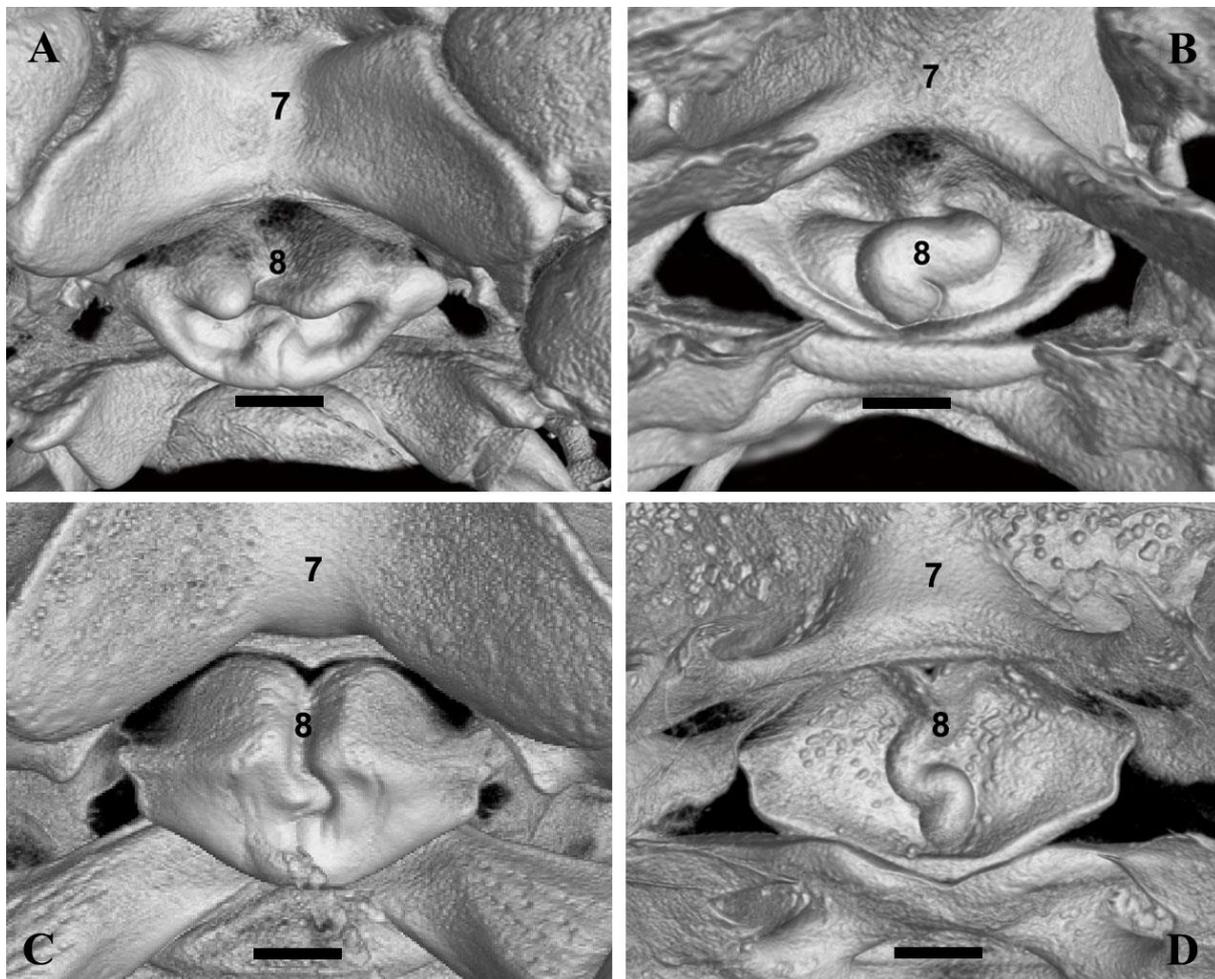


Figura 59. A e B, visão em detalhe do *annulus ventralis* de *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) MZUSP 6732. C e D, visão em detalhe do *annulus ventralis* de *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) MZUSP 32315. Junção das figuras para comparação.

6 CONCLUSÕES

Através do estudo do esqueleto axial, demonstramos pela primeira vez a presença de espermateca (sensu Tavares & Secretan 1993) em oito espécies pertencentes a quatro gêneros de Homarida: *Enoplometopus antillensis*, *Homarus americanus*, *Metanephrops rubellus*, *Nephrops norvegicus*, *Nephropsis acuelata*, *Nephropsis agassizii*, *Nephropsis rosea* e *Nephropsis stewarti*. As espermatecas foram descritas com suas respectivas variações e ilustradas com auxílio de tomografia computadorizada. A câmara da espermateca nem sempre apresenta formato globoso típico de *Nephrops norvegicus*, cf. demonstrado por (Secretan-Rey 2002). Contrariamente, em diversas espécies evidenciou-se a presença de uma pequena câmara como receptáculo seminal. Mostramos pela primeira vez novas estruturas nesses órgãos, como por exemplo, espinhos que supostamente fixam o material espermático e a presença do material espermático dentro de uma espermateca.

Adicionalmente, descrevemos e ilustramos, na maioria das vezes pela primeira vez, o aspecto morfológico do esqueleto axial nas seguintes espécies: *Astacoides betsileoensis*, *Parastacus brasiliensis*, *Parastacus pilimanus*, *Parastacus saffordi*, *Parastacus varicosus*, *Astacus astacus* e *Pontastacus leptodactylus*. Evidenciamos a ausência de receptáculo seminal nessas espécies, nas quais o fragma 7/8 encontra-se justaposto de modo que os interesternitos torácicos estão em contato ao longo de toda a sua extensão e não possibilitam a formação de espermateca.

Demonstramos que o receptáculo do tipo *annulus ventralis* é intrasegmentar, contrariamente à espermateca que é intersegmentar. Assim, o *annulus ventralis* se forma por uma invaginação do oitavo esternito torácico. Esse achado contradiz Vogt *et al.* (2018) que consideraram, injustamente, que o *annulus ventralis* se forma no sétimo esternito torácico.

Recuperamos o monofiletismo de Astacidea (Astacida+Homarida). Recuperamos também o monofiletismo de Astacida, e em Homarida, sugerimos que a espermateca (sensu Tavares & Secretan 1993) seja uma sinapomorfia do grupo compartilhada pelas superfamílias

Enoplometopidae e Nephropidae. Recuperamos também o monofiletismo de Cambaridae e sugerimos o *annulus ventralis* como sinapomorfia.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Ahern, D., England, J., Ellis, E. (2008) The virile crayfish, *Orconectes virilis* (Hagen, 1870) (Crustacea: Decapoda: Cambaridae), identified in the UK. *Aquatic Invasions* 3 (1): 102-104.

Almeida, A.O., Boehs, G., Araújo-Silva, C.L. & Bezerra, L.E.A. (2012) Shallow-water caridean shrimps from southern Bahia, Brazil, including the first record of *Synalpheus ul* (Ríos & Duffy, 2007) (Alpheidae) in the southwestern Atlantic Ocean. *Zootaxa*, 3347, 1–35.

Aiken, D.E. & Waddy, S. L. (1980) Reproductive biology. In: J. S. Cobb and B. F. Phillips, eds. The biology and management of lobsters. Vol. 1, pp. 215-276. *Academic Press, New York*.

Ahyong, S. (2006) Phylogeny of the clawed lobsters (Crustacea: Decapoda: Homarida). *Zootaxa* 1109:1-14.

Ahyong, S. T. (2012) Polychelid lobsters (Decapoda: Polychelida: Polychelidae) collected by the CIDARIS expeditions off Central Queensland, with a summary of Australian and New Zealand distributions. *Memoirs of the Queensland Museum*, 56(1), 1-7.

Ahyong, S.T. (2014) Diversity and distribution of Australian freshwater crayfish with a checklist of the world Parastacidae and a key to the genera (Decapoda, Astacidae, Parastacoidea) In: Advances in freshwater decapod systematics and biology. (D.C.J. Yeo, N. Cumberlidge & S. Klaus, eds.). *Crustaceana Monographs*, 19: 245–271. Brill, Leiden, The Netherland.

Ahyong, S. T. & D. O’Meally. (2004) Phylogeny of the Decapoda Reptantia: resolution using three molecular loci and morphology. *Raffles Bulletin of Zoology*, 52(2): 673–693

Alves-Júnior, F.A., Araújo, M.S.L.C. & Souza-Filho, J.F. (2016) Distribution of two species of *Nephropsis* Wood-Mason, 1872 (Crustacea, Decapoda, Nephropidae) from northeastern Brazil. *Zootaxa*, 4114(1): 90-94.

Amati, L., R. M. Feldmann & J. P. Zonnefeld. (2004) A new family of Triassic lobsters (Decapoda: Astacidea) from British Columbia and its phylogenetic context. *Journal of Paleontology*, 78(1): 150–168.

Amestoy, F. (1982) Aspectos biológicos de dos especies del genero *Parastacus* (Crustacea, Decapoda) y su potencial en Acuicultura: 1-84. (Tesis de Licenciatura, Facultad de Humanidades y Ciencias, Universidad de la Republica, Montevideo).

Andrews, E.A. (1905) The sperm-receptacle of *Cambarus*. *Johns Hopkins University Circular*.178:1-8.

Andrews, E.A. (1906) The annulus ventralis. *Proceedings of the Boston Society of Natural History* 32:427-497.

Andrews, E.A. (1908) The sperm-receptacle in the crayfishes, *Cambarus cubensis* and *C. paradoxus* *Proceedings of the Washington Academy of Sciences* 10: 167-185.

Bauer, R.T. (1986) Phylogenetic trends in sperm transfer and storage complexity in decapod crustaceans. *Journal of Crustacean Biology*. 6:313-325.

Bauer, R.T. (1991) Sperm transfer and storage structures in penaeoid shrimps: A functional and phylogenetic perspective. In "Crustacean Sexual Biology" (R. T. Bauer and J. W. Martin), *Columbia University Press, New York*.

Bauer, R.T. & Lin, J. (1994) Temporal patterns of reproduction and recruitment in populations of the penaeid shrimps. *Trachypenaeus similis* (Smith) and *T. constrictus* (Stimpson) (Crustacea: Decapoda) from the Northcentral Gulf of Mexico. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 182:205–222.

Becker, C. & Scholtz, G. (2016) Phylogenetic Implications of Sperm Storage in Podotremata: Histology and 3D-Reconstructions of Spermathecae and Gonopores in Female Carrier Crabs (Decapoda: Brachyura: Homoloidea). *J Morphol*. 278(1):89-105.

Bell, M., Redant, F. & Tuck, I. (2006) Nephrops species. In *Lobsters: Biology, Management, Aquaculture and Fisheries*, pp. 412–461. Ed. by B. Phillips. Blackwell Publishing, Oxford. 528 pp.

Benstead, J.P., De Rham P.H., Gattolliat J.L., Gibon F.M., Loisel P.V., Sartori M., Sparks J.S., Stiasny M.L.J. (2003) Conserving Madagascar's freshwater biodiversity. *BioScience*, 53, 1101–1111.

Bondad-Reantaso, M.G., Subasinghe, R.P., Josupeit, H., Cai, J., Zhou, X. (2012) The role of crustacean fisheries and aquaculture in global food security: past, present and future. *J. Invertebr.Pathol*. 110, 158–165.

Boyko, C.B., Ravoahangimalala, O.R., Randriamasimanana, D., Razafindrazaka T.H. (2005) *Astacoides hobbsi*, a new crayfish (Crustacea: Decapoda: Parastacidae) from Madagascar. *Zootaxa*, 1091, 41–51.

Braband, A., Kawai, T. & Scholtz, G. (2006) The phylogenetic position of the East Asian freshwater crayfish *Cambaroides* within the Northern Hemisphere Astacoidea (Crustacea, Decapoda, Astacida) based on molecular data. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 44: 17-24.

Bracken, H.D., De Grave, S. & Felder D.L. (2009) Phylogeny of the infraorder Caridea based on nuclear and mitochondrial genes (Crustacea: Decapoda). In: Martin J.W., Crandall K.A., Felder D.L., editors. Decapod crustacean phylogenetics. Boca Raton, FL: CRC Press (Crustacean issue 18), p. 274–300.

Bracken, H.D., Toon, A., Felder, D.L., Martin, J.W., Finley, M., Rasmussen, J., Palero, F., Crandall, K.A. (2009) The Decapod tree of life: compiling the data and moving toward a consensus of decapod evolution. *Arthropod Syst. Phylogenet.* 67:99–116.

Bracken, H.D., De Grave, S., Toon, A., Felder, D.L., Crandall, K.A. (2010) Phylogenetic position, systematic status, and divergence time of the Procarididea (Crustacea: Decapoda). *Zool. Scr.* 39, 198–212.

Bracken-Grissom, H.D., Ahyong S.T., Wilkinson, R.D., Feldmann, R.M., Schweitzer, C.E., Breinholt, J.W., Bendall, M., Palero, F., Chan, T.Y., Felder, D.L., Robles, R., Chu, K.H., Tsang, L.M., Kim, D., Martin, J.W., Crandall, K.A. (2014) The emergence of lobsters: phylogenetic relationships, morphological evolution and divergence time comparisons of an ancient group (decapoda: achelata, astacidea, glypheidea, polychelida). *Syst Biol.* 63(4):457-79.

Breinholt, J., Pérez-Losada M. & Crandall K.A. (2009) The timing of the diversification of the freshwater crayfishes. In: Martin J.W., Crandall K.A., Felder D.L., editors. decapod crustacean phylogenetics. *Boca Ranton, FL: CRC Press* (Crustacean issue 18), p. 305–318.

Briones-Fourzán, P., Lozano-Álvarez, E., Vázquez-Bader, A.R., Gracia, A. (2020) DeepSea Lobsters (Polychelidae and Nephropidae) from the Continental Slope of the Southern Gulf of Mexico: Distribution and Morphometric Relationships. Pp. (311- 341). In, Hendrickx, M.E. (Ed.). (2020). Deep-Sea Pycnogonids and Crustaceans of the Americas. Springer Nature Switzerland AG. 708p.

Buckup, L. (2010) *Parastacus saffordi*. The IUCN Red List of Threatened Species 2010: e.T153637A4524122.

Calado, R., Lin, J., Rhyne, A.L., Araujo, R., Narciso, L. (2003) Marine ornamental decapods—popular, pricey, and poorly studied. *J. Crustacean Biol.* 23, 963–973.

Calado, R. (2006) Marine ornamental species from European waters: a valuable overlooked resource or a future threat for the conservation of marine ecosystems? *Scientia Marina*, 70(3): 389-398.

Carpenter, K.E. (2002) The living marine resources of the Western Central Atlantic. Volume 1: Introduction, molluscs, crustaceans, hagfishes, sharks, batoid fishes, and chimaeras. FAO Species Identification Guide for Fishery Purposes and American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication No. 5, Rome. 600pp.

Chan, T. Y. (1998) Shrimps and Prawns. In: K.E. Carpenter and Niem V. H., (Eds), FAO identification guide for fishery purposes – The Living Marine Resources of the Western Central Pacific, Vol.2, Cephalopods, Crustaceans, Holothurians and Sharks: p. 827-1155.

Chan, T.Y. & Wahle, R. (2011) *Enoplometopus antillensis*. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2.

Cilbiz, M., Aydın, C., Uzunmehmetoglu, O.Y. (2020) Freshwater crayfish (*Pontastacus leptodactylus* Eschscholtz, 1823) production in Turkey and evaluating of global ccale. *J Limnol Freshwater Fish Res.* 6:59–74.

Cruz, M. J., Rebelo, R. (2007) Colonization of freshwater habitats by an introduced crayfish, *Procambarus clarkii*, in Southwest Iberian Peninsula. *Hydrobiologia*, v.575, n. 1, p. 191-201.

Dall, W., Hill, P. C., Rothlisberg, D. J., Staple Chang, S.C., Chan T.Y., Kumar, A.B. (2020) A new clawed lobster of the genus *Nephropsis* WoodMason, 1872 (Crustacea: Decapoda: Nephropidae) from the Indonesia deep-sea cruise SJADES 2018. *Raffles Bulletin of Zoology* 68: 50–55.

Chapman, C. J. (1980) Ecology of juvenile and adult *Nephrops*. In *The Biology and Management of Lobsters. Volume II: Ecology and Management*, pp. 143–178. Ed. by J. S. Cobb, and B. F. Phillips. Academic Press, London. 390 pp.

Coelho, P.A., Almeida A.O., Bezerra L.E.A., Souza-Filho J.F. (2007) An updated checklist of decapod crustaceans (infraorders Astacidea, Thalassinidea, Polychelida, Palinura, and Anomura) from the northern and northeastern Brazilian coast. *Zootaxa*, 1519: 1-16.

Cooper, R. A. & Uzmann, J. R. (1971) Migrations and growth of deep-sea lobsters *Homarus americanus*. *Science*, 171(3968), 288-290.

Crandall, K. A., Harris, D. J. & Fetzner, J. W. (2000) The monophyletic origin of freshwater crayfishes estimated from nuclear and mitochondrial DNA sequences. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 267:1679-1686.

Crandall, K.A. & Buhay, J.E. (2008) Global diversity of crayfish (Astacidae, Cambaridae, and Parastacidae-Decapoda) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595: 295–301.

Crandall, K.A & De Grave. (2017) An updated classification of the freshwater crayfishes (Decapoda: Astacidea) of the world, with a complete species list Crandall, K. A., Porter, M. L., Pérez-Losada, M. (2009) *The timetree of life. Oxford Biology Press*, 293-29786.

Cunha, A. G. (2009) *Dicionário etimológico da língua portuguesa*, Lexikon Editora De Pinna, M. C. C. (1991) Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*. 7:367–394.

Dall'Occo, P.L., Bento, R.T & Melo, G.A.S. (2007) Range extensions for Lobsters off the Brazilian Coast (Crustacea, Decapoda, Palinura, Astacidea). *Biociências*, 15(1): 47- 52.

De Grave, S. Pentcheff, N.D., Ah Yong, S.T. Chan, T. Crandall, K. A., Dworschak, Peter C., Felder, Darryl L., Feldmann, Rodney M., Fransen, Charles H. J. M., Goulding, Laura Y. D., Lemaitre, Rafael, Low, Martyn E. Y., Martin, Joel W., Ng, Peter K. L., Schweitzer, Carrie E., Tan, S. H., Tshudy, Dale, and Wetzer, Regina. (2009) "A Classification of Living and Fossil Genera of Decapod Crustaceans." *Raffles Bulletin of Zoology*. 21 Supplement:1–109.

Dineshbabu, A.P. (2008) Morphometric relationship and fishery of Indian Ocean lobsterette, *Nephropsis stewarti* Wood-Mason 1873 along the southwest coast of India. *Journal of the Marine Biological Association of India* 50(1): 113–116.

Dixon, C. J., Ah Yong, S. T., & Schram, F. R. (2003) A New Hypothesis of Decapod Phylogeny. *Crustaceana*, 76(8), 935–975

Douglass, J.K., Wilkens, L., Pantazelou, E. Moss, F. (1993) Noise enhancement of information transfer in crayfish mechanoreceptors by stochastic resonance. *Nature*, 365: 337–340.

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*. Vol. 9 Part B, Brill, Leiden, pp. 109-219.

Efron, B. (1979) Bootstrapping methods: another look at the jackknife. *The Annals of Statistics*, 7: 1-26.

Fausto-Filho, J. (1970) On the Occurrence of *Enoplometopus antillensis* Lütken, 1865 (Decapoda, Nephropidae) on the Brazilian Coast. *Crustaceana*, 18(1): 55-59.

Farmer, A. S. D. (1974) The development of the external sexual characters of *Nephrops norvegicus* (L.) (Decapoda: Nephropidae). *Journal of Natural History* 8: 241-255.

Farmer, A. S. D. (1975) Synopsis of biological data on the Norway lobster *Nephrops norvegicus* (Linnaeus, 1758). FAO Fisheries Synopsis No. 112. 97 pp.

Faxon, W. (1898) Observations on the Astacidae in the United States National Museum and in the Museum of Comparative Zoology, with descriptions of new species. *Proc. U.S. Nat. Mus*, 20: 642–694.

Figueiredo, M. J. & Thomas, H. J. (1967) *Nephrops norvegicus* (Linnaeus, 1758) leach - a review. *Oceanography Marine Biology Annual Review*, 5: 371–407.

Fitch, W. M. (1971) Toward defining the course of evolution: minimum change for a specific tree topology. *Systematic Biology*, 20: 406-416.

Furquim, L.G. (2008) Crescimento relativo e aspectos reprodutivos do lagostim *Metanephrops rubellus* (Moreira, 1903) capturados entre 22o e 26oS, Brasil. Dissertação de mestrado apresentada ao programa de Pós-graduação em Aquicultura e Pesca do Instituto de Pesca – APTA. 78p.

Furshpan, E.J. & Potter, D.D. (1959) Transmission at the giant motor synapses of the crayfish. *Journal of Physiology*, 145: 289–325.

Gherardi, F. & Acquistapace, P. (2007) Invasive crayfish in Europe: the impact of *Procambarus clarkii* on the littoral community of a Mediterranean lake. *Freshwater Biology*, Oxford, v. 52, n.

7, p. 1249-1259.

Gherardi, F. & Panov, V. E. (2009) *Procambarus clarkii* (Girard), red swamp crayfish/crawfish (Cambaridae, Crustacea). In: HULME, P.E. et al (Ed.). Handbook of alien species in Europe. Springer: Dordrecht. p 316

Giraldes, B.W., Coelho-Filho, P.A. & Coelho, P.A. (2012) Composition and spatial distribution of subtidal Decapoda on the “Reef Coast”, northeastern Brazil, evaluated through a low-impact visual census technique. *Nauplius*, 20(2): 187- 201.

Girard, C. (1852) A Revision of the North American Astaci, with Observations on Their Habits and Geographic Distribution». *Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.* 6: 87–91.

Goloboff, P., Farris, J. & Nixon, K. (2008) TNT: a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24: 774-786.

Gregati, R.A. Pinheiro, A.P. & Cobo, V.J. (2006) New records of *Stenopus hispidus* Olivier (Stenopodidae) and *Enoplometopus antillensis* Lütken (Enoplometopidae) in the Southeastern Brazilian coast. *Pan-American Journal of Aquatic Science*, 1(1): 20-23.

Guinot, D. & Quenette, G. (2005) The spermatheca in podotreme crabs and its phylogenetic implications. *Zoosystema*. 27:267-342.

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 higher-ranked podotreme taxa. *Zootaxa*, 3665(1):001- 414.

Hamr, P. (2002) Orconectes. In: Holdich D.M. (ed.): Biology of Freshwater Crayfish, Blackwell Science Ltd, London, UK, pp. 585-608.

Helluy, S. M., & B. S. Beltz. (1991) Embryonic development of the American lobster *Homarus americanus*: Quantitative staging and characterization of an embryonic molt cycle. *Biol. Bull.* 180:355–371.

Henttonen, P. & Huner J.V. (1999) The introduction of alien species of crayfish in Europe: A historical introduction. In: Gherardi F., Holdich D.M. (Eds), *Crayfish in Europe as alien species: How to make the best of the bad situation?* A.A. Balkema, Rotterdam, The Netherlands, pp. 13–22.

Hobbs, H. H. (1942) A Generic Revision of the Crayfishes of the Subfamily Cambarinae (Decapoda, Astacidae) with the Description of a New Genus and Species. *The American Midland Naturalist*, 28(2), 334–357.

Hobbs, H.H. (1972a) *Biota of Freshwater Ecosystems, Identification Manual*, Vol. 9. Crayfishes (Astacidae) of North and Middle America.

Hobbs, H. H. (1972b) Crayfishes (Astacidae) of North and Middle America. *Biota of freshwater ecosystems identification manual, Water Poll. Res. Contrl., Ser., Washington, D.C.* 9:1-173.

Hobbs, H.H. (1974a) Synopsis of the families and genera of crayfishes (Crustacea: Decapoda). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 164: 1–32.

Hobbs, H.H. (1974b) A checklist of the North and Middle American crayfishes (Decapoda: Astacidae and Cambaridae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 166: 1–161.

Hobbs, H. H. (1976) Crayfishes (Astacidae) of North and Middle America. *Biota of freshwater ecosystems identification manual. Water Poll. Res. Contrl., Ser., Washington, D.C.* 9:1-173.

Hobbs, H.H. Jr. (1981) The crayfishes of Georgia. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 318: 1–549.

Hobbs, H.H. (1989) An Illustrated Checklist of the American crayfish (Decapoda: Astacidae, Cambaridae & Parastacidae). *Smithsonian Contributions to Zoology. Smithsonian Institute Press, Washington, D.C.*, 480 (IV), 1-236.

Holdich, D.M. (2002) Biology of freshwater crayfish. Blackwell Science Ltd. Osney Mead, Oxford. 702 pp.

Holdich, D.M., Haffner, P. & Noël, P. (2006) Species files. In: SoutyGrosset C, Holdich DM, Noël PY, Reynolds JD, Haffner P (eds), Atlas of Crayfish in Europe. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, (Patrimoines naturels, 64), pp 50- 129

Holthuis, L.B. (1974) The lobsters of the superfamily Nephropidea of the Atlantic Ocean (Crustacea: Decapoda). Biological results of the University of Miami deep-sea expeditions. 106. Bulletin marine Science University Miami, 24: 723-884, figs 1-35.

Holthuis, L.B. (1991) Marine lobsters of the world. An annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries known to date FAO Fisheries Synopsis, 125, 1–292. FAO, Rome.

Horn, A. C. M., Buckup, L., Noro, C. K., Barcelos, D. F. (2008) Morfologia externa de *Parastacus brasiliensis* (Decapoda, Parastacidae). *Iheringia, Sér. Zool., Porto Alegre*, v. 98, n. 1, p. 148-155, Mar. 2008

Horwitz, P. (1988) Secondary sexual characteristics of females of the freshwater crayfish genus *Engaeus* (Decapoda, Parastacidae). *Crustaceana*. 54 (I): 25–32.

Huner, J.V., Lindqvist O.V. (1995) Physiological adaptations of freshwater crayfishes that permit successful aquaculture enterprises. *American Zoologist*, 35, 12-19.

Huxley, T.H. (1879) On the classification and the distribution of the crayfishes. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1878: 752–788.

Huxley, T. H. (1880) The crayfish: an introduction to the study of zoology. *New York: D. Appleton*.

Jamieson, B. G. M. (1991) Ultrastructure and phylogeny of crustacean spermatozoa. *Mem. Queensland Mus.* 31:109-142.

Jenkins, J. F. (1972) *Metanephrops*, a New Genus of Late Pliocene to Recent Lobsters (Decapoda, Nephropidae). *Crustaceana* 22(2):161-177.

Johnson, M.P., Lordan, C. & Powel, A.M. (2013) Habitat and ecology of *Nephrops norvegicus*. *Advances in Marine Biology*, 64: 27-63.

Jones, J.P.G., Andriahajaina, F.B., Ranambintsoa, E.H., Hockley, N.J., Ravoahangimalala, O. (2006) The economic importance of freshwater crayfish harvesting in Madagascar and the potential of community-based conservation to improve management. *Oryx*, 40, 168–175.

Kizhakudan, J. K. & P. Thirumilu. (2006) A note on the blunthorn lobsters from Chennai. *J. Mar. Biol. Ass. India*, 48: 260-262.

Kouba, A., Petrusek, A. & Kozák, P. (2014) Continental-wide distribution of crayfish species in Europe: update and maps. *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.* 413, 5.

Kozubiková, É., Petrusek, A., Duris, Z., Kozak, P., Geiger, S., Hoffmann., N R., Oidtmann, B. (2005) Detection of the crayfish plague fungus *Aphanomyces astaci* in the Czech Republic. In: GHERARDI F. and SOUTY-GROSSET C., 2005: European crayfish as heritage species-linking research and management strategies to conservation and socio-economic development, CRAYNET, Volume 4, Bull. Fr. Pêche Piscic., 380-381, 1314-1325.

Kubo, I. (1949) Studies on penaeids of Japanese and adjacent waters. *J. Tokyo Coll. Fish.* 36:1-467.

Lönnberg, F. (1898) Some biological and anatomical facts concerning *Parastacus*. *Zool. Anz.*, 21: 334-352.

Lopez-Greco, L. S., Vazquez, F. & Rodríguez, E. M. (2007) Morphology of the male reproductive system and spermatophore formation in the freshwater 'red claw' crayfish *Cherax quadricarinatus* (Von Martens, 1898) (Decapoda, Parastacidae). *Acta Zoologica*, 88(3), 223-229.

Martin, J. W., Davis, G. E. (2001) *Nat. Hist. Mus. Los Angeles Co. Sci. Ser.* 39, 1.

Martin, J. W., Olessen, J. & Hoeg, J. T. (2015) *Atlas of Crustacean Larvae*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.

McLay, C.L & Becker, C. (2015) Reproduction in Brachyura. Decapoda–Brachyura. In: Castro P, Davie PJF, Guinot D, Schram FR, von Vaupel Klein JC, editors. Leiden: Brill. 9C-I 71-4. pp 185–243.

McMahon, B.R. (2001) Respiratory and circulatory compensation to hypoxia in crustaceans. *Respiration Physiology*, 128: 349–364.

Melo, G.A.S. (1999) Manual de identificação dos Crustacea Decapoda do litoral brasileiro: *Livro Vermelho dos Crustáceos do Brasil: Avaliação 2010-2014* 155 Anomura, Thalassinidea, Palinuridea, Astacidea. São Paulo, Plêiade/FAPESP, 551 p

Miller, R. J. (1995) Fishery regulations and methods. *In J. R. Factor (Editor)*, Biology of the lobster *Homarus americanus*, chapt. 5:89–109. Acad. Press, N.Y.

Mocquard, M.F. (1883) Recherches anatomiques sur l'estomac des Crustacés podophthalmiques. *Annales des Sciences Naturelles*, 16: 1-311.

Morrone, J. J. & E. C. Lopretto. (1994) Distributional patterns of freshwater Decapoda (Crustacea: Malacostraca) in southern South America: a panbiogeographic approach. *Journ. Biogeogr.*, 21: 97-109.

Nelson, G. & N. Platnick. (1981) Systematics and Biogeography. Cladistics and Vicariance. *Columbia University Press*, New York.

Nicosia, F & Lavalli K. (1999) Homarid lobster hatcheries: their history and role in research, management and aquaculture. *Mar Fish Rev* 61:1-57

Nixon, K.C. (2002) WinClada ver 1.00.08. Ithaca, NY, Published by the author.

Noel, P. (1976) L'evolution des caracteres sexuels chez *Processa edulis* Risso (Decapode, Natantia). *Vie et Milieu* 26: 65-104.

Olson, D.M. & Dinerstein E. (1998) The Global 200: a representation approach to conserving the earth's most biologically valuable ecoregions. *Conservation Biology*, 12, 502–515

Ortmann, A. E. (1902) The geographical distribution of freshwater decapods and its bearing upon ancient geography. *Proc. Am. Phil. Soc.* 41:267-400.

Perez-Farfante, I. (1978) Intersex anomalies in shrimp of the genus *Penaeopsis* (Crustacea: Penaeidae). *Fish. Bull., U.S.*, 76 (3): 687-691

Perez-Farfante, I. & Kensley, B. F. (1997) Penaeoid and sergestoid shrimps and prawns of the world. Keys and diagnoses for the families and genera. *Mus. Nat. Hist. Nat.* 175: 1–233.

Perez, J.A.A. & Pezzuto, P.R. (1998) Valuable shellfish species in the by-catch of shrimp fishery in southern Brazil: spatial and temporal patterns. *Journal of Shellfish Research*, 17: 303-309.

Perez, J.A.A. & Pezzuto, P.R. (2006) A pesca de arrasto de talude do sudeste e sul do Brasil: tendências da frota nacional entre 2001 e 2003. *Boletim do Instituto de Pesca*, 32(2): 127-150.

Pérez, D., Paramo, J. & Wolff, M. (2019) Distribution, abundance and fishing potential of mega-invertebrates in the sub-euphotic zone (150–535 m) in the Colombian Caribbean. *Regional Studies in Marine Science*, 32, 1-12.

Petrusek, A., Filipová, L., Uriš, Z., Horká, I., Kozák, P., Polícar, T., Štambergová, M., Kuera, Z. (2006) Distribution of the invasive spiny-cheek crayfish (*Orconectes limosus*) in the Czech Republic. Past and present. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 380-381: 903-917.

Pintor, L.M., Sih, A., Bauer, M. L. (2008) Differences in aggression, activity and boldness between native and introduced populations of an invasive crayfish. *Oikos*, Buenos Aires, v. 117, p.1629–1636.

Porter, M.L., Perez-Losada, M. & Crandall K.A. (2005) Model-based multilocus estimation of decapod phylogeny and divergence times. *Mol. Phylogenet. Evol.* 37:355–369.

Poupin, J. (2003) Reef lobsters *Enoplometopus* A. Milne Edwards, 1862 from French Polynesia, with a brief revision of the genus (Crustacea, Decapoda, Enoplometopoidea). *Zoosystema*, 25(4): 643-664.

Radhakrishnan, E.V., Kizhakudan, J.K., Lakshmi, P. S., Jeena, N.S. (2019) Lobster fauna of India. In: Radhakrishnan EV, Phillips BF, Achamveetil G (Eds) *Lobsters: Biology, fisheries and Aquaculture*. Springer Press, Singapore, 65–124.

Reynolds, J.D. (2002) Growth and reproduction. In: Holdich DM, editor. *Biology of freshwater crayfish*. Oxford: Blackwell. p 152– 191.

Reynolds, J. & Souty-Grosset, C. (2011) *Management of Freshwater Biodiversity: Crayfish as Bioindicators*. Cambridge University Press, 374 p

Rhyne, A.L. & Lin, J. (2006) A western Atlantic peppermint shrimp complex: redescription of *Lyasmata wurdemanni*, description of four new species, and remarks on *Lyasmata rathbunae* (Crustacea: Decapoda: Hippolytidae). *Bulletin of Marine Science*, 79, 165–204.

Richardson, A.M.M. (2007) Behavioral Ecology of Semiterrestrial Crayfish. In: *Evolutionary ecology of social and sexual systems: crustaceans as model organisms*. Oxford University Press, New York, pp. 320–338.

Richman, N. I., Bohm, M., Adams, S. B., Alvarez, F., Bergey, E. A., Bunn, J. J. S., Burnham, Q., Cordeiro, J., Coughran, J. (2015) Multiple drivers of decline in the global status of freshwater crayfish (Decapoda: Astacidea). *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 370 (1662):

Riek, E.F. (1969) The Australian freshwater crayfish (Crustacea: Decapoda: Parastacidae), with descriptions of new species. *Australian Journal of Zoology*, 17: 855–918.

Riek, E.F. (1971) The freshwater Crayfishes of South America. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 84 (16): 129–136.

Riek, E.F. (1972) The phylogeny of the Parastacidae (Crustacea: Astacoidea) and description of a new genus of Australian freshwater crayfishes. *Aust. J. Zool.*, 20: 369–389.

Roe, R. (1966) Potentially commercial Nephropsids from the Western Atlantic. *Transactions of the American Fisheries Society*, 95(1), 92-98.

Rode, A.L. & Babcock, L.E. (2003) Phylogeny of fossil and extant freshwater crayfish and some closely related nephropid lobsters. *Journal of Crustacean Biology*. 23(2): 418–435.

Rodriguez, C. F. (2005) Loss of diversity and degradation of wetlands as a result of introducing exotic crayfish. *Biological Invasions, Haia*, v. 7, n. 1, p. 75-85.

Rudolph, E.H. (1997) Intersexualidad en el camarón excavador *Parastacus pugnax* (Poepfig, 1835) (Decapoda, Parastacidae). *Investigaciones Marinas, Valparaíso*, 25: 7–18.

Rudolph, E.H. (1999) Intersexuality in the freshwater crayfish *Samastacus spinifrons* (Philippi, 1882) (Decapoda, Parastacidae). *Crustaceana*, 72: 325–337.

Rudolph, E. & Almeida, A. (2000) On the sexuality of South American Parastacidae (Crustacea, Decapoda). *Invertebrate Reproduction & Development*, 37(3), 249-257

Rudolph, E., Verdi, A. & Tapia, J. (2001) Intersexuality in the burrowing crayfish *Parastacus varicosus* Faxon, 1898 (Decapoda, Parastacidae). *Crustaceana*, 74(1): 27–37.

Rudolph, E.H. & Crandall, K. (2005) A new species of burrowing crayfish *Virilastacus rucapihuelensis* (Crustacea: Decapoda: Parastacidae) from southern Chile. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 118: 765–776.

Rudolph, E.H. & Crandall, K. (2007) A new species of burrowing crayfish *Virilastacus retamali* (Decapoda: Parastacidae) from the southern Chile peatland. *Journal of Crustacean Biology*, 27: 502–512.

Rudolph, E.H., Verdi, A.C. (2010) Intersexuality in the burrowing crayfish, *Parastacus pilimanus* (von Martens, 1869) (Decapoda, Parastacidae). *Crustaceana*, 83(1): 73–87.

Rudolph, E.H. & Crandall, K. (2012) A new species of burrowing crayfish, *Virilastacus jarai* (Crustacea, Decapoda, Parastacidae) from central-southern Chile. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 125: 258–275.

Rudolph, E.H. (2013) A checklist of the Chilean Parastacidae (Decapoda, Astacidea). *Crustaceana*, 86: 1468-1510.

Santana, W., Pezzuto, P.R., Molleberg, M., Lianos, L. (2016) Avaliação dos Lagostins (Decapoda: Nephropidae). Cap. 18: p. 221-232. In: Pinheiro, M. & Boos, H. (Org.). Livro Vermelho dos Crustáceos do Brasil: Avaliação 2010-2014. Porto Alegre, RS: Sociedade Brasileira de Carcinologia - SBC, 466 p.

Sardà, F. (1995) A review (1967-1990) of some aspects of the life history of *Nephrops norvegicus*. ICES Marine Science Symposia, 199: 78–88.

Scarratt, D. J. (1996) Biology of the lobster *Homarus americanus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 198(1), 149–150.

Scholtz, G. (1993) Teloblasts in decapod embryos: an embryonic character reveals the monophyletic origin of freshwater crayfishes (Crustacea, Decapoda). *Zool. Anz.* 230:45-54.

Scholtz, G. & Richter, S. (1995) Phylogenetic systematics of the reptantian Decapoda (Crustacea, Malacostraca). *Zoological Journal of the Linnean Society.* 113: 289– 328.

Scholtz, G. (1998) Von Zellen und Kontinentenödie Evolution der Flußkrebse (Decapoda, Astacida). *Neue Folge Nr.* 137:205-212.

Scholtz, G. & Richter, S. (1995) Phylogenetic systematics of the reptantian Decapoda (Crustacea, Malacostraca). *Zool. J. Linn. Soc.* 113:289-328.

Scholtz, G., Kawai, T. (2002) Aspects of embryonic and postembryonic development of the Japanese freshwater crayfish *Cambaroides japonicus* (Crustacea, Decapoda) including a hypothesis on the evolution of maternal care in the Astacida. *Acta Zool* 83:203–212.

Schram, F. R. (1986) Crustacea. New York, Oxford: Oxford University Press.

Schram, F. R. & C. J. Dixon. (2004) Decapod phylogeny: addition of fossil evidence to a robust morphological cladistic data set. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum*, 31: 1–19.

Secretan, S. (1980) Le plan de base du “squelette axial” d’un Crustacé décapode macroure et sa terminologie. *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l’Académie des Sciences (Paris), sér.D*, 291: 877-880.

Secretan, S. (1998) The sella turcica of crabs and the endophragmal system of decapods. *Journal of Natural History*, 32: 1753-1767.

Secretan-Rey, S. (2002) Morphologie du squelette axial de *Nephrops norvegicus* (Linné, 1758). *Zoosystema*. 24(1): 81-176.

Serejo, C.S., Young, P.S., Cardoso, I.C., Tavares, C., Rodrigues, C., Almeida, T.C. (2007) Abundância, diversidade e zonação dos crustáceos no talude da costa central do Brasil (11°–22°S) coletados pelo Programa REVIZEE/Score Central: prospecção pesqueira. In: Costa, P.A.S., Olavo, G. & Martins, A.S. (Eds), Biodiversidade da fauna marinha profunda na costa central Brasileira, 24, 133–162. Museu Nacional, Rio de Janeiro.

Severino-Rodrigues, E., Helbling, N.J., & Graça-Lopes, R. (2007) Biodiversidade no produto da pesca de arrasto de fundo dirigida ao lagostim *Metanephrops rubellus* (Moreira, 1903) desembarcado no litoral do Estado de São Paulo, Brasil. *B Inst. Pesca*, 33(2): 171-182.

Severino-Rodrigues, E.; Furquim, L.G.; Graça-Lopes, R. & Alves, P.M.F. (2016) Crescimento relativo e tamanho na maturidade sexual do lagostim *Metanephrops rubellus* (Moreira, 1903) desembarcado no litoral do estado de São Paulo, Brasil. *Boletim do Instituto de Pesca*, 42(2): 431-442.

Silva, K.C.A., Cintra, I.H.A., Ramos-Porto, M., Viana, G.F.S. (2003) Lagostas capturadas durante pescarias experimentais para o programa REVIZEE/NORTE (Crustacea, Nephropoidea, Eryonoidea, Palinuroidea). *Boletim Técnico-Científico do CEPNOR*, Belém, 3(1): 21-35.

Silva, K.C.A., Cintra, I.H.A., Ramos-Porto, M., Viana, G.F.S. (2007) Lagostas capturadas na plataforma continental do estado do Amapá (Crustacea, Nephropoidea, Palinuroidea). *Boletim Técnico-Científico do CEPNOR*, 7: 173-184.

Silva, K.C.A., Cruz, R., Cintra, I.H.A., Abrunhosa, F.A. (2013) Structure and diversity of the lobster community on the Amazon Continental Shelf. *Crustaceana*, 86(9): 1084- 1102.

Sinclair, E.A., Fetzner, J.W., Buhay, J., Crandall, K.A. (2004) Proposal to complete a phylogenetic taxonomy and systematic revision for freshwater crayfish (Astacidea). *Freshwater Crayfish*, 14: 21–29.

Smith, S.I. (1881) Preliminary notice of the Crustacea dredged, in 64-325 fathoms, off the south coast of new England, by the United States Fish Commission in 1880. *Proceedings United States National Museum*, 3: 413-452.

Stein, R.A. (1977) Selective predation, optimal foraging, and the predator-prey interactions between fish and crayfish. *Ecology*, 58: 1237–1253.

Stern, D.B., Breinholt, J., Pedraza Lara, C., López-Mejía, M., Owen, C.L., Bracken-Grissom, H., Fetzner, J.W. Jr. & Crandall, K.A. (2017) Cave adaptation is an evolutionarily stable, absorbing state for freshwater.

Tavares, M. & S. Secretan. (1993) La notion de thelycume et de spermatheque chez les Crustacés Décapodes Comptes Rendus des Séances de l'Académie des Sciences, Paris, Série 3(316):133-138.

Tavares, M. (1998) Malacostraca - Eucarida. Nephropidae. In: YOUNG, P.S. (ed). Catalogue of Crustacea of Brazil. (Série Livros nº 6) Museu Nacional. P. 377-378.

Tavares, M. (2002) Lobsters. pp. 292-325. In: Fischer, W. (ed.). FAO species identification sheets for fishery purposes: Western Central Atlantic (Fishing Area 31). FAO, Roma, 599p.

Tavares, C.R. & Young, P.S. (2002) Nephropidae (Crustacea, Decapoda) collected by the Revizee Score-Central program from off Bahia to Rio de Janeiro states, Brazil. *Arquivos do Museu Nacional*, 60, 77–88.

Tavares, C., Serejo, C., & Martin, J. W. (2009) A Preliminary Phylogenetic Analysis of the Dendrobranchiata Based on Morphological Characters Decapod Crustacean Phylogenetics. 261–279.

Tavares, M. Lobsters. (2013) In: FISCHER, W. (Ed.) FAO species identification sheets for fishery purposes. Western Central Atlantic (Fishing Area 31), Rome, p. 293-325, 2003.

Templeman, W. (1934) Mating in the American lobster. Contributions to Canadian *Biology and Fisheries, New Series* 8: 423-432.

Tsang, L. M., Ma, K. Y., Ahyong, S. T., Chan, T. Y., Chu, K. H. (2008) Phylogeny of Decapoda using two nuclear protein-coding genes: origin and evolution of the Reptantia. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48:359-368.

Tshudy, D. & Babcock, L.E. (1997) Morphology-based phylogenetic analysis of the clawed lobsters (family Nephropidae and the new family Chilenophoberidae). *Journal of Crustacean Biology*, 17(2), 253–263.

Tshudy, D. & Sorhannus, U. (2000a) *Jagtia kunradensis*, a new genus and species of clawed lobster (Decapoda: Nephropidae) from the Upper Cretaceous (Upper Maastrichtian) Maastricht formation, The Netherlands. *Journal of Palaeontology*, 74(2), 224–229.

Tshudy, D. & Sorhannus, U. (2000b) Pectinate claws in decapod crustaceans: convergence in four lineages. *Journal of Palaeontology*, 74(3), 474-486.

Tshudy, D. & Sorhannus, U. (2003) *Hoploparia*, the best-known fossil clawed lobster (Family Nephropidae), is a “wastebasket” genus. *Journal of Crustacean Biology*, 23(3), 700-711.

Vehof, J., Scholtz, G. & Becker, C. (2017) *Paradorippe granulata* a crab with external fertilization and a novel type of sperm storage organ challenges prevalent ideas on the evolution of reproduction in Eubrachyura (Crustacea: Brachyura: Dorippidae). *Artrop Struct & Develop.* (47) 82-90.

Vazquez, F. J., Tropea, C., & Lopez Greco, L. S. (2008) Development of the female reproductive system in the freshwater crayfish *Cherax quadricarinatus* (Decapoda, Parastacidae). *Invertebrate Biology*, 127(4), 433-443.

Vermeij, G. J. (1977) The Mesozoic marine revolution: evidence from snails, predators and grazers. *Paleobiology*, 3: 245-258

Vogt, G., Tolley, L. & Scholtz, G. (2004) Life Stages and Reproductive Components of the Marmorkrebs (Marbled Crayfish), the First Parthenogenetic Decapod Crustacean. *Journal of Morfology*, 261:286-311.

Vogt, G. (2018) Investigating the genetic and epigenetic basis of big biological questions with the parthenogenetic marbled crayfish: a review and perspectives. *J. Biosci.* 43, 189–223.

Von Martens, E. (1969) Sud brasilische Suss und Brackwasser-Crustacean nach den Sammlungen des Dr. Reinh. Hensel. *Arch. Naturg.* 35(1): 1–37.

Waddy, S.L. (1995) Culture of the American lobster, *Homarus americanus*. In A. D. Bogen (Editor), Cold water aquaculture in Atlantic Canada. *Can. Inst. Res. Reg. Develop., Moncton, N.B., Canada.* p. 147–191.

Wahle, R. (2011) *Nephropsis aculeata*. The IUCN Red List of Threatened Species 2011: e.T169958A6693016. [Acessado em 13/10/2016]. Wahle, R. 2011b. *Nephropsis agassizii*. The

IUCN Red List of Threatened Species Livro Vermelho dos Crustáceos do Brasil: Avaliação 2010-2014 229 2011: e.T170082A6706548.

Wiley, E. O. (1981) The theory and practice of Phylogenetic Systematics. *John Wiley and Sons*, New York. 1-439.

Williams, A.B. (1986) Lobsters-identification, world distribution, and U.S. trade. *Marine Fisheries Review*, 48(2): 1-36.

Wisén, S. (2008) Chemical modulators of heat shock protein 70 (Hsp70) by sequential, microwave-accelerated reactions on solid phase. *Bioorganic & Medicinal Chemistry Letters*, Oxford, v. 18, p. 60–65. 2008.

Wolfe, J.M., Breinholt, J.W., Crandall, K. A., Lemmon, A.R., Lemmon, E.M., Timm, L.E & Bracken-Grissom, H.D. (2019) A phylogenomic framework, evolutionary timeline and genomic resources for comparative studies of decapod crustaceans. *Proceedings of the Royal Society B*, 286 (1901), 20190079.

Zarenkov, N.A. (2006) Nephropid lobsters from the Indian Ocean with descriptions of four new species (Crustacea: Decapoda: Nephropidae). *Senckenbergiana maritima* 36(1): 83–98.

GLOSSÁRIO

Abdome: região posterior, articulada do corpo. Consiste em seis somitos e o telso.

Antenas: um dos pares de apêndices do segundo somito cefálico, situados entre as antênulas e as órbitas. Alguns autores as denominam como segundo par de antenas.

Antênulas: um dos pares de apêndices do primeiro somito cefálico. Alguns autores as denominam como primeiro par de antenas.

Articulação: local de conexão entre dois artículos ou segmentos, móveis ou não, consecutivos.

Artículo: o mesmo que segmento. Mais utilizado quando se trata do flagelo.

Axial: relativo ao eixo de uma região; ao longo da linha mediana.

Basal: referente à porção localizada na base ou perto da base de uma estrutura ou artículo.

Base: proximalmente, o segundo segmento de cada apêndice.

Carapaça: região do exoesqueleto que recobre o cefalotórax e as porções laterais da face ventral do corpo.

Carena: crista ou proeminência pouco elevada; não tão elevada quanto uma quilha.

Carpo: proximalmente, o quinto segmento de cada apêndice.

Córnea: região arredondada e mais escura, distal ao pedúnculo ocular.

Coxa: proximalmente, o primeiro segmento de cada apêndice.

Dátilo: sétimo segmento (ou último) dos apêndices a partir do corpo do animal. É também o dedo móvel dos quelípodos.

Dedo fixo: parte terminal inferior do própodo de um quelípodo. Com o dedo móvel forma

a quela do quelípodo. O mesmo que pólex.

Dedo móvel: dátilo do quelípodo. Com o dedo fixo forma a quela do quelípodo.

Distal: parte de qualquer estrutura, mais distante em relação ao corpo ou da fixação do apêndice do corpo.

Dorsal: referente à parte superior do corpo, de qualquer estrutura ou apêndice.

Esternitos: cada um dos 8 somitos que formam o esterno (torácicos); ou 6 que formam o abdome (abdominais) em vista ventral.

Esterno: parede segmentada do tórax, ocupando posição ventral em relação à carapaça. O abdome apresenta-se dobrado sobre o esterno.

Flagelo: porção terminal multiarticulada das antenas e antênulas.

Forâme pleural: aberturas mais ou menos circulares que comunicam as brânquias com as cavidades artrodiais.

Gonóporo: poro ou orifício genital.

Grânulos: pequenos grãos, arredondados, encontrados em diversas partes do corpo.

Ísqúio: proximalmente, o terceiro segmento de cada apêndice.

Lameliforme: em forma de lamela, estrutura fina.

Lateral: referente às margens ou superfícies externas; mais distante à linha central do corpo do que ao centro.

Mandíbula: par de apêndices do terceiro somito cefálico usado na trituração de alimentos.

Maxilas: par de apêndices do quinto somito cefálico utilizado para a alimentação. Alguns autores as denominam de segundas maxilas.

Maxilípodos: os três pares mais externos dos apêndices bucais.

Maxílulas: par de apêndices do quarto somito cefálico, geralmente servindo como peça bucal.

Alguns autores as denominam de primeiras maxilas.

Mero: proximalmente, o quarto segmento de cada apêndice.

Metamer: segmento que forma o corpo do Decapoda.

Órbitas: abertura subcircular na porção anterior da carapaça que abriga o pedúnculo ocular.

Palma: parte proximal do própodo do quelípodo, não incluindo o dedo fixo (dátilo).

Pedúnculo ocular: articulado à porção cefálica, com a córnea na extremidade distal.

Pereópodos: apêndices torácicos usados para locomoção e apreensão; inclui osquelípodos.

Pleópodos: apêndices pares dos somitos abdominais.

Pleurito: parte lateral do integumento do somito.

Pleurobrânquias: brânquias presas à parede lateral do corpo (pleuras), dorsalmente à articulação de um apêndice e à parede do corpo.

Podobrânquias: brânquias presas à coxa do apêndice.

Prega: dobra ou ondulação acima da superfície.

Própodo: proximalmente, o sexto (ou antepenúltimo) segmento de cada apêndice. O própodo do quelípodo se estreita para formar o dedo fixo.

Quelípodo: primeiro par de pereópodes, portador da quela.

Região ântero-lateral da carapaça: região lateral da carapaça que inclui as regiões hepática e parte da região branquial.

Região branquial: região póstero-lateral da carapaça, separada nas regiões epibranquial, mesobranquial e metabranquial.

Região hepática: uma pequena região localizada na parte ântero-lateral da carapaça, subtriangular, entre as regiões epibrânquial, protogástrica e as margens orbital e ântero-lateral da carapaça.

Região póstero-lateral: posterior à margem ântero-lateral até a margem posterior da carapaça.

Somito: um em uma série de divisões do corpo. Cada somito consiste basicamente de um tergito dorsal, um esternito ventral, e pleuritos laterais.

Somitos abdominais: cada uma das 6 partes articuladas que formam o abdome.

Sulco: fenda, depressão pouco proeminente, que pode separar regiões do corpo.

Sulco brânquio-cardíaco: fenda que separa as regiões branquiais da região cardíaca.

Sulco cervical: sulco transversal na região mediana da carapaça, entre as regiões gástrica e cardíaca, curvando-se para frente e para o lado. Separa as regiões cefálica e torácica na carapaça.

Telson: não é considerado um somito abdominal. Está articulado ao sexto somito abdominal sendo, geralmente, subtriangular.

Urópodo: modificação do último apêndice abdominal, no sexto segmento abdominal.

Ventral: referente à região inferior do corpo de qualquer estrutura ou apêndice; oposto a dorsal.

Vestigial: em início de desenvolvimento, que apresenta apenas um vestígio inicial.

ANEXOS

ANEXO A. Lista das espécies estudadas com seus respectivos números de tombo

Astacoides betsileoensis Petit, 1923 MZUSP 16092

Astacus astacus (Linnaeus, 1758) MZUSP 4849

Enoplometopus antillensis Lütken, 1865 MZUSP 12966 e MZUSP 40270

Homarus americanus H. Milne Edwards, 1837 MZUSP 40267

Metanephrops rubellus (Moreira, 1903) MZUSP 5059

Nephrops norvegicus (Linnaeus, 1758) MZ 16119

Nephropsis aculeata Smith, 1881 MZUSP 12844

Nephropsis agassizii Milne-Edwards, 1880 MZUSP 16133

Nephropsis rosea Spence Bate, 1888 MZUSP 16299

Nephropsis stewarti Wood-Mason, 1872 MZUSP 16109

Orconectes limosus (Rafinesque, 1817) MZUSP 6732

Parastacus brasiliensis von Martens, 1869 MZUSP 6936

Parastacus pilimanus (von Martens, 1869) MZUSP 6935

Parastacus saffordi Faxon, 1898 MZUSP 33441

Parastacus varicosus Faxon, 1898 MZUSP 6934

Pontastacus leptodactylus (Eschscholtz, 1823) MZUSP 4851

Procambarus clarkii (Girard, 1852) MZUSP 32315

ANEXO B. Lista de caracteres morfológicos utilizados para a análise filogenética (adaptado de Ahyong 2006).

1. Espinhos rostrais dorsais: ausentes **(0)**; presente **(1)**.
2. Incisão claviclar da carapaça: ausente **(0)**; presente **(1)**.
3. Ornamentação mediana cefálica: ausente **(0)**; carina **(1)**; ranhura **(2)**.
4. Ornamentação mediana torácica: ausente **(0)**; carena simples **(1)**; carena dupla **(2)**; ranhura **(3)**.
5. Tubérculo gástrico da carapaça: ausente **(0)**; presente **(1)**.
6. Ornamentação supraorbital da carapaça: desenvolvida como espinha com base curta **(0)**; desenvolvido como carina com ou sem coluna anterior **(1)**; ausente **(2)**.
7. Carapaça pós-orbitária da coluna: ausente **(0)**; presente **(1)**.
8. Carapaça gastrolateral espinha: ausente **(0)**; presente **(1)**.
9. Carapaça da coluna cervical: ausente **(0)**; presente **(1)**.
10. Espinha intermediária da carapaça: ausente **(0)**; presente **(1)**.
11. Carapaça pós-cervical: ausente **(0)**; presente **(1)**.
12. Carapaça hepática espinha: ausente **(0)**; presente **(1)**.
13. Carapaça antenal carina: ausente **(0)**; curto **(1)**; longo **(2)**.
14. Carena lateral da carapaça: ausente **(0)**; presente **(1)**.
15. Carina branquial da carapaça: ausente **(0)**; presente **(1)**.
16. Carapaça intermediária carina: ausente **(0)**; presente **(1)**.
17. Carapaça subdorsal carina: ausente **(0)**; presente **(1)**.

18. Ranhura antenal da carapaça: ausente **(0)**; presente **(1)**.
19. Sulco hepático da carapaça: ausente **(0)**; presente **(1)**.
20. Posição do sulco pós-cervical da carapaça: originando próximo ao dorsomediano **(0)**; originando na dorsomediana **(1)**.
21. Extensão do sulco pós-cervical da carapaça: não alcançando o sulco cervical **(0)**; atingindo o sulco cervical **(1)**; atingindo o sulco hepático **(2)**.
22. Sulco pós-cervical da carapaça: indistinto **(0)**; distinto **(1)**.
23. Sulco cervical da carapaça: longo, estendendo-se até dorsomediano **(0)**; curto, não se estendendo ao dorsomediano **(1)**; indistinto **(2)**.
24. Sulco urogástrico da carapaça: ausente **(0)**; parcial **(1)**; completo **(2)**.
25. Sulco selar da carapaça: ausente **(0)**; presente **(1)**.
26. Sulco branchiocárdico: oblíquo **(0)**; tendência horizontal **(1)**; ausente **(2)**.
27. Sulco parabranhial da carapaça: ausente **(0)**; presente **(1)**.
28. Sulco inferior da carapaça: ausente **(0)**; presente, não sob inserção mandibular **(1)**; presente, sob inserção mandibular **(2)**.
29. Pleura abdominal: alongada **(0)**; mais largo do que longo **(1)**.
30. Somito abdominal 2 pleuron: pleura ampla, redonda, sobreposta adjacente **(0)**; pleura adjacente estreita e sobreposta **(1)**; não se sobrepondo à pleura adjacente **(2)**.
31. Telson: alongado **(0)**; mais largo do que longo **(1)**.
32. Margem posterior de Telson: transversal **(0)**; distintamente redondo **(1)**; triangular **(2)**.
33. Espinhas póstero-laterais de Telson: ausente **(0)**; presente **(1)**.
34. Espinha dorsal distal do endópodo uropodal: ausente **(0)**; presente **(1)**.

35. Escafocerita antenal: ausente **(0)**; presente **(1)**.
36. Olhos: bem desenvolvidos **(0)**; reduzido **(1)**; ausente **(2)**.
37. Epístomo: alongado, margens em amplo contato com a carapaça **(0)**; curto, margens tendo ponto de contato com a carapaça **(1)**.
38. Podobrânquios maxilípedes 2: ausente **(0)**; presente **(1)**.
39. Exópode maxilípedo 2: ausente ou reduzido **(0)**; presente **(1)**.
40. Exópode maxilípedo 3: ausente ou reduzido **(0)**; presente **(1)**.
41. Forma principal de quelípede do Pereópode 1: forma nefrópica comum **(0)**; cilíndrico, bulboso **(1)**.
42. Pereopod 5 chela: apenas em mulheres **(0)**; presente em ambos os sexos **(1)**.
43. Oitavo e sétimo esternitos torácicos: articulante (fractosternato) **(0)**; fundido **(1)**.
44. Presença de espermateca: ausente **(0)**; presente **(1)**.
45. Presença de annulus ventralis: ausente; **(0)** presente **(1)**.

ANEXO C. Táxons terminais utilizados para realização da filogenia (adaptado de Ahyong 2006). Terminais sinalizados com (*), foram incluídos no presente trabalho.

Acanthacaris tenuimana Bate, 1888 [Ahyong 2006]

Chilenophoberus actacamensis Chong & Föster, 1976 [Tshudy & Babcock 1997]

Enoplometopus occidentalis Randall, 1840 [Ahyong 2006]

Eunephrops bairdii Smith, 1885 [Ahyong 2006]

Homarus gammarus (Linnaeus, 1758) [Ahyong 2006]

Homarinus capensis (Herbst, 1792) [Kornfield *et al.* 1995, Ahyong 2006]

Hoploparia longimanus (Sowerby, 1862) [Glaessner 1969; Tshudy & Babcock 1997]

Jagtia kunradensis Tshudy & Sorhannus, 2000 [Tshudy & Sorhannus 2000a]

Malmuncina wulfi Schweigert & Garassino, 2003 [Schweigert & Garassino 2003]

Metanephrops japonicus (Tapparone-Canefri, 1873) [Ahyong 2006]

Nephrops norvegicus (Linnaeus, 1758) [Ahyong 2006]

Nephropsis stewarti Wood-Mason, 1872 [Ahyong 2006]

Nephropides caribaeus Manning, 1969 [Ahyong 2006]

Oncopareia bredai Bosquet, 1854 [Tshudy & Babcock 1997; Tshudy & Sorhannus 2000b]

Pseudastacus pustulosus (Münster, 1839) [Glaessner 1969; Tshudy & Babcock 1997; Rode & Babcock 2003]

Palaeonephrops browni (Whitfield, 1907) [Glaessner 1969; Tshudy & Babcock 1997]

Palaeophoberus suevicus (Quenstedt, 1867) [Glaessner 1969; Tshudy & Babcock 1997]

- Paraclytia nephropica* Fritsch, 1887 [Glaessner 1969; Tshudy & Babcock 1997]
- Thaumastocheles zaleucus* (Thomson, 1873) [Ahyong 2006]
- Thaumastochelopsis wardi* Bruce, 1988 [Bruce 1988].
- Thymopides grobovi* (Burukovski & Averin, 1976) [Ahyong 2006]
- Thymops birsteini* (Zarenkov & Semenov, 1972) [Holthuis 1974]
- Thymopsis nilenta* Holthuis, 1974 [Ahyong 2006]
- Tillocheles shannonae* Woods, 1957 [Glaessner 1969; Tshudy & Babcock 1997]
- Uncina posidoniae* Quenstedt, 1851 [Schweigert *et al.* 2003].
- Astacus astacus* (Linnaeus, 1758) [Ahyong 2006]
- Eryma modestiforme* (Schlotheim, 1822) [Glaessner 1969; Tshudy & Babcock 1997; Schweigert & Dietl 2000].
- Neoglyphea inopinata* Forest & de Saint Laurent, 1975 [Ahyong 2006].
- Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) [MZUSP 6732]*
- Parastacus brasiliensis* von Martens, 1869 [MZUSP 6936]*
- Parastacus pilimanus* (von Martens, 1869) [MZUSP 6935]*
- Parastacus saffordi* Faxon, 1898 MZUSP [33441]*
- Parastacus varicosus* Faxon, 1898 MZUSP [6934]*
- Pontastacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823) [MZUSP 4851]*
- Astacoides betsileoensis* Petit, 1923 [MZUSP 16092]*
- Procambarus clarkii* (Girard, 1852) [MZUSP 32315]*

ANEXO D: Respective estados da Lista de caracteres (ANEXO B) encontrados para as espécies listadas no (ANEXO C)

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	
<i>Astacus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	
<i>Acanthacaris</i>	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	?	1	0	0	0	1	1	1	0	2	1	1	0	1	2	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	?	?	
<i>Enoplometopus</i>	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0
<i>Eunephrops</i>	0	1	2	3	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	2	0	0	0	2	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	?	?
<i>Homarinus</i>	0	1	2	3	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	2	0	1	0	0	0	2	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	?	?	
<i>Homarus</i>	0	1	2	3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	2	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	
<i>Metanephrops</i>	0	1	1	2	0	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	2	0	2	0	2	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0
<i>Nephrops</i>	0	1	1	2	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	2	0	2	0	2	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0
<i>Nephropsis</i>	0	1	2	3	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	2	0	0	0	2	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	
<i>Nephropides</i>	0	1	2	3	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	2	0	0	0	2	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	?	?	
<i>Thaumastocheles</i>	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	2	1	0	0	0	1	2	0	0	1	1	2	1	1	?	?	
<i>Thaumatochelopsis</i>	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	2	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	2	1	1	?	?		
<i>Thymopides</i>	0	1	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	2	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	?	?		
<i>Thymops</i>	0	1	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	2	1	1	1	1	2	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	?	?
<i>Thymopsis</i>	0	1	2	3	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	2	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	?	?
<i>Neoglyphea</i>	0	0	2	3	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	2	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	?	0	0	0	0	
<i>Procambarus</i>	0	0	?	?	0	1	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	?	1	0	0	?	1	1	0	2	0	0	1		
<i>Orconectes</i>	0	0	?	?	0	1	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	?	1	0	0	?	1	1	0	2	0	0	1		
<i>Parastacus</i>	0	0	?	?	0	1	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	?	1	0	0	?	1	1	0	2	0	0	0		
<i>Astacoides</i>	0	0	?	?	0	0	0	?	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	?	1	0	1	?	1	0	0	2	0	0	0		
<i>Pontastacus</i>	0	0	?	?	0	1	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	?	1	0	0	?	1	1	0	2	0	0	0		