



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

FERNANDA DIAS DA SILVA

**INTERSEXUALIDADE EM UMA POPULAÇÃO DO CAMARÃO ESCAVADOR
UPOGEBIA OMISSA GOMES CORRÊA, 1968 (DECAPODA: UPOGEBIIDAE) DO
NORDESTE DO BRASIL**

Recife

2019

FERNANDA DIAS DA SILVA

**INTERSEXUALIDADE EM UMA POPULAÇÃO DO CAMARÃO ESCAVADOR
UPOGEBIA OMISSA GOMES CORRÊA, 1968 (DECAPODA: UPOGEBIIDAE) DO
NORDESTE DO BRASIL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de mestre em Biologia Animal.

Área de Concentração: Biologia Animal

Orientador: Prof. Dr. Alexandre Oliveira de Almeida

Recife
2019

Catálogo na fonte:
Bibliotecária Claudina Queiroz, CRB4/1752

Silva, Fernanda Dias da

Intersexualidade em uma população do camarão escavador
Upogebia omissa Gomes Corrêa, 1968 (Decapoda: Upogebiidae) do
Nordeste do Brasil / Fernanda Dias da Silva - 2019.

64 folhas: il., fig., tab.

Orientador: Alexandre Oliveira de Almeida

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco.
Centro de Biociências. Programa de Pós-Graduação em Biologia
Animal. Recife, 2019.

Inclui referências.

1. Camarão 2. Gebiidea 3. Gonóporos supernumerários
I. Almeida, Alexandre Oliveira de (Orientador) II. Título

595.388

CDD (22.ed.)

UFPE/CB-2019-382

FERNANDA DIAS DA SILVA

**INTERSEXUALIDADE EM UMA POPULAÇÃO DO CAMARÃO ESCAVADOR
UPOGEBIA OMISSA GOMES CORRÊA, 1968 (DECAPODA: UPOGEBIIDAE) DO
NORDESTE DO BRASIL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de mestre em Biologia Animal.

Aprovada em: 30/08/2019

COMISSÃO EXAMINADORA

Dra. Paula Braga Gomes (Examinadora interna)
Universidade Federal Rural de Pernambuco

Dr. José Roberto Botelho de Souza (Examinador interno)
Universidade Federal de Pernambuco

Dr. Gabriel Lucas Bochini (Examinador externo)
Universidade Federal de Pernambuco

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus por tudo.

Aos meus pais Maria Célia e Manoel Francisco por terem me dado à vida e não medirem esforços para minha formação.

Ao meu orientador, Professor Dr. Alexandre Oliveira de Almeida, por toda a paciência e dedicação. Muito obrigada por contribuir para o meu crescimento pessoal e profissional. É um verdadeiro orientador.

Ao Mário Vitor que foi praticamente um co-orientador desse trabalho, me ensinando a dissecar os camarões e por tirar dúvidas sobre os achados das dissecações.

À Maria Alice Garcia e ao Professor Dr. Fernando José Zara pela colaboração na microscopia eletrônica de varredura dos gonóporos e histologia das gônadas.

À Patrícia Souza que me ajudou no início do mestrado com a identificação das espécies de *Upogebia*, grupo que até então eu não tinha familiaridade.

Ao Guidomar Soledade por todas as preciosas dicas sobre edição de imagens, utilização de softwares, equipamentos e outros. Isso me permitiu descobrir habilidades que eu não sabia que existiam.

À Andressa Cunha por todas as orientações durante os ensaios das apresentações dos seminários, detalhes que fizeram toda a diferença.

À Ana Carla Souza que vem desde a minha graduação orientando sobre as perspectivas profissionais, além de ter me ensinado a base da bioestatística.

À Renata Lima e Pedro Paixão por todo carinho e força nos momentos de dificuldade, às vezes a gente só precisa de uma palavra de incentivo.

Ao Rodrigo Guéron por tirar muitas dúvidas sobre disciplinas, artigos e etc.

Ao Gabriel Bochini, o famoso Woody, pelas dicas durante os ensaios e compartilhar seu conhecimento sobre as coletas de barco, uma das melhores experiências da vida!

Por último, quero agradecer à CAPES pela bolsa concedida para a execução desse projeto.

Gratidão!

RESUMO

Upogebia omissa é um camarão escavador que constrói galerias no sedimento marinho e estuarino ao longo do Atlântico Ocidental desde a Flórida até o Brasil. Na infraordem Gebiidea, as aberturas genitais (gonóporos) são localizadas nos coxopoditos do terceiro e quinto par de pereiópodos (P3 e P5) de fêmeas e machos, respectivamente. No entanto, alguns registros apontam a ocorrência de indivíduos intersexuados em *U. omissa*, ou seja, com gonóporos dos dois sexos simultaneamente. O objetivo desse estudo foi identificar o sistema sexual de *U. omissa*. Foram realizadas amostragens mensais de Agosto de 2017 a Julho de 2018 manualmente sob-rochas no substrato lamoso do entremarés da Praia do Paraíso, Cabo de Santo Agostinho, Pernambuco, Brasil. No laboratório os camarões foram anestesiados com gelo e fixados em formalina a 4%. Foi observada a presença dos gonóporos nos coxopoditos do terceiro e quinto par de pereiópodos de todos os indivíduos. A ausência/presença e morfologia do primeiro par de pleópodos foram investigadas. Foi realizada a dissecação de 100 camarões sob um microscópio estereoscópico, onde foi verificada a presença de tecido ovariano e/ou testicular e dutos genitais femininos (ovidutos) e/ou masculinos (vasos deferentes). Foi realizada a microscopia eletrônica de varredura dos gonóporos de todos os indivíduos. A análise histológica de camarões de cada forma sexual de *U. omissa* foi realizada. Foram observados que 45 camarões tinham gonóporos femininos e masculinos simultaneamente, todos funcionais. Esses indivíduos apresentaram variação no número de gonóporos no P3 e P5, sendo classificados em três tipos. O morfotipo A possuía o par de gonóporos do P3 e P5, o morfotipo B tinha apenas um gonóporo funcional no coxopodito do P3 e o par de gonóporos do P5 eram funcionais, já o morfotipo C tinham o par de gonóporos do P3 funcional e exibiam apenas um

gonópore funcional no P5. A ausência/presença do primeiro par de pleópodos (PL1) e análise das gônadas e ductos genitais foram utilizadas a fim de classificar o sexo dos indivíduos intersexuados. Os machos intersexuados (n=40), não possuíam o PL1 e tinham testículos e vasos deferentes. As fêmeas intersexuadas (n=5) possuíam o PL1 e tinham ovários e ovidutos, no entanto, três apresentaram também um vaso deferente. Os quelípodos de *U. omissa* não apresentam dimorfismo sexual, no entanto as fêmeas possuem maiores tamanhos corporais e abdominais que os machos, ou seja, as fêmeas apresentaram caracteres sexuais secundários associados a incubação dos ovos. *Upogebia omissa* apresenta indivíduos com intersexualidade interna e externa, porém até o momento não foram encontradas evidências que relacionem esse fenômeno a existência de alguma forma de hermafroditismo na espécie.

Palavras-chave: Gebiidea. Gonóporos supernumerários.

ABSTRACT

Upogebia omissa is a burrowing shrimp that builds galleries in the marine and estuarine sediment along the western Atlantic from Florida to Brazil. In the Gebiidea infraorder, the genital openings (gonopores) are located in the coxopodites of the third and fifth perieopods (P3 and P5) of females and males, respectively. However, some records indicate the occurrence of intersexed individuals in *U. omissa*, that is, with gonopores of both sexes simultaneously. The aim of this study was to identify *U. omissa*'s sexual system. Monthly samplings were performed from August 2017 to July 2018 manually under-rocks on the muddy substrate of Paraíso Beach, Cabo de Santo Agostinho, Pernambuco, Brazil. In the laboratory the shrimp were anesthetized with ice and fixed in 4% formalin. The presence of gonopores was observed in the coxopodites of the third and fifth pair of pereopods of all individuals. The absence/presence and morphology of the first pair of pleopods were investigated. One hundred shrimps were dissected under a stereomicroscope, where the presence of ovarian and/or testicular tissue and female (oviducts) and/or male (vas deferens) genital ducts were verified. Scanning electron microscopy of the gonopores of all individuals was performed. Histological analysis of shrimps of each sexual form of *U. omissa* was performed. It was observed that 45 shrimps had female and male gonopores simultaneously, all functional. These individuals presented variation in the number of gonopores in P3 and P5, being classified in three types. Morphotype A had the P3 and P5 gonopore pair, Morphotype B had only one functional gonopore in the P3 coxopodite, and P5 gonopore pair were functional, whereas Morphotype C had the functional P3 gonopore pair and exhibited only a functional gonopore in P5. The absence/presence of the first pair of pleopods (PL1) and analysis of the gonads and genital ducts were used to classify the sex of intersexed individuals. Intersexed

males (n = 40) did not have PL1 and had deferent testes and vessels. Intersexed females (n = 5) had PL1 and had ovaries and oviducts; however, three also had a vas deferens. *Upogebia omissa* chelipods do not show sexual dimorphism, however females have larger body and abdominal sizes than males, ie, females had secondary sexual characteristics associated with egg incubation. *Upogebia omissa* presents individuals with internal and external intersexuality, but so far no evidence has been found to relate this phenomenon to the existence of some form of hermaphroditism in the species.

Key-words: Gebiidea. Supernumerary gonopores.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 — (A) Vista lateral de fêmea ovígera de *Upogebia omissa* Gomes Corrêa, 1968 e (B) *U. omissa* sob rochas na Praia do Paraíso, Cabo de Santo Agostinho, Pernambuco, Brasil..... 23
- Figura 2 — A: Vista do local de amostragem, Praia do Paraíso, Cabo de Santo Agostinho, Pernambuco, Brasil; B e C: Galerias de *U. omissa* sob rochas na Praia do Paraíso, Cabo de Santo Agostinho, Pernambuco, Brasil..... 30
- Figura 3 — *Upogebia omissa* Gomes Corrêa, 1968. Indivíduo intersexuado com gonóporos femininos (setas acima) no coxopodito do terceiro par de pereiópodos e um gonóporo masculino (seta abaixo) no coxopodito do quinto par de pereiópodos vista ventral. Cx: coxopodito; P: pereiópodo..... 31
- Figura 4 — Distribuição de tamanho por intervalo de classe das formas sexuais de *Upogebia omissa* Gomes Corrêa, 1968..... 36
- Figura 5 — *Upogebia omissa* Gomes Corrêa, 1968. Ilustrações da região do esternito e coxopoditos do terceiro, quarto e quinto par de pereiópodos. A (Juvenis), B (Machos), C (Fêmeas), D (Intersexuados morfotipo A), E (Intersexuados morfotipo C) e F (Intersexuados morfotipo B). Cx: coxopodito; GMF: gonóporo masculino funcional; GFF: gonóporo feminino funcional..... 38
- Figura 6 — *Upogebia omissa* Gomes Corrêa, 1968. Esternitos pleonais 1 e 2 em vista ventral e classificação quanto ao comprimento e presença de cerdas ovígeras do primeiro par de pleópodos (PL1) das fêmeas intersexuadas e não-intersexuadas. A (PL1 curto sem cerdas ovígeras); B (PL1 longo sem cerdas ovígeras) e C (PL1 longo com cerdas ovígeras). SP1: segmento pleonal 1; SP2: segmento pleonal 2..... 38

- Figura 7 — *Upogebia omissa* Gomes Corrêa, 1968. Microscopia eletrônica de varredura da região do esternito e coxopoditos do terceiro, quarto e quinto par de pereiópodos. A (Juvenis), B (Machos), C (Fêmeas), D (no detalhe, gonóporo masculino), E (par de gonóporos masculinos) e F (par de gonóporos femininos). GMF: gonóporo masculino funcional; GFF: gonóporo feminino funcional; Cx: coxopodito; CE: cerdas..... 39
- Figura 8 — *Upogebia omissa* Gomes Corrêa, 1968. Microscopia eletrônica de varredura da região do esternito e coxopoditos do terceiro, quarto e quinto par de pereiópodos. A (Intersexuado morfotipo a), B (gonóporos do P3 do intersexuado A), C (gonóporos do P5 do intersexuado A), D (gonóporos do P3 do intersexuado C), E (gonóporos do P5 do intersexuado C), F (gonóporos do P3 do intersexuado B) e G (gonóporos do P5 do intersexuado B). GMF: gonóporo masculino funcional; GFF: gonóporo feminino funcional; Cx: coxopodito; CE: cerdas; DE: dentículo..... 40
- Figura 9 — Sistema reprodutor masculino (A) e feminino (B) de *Upogebia omissa* Gomes Corrêa, 1968. TE (testículos); VD (vaso deferente); OV (ovários) e OD (ovidutos)..... 42
- Figura 10 — Corte transversal do ovário de *Upogebia omissa* Gomes Corrêa, 1968. A: (TC: tecido conectivo); B: (OO2^a: oócito em vitelogênese secundária; C: (CF: células foliculares) e D: (OO1^a: ooócito em vitelogênese primária)..... 43
- Figura 11 — Corte longitudinal e transversal de testículos de *Upogebia omissa* Gomes Corrêa, 1968. A: (TS: túbulo seminífero) e B: (SPG: espermatogônia e SPZ: Espermatozoides)..... 43

Figura 12 — *Upogebia omissa* Gomes Corrêa, 1968. Microscopia eletrônica de varredura dos gonóporos. A (coxopodito do terceiro par de pereiópodo de machos menores), B (coxopodito do terceiro par de pereiópodo de machos maiores), C (gonóporo masculino de macho menor), D (gonóporo masculino de macho maior), E (gonóporos masculino de macho intersexuadomorfotipo a), F (gonóporos femininos de fêmea intersexuada morfotipo a), G (gonóporos femininos de macho intersexuado morfotipo c) e H (gonóporos femininos de fêmea não intersexuada). GMF: gonóporo masculino funcional; GFF: gonóporo feminino funcional; Cx': coxopodito; ME: membrana; CE: cerdas; EL: elevação; DE: denticulo..... 47

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1 — Observações de intersexualidade associada aos gonóporos, primeiro par de pleópodos e gônadas em Upogebiidae. -: ausente; +: presente; NO: não observado; NI: não informado..... 22
- Tabela 2 — Caracteres sexuais secundários e comprimento de carapaça (CC) (mm) das formas sexuais de *Upogebia omissa*. -: ausente; +: presente; PL1: primeiro par de pleópodos; Min.: mínimo; Max.: Máximo; \bar{x} : média e DP: desvio padrão..... 36
- Tabela 3 — Variáveis biométricas de fêmeas (intersexuadas e não intersexuadas) e machos (intersexuados e não intersexuados) de *Upogebia omissa*..... 45

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	14
1.1	Caracteres sexuais secundários.....	14
1.2	Intersexualidade em Decapoda.....	15
1.3	Hermafroditismo em Decapoda.....	16
1.4	Camarões escavadores.....	19
1.5	Biologia reprodutiva dos camarões escavadores.....	20
1.6	Intersexualidade em Upogebiidae borradaile, 1903.....	21
1.7	OBJETIVOS	24
1.7.1	<i>Objetivo geral</i>	24
1.7.2	<i>Objetivos específicos</i>	24
2	INTERSEXUALIDADE EM UMA POPULAÇÃO DO CAMARÃO ESCAVADOR <i>UPOGEBIA OMISSA</i> GOMES CORRÊA, 1968 (DECAPODA: UPOGEBIIDAE) DO NORDESTE DO BRASIL.....	25
3	CONCLUSÃO GERAL.....	56
	REFERÊNCIAS.....	57

1 INTRODUÇÃO

1.1 Caracteres sexuais secundários

Decapoda é a maior ordem de Crustacea, compreendendo mais de 18 mil espécies, distribuídas principalmente nas regiões tropicais e subtropicais do planeta. São crustáceos caracterizados por apresentar três pares de apêndices torácicos modificados em maxilípedes, e cinco pares de apêndices locomotores, os pereiópodos. A subordem Pleocyemata, com mais de 14.000 espécies, divididas em 11 infraordens, inclui a maioria das espécies da ordem Decapoda, aproximadamente (De Grave et al., 2009; Brusca et al., 2018).

Os crustáceos decápodos são tipicamente gonocóricos, com dimorfismo sexual mais ou menos pronunciado (Ferreira, 2015). Entre os vários caracteres sexuais externos, os gonóporos (aberturas genitais) auxiliam a identificação do sexo dos indivíduos. Os gonóporos são estruturas por onde os gametas das fêmeas (oócitos) e machos (espermatozoides) são liberados para o meio externo (Bauer, 2004). Na maioria dos decápodos, os gonóporos femininos situam-se no coxopodito do terceiro par de pereiópodos, enquanto os masculinos no coxopodito do quinto par de pereiópodos (Ferreira, 2015).

Os pleópodos são apêndices pleonais utilizados primordialmente na natação dos crustáceos. No entanto, em alguns grupos essas estruturas sofreram adaptações morfológicas para a reprodução. Na infraordem Caridea, os machos possuem o segundo par de pleópodos com o *appendix masculina*, usado na transferência do espermatóforo para o corpo da fêmea durante o acasalamento (Bauer, 2004). Na infraordem Brachyura, os machos possuem dois pares de pleópodos que são usados como órgãos copulatórios (Garth & Abbott, 1980). Na subordem Dendrobranchiata, os machos da família Penaeidae possuem os endopoditos do primeiro par de pleópodes modificados como estruturas interligadas para transferência de espermatozoides, o petasma (Bailey-Brock & Moss, 1992).

As fêmeas de decápodos da subordem Pleocyemata incubam ovos no pleon, seus pleópodos sofrem modificações morfológicas como o desenvolvimento de cerdas ovígeras que tem a função de aderir aos ovos (Bauer, 2004). As estruturas abdominais dessas fêmeas como pleuras e esternitos geralmente são mais largos, o que aumenta a área de incubação dos ovos no pleon (Hartnoll, 1978; Costa-Souza

et al., 2019).

Em alguns grupos de Decapoda, como por exemplo, na família de camarões escavadores Upogebiidae, o primeiro par de pleópodos é ausente nos machos e presente nas fêmeas, tornando-se um importante caráter de dimorfismo sexual nesse grupo.

Os quelípodos dos decápodos podem auxiliar na alimentação e escavação de galerias. No entanto, é mais um apêndice que mostra a versatilidade de especializações, inclusive no dimorfismo sexual visto que na maioria dos grupos, os quelípodos estão geralmente associados ao uso pelos machos em comportamento de combate, exibição e cômte. Os machos geralmente possuem quelípodos maiores que os das fêmeas (Hartnoll, 1974; Shimoda et al., 2005).

1.2 Intersexualidade em Decapoda

A intersexualidade é a presença anormal de características de macho e fêmea ocorrendo simultaneamente em um único indivíduo, seja externamente nos caracteres sexuais secundários e/ou internamente nos caracteres sexuais primários (Ford, 2012). Essa condição pode ocorrer nos caracteres externos como gonóporos e pleópodos, por exemplo, e/ou caracteres internos como as gônadas (ovário e testículo) e ductos genitais (ovidutos e vasos deferentes). A intersexualidade pode ser manifestada através da existência de gonóporos masculinos e femininos simultaneamente, ou seja, presença de gonóporos supernumerários, presença de ovidutos e vasos deferentes no mesmo indivíduo ou até mesmo uma gônada com porção ovariana e testicular, o ootestículo (Rudolph et al., 2001; Almeida, 2009; Souza et al., 2018).

Até 2004, a função da intersexualidade em crustáceos gonocóricos permanecia desconhecida (Turra, 2004). No entanto, várias hipóteses têm sido propostas para explicar sua ocorrência, tais como: parasitismo (Nielsen, 1970; Ginsburger-Vogel, 1991), anormalidades genéticas (Ferreira e Guzmán, 2013), contaminação química (Olmstead & LeBlanc, 2007; Mazurová et al., 2010; Ford, 2012), variação na atividade da glândula androgênica (Zou & Fingerman, 2000), infecção viral (Juchault et al., 1991), infecção bacteriana (Bouchon et al., 1998) e organização social (Tóth & Bauer, 2008).

Essa anomalia tem sido registrada, geralmente em baixa densidade, em

populações de vários grupos de Decapoda como camarões carídeos (Baeza, 2008; Oliveira et al., 2015), lagostins de água doce (Almeida & Buckup, 1997; Almeida & Buckup, 2000; Rudolph et al., 2001; Vazquez & López Greco, 2007); gebiídeos (Ngoc-Ho, 2001; Nanri et al., 2011; Pinn et al., 2001); axiídeos (Dworschak, 2003; Hernáez, 2014; Hernáez et al., 2018; Souza et al., 2018), ermitões (Turra, 2004; Fantucci et al., 2007), caranguejos de água doce (Takahashi et al., 2000; Ayaki et al., 2005) e caranguejos porcelanídeos (Ferreira & Guzmán, 2013; Ferreira, 2015; Ferreira, 2018).

A intersexualidade tem sido frequentemente relatada em espécies de crustáceos considerados gonocóricos. No entanto, a intersexualidade é um traço normal em espécies hermafroditas (Rudolph, 1995; Sagi et al., 1996; Oliveira, 2018).

1.3 Hermafroditismo em Decapoda

O hermafroditismo é a produção de oócitos e espermatozoides por um mesmo indivíduo que pode ocorrer simultaneamente ou de modo sequencial, em diferentes estágios da vida do animal (Ghiselin, 1969; Henshaw, 2017). No hermafroditismo simultâneo o indivíduo apresenta gônadas de ambos os sexos simultaneamente, enquanto no hermafroditismo sequencial há presença de gônadas de ambos os sexos em diferentes fases de sua vida. Essa modalidade é dividida em protoginia e protandria (Bauer, 1986). Na primeira condição, o animal no início da sua vida se reproduz como fêmea e em certo momento passa a se reproduzir como macho. Já na protandria, a mudança de sexo se dá de macho para fêmea (Ghiselin, 1969). O hermafroditismo protândrico pode ser classificado em sequencial, com sobreposição e simultâneo (Henshaw, 2017).

No hermafroditismo protândrico sequencial, o indivíduo amadurece inicialmente como um macho, com fenótipo externo e função reprodutiva masculina. No entanto, as gônadas são ootestículos com porções masculinas funcionais e femininas rudimentares. Com o aumento da idade e do tamanho, o fenótipo externo muda para o feminino, a gônada se torna completamente ovariana e o indivíduo se reproduz como fêmea (Bauer, 2006). No hermafroditismo protândrico com sobreposição, o indivíduo se reproduz inicialmente como um macho e depois como fêmea, com um período intermediário de reprodução como ambos os sexos. Já no hermafroditismo protândrico simultâneo o indivíduo se reproduz inicialmente como

um macho e depois como ambos os sexos (Henshaw, 2017).

Na protandria, a frequência de indivíduos hermafroditas na população pode variar, ou seja, a protandria pode ser completa ou parcial. A protandria completa ocorre quando todos os machos da população mudam de sexo. Já na protandria parcial apenas alguns machos mudam de sexo. Nesses casos, a população pode apresentar machos primários, ou seja, que nunca trocam de sexo, fêmeas primárias que também permanecem no mesmo sexo ou ainda machos e fêmeas primárias (Correa & Thiel, 2003).

O hermafroditismo surgiu em vários momentos de forma independente ao longo da evolução de Crustacea e apesar de ser uma estratégia reprodutiva rara nesse grupo, tem sido registrado em vários grupos (Brook et al., 1994). O hermafroditismo simultâneo foi observado nas classes Remipedia, Cephalocarida, Cirripedia, Branchiopoda e Malacostraca. A modalidade mais comum de hermafroditismo sequencial em Crustacea é a protandria, sendo registrada em Cirripedia, Copepoda e Malacostraca. A protoginia foi observada apenas em Malacostraca, nas ordens Tanaidacea e Isopoda (Charniaux-Cotton & Payen, 1985; Brook et al., 1994; Bauer & Holt, 1998).

Em Decapoda, o hermafroditismo protândrico possui maior representatividade nas espécies da infraordem Caridea, ocorrendo nos gêneros *Pandalus* Leach, 1814, *Lysmata* Risso, 1816, *Thor* Kingsley, 1878, *Arete* Stimpson, 1860 e *Salmoneus* Holthuis, 1955 (Bauer, 1986; Baeza, 2008; Oliveira, 2018). Essa modalidade de hermafroditismo também foi registrada nas espécies de lagostins de água doce *Parastacus brasiliensis* von Martens, 1869, *P. nicoleti* Philippi, 1882 e *Virilastacus rucapihuelensis* Rudolph and Crandall, 2005 (Rudolph 1995; Almeida e Buckup, 2000; Rudolph et al., 2007).

Os camarões carídeos reúnem o maior número de estudos relacionados ao sistema sexual (Bauer, 2000). Por consequência um grande número de casos de intersexualidade é encontrado neste grupo. Na maioria dos casos esse fenômeno está relacionado à mudança de sexo (hermafroditismo protândrico sequencial) ou ao hermafroditismo protândrico simultâneo. Entretanto, há registros de intersexualidade em espécies gonocóricas (Correa & Thiel, 2003; Bauer, 2006; Tóth & Bauer, 2008; Oliveira, 2018).

A presença de indivíduos intersexuados em populações naturais de decápodos pode evidenciar reversão sexual (hermafroditismo funcional), porém

pode estar associada com o hermafroditismo não funcional (Rudolph, 1995; Sagi et al., 1996; Turra, 2004).

O hermafroditismo não funcional é caracterizado pela oogênese nos testículos de machos ou espermatogênese em gônadas de fêmeas (Charniaux-Cotton, 1975; Sant'Anna et al., 2010). Essa condição atende ao princípio do hermafroditismo que é a produção de oócitos e espermatozoides por um mesmo indivíduo (Ghiselin, 1969), porém é considerado não funcional porque os gametas produzidos geralmente não podem ser liberados. Desta forma, o hermafroditismo não funcional deve ser considerado como uma intersexualidade interna que ocorre em espécies gonocóricas.

A oogênese nos testículos pode ser causada porque gônias escapam da ação do hormônio androgênico e a oogênese ocorre espontaneamente (Charniaux-Cotton, 1975). A espermatogênese em gônadas de fêmeas até o momento nunca foi observada nos crustáceos (Sant'Anna et al., 2010; Subramoniam, 2017).

Em Malacostraca, a ocorrência do hermafroditismo não funcional em machos de espécies gonocóricas tem sido registrada na Ordem Amphipoda e em Decapoda nas Infraordens Caridea, Axiidea e Gebiidea (Charniaux-Cotton, 1975; Sant'Anna et al., 2010; Subramoniam, 2017). Por exemplo, o anfípodo *Orchestia mediterranea* Costa, 1853 exibiu uma região anterior ovariana nos testículos antes do início da espermatogênese nos machos. Após realizar vários experimentos usando a ablação da glândula androgênica, Charniaux-Cotton (1959) propôs a hipótese de diferenciação ovariana espontânea ou autodiferenciação ovariana do rudimento gonadal na ausência da glândula androgênica, que produz o hormônio androgênico responsável pela diferenciação masculina (Charniaux-Cotton, 1959; Subramoniam, 2017).

No camarão carídeo *Pandalus gracilis* Stimpson, 1860 a oogênese foi observada em gônadas muito jovens antes do início da espermatogênese e surgimento dos caracteres sexuais externos de machos (Aoto, 1952; Subramoniam, 2017). Em ambos os casos a oogênese nos testículos ocorreu até a vitelogênese primária.

O axiídeo *Callichirus major* Say, 1818 e o gebiídeo *Upogebia major* De Haan, 1841 exibiram a gônada dos machos dividida em uma região anterior testicular e uma região posterior ovariana, ou seja, um ootestículo (Kang et al., 2008; Souza et al., 2017; Souza et al., 2018). As análises histológicas mostraram a existência de

oócitos maduros na gônada masculina, ou seja, diferentemente dos outros casos de oogênese nos testículos de machos, a ovogênese de *C. major* e *U. major* apresentava vitelogênese secundária. A ausência de gonóporos femininos e ovidutos impossibilitam a liberação desses oócitos, corroborando a hipótese de hermafroditismo não funcional.

1.4 Camarões escavadores

Os camarões escavadores, antigamente alocados na infraordem Thalassinidea Latreille, 1831, dentro da subordem Pleocyemata, atualmente pertencem às infraordens Gebiidea de Saint Laurent, 1979 e Axiidea de Saint Laurent, 1979 (Dworschak et al., 2012).

A infraordem Gebiidea é representada popularmente pelos “camarões-de-lama”, caracterizados por possuir o primeiro pereiópodo quelado ou subquelado e o segundo pereiópodo subquelado ou simples. A infraordem Axiidea é constituída pelos “camarões-fantasma”, caracterizados por ter o primeiro e o segundo pereiópodos quelados (Dworschak et al., 2012).

Gebiidea é constituída por cinco famílias: Upogebiidae, Laomediidae, Kuwaitupogebiidae, Thalassinidae e Axianassidae (Dworschak et al., 2012; Hernáez et al., 2018), enquanto Axiidea Saint Laurent, 1979 é formada por seis famílias: Callianassidae, Strahlaxiidae, Gourretiidae, Micheleidae, Callianideidae e Axiidae (Dworschak et al., 2012; Hernáez et al., 2018).

Gebiídeos e axiídeos habitam o sedimento de recifes de corais, areia e lama de 0 a 2000 m de profundidade e são encontrados em todas as regiões do planeta, com exceção das regiões polares (Dworschak et al., 2012). A maioria das espécies de camarões escavadores com exceção de um breve estágio larval pelágico, vive dentro das galerias durante toda a sua vida (Griffis & Suchanek, 1991; Coelho et al., 2000). Eles dependem das galerias para abrigo, proteção contra predadores, alimentação e reprodução (Coelho et al., 2000). São camarões caracterizados por possuir ampla diversidade morfológica associada à adaptação ao estilo de vida fossorial (Robles et al., 2009).

Esses crustáceos são considerados engenheiros ecossistêmicos e possuem um papel ecológico importante na estrutura de comunidades bentônicas (Felder, 2001; Dworschak et al., 2012). A bioturbação (movimento de partículas) causada pela escavação e atividade de irrigação das tocas dos gebiídeos, favorece a

colonização de vários organismos como bactérias, microalgas e representantes da meiofauna e macrofauna, a troca de nutrientes entre as águas intersticiais e a coluna d'água, a suspensão da matéria orgânica e a ciclagem de nutrientes (Felder, 2001; Bertics et al., 2010; Pillay & Branch, 2011; Dworschak et al., 2012).

1.5 Biologia reprodutiva dos camarões escavadores

Informações sobre a morfologia reprodutiva interna e externa de Gebiidea e Axiidea são poucas e trazem dados sobre a morfologia dos gonóporos, sistema reprodutor, morfologia dos espermatozoides e a fecundidade de algumas famílias (Dworschak et al., 2012).

Segundo LeBlanc (2002), os gonóporos são esféricos ou ovais na região ventral do coxopodito do terceiro e quinto pares de pereiópodos em fêmeas e machos, respectivamente (Dworschak et al., 2012). No entanto, casos de variação no padrão dos gonóporos, ou seja, indivíduos com gonóporos femininos e masculinos simultaneamente foram observados em Callianassidae (Axiidea) e Upogebiidae (Gebiidea). Os autores atribuem essa condição ao hermafroditismo e intersexualidade, e o desenvolvimento do sistema reprodutor interno nesses casos geralmente não é conhecido (Dworschak et al., 2012).

A morfologia do sistema reprodutor de machos e fêmeas de calianassídeos e axianassídeos foi observada por LeBlanc (2002). Os machos possuem um par de testículos geralmente localizados no primeiro ou segundo somito pleonal, unidos aos gonóporos por um par de vasos deferentes. As fêmeas têm ovários se estendendo do primeiro até o terceiro somito pleonal e ovidutos que ligam o ovário aos gonóporos. A presença de gônada mista ou ovotestículo foi descrita no axiídeo *Callichirus major* e no gebiídeo *Upogebia major*, onde os testículos dos machos tinham uma região posterior ovariana (Kang et al., 2008; Souza et al., 2017; Souza et al., 2018).

A microestrutura e ultraestrutura de espermatóforos e espermatozoides de machos é o aspecto da biologia reprodutiva dos camarões escavadores conhecido de uma forma mais ampla (Dworschak et al., 2012). Até o momento, apenas a morfologia de espermatóforos dos calianassídeos que pode ser oval ou triangular foi descrita (Tudge, 1995; Le Blanc, 2002). A morfologia dos espermatozoides foi descrita através de microscopia óptica, de varredura e transmissão dentro da infraordem Gebiidea nas famílias Axianassidae, Thalassinidae e Upogebiidae. E

dentro da infraordem Axiidea nas famílias Callianassidae, Calocarididae e Strahlaxiidae. Os espermatozoides de gebídeos e axídeos apresentam morfologia variável e podem ser esféricos, subcilíndricos, circulares ou ornamentados com microtúbulos (Jamieson & Tudge, 2000; Le Blanc, 2002).

Informações sobre a biologia reprodutiva das fêmeas de Gebiidea e Axiidea são ainda mais escassas, existindo apenas dados sobre fecundidade de algumas espécies de callianassídeos e upogebídeos (Dworschak et al., 2012.; Hernáez et al., 2008; Santos et al., 2018).

De forma geral, os camarões escavadores são considerados gonocóricos. No entanto, estudos morfológicos de algumas populações tem sugerido a existência de hermafroditismo (Hernáez, 2018).

1.6 Intersexualidade em Upogebiidae

Em Gebiidea, indivíduos intersexuados, ou seja, com gonóporos supernumerários foram observados até o momento exclusivamente em Upogebiidae. Atualmente existem várias espécies em diferentes regiões do mundo que apresentam essa intrigante condição. A intersexualidade também foi observada no primeiro par de pleópodos em algumas populações (Smith, 1871; Sakai, 1984; Williams, 1986, Hgoc-Ho & Chan, 1992, Lin et al., 2001; Pinn et al., 2001; Sakai et al., 2004; Asson et al., 2017) (Tabela 1).

Upogebia Leach, 1814 reúne camarões que escavam tocas em formato de U e Y em ambientes marinhos e estuarinos. *Upogebia omissa* Gomes Corrêa, 1968 merece destaque, pois é a única espécie com relato de intersexualidade que ocorre na costa do Brasil (Figura 1). *Upogebia omissa* é um camarão solitário de comportamento agressivo que escava galerias em formato de U e Y em ambientes marinhos e estuarinos do entremarés até 9 m de profundidade (Coelho & Rattacaso, 1988; Williams, 1993; Melo, 1999; Coelho et al., 2000). É uma espécie Atlântica Ocidental e se distribui amplamente desde a Flórida nos Estados Unidos até Santa Catarina no Brasil (Melo, 1999; Coelho et al., 2000).

Tabela 1. Observações de intersexualidade associada aos gonóporos, primeiro par de pleópodos e gônadas em Upogebiidae. -: ausente; +: presente; NO: não observado; NI: não informado.

Espécies	n	Forma sexual	Localidade	Gonóporos Femininos	Gonóporos masculinos	PL1	Ootestículo	Referência
<i>Upogebia thistlei</i>	NI	Machos	Golfo da Califórnia (México) até Equador	+	+	-	NO	Williams, 1986
<i>U. stellata</i>	1	NI	White Bay, Escócia	+	+	+	NO	Pinn et al., 2001
<i>U. snelliusi</i>	13	Machos	Iriomote Island, Ryukyus, Japão	+	+	-	NO	Sakai et al., 2004
<i>U. spinigera</i>	1	fêmea	Panamá	+	+	+	NO	Sakai, 2006
	2	machos		+	+	-	NO	
<i>U. pugettensis</i>	1	NI	Yaquina Bay Oregon, EUA	+	+	+	NO	Asson et al., 2017
	1	macho		+	+	-	NO	
	2	machos		-	+	+	NO	
<i>U. omissa</i>	NI	Machos	Flórida até o Brasil	+	+	-	NO	Williams, 1993
<i>U. omissa</i>	4	NI	Bahia, Brasil	+	+	-	NO	Almeida, 2009
<i>U. deltaura</i>	1	NI	Arquipelago of Lysekil, Suécia	-	+	+	NO	Tunberg, 1986
<i>U. bowerbankii</i>	1	NI	Kei Island, Indonésia	-	+	+	NO	Sakai et al., 2004
<i>U. darwinii</i>	1	NI	Kei Island, Indonésia	-	+	+	NO	Sakai et al., 2004
<i>U. major</i>	NI	machos	Kasaoka Bay, Okayama, Japão	-	+	-	P	Kang et al., 2008
<i>Austinogebia edulis</i>	42	machos	Taiwan e Vietnam	+	+	-	NO	Ngoc-Ho & Chan, 1992
<i>Austinogebia spinifrons</i>	1	NI	Naruto, Japão	+	+	-	NO	Sakai, 1984
<i>Austinogebia edulis</i>	1	macho	Taiwan	-	+	+	P	Lin, 1994
<i>Paragebicula edentata</i>	1	fêmea	Taiwan	+	+	+	NO	Lin et al., 2001

Figura 1. (A) Vista lateral de fêmea ovígera de *Upogebia omissa* Gomes Corrêa, 1968 e **(B)** *U. omissa* sob rochas na Praia do Paraíso, Cabo de Santo Agostinho, Pernambuco, Brasil.



Fonte: A: Vera Caripe J.A., 2015 e B: Dias, 2019.

O dimorfismo sexual quanto à carapaça foi verificado na espécie. A diferença no tamanho corporal entre machos e fêmeas de *U. omissa* é bem evidente, as fêmeas são significativamente maiores que os machos (Santos et al., 2018).

Em um estudo de revisão taxonômica sobre Upogebiidae no Atlântico Ocidental, Williams (1993) relatou que machos de *U. omissa* exibiram gonóporos femininos e masculinos nos coxopoditos do terceiro e quinto pares de pereiópodos, respectivamente. O autor chamou esse fenômeno de “falso hermafroditismo”. A presença de gonóporos femininos e masculinos simultaneamente foi observada por Almeida (2009) em quatro indivíduos de *U. omissa* coletados na costa sul da Bahia. Em um recente estudo populacional sobre *U. omissa* em Sergipe (Santos et al., 2018), a ocorrência de intersexualidade não foi observada. Até o momento não é conhecido se a intersexualidade observada em *U. omissa* está associada a algum tipo de hermafroditismo.

1.7 OBJETIVOS

1.7.1 Objetivo geral

Identificar o sistema sexual de *Upogebia omissa*.

1.7.2 Objetivos específicos

- a) Analisar a morfologia dos caracteres sexuais internos (gônadas e dutos genitais);
- b) Estudar a morfologia dos caracteres sexuais externos como gonóporos e o primeiro par de pleópodos;
- c) Identificar a existência de dimorfismo sexual em algumas estruturas corpóreas;
- d) Verificar os caracteres sexuais secundários úteis para o reconhecimento das formas sexuais;
- e) Analisar a funcionalidade os gonóporos masculinos e femininos de indivíduos intersexuados.

2 INTERSEXUALIDADE EM UMA POPULAÇÃO DO CAMARÃO ESCAVADOR *UPOGEBIA OMISSA* GOMES CORRÊA, 1968 (DECAPODA: UPOGEBIIDAE) DO NORDESTE DO BRASIL

RESUMO

O sistema sexual do camarão escavador *Upogebia omissa* (Gomes Corrêa, 1968) foi investigado pela análise de caracteres sexuais primários e secundários. Foram realizadas amostragens mensais de Agosto de 2017 a Julho de 2018 manualmente sob-rochas no substrato lamoso do entremarés da Praia do Paraíso, Cabo de Santo Agostinho, Pernambuco, Brasil. Foram analisados 232 indivíduos e destes 45 apresentaram gonóporos femininos e masculinos simultaneamente com variação no número de gonóporos existentes nos coxopoditos do P3 e P5. Os gonóporos supernumerários desses camarões foram classificados como funcionais. A sexagem dos intersexuados foi realizada com base na presença do primeiro par de pleópodos e confirmada com a análise das gônadas e ductos genitais. Machos intersexuados não possuíam esse apêndice, mas tinham testículos e vasos deferentes. As fêmeas intersexuadas possuíam o primeiro par de pleópodos e tinham ovários e ovidutos. No entanto, três fêmeas intersexuadas, apesar de exibirem ovários e ovidutos, apresentaram também um vaso deferente desembocando no coxopodito do P5. Apesar da observação de indivíduos intersexuados de *U. omissa*, não foram encontradas evidências anatômicas ou histológicas que relacionem esse fenômeno à existência de alguma forma de hermafroditismo na espécie. A intersexualidade de *U. omissa* parece estar relacionada a problemas na atividade da glândula androgênica. Assim, os dados obtidos sugerem que *U. omissa* é uma espécie gonocórica que apresenta machos e fêmeas intersexuados na população.

Palavras-chave: Crustacea. Gebiidea. Gonóporos supernumerários.

INTRODUÇÃO

Os caracteres sexuais primários dos crustáceos são os órgãos de reprodução (ovários e testículos) e ductos genitais (ovidutos e vasos deferentes), enquanto os secundários referem-se às características externas que, embora indiretamente ligadas aos órgãos reprodutivos, podem auxiliar na distinção entre machos e fêmeas, como quelípodos, gonóporos e o primeiro par de pleópodos (Subramoniam, 2017). Na ordem Decapoda, o dimorfismo sexual dos quelípodos geralmente é associado ao uso desse apêndice pelos machos em combate, exibição e cômte

(Hartnoll 1974; Shimoda et al., 2005). Os gonóporos (aberturas genitais) são estruturas por onde os gametas (oócitos e espermatozoides) são liberados para o meio externo (Bauer, 2004). Na maioria das espécies de decápodes, os gonóporos das fêmeas localizam-se nos coxopoditos do 3º par de pereiópodos, e dos machos nos coxopoditos do 5º par de pereiópodos (Ferreira, 2015).

Os pleópodos são estruturas relacionadas ao acasalamento em machos e incubação de ovos em fêmeas de Decapoda (Bauer, 2004; Rio, 2018). No entanto, em alguns grupos o primeiro par de pleópodos é ausente nos machos e pode auxiliar na identificação do sexo (Dworschak et al., 2012).

Intersexualidade é a existência de caracteres sexuais primários e/ou secundários de um sexo em indivíduos do sexo oposto (Vazquez e López - Greco, 2007). A intersexualidade em Decapoda tem sido registrada em diversos grupos, tais como, camarões carídeos (Baeza, 2008, Oliveira et al., 2015), lagostins (Rudolph et al., 2001; Vazquez e López Greco, 2007; Almeida e Buckup, 2000; Almeida e Buckup, 1997); gebiídeos (Ngoc-Ho, 2001; Pinn et al., 2001; Nanri et al., 2011); axiídeos (Dworschak, 2003; Hernáez, 2014; Souza et al., 2018; Hernáez et al., 2018), ermitões (Turra, 2004; Fantucci et al., 2007), caranguejos de água doce (Takahashi et al., 2000; Ayaki et al., 2005) e caranguejos porcelanídeos (Ferreira e Guzmán, 2013; Ferreira, 2015; Ferreira, 2018).

Diferentes hipóteses têm sido sugeridas para explicar a ocorrência de intersexualidade nos crustáceos como parasitismo (Nielsen, 1970; Ginsburger-Vogel, 1991), anormalidades genéticas (Ferreira e Guzmán, 2013), contaminação química (Olmstead e LeBlanc, 2007; Mazurová et al., 2010; Ford, 2012), variação na atividade da glândula androgênica (Zou e Fingerman, 2000), determinação sexual ambiental anormal (Dunn et al., 1993), infecções (Juchault et al., 1991; Bouchon et

al., 1998) e organização social (Tóth e Bauer, 2008).

A intersexualidade pode ocorrer em espécies gonocóricas, ou seja, em indivíduos que apresentam, por exemplo, gonóporos e ductos genitais de ambos os sexos, mas sua gônada é um testículo ou ovário (Rudolph et al., 2001). Além disso, esse fenômeno é comum em espécies hermafroditas protândricas sequenciais ou simultâneas que possuem o ootestículo, ou seja, uma gônada com porção ovariana e testicular simultaneamente (Rudolph, 1995; Almeida e Buckup, 1997; Almeida e Buckup, 2000; Bauer, 2006).

Os camarões da infraordem Gebiidea de Saint Laurent, 1979, são encontrados em áreas costeiras e estuarinas ao longo de todo o mundo (Dworschak et al., 2012). A maioria das espécies constrói galerias em vários tipos de sedimento, como lama, areia e substrato consolidado, enquanto outras habitam cavidades de corais e são comensais de esponjas (Dworschak, 1987; Dworschak et al., 2012). Esses crustáceos são considerados engenheiros ecossistêmicos e possuem um papel ecológico importante na estrutura de comunidades bentônicas (Felder, 2001; Dworschak et al., 2012). A bioturbação (movimento de partículas) causada pela escavação e atividade de irrigação das galerias dos gebídeos, favorece a colonização de vários organismos como bactérias, microalgas e representantes da meiofauna e macrofauna, troca de nutrientes entre as águas intersticiais e a coluna d'água, suspensão da matéria orgânica e ciclagem de nutrientes (Felder, 2001; Bertics et al., 2010; Pillay e Branch, 2011; Dworschak et al., 2012). Informações sobre a biologia reprodutiva de Gebiidea são raras (Dworschak et al., 2012). As poucas observações existentes sobre algumas espécies de gebídeos abordam a morfologia dos gonóporos (Le Blanc, 2002; Dworschak et al., 2012), morfologia do sistema reprodutor (Le Blanc, 2002), o período reprodutivo e fecundidade (Oka,

1941; Botter-Carvalho et al., 2015; Santos et al. 2018), morfologia dos espermatozoides (Jamieson e Tudge, 2000; Le Blanc, 2002) e desenvolvimento larval (Strasser e Felder, 2005; Oliveira et al., 2014). De forma geral, os gebíídeos são considerados gonocóricos.

Upogebiidae é a única família que possui registros de intersexualidade em Gebiidea. A ocorrência de gonóporos supernumerários como em *Upogebia stellata* Montagu, 1808, *U. snelliusi* Ngoc-Ho, 1989, *Austinogebia edulis* Ngoc-Ho & Chan, 1992, *A. spinifrons* Haswell, 1882; *Paragebicula edentata* Lin, Ngoc-Ho & Chan, 2001; *Upogebia spinigera* Smith, 1871; *U. pugettensis* Dana, 1852 e *U. thistlei* Williams, 1986, de indivíduos com gonóporos masculinos, mas com presença do primeiro par de pleópodos, uma característica feminina, como *A. edulis* Ngoc-Ho & Chan, 1992, *U. deltaura* Leach, 1816; *U. bowerbankii* Miers, 1884 e *U. darwinii* Miers, 1884 e a presença de tecido ovariano nos testículos em machos de *U. major* De Haan, 1841, (Smith, 1871; Miers, 1884; Sakai, 1984; Tunberg, 1986; Williams, 1986; Hgoc-Ho & Chan, 1992; Lin et al., 2001; Pinn et al., 2001; Sakai et al., 2004; Kang et al., 2008; Asson et al., 2017) geram dúvidas se algumas espécies de Upogebiidae são gonocóricas ou hermafroditas.

Upogebia omissa Gomes Corrêa, 1968 é um camarão considerado solitário e de comportamento agressivo que escava galerias em formato de U e Y em ambientes marinhos e estuarinos do entremarés, até 9 m, ao longo do Atlântico Ocidental desde a Flórida até o Brasil (Coelho e Rattacaso, 1988; Williams, 1993; Coelho et al., 2000; Santos et al., 2018). Williams (1993), em um estudo de revisão taxonômica sobre *Upogebia* Leach, 1814 no Atlântico Ocidental, observou que machos de *U. omissa* exibem “falso hermafroditismo” com base na presença de gonóporos femininos e masculinos nos coxopoditos do terceiro e quinto pares de

pereiópodos, respectivamente. Almeida (2009) também observou a presença de gonóporos no coxopodito do terceiro e quinto pares de pereiópodos de quatro espécimes de *U. omissa* coletados na costa sul da Bahia, Brasil. Santos et al. (2018), em um estudo populacional sobre *U. omissa* em Sergipe, no nordeste do Brasil, não observou a ocorrência de intersexualidade.

Desta forma, o objetivo desse estudo foi investigar a morfologia dos caracteres sexuais secundários tais como gonóporos e o primeiro par de pleópodos e dos caracteres primários como gônadas e dutos genitais para identificar o sistema sexual e, desta forma, testar a hipótese de intersexualidade relacionada à existência de alguma forma de hermafroditismo na espécie.

MATERIAL E MÉTODOS

Exemplares de *U. omissa* foram coletados mensalmente de Agosto de 2017 a Julho de 2018 no substrato lamoso da zona entremarés, durante a maré baixa, em períodos de sizígia na Praia do Paraíso, Cabo de Santo Agostinho, Pernambuco, Brasil (Figura 2). Os camarões foram amostrados manualmente, sob rochas e durante 1h30min de esforço. Inicialmente, as rochas enterradas no sedimento foram reviradas manualmente, as mais profundas foram erguidas utilizando uma espátula. Em seguida, foi verificada a existência de galerias de *U. omissa* sob a rocha e os camarões foram capturados com uma pinça. Após a coleta, os indivíduos foram transferidos para potes plásticos devidamente etiquetados. Indivíduos pareados também foram observados e devidamente identificados.

No laboratório, os camarões foram anestesiados com gelo e fixados em formalina, a 4%. A identificação de *U. omissa* foi confirmada com base em Williams

(1993). A presença de gonóporos nos coxopoditos do terceiro e quinto par de pereiópodos (P3 e P5) foi observada com o uso de um microscópio estereoscópico (Figura 3). Os gonóporos de todos os camarões foram analisados quanto ao número (femininos e/ou masculinos) e funcionalidade, isto é, se estavam abertos ou fechados.



Figura 2. A: Vista do local de amostragem, Praia do Paraíso, Cabo de Santo Agostinho, Pernambuco, Brasil; B e C: Galerias de *U. omissa* sob rochas na Praia do Paraíso, Cabo de Santo Agostinho, Pernambuco, Brasil.

A presença/ausência e morfologia do primeiro par de pleópodos (PL1) também foram investigadas. Quando existente esse apêndice foi classificado quanto ao comprimento como curto (menor que metade da largura do esternito do primeiro segmento pleonal) ou longo (igual ou maior que metade da largura do esternito do primeiro segmento pleonal) e quanto à presença de cerdas ovígeras. O sexo de indivíduos com gonóporos supernumerários foi identificado pela presença/ausência do primeiro par de pleópodos e posteriormente confirmada com a análise de gônadas e dutos genitais.

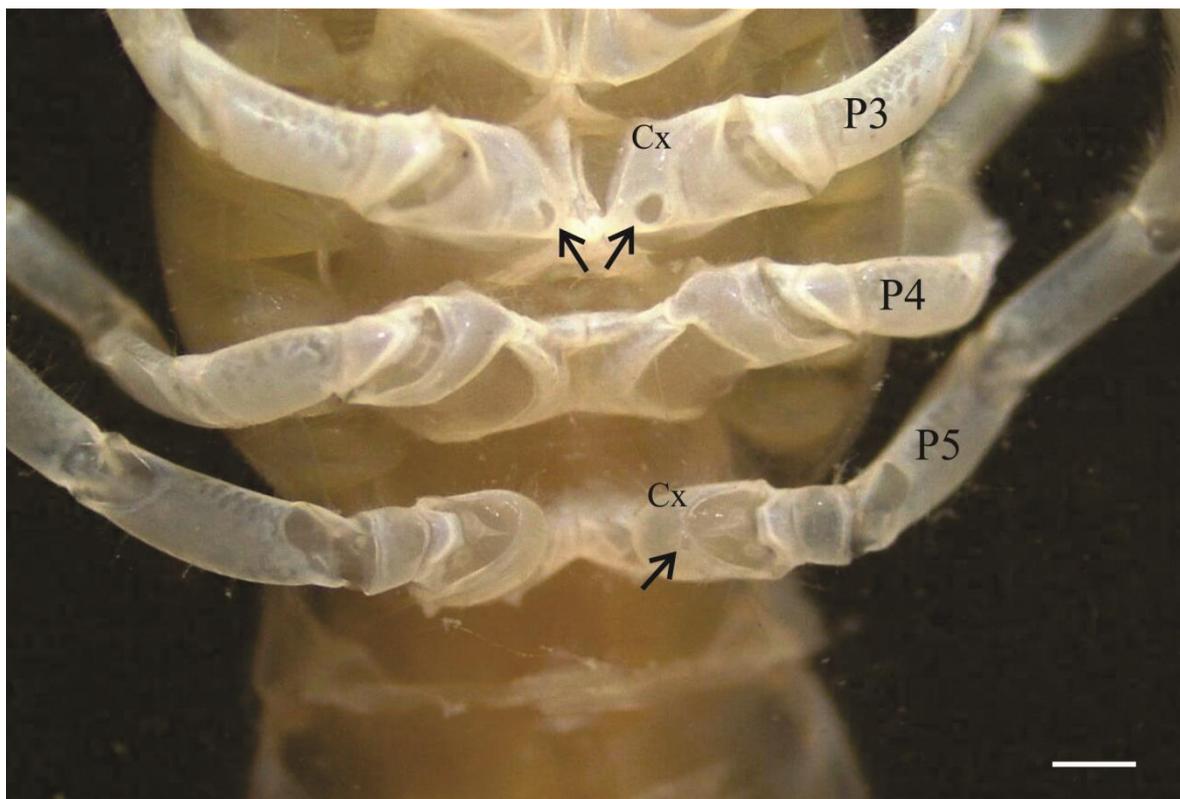


Figura 3. *Upogebia omissa* Gomes Corrêa, 1968. Indivíduo intersexuado com gonóporos femininos (setas acima) no coxopodito do terceiro par de pereiópodos e um gonóporo masculino (seta abaixo) no coxopodito do quinto par de pereiópodos vista ventral. Cx: coxopodito; P: pereiópodo. Barra de escala: 1 cm.

Para a análise anatômica das gônadas e ductos genitais foi realizada a dissecação de 100 camarões. Sob um microscópio estereoscópico os camarões foram posicionados sob um suporte de parafina e fixados com agulha histológica na região do cefalotórax e télso. Inicialmente, com pinça e agulha a carapaça foi retirada delicadamente. Como as gônadas se estendem para o interior do pleon, o exoesqueleto que reveste os segmentos abdominais também foi retirado. As gônadas removidas foram transferidas para uma Placa de Petri e analisadas sob o microscópio estereoscópico, onde foi verificada a presença de tecido ovariano e/ou testicular e dutos genitais femininos (ovidutos) e/ou masculinos (vasos deferentes) terminando nos coxopoditos do terceiro e/ou quinto par de pereiópodos, respectivamente. As estruturas reprodutivas internas foram fixadas em formalina a 5% para posteriores observações.

Para a análise histológica seis camarões foram dissecados e o sistema reprodutor masculino e feminino foi processado para emblocamento historesina. A seleção de indivíduos de diferentes tamanhos teve como objetivo estudar a histologia de todas as formas sexuais encontradas. Após a fixação, as amostras foram submetidas a três banhos (10 min) em tampão fosfato de sódio 0,1 M (pH 7,2) e, em seguida, desidratadas em séries crescentes de álcool de 70 a 90% por 30 min e duas sessões de 1 h cada, em álcool 95%. Posteriormente, os materiais foram embebidos e incluídos em historesina glico-metacrilato Leica®. Os cortes seriados (4 a 6 μm) foram obtidos em micrótomo rotativo, recolhidos em lâminas e posteriormente submetidos à coloração. As lâminas foram coradas com Hematoxilina e Eosina (Junqueira & Carneiro, 1983).

As regiões ventrais de treze camarões foram processadas para microscopia eletrônica de varredura. A seleção de indivíduos de diferentes tamanhos teve como objetivo estudar a morfologia dos gonóporos de diferentes formas sexuais encontradas. Para tal, as amostras foram submetidas a três banhos (10 minutos) em tampão fosfato de sódio 0,1 M (pH 7,2) e desidratadas em séries crescentes de álcool (70 a 100%) por 15 min cada. Em seguida, os materiais foram submetidos à completa secagem em ponto crítico CPD 030 (Balzer Union), com CO_2 líquido. Posteriormente, as amostras foram montadas em “stubs” de alumínio e levadas ao metalizador (SC 070 - Balzer Union) para serem vaporizadas com ouro (camada de 10 nm). Ao final as amostras foram analisadas e fotografadas em microscópio eletrônico de varredura Jeol JSM 5210.

Fotografias de estruturas e apêndices do cefalotórax, pleon e leque caudal de todos os indivíduos foram obtidas utilizando um microscópio estereoscópico (Leica) com sistema de captura de imagem. As fotos foram usadas no software ImageJ

(Rasband, 2006) e, com uso desse, foram realizadas medições com o objetivo de identificar a existência de caracteres sexuais secundários, isto é, de dimorfismo sexual, úteis no reconhecimento das formas sexuais encontradas.

As variáveis mensuradas foram: comprimento da carapaça (CC), que vai desde a extremidade do rostro até a margem posterior da carapaça, largura da carapaça (LC), comprimento do própodo do quelípodo direito (CQD) e esquerdo (CQE), altura do própodo do quelípodo direito (AQD) e esquerdo (AQE), largura do própodo do quelípodo direito (LQD) e esquerdo (LQE), comprimento da pleura do segundo (CP2) e terceiro (CP3) segmentos pleonais, altura da pleura do segundo (AP2) e do terceiro (AP3) segmentos pleonais, largura do segundo (LE2) e terceiro (LE3) esternitos, comprimento do segundo (CE2) e terceiro (CE3) esternitos, comprimento do telso (CT), largura do telso (LT), comprimento do exopodito do urópodo (CEU) que vai da porção distal do protopodito até a porção distal do exópodo, largura do exopodito do urópodo (LEU), comprimento do endopodito do urópodo (CeU) que vai da porção distal do protopodito até a porção distal do endópodo e largura do endopodito do urópodo (LeU).

O dimorfismo sexual de *U. omissa* foi investigado comparando os valores médios obtidos para as variáveis CC, LC, CQD, CQE, AQD, AQE, LQD, LQE, CP2, CP3, AP2, AP3, LE2, LE3, CE2, CE3, CT, LT, CEU, LEU, CeU e LeU entre machos e fêmeas totais, isto é, após a finalização das análises morfológicas. Todos os dados foram testados quanto à normalidade. O teste T de Student e Teste de Mann-Whitney (5% de nível de significância) foram realizados no programa BioEstat 5.0 a fim de realizar comparações entre as médias de machos e fêmeas para cada variável.

RESULTADOS

Descrição dos caracteres sexuais secundários

Foi obtido um total de 232 camarões. A microscopia eletrônica de varredura foi realizada em todas as formas sexuais a dissecção de treze camarões: um juvenil (2,5 mm), três machos comuns (3,9 mm, 6,2 mm e 6,8 mm) três fêmeas comuns (3,2 mm, 5,5 mm e 6,9 mm), dois machos intersexuados A (5,9 mm e 7,1 mm), um macho intersexuado B (5,1 mm), um macho intersexuado C (6,4 mm), uma fêmea intersexuada A (7,0 mm) e uma fêmea intersexuadas C (7,9 mm).

A análise morfológica dos caracteres sexuais secundários (gonóporos e o primeiro par de pleópodos) destes indivíduos revelou a existência de quatro formas sexuais:

Juvenis (n=13): Indivíduos com gonóporos e o primeiro par de pleópodos ausentes (Figura 7A). O CC médio dos juvenis foi de $2,4 \pm 0,4$ mm, variando de 1,5 mm a 3,1 mm (Figura 4).

Machos (n=59): Indivíduos apenas com o par de gonóporos masculinos no coxopodito do P5, abertos, elipsoides, geralmente circundado com algumas cerdas (Figura 7B, D e E). Todos os gonóporos masculinos foram classificados como funcionais (Figura 5B). Todos os machos não possuíam o primeiro par de pleópodos, com exceção de um indivíduo que tinha esse apêndice longo e com cerdas ovígeras (CC: 6,8 mm). A existência desse apêndice feminino permitiu classificá-lo como um macho com intersexualidade no primeiro par de pleópodos. O CC médio dos machos foi de $5,4 \pm 1,3$ mm, variando de 3,0 mm a 8,7 mm (Figura 4).

Fêmeas (n=115): Indivíduos apenas com o par de gonóporos femininos ovais, circundado por cerdas, cobertos por uma fina membrana, localizados na borda do

coxopodito do P3 (Figura 7C). Na região apical dos gonóporos, há a presença de um denticulo, e acima deste, geralmente um par de cerdas (Figura 7F). Todos os gonóporos femininos foram classificados como funcionais (Figura 5C). Em relação ao primeiro par de pleópodos, 15 fêmeas não o possuíam, 13 possuíam pleópodos curtos, 41 tinham pleópodos longos e sem cerdas ovígeras e 46 apresentavam esse apêndice longo e com cerdas ovígeras (Figura 6). Destas 46, 25 apresentavam ovos no abdome. O CC médio das fêmeas foi de $6,8 \pm 1,6$ mm, variando de 3,2 mm a 9,9 mm (Figura 4). O CC médio das fêmeas sem pleópodos foi de $4,0 \pm 0,5$ mm, variando de 3,2 mm a 5,1 mm. O CC médio das fêmeas com PL1 curto foi de $5,3 \pm 0,5$ mm, variando de 4,3 mm a 6,2 mm. O CC médio das fêmeas com PL1 longo e sem cerdas ovígeras foi de $7,6 \pm 1,2$ mm, variando de 4,8 mm a 9,9 mm. O CC médio das fêmeas com PL1 longo e com cerdas ovígeras foi de $7,4 \pm 1,0$ mm, variando de 5,5 mm a 9,4 mm.

Intersexuados (n= 45): Indivíduos com presença simultânea de gonóporos no P3 e P5 (Figura 8). Os gonóporos femininos e masculinos estavam abertos e foram classificados como aparentemente funcionais (Figura 5C). Os camarões sem o PL1 foram categorizados como machos intersexuados (n=40) e os que possuíam esse apêndice como fêmeas intersexuadas (n=5). Todas as fêmeas intersexuadas apresentavam o PL1 longo com variação quanto à presença de cerdas ovígeras; duas tinham esse apêndice sem cerdas ovígeras (Figura 6B) e três com cerdas ovígeras (Figura 6C); das quais duas estavam ovígeras. O CC médio dos machos intersexuados foi de $6,8 \pm 1,2$ mm, variando de 4,1 mm a 9,0 mm e o das fêmeas intersexuadas foi de $7,9 \pm 0,8$ mm, variando de 7,0 mm a 9,0 mm (Figura 4).

Tabela 2. Caracteres sexuais secundários e comprimento de carapaça (CC) (mm) das formas sexuais de *Upogebia omissa*. -: ausente; +: presente; PL1: primeiro par de pleópodos; Min.: mínimo; Max.: Máximo; \bar{x} : média e DP: desvio padrão.

Forma sexual	Gonóporos femininos	Gonóporos masculinos	PL1	n	CC (mm)			
					Min.	Max.	\bar{x}	DP
Juvenis	-	-	-	13	1,5	3,1	2,4	0,4
Machos	-	+	-	59	3,0	8,7	5,4	1,3
	+	-	-	15	3,2	5,1	4,0	0,5
Fêmeas	+	-	curto	13	4,3	6,2	5,3	0,5
	+	-	longo sem cerdas ovíferas	41	4,8	9,9	7,6	1,2
	+	-	longo com cerdas ovíferas	46	5,5	9,4	7,4	1,0
Machos intersexuados	+	+	-	40	4,1	9,0	6,8	1,2
Fêmeas intersexuadas	+	+	+	5	7,0	9,0	7,9	0,8

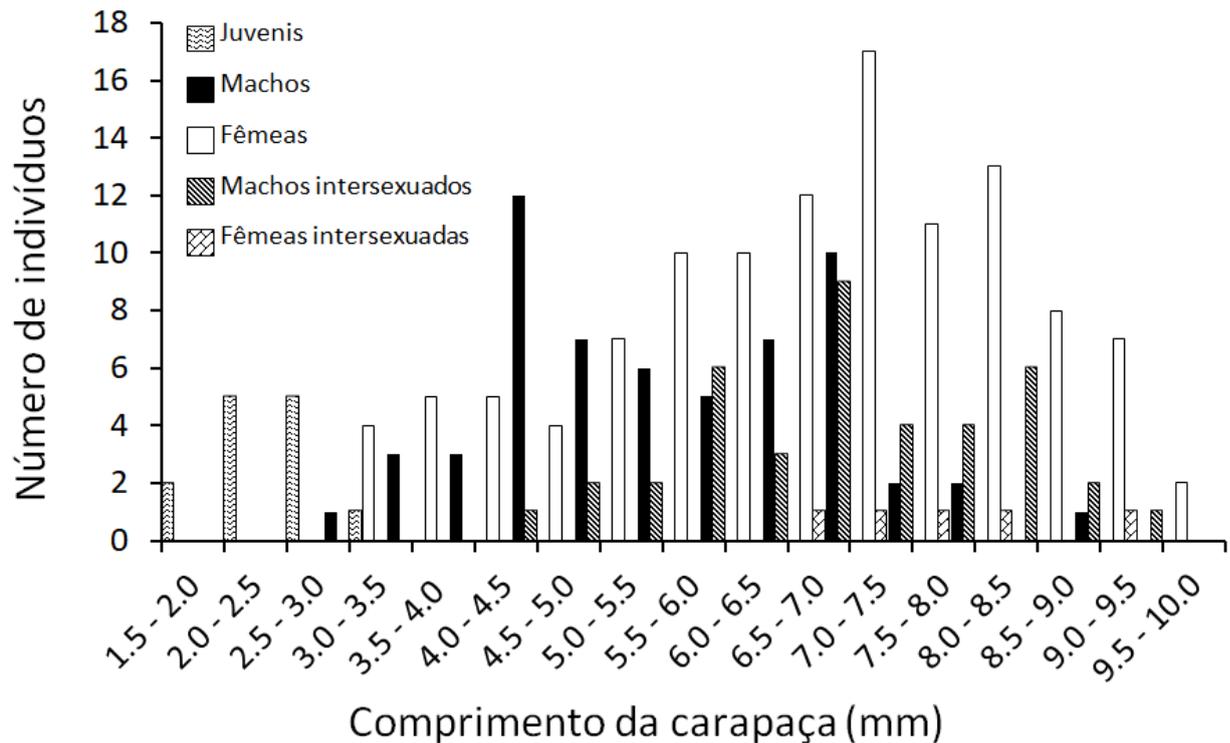


Figura 4. Distribuição de tamanho por intervalo de classe das formas sexuais de *Upogebia omissa* Gomes Corrêa, 1968.

A variação no número de gonóporos dos machos intersexuados permitiu classificá-los em três morfotipos:

Morfotipo A (n=35): possuíam o par de gonóporos do P3 e o do P5 (Figura 8A, B e C). Não possuíam o PL1.

Morfotipo B (n= 3): tinham apenas um gonóporo no coxopodito do P3 e um par de gonóporos no P5 (Figura 8F e G). Não possuíam o PL1.

Morfotipo C (n= 2): tinham o par de gonóporos do P3 e exibiam apenas um gonóporo no P5 (Figura 8D e E). Não possuíam o PL1.

A variação no número de gonóporos das fêmeas intersexuadas permitiu classificá-las em dois morfotipos:

Morfotipo A (n=3): possuíam o par de gonóporos do P3 e o do P5 com PL1 longo e com cerdas ovígeras (Figuras 8A, B e C).

Morfotipo C (n= 2): tinham o par de gonóporos do P3 e exibiam apenas um gonóporo funcional no P5 (Figura 8D e E). Uma possuía o PL1 longo e sem cerdas ovígeras (Figura 6B) e a outra longo e com cerdas ovígeras (Figura 6C).

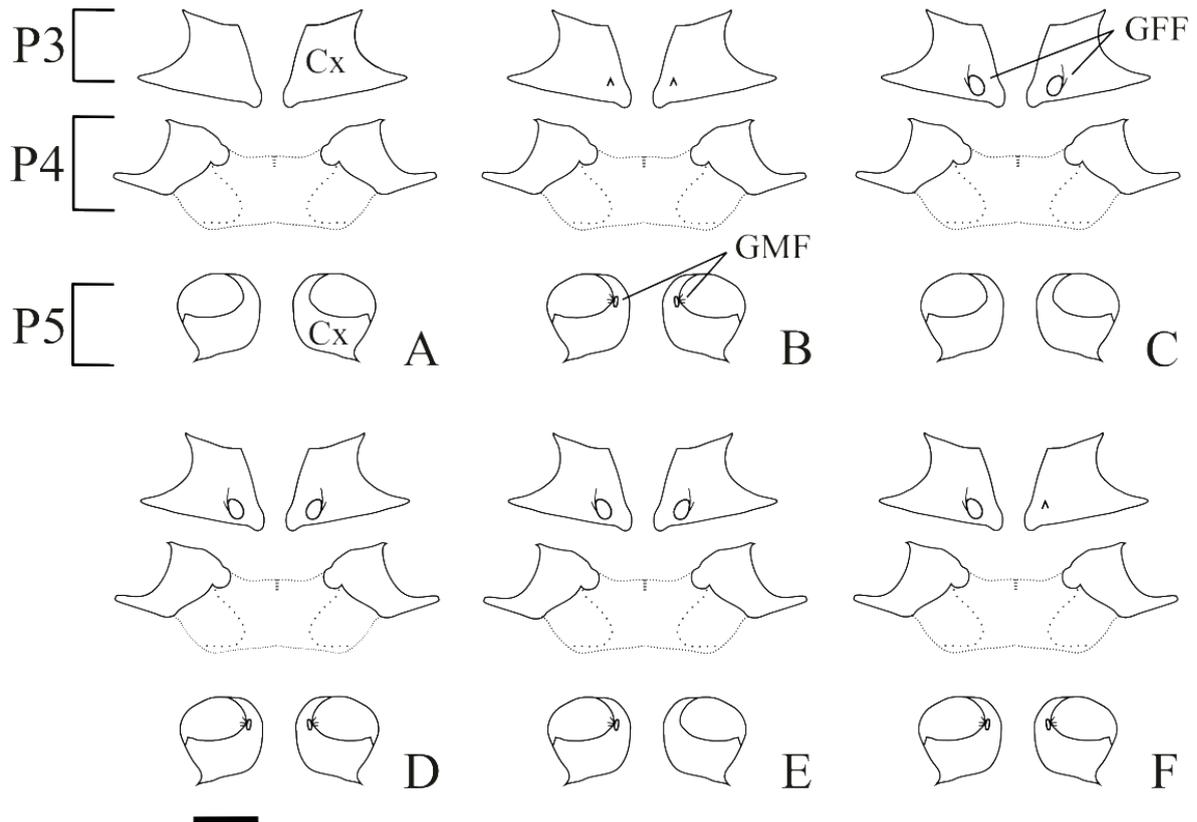


Figura 5. *Upogebia omissa* Gomes Corrêa, 1968. Ilustrações da região do esternito e coxopoditos do terceiro, quarto e quinto par de pereiópodos. A (Juvenis), B (Machos), C (Fêmeas), D (Intersexuados morfotipo A), E (Intersexuados morfotipo C) e F (Intersexuados morfotipo B). CX: coxopodito; GMF: gonóporo masculino funcional; GFF: gonóporo feminino funcional. Barras de escala: 1 cm.

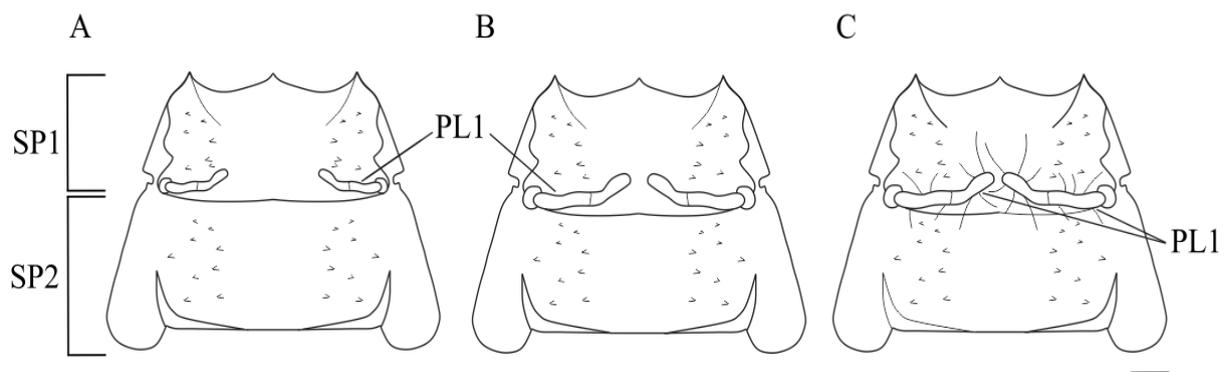


Figura 6. *Upogebia omissa* Gomes Corrêa, 1968. Esternitos pleonais 1 e 2 em vista ventral e classificação quanto ao comprimento e presença de cerdas ovíferas do primeiro par de pleópodos (PL1) das fêmeas intersexuadas e não-intersexuadas. A (PL1 curto sem cerdas ovíferas); B (PL1 longo sem cerdas ovíferas) e C (PL1 longo com cerdas ovíferas). SP1: segmento pleonal 1; SP2: segmento pleonal 2. Barras de escala: 1 cm.

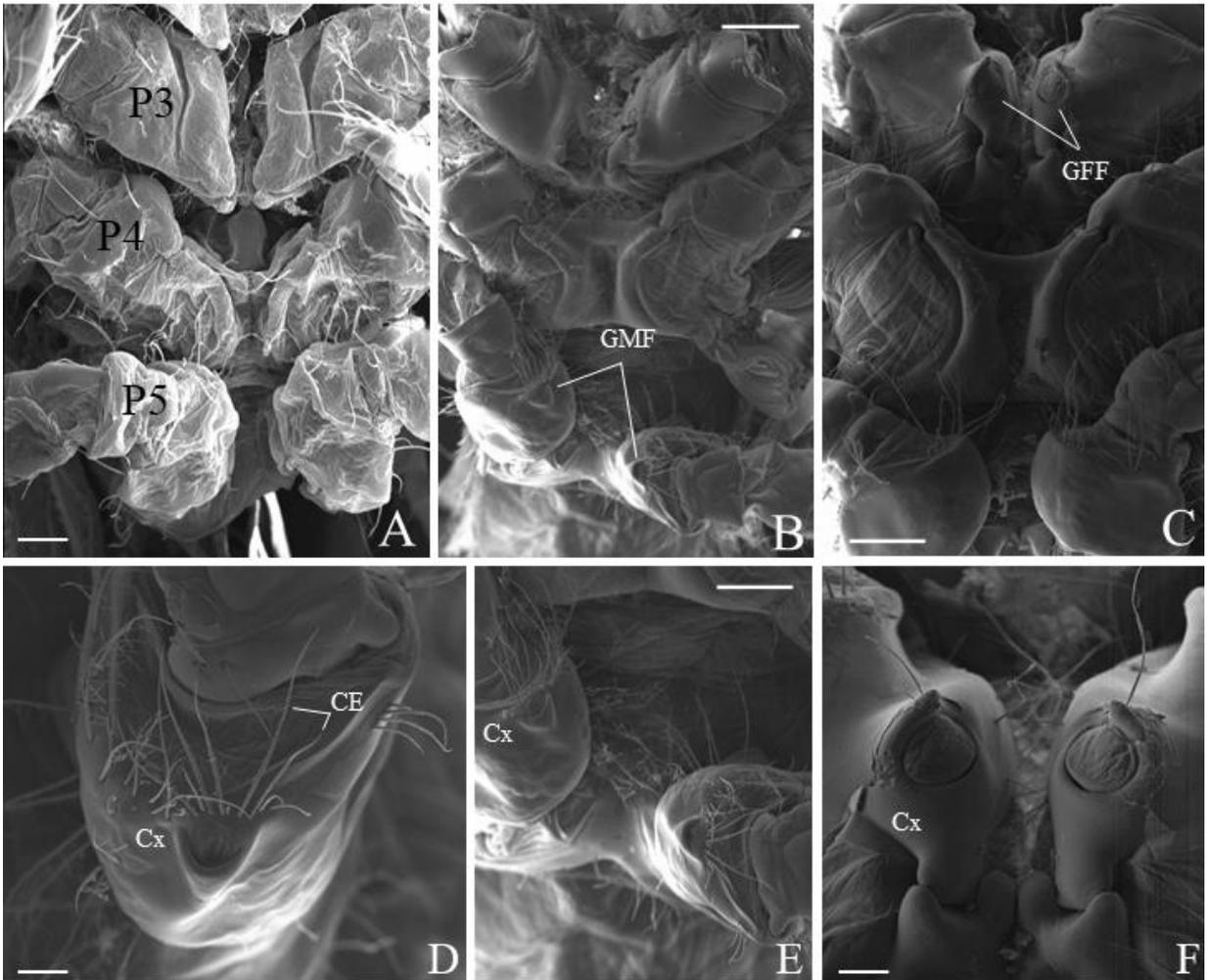


Figura 7. *Upogebia omissa* Gomes Corrêa, 1968. Microscopia eletrônica de varredura da região do esternito e coxopoditos do terceiro, quarto e quinto par de pereiópodos. A (Juvenis), B (Machos), C (Fêmeas), D (no detalhe, gonóporo masculino), E (par de gonóporos masculinos) e F (par de gonóporos femininos). GMF: gonóporo masculino funcional; GFF: gonóporo feminino funcional; Cx: coxopodito; CE: cerdas. Barras de escala: (A, D e F) = 100 μ m; (B, C e E) = 200 μ m.

Descrição dos caracteres sexuais primários

As gônadas de *U. omissa* são órgãos pares com os lobos gonadais localizados sob o coração e dorsalmente ao hepatopâncreas (glândula digestiva) e ao intestino. Estendem-se desde o cefalotórax (região anterior), posteriormente ao estômago, onde se situam os lóbulos anteriores do hepatopâncreas, até o interior do pleon (região posterior). Na região anterior das gônadas, os lobos são unidos e seguem separados ao longo do abdome. A análise das gônadas e ductos genitais foi realizada em indivíduos de todas as formas sexuais:

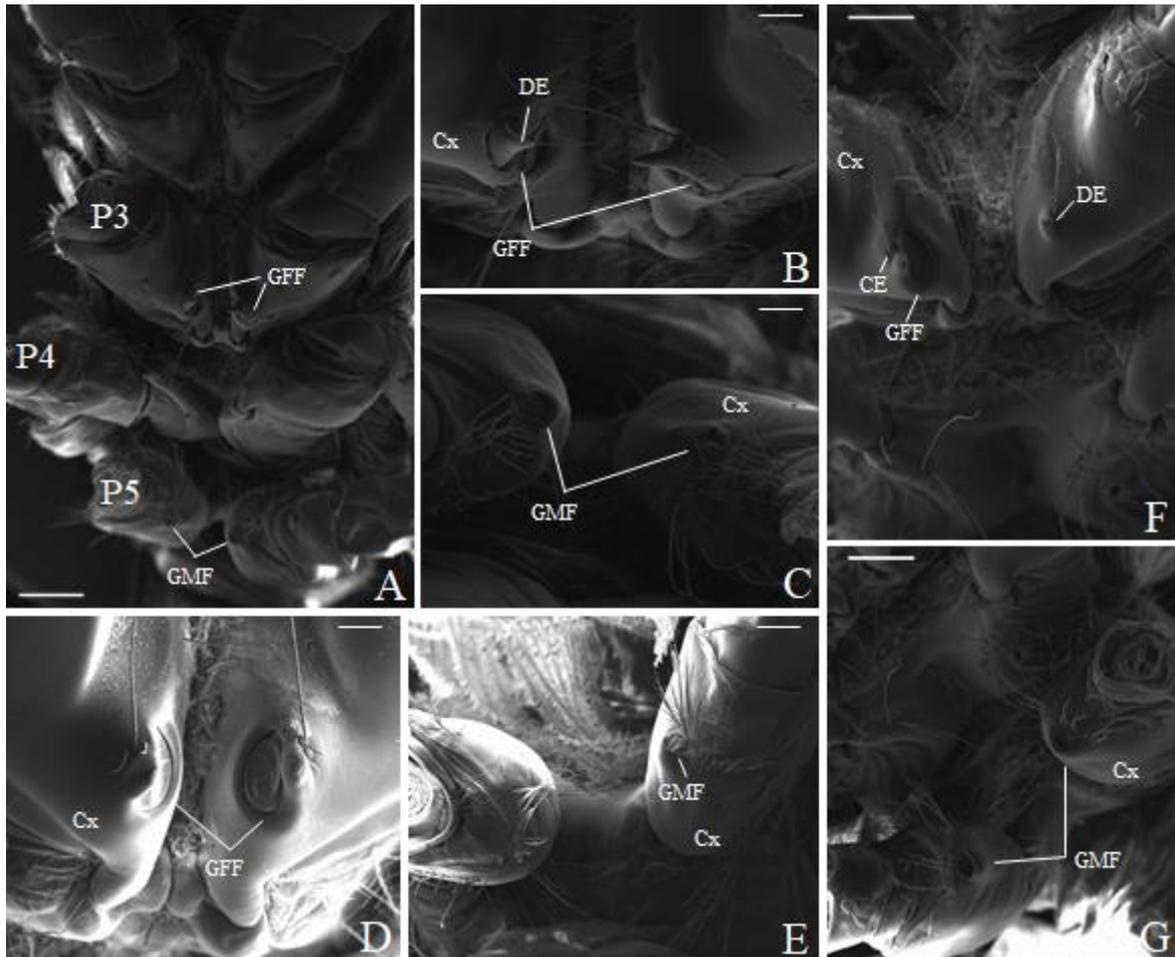


Figura 8. *Upogebia omissa* Gomes Corrêa, 1968. Microscopia eletrônica de varredura da região do esternito e coxopoditos do terceiro, quarto e quinto par de pereiópodos. A (Intersexuado morfotipo A), B (gonóporos do P3 do intersexuado A), C (gonóporos do P5 do intersexuado A), D (gonóporos do P3 do intersexuado C), E (gonóporos do P5 do intersexuado C), F (gonóporos do P3 do intersexuado B) e G (gonóporos do P5 do intersexuado B). GMF: gonóporo masculino funcional; GFF: gonóporo feminino funcional; Cx: coxopodito; CE: cerdas; DE: dentículo. Barras de escala: (B, C, D e E) = 100 μ m; (A, F e G) = 200 μ m.

Juvenis (n total=13; número de dissecados= 4): Nestes indivíduos as gônadas e ductos genitais não foram observados.

Machos (n total=59; número de dissecados= 27): Esses indivíduos possuem testículos esbranquiçados, delgados e longos. Os lobos encontram-se fusionados na região anterior e estendem-se posteriormente isolados e dispostos adjacentes sob os lóbulos do hepatopâncreas (Figura 9A). Estes lobos geralmente possuem comprimentos similares, mas um pode ser mais longo do que o outro. O comprimento do testículo é equivalente ao comprimento do hepatopâncreas, que

pode alcançar até o quarto segmento pleonal. Os vasos deferentes são tubos largos e contorcidos, podem apresentar coloração translúcida ou esbranquiçada, podem se originar em locais diferentes na região medial dos testículos, mas ambos convergem em direção ao coxopodito do quinto par de pereiópodos (Figura 9A).

Fêmeas (n total= 115; número de dissecados= 34): Apresentam ovário com lobos de comprimentos similares unidos na região anterior, dispostos sob o hepatopâncreas, podendo atingir até o sexto segmento pleonal. Na região anterior se originam lateralmente os ovidutos, que são largos e transparentes e desembocam na coxopodito do terceiro par de pereiópodos (Figura 9B).

De acordo com o estágio de desenvolvimento dos oócitos, os ovários apresentaram variação na coloração, comprimento, volume e rigidez. A cor de oócitos variou de amarelo claro a amarelo escuro, atribuída ao processo de vitelogênese. A variação de comprimento e volume do ovário atribui-se ao desenvolvimento dos oócitos, pois, quanto mais maduro o ovário, maior seu comprimento e ocupação na cavidade abdominal. Os oócitos maduros localizados na porção posterior do ovário geralmente são menos rígidos e por isso soltam-se com maior facilidade em relação aos oócitos de outras regiões do ovário.

Dos 40 machos intersexuados, 31 foram dissecados e apresentaram o sistema reprodutor constituído por testículos e vasos deferente semelhante ao observados nos machos (Figura 9A).

Das cinco fêmeas intersexuadas, quatro foram dissecadas e possuíam o sistema reprodutor constituído por ovário e ovidutos similar ao verificado nas fêmeas (Figura 9B). No entanto, três fêmeas intersexuadas possuíam um vaso deferente emergindo do coxopodito do P5.

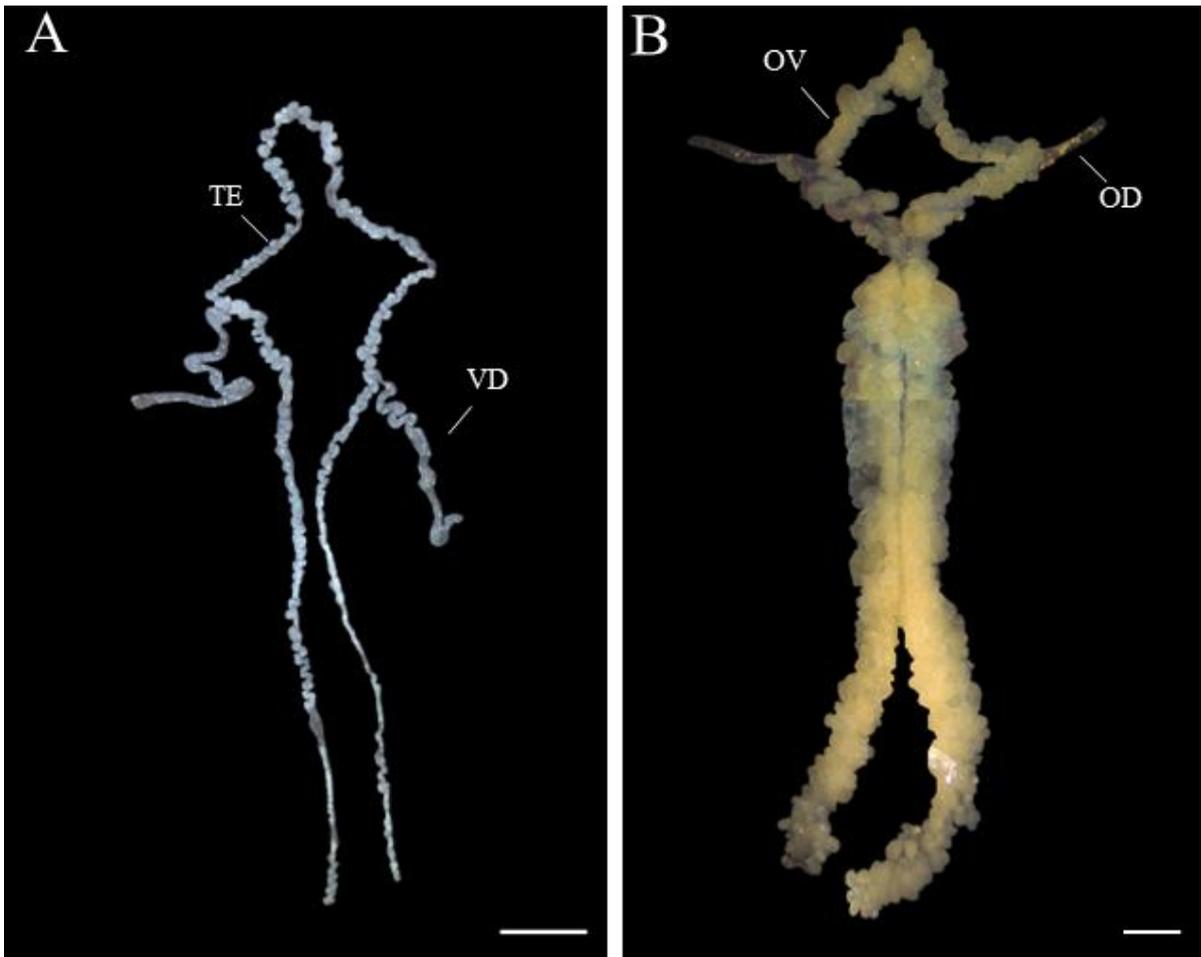


Figura 9. Sistema reprodutor masculino (A) e feminino (B) de *Upogebia omissa* Gomes Corrêa, 1968. TE (testículos); VD (vaso deferente); OV (ovários) e OD (ovidutos). Barras de escala: 1 cm.

Histologia gonadal

Foram dissecados seis camarões: um macho normal (3,9 mm), três machos intersexuados A (5,9 mm, 7,1 mm e 8,7 mm), uma fêmea intersexuada A (9,1) e um macho intersexuado B (5,1 mm).

O arranjo de células do ovário de *U. omissa* apresenta a morfologia básica com tecido conectivo envolvendo os oócitos, presença de oócitos em diferentes estágios de vitelogênese e suas células foliculares (Figura 10). Septos interlobulares e zonas germinativas não foram observados. No testículo de *U. omissa* observou-se os túbulos seminíferos revestidos por tecido conectivo, e células do processo de espermatogênese, como espermatogônias, espermatócitos 1 e 2, além de espermatozoides (Figura 11). Não foi encontrado nenhuma gônada com ambos os

gametas em um mesmo indivíduo.

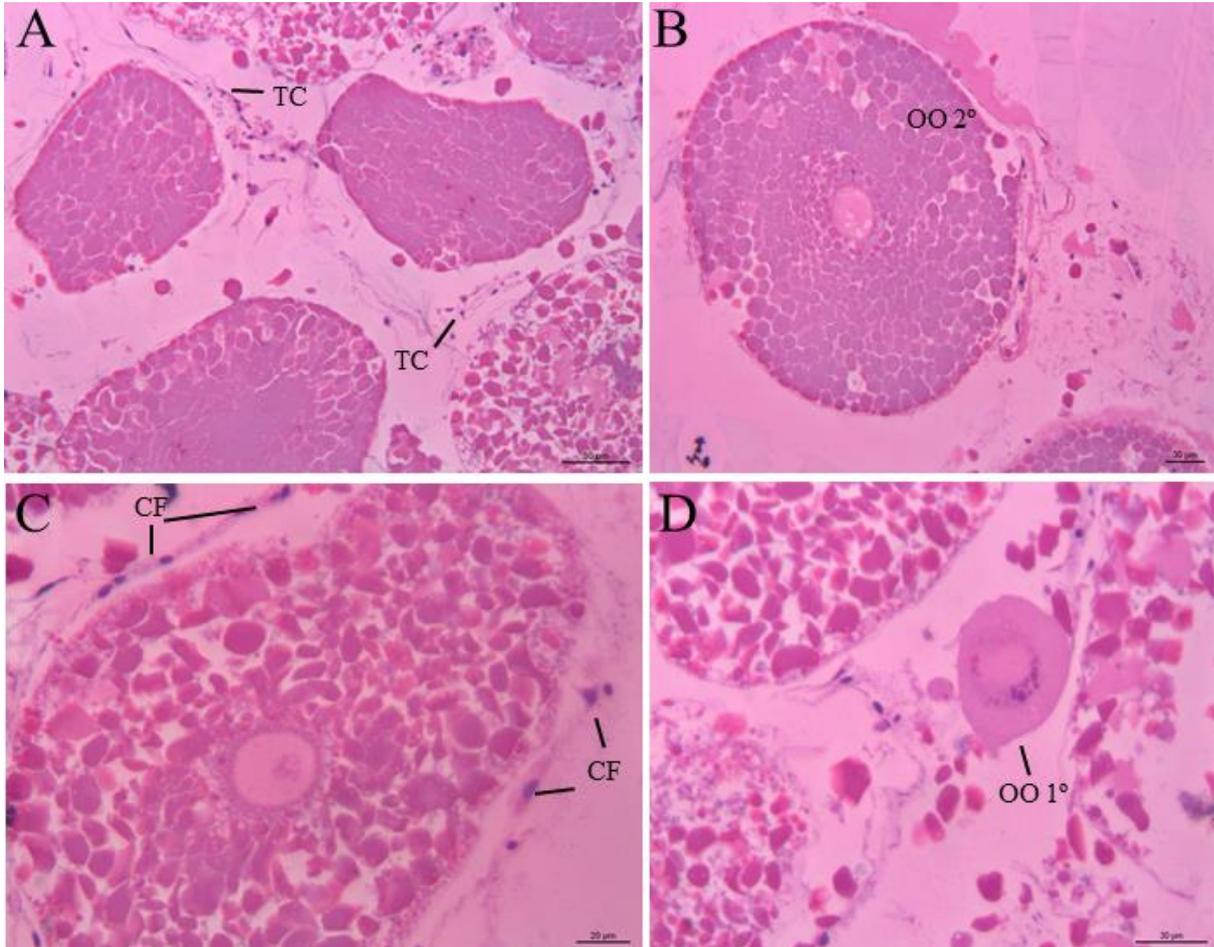


Figura 10. Corte transversal do ovário de *Upogebia omissa* Gomes Corrêa, 1968. A: (TC: tecido conectivo); B: (OO^{2°}: oócito em vitelogênese secundária; C: (CF: células foliculares) e D: (OO^{1°}: oócito em vitelogênese primária).

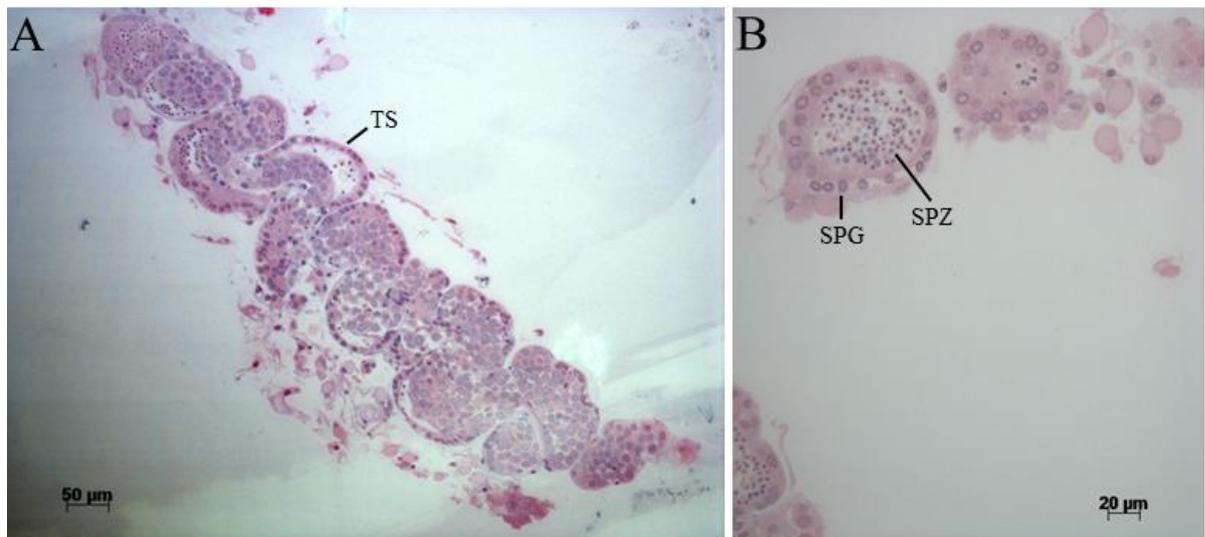


Figura 11. Corte longitudinal e transversal de testículos de *Upogebia omissa* Gomes Corrêa, 1968. A: (TS: túbulo seminífero) e B: (SPG: espermatogônia e SPZ: espermatozoides).

Dimorfismo sexual

A razão sexual total de machos (normais e intersexuados) e fêmeas (normais e intersexuadas), foi de 0.8:1.0, não diferindo da proporção mendeliana de 1:1 ($\chi^2 = 2.014$, g.l. = 1, $P = 0.1559$). O CC médio das fêmeas (normais e intersexuadas; $n=99$) foi $6,8 \pm 1,6$ mm e dos machos (normais e intersexuados; $n=120$) foi $6,0 \pm 1,4$ mm, diferindo estatisticamente entre os sexos (Teste T de Student: $P = < 0.0001$). O LC médio das fêmeas foi $3,3 \pm 0,9$ mm e dos machos foi $2,8 \pm 0,8$ mm (Teste T de Student: $P = < 0.0001$) também diferindo estatisticamente entre os sexos (Tabela 2). Essas variáveis indicam que as fêmeas possuem tamanho maior que os machos.

As variáveis CQD, CQE, AQD, AQE, LQD, LQE de machos e fêmeas não diferiram estatisticamente entre os sexos, demonstrando que os quelípodos de *U. omis* não apresentam dimorfismo sexual (Tabela 2).

As variáveis relacionadas às pleuras e esternito abdominais e leque caudal (CP2, CP3, AP2, AP3, LE2, LE3, CE2, CE3, CT, LT, CEU, LEU, CeU e LeU) exibiram diferença estatística entre os sexos (Tabela 2). As fêmeas possuem maiores dimensões nas estruturas abdominais que os machos.

Tabela 3. Variáveis biométricas de fêmeas (intersexuadas e não intersexuadas) e machos (intersexuados e não intersexuados) de *Upogebia omissa*. *variáveis biométricas significativamente diferentes entre os sexos ($P < 0,05$).

Variável	Fêmeas (n=120)			Machos (n=99)			p	Teste
	Min.	Max.	$\bar{x} \pm S$	Min.	Max.	$\bar{x} \pm S$		
CC	3,2	9,9	6,8 ± 1,6	3,0	9,0	6,0 ± 1,4	< 0,05*	T
LC	1,2	5,1	3,3 ± 0,9	1,4	5,5	2,8 ± 0,8	< 0,05*	T
CQD	1,9	6,1	4,2 ± 0,9	1,8	8,1	4,1 ± 1,3	> 0,05	U
AQD	0,5	4,0	1,3 ± 0,4	0,5	4,4	1,5 ± 0,7	> 0,05	U
LQD	0,5	1,7	1,1 ± 0,3	0,5	2,4	1,2 ± 0,4	> 0,05	U
CQE	2,5	6,8	3,9 ± 0,6	1,8	7,7	4,1 ± 1,2	> 0,05	U
AQE	0,5	3,9	1,3 ± 0,4	0,5	5,4	1,5 ± 0,7	> 0,05	U
LQE	0,4	1,8	1,0 ± 0,3	0,3	2,5	1,2 ± 0,4	> 0,05	U
CP2	0,8	3,7	2,4 ± 0,7	0,9	3,2	2,0 ± 0,5	< 0,05*	U
CP3	0,7	2,8	1,6 ± 0,5	0,6	2,2	1,3 ± 0,3	< 0,05*	U
AP2	0,3	1,5	0,8 ± 0,2	0,3	1,3	0,7 ± 0,2	< 0,05*	U
AP3	0,3	2,8	0,8 ± 0,3	0,3	1,2	0,7 ± 0,2	< 0,05*	U
LE2	1,5	6,8	4,1 ± 1,2	0,4	5,5	3,4 ± 1,1	< 0,05*	T
LE3	0,8	6,7	4,4 ± 1,3	0,4	6,6	3,8 ± 1,2	< 0,05*	T
CE2	0,6	4,1	1,7 ± 0,6	0,4	3,4	1,5 ± 0,5	< 0,05*	T
CE3	0,7	5,4	1,7 ± 0,6	0,4	4,3	1,6 ± 0,5	< 0,05*	T
CT	0,8	3,0	2,0 ± 0,5	0,7	3,4	1,8 ± 0,5	< 0,05*	T
LT	1,2	4,9	2,9 ± 0,8	0,7	4,3	2,5 ± 0,7	< 0,05*	T
CEU	0,9	3,5	2,1 ± 0,5	0,8	3,9	1,8 ± 0,5	< 0,05*	T
LEU	0,9	3,0	2,0 ± 0,5	0,8	3,0	1,8 ± 0,5	< 0,05*	T
CeU	0,7	2,5	1,6 ± 0,4	2,2	2,2	1,4 ± 0,3	< 0,05*	T
LeU	0,7	2,8	1,8 ± 0,5	2,9	2,9	1,6 ± 0,4	< 0,05*	T

CC: comprimento da carapaça, LC: largura da carapaça, CQD: comprimento do própodo do quelípodo direito, AQD: altura do própodo do quelípodo direito, LQD: largura do própodo do quelípodo direito, CQE: comprimento do própodo do quelípodo esquerdo, AQE: altura do própodo do quelípodo esquerdo, LQE: largura

do própodo do quelípodo esquerdo, CP2: comprimento da pleura do segundo segmento pleonal, CP3: comprimento da pleura do terceiro segmento pleonal, AP2: altura da pleura do segundo segmento pleonal, AP3: altura da pleura do terceiro segmento pleonal, LE2: largura do segundo esternito, LE3: largura do terceiro esternito, CE2: comprimento do segundo esternito, CE3: comprimento do terceiro esternito, CT: comprimento do telso, LT: largura do telso, CEU: comprimento do exopodito do urópodo, LEU: largura do exopodito do urópodo, CeU: comprimento do endopodito e LeU: largura do endopodito do urópodo.

Microscopia eletrônica de varredura

A morfologia dos gonóporos masculinos de machos não intersexuados e intersexuados é similar. Os machos possuem gonóporos masculinos com formato elipsoide e sua superfície mesial é delimitada por uma elevação. Esta é menos desenvolvida em machos menores (Figura 12C, E), e mais desenvolvida em machos maiores (Figura 12D). Uma fileira de cerdas simples é disposta na superfície lateral dos gonóporos (Figura 12D). O tipo e quantidade de cerdas não diferem entre machos de diferentes tamanhos. Os gonóporos masculinos são cobertos por uma fina membrana. As imagens sugerem que essa membrana é fixa na superfície lateral e livre na superfície mesial (Figura 12D). Os menores indivíduos possuem apenas uma cerda na lateral da coxa do P3 (Figura 12A), enquanto os maiores apresentam um dentículo e na região anterior deste um par de cerdas (Figura 12B).

As fêmeas não intersexuadas e intersexuadas possuem gonóporos femininos ovais e no seu ápice possuem uma elevação com dentículo, geralmente com um par de cerdas (Figura 12F, H). Os gonóporos femininos são recobertos por uma fina membrana com aspecto enrugado. Os gonóporos femininos de machos intersexuados também apresentam a mesma morfologia descrita para os das fêmeas (Figura 12G).

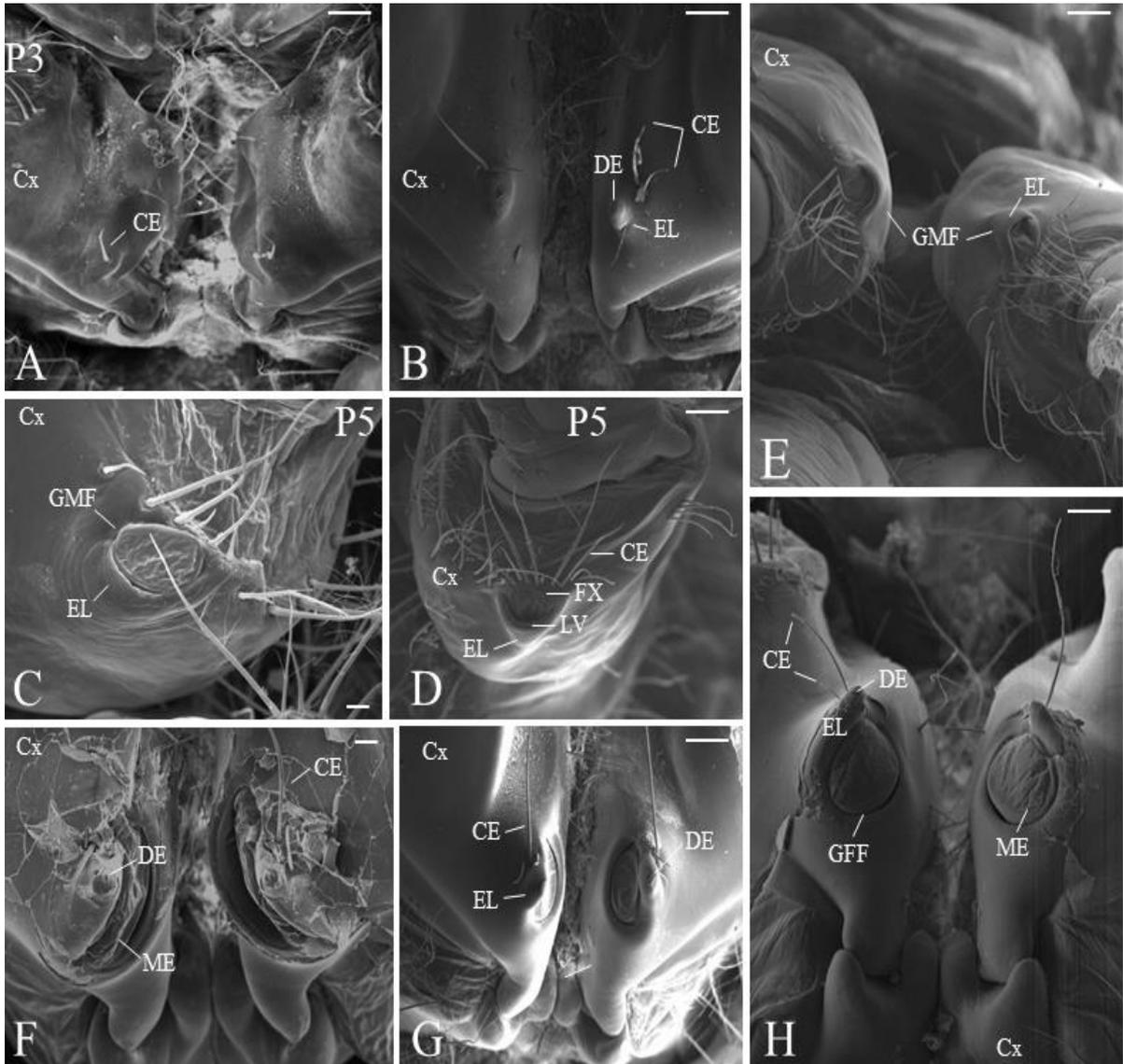


Figura 12. *Upogebia omissa* Gomes Corrêa, 1968. Microscopia eletrônica de varredura dos gonóporos. A (coxopodito do terceiro par de pereiópodo de machos menores), B (coxopodito do terceiro par de pereiópodo de machos maiores), C (gonóporo masculino de macho menor), D (gonóporo masculino de macho maior), E (gonóporos masculino de macho intersexuadomorfotipo A), F (gonóporos femininos de fêmea intersexuada morfotipo A), G (gonóporos femininos de macho intersexuado morfotipo C) e H (gonóporos femininos de fêmea não intersexuada). GMF: gonóporo masculino funcional; GFF: gonóporo feminino funcional; Cx: coxopodito; ME: membrana; CE: cerdas; EL: elevação; DE: denticulo. Barras de escala: (C e F) = 20 μm ; (A, B, D, E, G e H) = 100 μm .

DISCUSSÃO

Uma parte da população de *U. omissa* é constituída por indivíduos que exibem intersexualidade externa (gonóporos e pleópodos) e interna (ductos gentais). No entanto, as análises histológicas realizadas não evidenciaram a presença simultânea de gametas masculinos e femininos na amostra estudada, ou seja, a ocorrência de alguma forma de hermafroditismo. Por esse motivo os dados obtidos indicam que a população estudada de *U. omissa* é gonocórica com machos e fêmeas intersexuados.

Aproximadamente vinte por cento da população (n=45) de *U. omissa* apresentou machos e fêmeas intersexuados. A presença de indivíduos que exibem gonóporos femininos e masculinos simultaneamente foi observada na espécie (Williams, 1993; Almeida, 2009) e em outras espécies de Gebiidea, exclusivamente em Upogebiidae. Machos intersexuados de *U. omissa* tinham gonóporos supernumerários, mas não possuíam o PL1, assim como observado em *U. thistlei* (Williams, 1986), *A. edulis* (Hhoc-Ho & Chan, 1992), *U. spinigera* (Smith, 1871), *U. snelliusi* (Sakai et al., 2004) e *U. pugettensis* (Asson et al., 2017). Já as fêmeas intersexuadas de *U. omissa* apresentavam o PL1, semelhante ao observado em *P. edentata* (Lin et al., 2001) e *U. spinigera* (Smith, 1871). No entanto, em dois casos o sexo dos intersexuados não foi identificado como em *A. spinifrons* (Sakai, 1984) e *U. stellata* (Pinn et al., 2001). A intersexualidade externa em Upogebiidae não se limitou apenas aos gonóporos, e foi também observada nos pleópodos como em *U. deltaura* (Tunberg, 1986), *U. bowerbankii* (Sakai et al., 2004), *U. darwinii* (Sakai et al., 2004) e *A. edulis* (Lin, 1994). Nesses casos foram encontrados indivíduos com gonóporos masculinos e o PL1, apêndice característico das fêmeas em Upogebiidae que é utilizado durante a incubação de ovos (Dworschak et al., 2012). Essa condição

também foi observada em um dos machos de *U. omissa*, que possuía o primeiro par de pleópodos longo, semelhante ao observado nas fêmeas ovígeras. É possível que alguma anormalidade relacionada à atividade da glândula androgênica desse macho tenha provocado o desenvolvimento desse carácter sexual feminino. Segundo Barki et al. (2006), a redução da hormônio androgênico pode resultar em desmasculinização.

Machos e fêmeas “normais” da população de *U. omissa* foram identificados de acordo com a presença de gonóporos no coxopodito do terceiro e quinto par de pereiópodos, respectivamente (Dworschak et al., 2012). Como a maioria dos indivíduos intersexuados apresentaram gonóporos femininos e masculinos, a identificação do sexo só foi possível através da análise do primeiro par de pleópodos. Em relação ao macho encontrado com intersexualidade nos pleópodos, apesar da existência do PL1, a presença exclusiva de gonóporos masculinos permitiu classificá-lo como macho. O reconhecimento do sexo dos intersexuados foi suportado pela análise da anatomia interna desses indivíduos.

A maturidade sexual em crustáceos pode ser entendida como um conjunto de transformações morfológicas, fisiológicas e comportamentais em que indivíduos jovens ou imaturos atingem a capacidade de se reproduzir (Hartnoll, 1985). A maturidade sexual pode ser estimada através da maturidade morfológica, crescimento relativo, maturação gonadal, maturidade funcional e observações comportamentais de corte e cópula (Hartnoll, 1974; Sampedro et al., 1997; Carvalho et al., 2011).

A análise da presença/ausência e morfologia do primeiro par de pleópodos das fêmeas “normais” de *U. omissa* possibilitou observar a ontogenia e conseqüentemente as transformações morfológicas sofridas nesse carácter sexual

secundário. A maturidade sexual morfológica é definida pelo desenvolvimento de caracteres sexuais secundários (Conan et al., 2001) e os resultados sugerem que fêmeas menores, com CC variando de 3,2 mm a 5,1 mm, são imaturas, pois estas não possuem o PL1. O momento no qual ocorre o desenvolvimento destes caracteres é chamado de muda da puberdade (Hartnoll, 1969). Com base nos resultados obtidos, esta possivelmente ocorre nas fêmeas de *U. omissa* entre 4,3 mm a 6,2 mm de CC, coincidindo com o intervalo no qual observou-se o PL1 curto. Após sucessivas mudas, ocorre aumento do tamanho corporal e também do comprimento do PL1, geralmente por volta de 4,8 mm a 9,9 mm de CC, onde é possível perceber o PL1 longo, ou seja, as fêmeas já atingiram a maturidade sexual e estão aptas para à reprodução. O surgimento de cerdas ovígeras no PL1 das fêmeas de *U. omissa* ocorreu entre 5,5 mm e 9,4 mm de CC, onde as mesmas já estão aptas para carregar os ovos sob o abdome. Tucker (1930) também encontrou cerdas ovígeras em fêmeas maduras de *Upogebia littoralis* Risso, 1816. Ele considera que essas estruturas são desenvolvidas durante o período reprodutivo, seja em fêmeas maduras que carregam ovos, que estão próximas da desova, ou nas que tiveram desova recente.

A morfologia do sistema reprodutor de *U. omissa* parece diferir em alguns aspectos da morfologia observada em outras espécies de camarões escavadores. Machos “normais” e intersexuados de *U. omissa* possuem testículos que se estendem do cefalotórax, desde a região posterior do estômago, até no máximo o quarto segmento pleonal, diferentemente do observado nos calianassídeos *Callichirus major* e *Lepidophthalmus louisianensis* Schmitt, 1935, onde os testículos localizam-se apenas no pleon (Le Blanc, 2002; Dworschak et al., 2012; Souza et al., 2017; Souza et al., 2018; Hernáez, 2018). As fêmeas “normais” e intersexuadas de

U. omissa apresentaram lobos ovarianos com comprimentos similares, semelhante ao observado nas fêmeas de *U. major* (Kang et al., 2008). No entanto, os calianassídeos *C. seilacheri* e *L. louisianensis* possuem um ovário mais curto que o outro (Le Blanc, 2002; Hernáez et al., 2018).

A intersexualidade geralmente se limita apenas à morfologia externa, mas também pode ser manifestada nos caracteres sexuais primários como observado em quatro fêmeas intersexuadas de *U. omissa* que, além da presença de um par de ovidutos, apresentaram um vaso deferente desembocando no coxopodito do quinto par de pereiópodos. Um relato intrigante sobre a intersexualidade interna foi observado por Runnström (1925) em *U. stellata*. Ele encontrou dois machos intersexuados com gonóporos femininos e masculinos. No entanto, em um dos machos a dissecação revelou à existência de um filamento fino, do lado direito do testículo, com lúmen definido, descendo até o P3, provavelmente um oviduto. A mesma estrutura foi verificada do lado esquerdo do segundo macho. Tucker (1930) examinou dois machos de *U. stellata* coletados no Atlântico Norte em Salcombe, Reino Unido, e percebeu que na região posterior dos testículos havia oócitos grandes e bem desenvolvidos. No entanto, não observou formação de vitelo. A presença de gonóporos supranumerários e a produção de oócitos nos testículos de machos de *U. stellata* possivelmente é um caso de hermafroditismo não funcional, que Tucker (1930) na época considerou como tendência ao hermafroditismo.

Vários autores registraram machos de *U. major* no Pacífico Norte, Japão, com uma parte ovariana na sua gônada, o que eles chamaram de “parte ovariana do testículo” (Ishikawa 1891; Tucker, 1930; Oka, 1941, Kinoshita et al., 2003). No entanto, nenhuma conclusão sobre esse fenômeno foi encontrada durante esse período. Alguns casos mais recentes de intersexualidade interna em Axiidea e

Gebiidea têm sido associados ao hermafroditismo como em *U. major* e em *C. major*, pois a gônada dos machos é dividida em uma seção posterior ovariana e uma seção anterior testicular, ou seja, um ootestículo (Kang et al., 2008; Souza et al., 2017; Souza et al., 2018). Na população de *U. major* da Baía de Kasaoka, Okayama, Japão, todos os machos apresentavam essa morfologia (Kang et al., 2008). Já na população de *C. major* da Praia do Corujão, Espírito Santo, Brasil, foram encontrados 27 machos com a gônada mista (Souza et al., 2018). Análises histológicas mostraram a existência de oócitos maduros na gônada masculina, assim como os encontrados nos ovários maduros de fêmeas dessas espécies (Kang et al., 2008; Souza et al., 2017; Souza et al., 2018). Assim, estudos realizados em amostras de *U. major* e *C. major* revelaram ocorrência de indivíduos hermafroditas, pois atendem ao conceito de hermafroditismo, que é a produção de gametas femininos e masculinos simultaneamente pelo mesmo indivíduo. No entanto, a ausência de gonóporos femininos e ovidutos enquadram essas populações estudadas como hermafroditas não funcionais, já que os oócitos maduros não podem ser liberados.

A distribuição das formas sexuais por tamanho demonstra a presença de machos intersexuados de *U. omissa* ocorrendo em tamanhos intermediários, numa espécie de faixa de transição, que vai de 4,0 a 9,5 mm, diferentemente das fêmeas intersexuadas que ocorrem exclusivamente nas maiores classes de tamanho, de 6,5 a 9,5 mm. A frequência de machos intersexuados aumenta até o ápice na classe de 7,0 a 7,5 mm. Ou seja, machos intersexuados adquirem gonóporos supernumerários antes, em idades mais precoces que às fêmeas intersexuadas. Essas características poderiam indicar a ocorrência de mudança de sexo na população, visto que em espécies protândricas as fêmeas geralmente são maiores que os machos (Turra,

2004). Além disso, a existência de machos e fêmeas “normais” em todas as classes de tamanho poderia sugerir a presença de machos e fêmeas primários na população. No entanto, indícios de hermafroditismo funcional ou não funcional nas gônadas de *U. omissa* não foram encontrados nas análises morfológicas realizadas.

Durante o desenvolvimento embrionário na classe Malacostraca existem primórdios de glândula androgênica, gônadas, gonodutos e caracteres sexuais secundários de ambos os sexos (Katakura, 1989). Através de programação genética, o sexo é determinado (Katakura, 1989; Hasegawa et al., 1993). Em machos genéticos, a glândula androgênica se desenvolve, sintetiza e secreta o hormônio androgênico que atua nos primórdios, promovendo o desenvolvimento dos testículos e vasos deferentes e posteriormente dos caracteres sexuais secundários masculinos. Nas fêmeas genéticas, o primórdio da glândula androgênica não se desenvolve e o hormônio androgênico não é sintetizado, não atuando sobre os primórdios. Assim, na ausência do hormônio androgênico ocorre o desenvolvimento dos ovários e ovidutos, e em seguida dos caracteres sexuais secundários femininos. Dessa forma, a diferenciação sexual em Malacostraca é controlada pela presença ou ausência do hormônio androgênico ativando ou inativando os primórdios (Katakura, 1989; Hasegawa et al., 1993).

Fêmeas jovens do isópodo *Armadillidium vulgare* Latreille, 1804 receberam várias injeções de hormônio androgênico que induziram a masculinização de características internas e externas, mas o desenvolvimento dos ovidutos não foi inibido até a quarta muda pós-embrionária (Katakura, 1989; Hasegawa et al., 1993). Os autores perceberam que os primórdios do sistema reprodutor de *A. vulgare* são altamente sensíveis a esse hormônio nos estágios iniciais do desenvolvimento pós-embrionário. Segundo Katakura (1989), os primórdios perdem a sensibilidade ao

hormônio androgênico em fases mais avançadas, quando o receptor do hormônio parece desaparecer. A implantação da glândula androgênica em fêmeas maduras de *A. vulgare* não induziu o desenvolvimento dos testículos, mas promoveu masculinização de caracteres sexuais externos, desenvolvimento de vasos deferentes e inibição da maturação ovariana (Hasegawa et al., 1993). Ou seja, existe um período de sensibilidade dos primórdios ao hormônio androgênico que certamente ocorre em outros Malacostraca (Sagi et al., 1997).

Machos e fêmeas intersexuados de *U. omissa* foram maiores que indivíduos “normais” de seus respectivos sexos, com machos intersexuados aproximando-se das fêmeas normais, ou seja, a intersexualidade na população de *U. omissa* ocorre na fase adulta. Segundo Ford (2012), a intersexualidade pode surgir durante perturbações da atividade do hormônio da glândula androgênica em estágios posteriores ou na idade adulta. Sugerimos que desregulações endócrinas, ou seja, uma interrupção na glândula androgênica pode possibilitar o desenvolvimento de gonóporos femininos observado nos machos intersexuados. Segundo Barki et al. (2006), a redução do hormônio androgênico resulta em desmasculinização. Já em relação às fêmeas intersexuadas, um atraso na diferenciação da glândula androgênica após o período de sensibilidade, ou seja, na fase madura, poderia não propiciar o desenvolvimento dos primórdios dos testículos, mas poderia explicar o surgimento dos vasos deferentes e gonóporos masculinos como observado em *A. vulgare* (Katakura, 1989; Hasegawa et al., 1993).

As fêmeas de *U. omissa* apresentaram maior tamanho corporal que os machos, evidenciando dimorfismo sexual relacionado ao tamanho. Machos menores que as fêmeas também foram observados na população de *U. omissa* de Sergipe, no nordeste do Brasil, e de *U. stellata* na Escócia (Pinn et al., 2001; Santos et al.,

2018). As fêmeas geralmente investem mais energia no crescimento somático que os machos quando seu sucesso reprodutivo depende de atingir um tamanho corporal maior (Hernández, 2018). Em *U. omissa*, machos e fêmeas apresentaram quelípodos com tamanhos semelhantes, diferentemente do observado em *U. stellata*, onde os machos exibiram quelípodos mais robustos que as fêmeas (Pinn et al., 2001). Nos decápodos, o dimorfismo sexual relacionado aos quelípodos geralmente está associado ao sistema de acasalamento. Espécies onde os machos possuem quelas maiores que as fêmeas são caracterizadas por apresentar sistemas de acasalamento temporário envolvendo defesa de fêmeas ou competição por fêmeas. Machos com quelas similares em tamanho às das fêmeas são frequentemente observadas em sistemas monogâmicos (Bauer, 2004; Bauer et al., 2014; Correa & Thiel, 2003). No entanto essa característica parece ser variável entre as espécies de *Upogebia* (Dworschak & Pervesler, 1988).

As pleuras, esternitos e leque caudal indicaram dimorfismo sexual em *U. omissa*. As fêmeas possuem essas estruturas mais desenvolvidas que os machos. Como as fêmeas incubam ovos nos abdome, as estruturas pleonais tendem a ser mais largas como uma estratégia reprodutiva, possivelmente a fim de ter mais espaço no abdome para acomodar os ovos (Pereira et al., 2017).

Não foram observadas diferenças significativas entre a morfologia dos gonóporos entre as diferentes formas sexuais. A presença de uma membrana aparentemente flexível cobrindo as aberturas genitais, mesmo as de gonóporos supernumerários de indivíduos intersexuados, sugere que a funcionalidades destes, diferentemente do que foi observado na morfologia interna, onde não foi encontrado nenhuma gônada com ambos os gametas nos indivíduos intersexuados.

3 CONCLUSÃO GERAL

Em conclusão, de alguns dos resultados obtidos serem sugestivos de ocorrência de mudança de sexo, nenhum indício anatômico ou histológico de hermafroditismo funcional ou não funcional foi verificado nas estruturas reprodutivas internas em *U.omissa*. A intersexualidade de *U. omissa* pode estar relacionada a problemas na atividade da glândula androgênica, responsável pela maturação e definição dos caracteres sexuais primários e secundários da espécie.

REFERÊNCIAS

- ALMEIDA, A.O. **Composição taxonômica e zoogeografia de crustáceos decápodos marinhos e estuarinos da Bahia, Brasil**. Tese (Doutorado em Oceanografia) – Universidade Federal de Pernambuco. Recife. 2009.
- ALMEIDA, A.O.; BUCKUP, L. Aspectos anatômicos e funcionais do aparelho reprodutor de *Parastacus brasiliensis* (von Martens) (Crustacea, Decapoda, Parastacidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 14, n. 2, p. 497–509, 1997.
- ALMEIDA, A.O.; BUCKUP, L. Occurrence of protandric hermaphroditism in a population of the neotropical freshwater crayfish *Parastacus brasiliensis* (Parastacidae). **Journal of Crustacean Biology**, v. 20, n. 2, p. 224–230, 2000.
- AOTO, T. Sexual phases in the prawn, *Pandalus kessleri* Czerniavski, with special reference to the reversal of sex. Journal of the Faculty of Science Hokkaido University Series VI. **Zoology**, v. 11, n. 1, p. 1-20, 1952.
- ASSON, D.; CHAPMAN, J.W.; DUMBAULD, B.R. No evidence that the introduced parasite *Orthione griffenis* Markham, 2004 causes sex change or differential mortality in the native mud shrimp, *Upogebia pugettensis* (Dana, 1852). **Aquatic Invasions**, v. 12, n. 2, p. 213–224, 2017.
- AYAKI, T., KAWAUCHINO, Y., NISHIMURA, C., ISHIBASHI H.; ARIZONO, K. Sexual disruption in the freshwater crab (*Geothelphusa dehaani*). **Integrative and Comparative Biology**, v. 45, n. 1, p. 39–42, 2005.
- BAEZA, J.A. Protandric simultaneous hermaphroditism in the shrimps *Lysmata bahia* and *L. intermedia*. **Invertebrate Biology**, v. 127, n.2, p. 181–188, 2008.
- BAILEY-BROCK, J.H.; MOSS, S.M. Penaeid taxonomy, biology and zoogeography, p. 9-27. In: Fast A.W. and Lester L.J. (Eds). Marine shrimp culture: principles and practices. **Developments in aquaculture and fisheries science**, v. 23. Elsevier Science Publisher B.V., The Netherlands. 1992.
- BAUER, R.T. Sex change and life history pattern in the shrimp *Thor mannigi* (Decapoda: Caridea): a novel case of partial protandric hermaphroditism. **Biological Bulletin**, v. 170, p. 11–31, 1986.
- BAUER, R.T. Simultaneous hermafroditism in caridean shrimps: a unique and puzzling sexual system in the Decapoda. **Journal of Crustacean Biology**, v. 20, n. 2, p. 116-128, 2000.
- BAUER, R.T. **Remarkable shrimps: natural history and adaptations of the carideans**. USA: University of Oklahoma Press, 2004.
- BAUER, R.T. Same sexual system but variable sociobiology: evolution of protandric simultaneous hermaphroditism in *Lysmata* shrimps. **Integrative and Comparative Biology**, v. 46, n. 4, p. 430-438, 2006.

- BAUER, R.T.; HOLT, G.J. Simultaneous hermaphroditism in the marine shrimp *Lysmata wurdemanni* (Caridea: Hippolytidae): an undescribed sexual system in the decapod Crustacea. **Marine Biology**, v.132, p. 223-235, 1998.
- BAUER, R.T., OKUNO, J.; THIEL, M. Inferences on mating and sexual systems of two Pacific *Cinetorhynchus* shrimps (Decapoda, Rhynchocinetidae) based on sexual dimorphism in body size and cheliped weaponry. **ZooKeys**, v. 457, p.187–209, 2014.
- BERTICS, V.J.; SOHM, J.A.; TREUDE, T.; CHOW, C.T.; CAPONE, D.G.; FUHRMAN, J. A.; ZIEBIS, W. Burrowing deeper into benthic nitrogen cycling: the impact of bioturbation on nitrogen fixation coupled to sulfate reduction. **Marine Ecology Progress Series**, v. 409, p. 1–15, 2010.
- BOUCHON, D.; RIGAUD, T.; JUCHAULT, P. Evidence for widespread *Wolbachia* infection in isopod crustaceans: Molecular identification and host feminization. **Proc R Soc Lond B** 265, n. 1401, p. 1081-1090, 1998.
- BROOK, H.J.; RAWLINGS, T.A.; DAVIES, R.W. Protogynous sex change in the intertidal isopod *Gnorimosphaeroma oregonense* (Crustacea: Isopoda). **Biological Bulletin**, v. 187, n. 1, p. 99-111, 1994.
- BRUSCA, R.C.; MOORE, W.; SHUSTER, S.M. **Invertebrados**. 3ª Edição. Brasil: Guanabara koogan, 2018.
- CARVALHO, E.A.; CARVALHO, F.L.; COUTO, E.C.G. Maturidade sexual em *Callinectes ornatus* Ordway, 1863 (Crustacea: Decapoda: Portunidae) no litoral de Ilhéus, BA, Brasil. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 51, n. 24, p. 367-372, 2011.
- CHACUR, M.M.; NEGREIROS-FRANSOZO, M.L. Aspectos biológicos do camarão-espinho *Exhippolysmata oplophoroides* (Holthuis, 1948) (Crustacea, Caridea, Hippolytidae). **Revista brasileira de Biologia**, v.59, n. 1, p. 173-181, 1999.
- CHARNIAUX-COTTON, H. Hermaphroditism and gynandromorphism in malacostracan Crustacea. In: REINBOTH, R (ed). Intersexuality in the animal kingdom. New York: **Springer-Verlag**, p. 91-105, 1975.
- CHARNIAUX-COTTON, H.; PAYEN, G. Sexual differentiation. In: BLISS D.E., MANTEL L.H. (eds). The biology of Crustacea. **Vol. 9. Integument, pigments, and hormonal processes**. New York: Academic Press, p. 217-299, 1985.
- COELHO, V.R., COOPER, R.A.; RODRIGUES, S.A. Burrow morphology and behavior of the mud shrimp *Upogebia omissa* (Decapoda: Thalassinidea: Upogebiidae). **Marine Ecology Progress Series**, v. 200, p. 229–240, 2000.
- CORREA, C.; THIEL, M. Mating systems in caridean shrimp (Decapoda: Caridea) and their evolutionary consequences for sexual dimorphism and reproductive biology. **Revista Chilena de Historia Natural**, v. 76, n. 2, p. 187-203, 2003.

COSTA-SOUZA, A.C.; SOUZA, J.R.B.; ALMEIDA, A.O. Growth, sexual maturity and dimorphism in six species of snapping shrimps of the genus *Alpheus* (Decapoda: Alpheidae). **Thalassas**, v.35, p. 1-14, 2019.

DE GRAVE, S.; PENTCHEFF, N.D.; AHYONG, S.T.; CHAN, T.; CRANDALL, K. A.; DWORSCHAK, P.C.; FELDER, D.L.; FELDMANN, R.M.; FRANSEN, C.H.J.M.; GOULDING, L.Y.D.; LEMAITRE, R.; LOW, M.E.Y.; MARTIN, J.W.; NG, P. K. L.; SCHWEITZER, C.E.; TAN, S.H.; TSHUDY, D.; WETZER, R. "A Classification of Living and Fossil Genera of Decapod Crustaceans." **Raffles Bulletin of Zoology**, n. 21, p. 1–109, 2009.

DWORSCHAK, P.C. A new species of ghost shrimp from the Gulf of Aqaba (Crustacea: Decapoda: Callinassidae). **Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien (B)**, v. 104, p. 415–428, 2003.

DWORSCHAK, P.C.; FELDER, D.L.; TUDGE, C.C. Infraorders Axiidea de Saint Laurent, 1979 and Gebiidea de Saint Laurent, 1979 (formerly known collectively as Thalassinidea). In: SCHRAM, F.R.; VAUPEL KLEIN von J.C.; FOREST J.; CHARMANTIER-DAURES, M. (eds), **Treatise on Zoology - Anatomy, Taxonomy, Biology: The Crustacea**, Brill, Leiden, v. 9, p. 109–219, 2012.

FANTUCCI, M.Z., BIAGI, R.; MANTELATTO, F.L. Intersexuality in the western Atlantic hermit crab *Isocheles sawayai* (Anomura: Diogenidae). **Marine Biodiversity Records**, v.1, p. 1–3, 2007.

FELDER, D.L. Diversity and ecological significance of deep burrowing macrocrustaceans in coastal tropical waters of the Americas (Decapoda: Thalassinidea). **Interciencia**, v. 26, n.10, p. 440–449, 2001.

FERREIRA, L.A.A. Intersexuality in the porcellanid crab *Pisidia longicornis* (Crustacea: Decapoda: Anomura: Porcellanidae). **Zoologia**, v. 32, n. 2, p. 176–178, 2015.

FERREIRA, L.A.A. New records of intersexuality in porcelain crabs (Crustacea: Decapoda: Anomura: Porcellanidae). **Naulpius**, v. 26, 2018.

FERREIRA, L.; GUZMÁN, G. Primer registro de intersexualidad en *Porcellana platycheles* (Pennant, 1777) (Decapoda: Anomura: Porcellanidae). **Latin American Journal of Aquatic Research**, v. 41, n. 3, p. 606–610, 2013.

FORD, A.T. Intersexuality in Crustacea: an environmental issue? **Aquatic toxicology**, v. 108, p. 125–129, 2012.

GARTH, J.S.; ABBOTT, D.P. BRACHYURA: The true crabs. In: MORRIS, R.H.; ABBOTT, D.P.; HADERLIE, E.C. (eds), **Intertidal Invertebrates of California**, Stanford University Press, Stanford, p. 592–630, 1980.

GHISELIN, M.T. The evolution of hermaphroditism among animals. **Q. Rev. Biol.**, v. 44, n. 2, p.189-208, 1969.

GINSBURGER-VOGEL, T. Intersexuality in *Orchestia mediterranea* Costa, 1853, and *Orchestia aestuarensis* Wildish, 1987 (Amphipoda): a consequence of hybridization or parasitic infestation? **Journal of Crustacean Biology**, v. 11, n. 4, p. 530–539, 1991.

GRIFFIS, R.B.; SUCHANEK, T.H. A model of burrow architecture and trophic modes in thalassinidean shrimp (Decapoda: Thalassinidea). **Marine Ecology Progress Series**, v.79, p. 171–183, 1991.

HARTNOLL, R.G. Variation in growth pattern between some secondary sexual characters in crabs (Decapoda, Brachyura). **Crustaceana**, v. 27, p.131-136, 1974.

HARTNOLL, R.G. The determination of relative growth in Crustacea. **Crustaceana**, v. 34, n. 3, p. 281-293, 1978.

HARTNOLL, R.G. Growth, sexual maturity and reproductive output. In: WENNER, A.M. (ed.), **Factors in adult growth**, Rotterdam, A.A. Balkema, p. 101-128, 1985.

HENSHAW, J.M. Protandrous hermaphroditism. In: VONK, J.; SHACKELFORD, T.K. (eds.), **Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior**, Springer, Switzerland. 2018.

HERNÁNDEZ, P. **Estado taxonômico e história de vida de *Callichirus seilacheri* (Bott, 1955) (Decapoda, Axiidea, Callianassidae) na costa do Pacífico Leste: ecologia reprodutiva em ambientes tropicais e relação entre a abundância e a variabilidade latitudinal dos atributos populacionais na costa do Chile**, São Paulo: Universidade de São Paulo, 2014.

HERNÁNDEZ, P. An update on reproduction in ghost shrimps (Decapoda: Axiidea) and mud lobsters (Decapoda: Gebiidea). Chapter 11. In: TÜRKÖĞLU, M.; ONAL, U.; İSMEN, A. (eds), **Marine Ecology- Biotics and Abiotics Interations**, IntechOpen, pp. 231–253, 2018.

HERNÁNDEZ, P.; GRANDA-RODRÍGUEZ, H., RIO, J.P.P., PINHEIRO, M.A.A. Morphological remarks in the ghost shrimp *Callichirus seilacheri* (Bott, 1955) (Decapoda, Callianassidae). **Boletim do Instituto de Pesca**, v. 44, n.1, p. 91–99, 2018.

ISHIKAWA, C. On the formation of eggs in the testis of *Gebia major* De Haan. **Zoologischer Anzeiger**, v.14, p. 70–72, 1891.

JAMIESON, B.G.M.; TUDGE, C.C. Crustacea-Decapoda. In: JAMIESON, B.G.M. (ed.), **Reproductive Biology of Invertebrates**, 9 (C), **Progress in Male Gamete Ultrastructure and Phylogeny**, John Wiley & Sons, Chichester, p. 1-95, 2000.

JUNQUEIRA, L.C.U., JUNQUEIRA, L.M.M.S. **Técnicas básicas de citologia e histologia**. 1ª Edição. Instituto de Ciências Biomédicas e Faculdade de Medicina, Universidade de São Paulo. Editora Santos, 1983.

KANG, B.J.; NANRI, T.; LEE, J.M.; SAITO, H.; HAN, C.-H.; HATAKEYAMA, M.; SAIGUSA, M. Vitellogenesis in both sexes of gonochoristic mud shrimp, *Upogebia major* (Crustacea): Analyses of vitellogenin gene expression and vitellogenin processing comparative. **Biochemistry and Physiology Part B Biochemistry and Molecular Biology**, v.149, n. 4, p. 589–598, 2008.

KATAKURA, Y. Endocrine and genetic control of sex differentiation in the Malacostracan Crustacea, **Invertebrate Reproduction & Development**, v.16, p. 177-182, 1989.

KINOSHITA, K., NAKAYAMA, S., FUROTA, T. Life Cycle Characteristics of the Deep-Burrowing Mud Shrimp *Upogebia Major* (Thalassinidea: Upogebiidae) on a Tidal Flat Along the Northern Coast of Tokyo Bay, **Journal of Crustacean Biology**, v. 23, n. 2, p. 318 -327, 2003.

LEBLANC, L.A. **Observations on reproductive behavior and morphology in the ghost shrimp *Lepidophthalmus louisianensis* (Schmitt, 1935) (Decapoda: Thalassinidea: Callinassidae)**. Lafayette: The University of Louisiana at Lafayette, 2002.

LIN, F.J., NGOC-HO, N.; CHAN, T.Y. A new species of mud-shrimp of the genus *Upogebia* Leach, 1814 from Taiwan (Decapoda: Thalassinidea: Upogebiidae). **Zoological Studies**, v. 40, n. 3, p.199–203, 2001.

MAZUROVÁ, E.; HILSCHEROVÁ, K.; ŠÍDLOVÁ-ŠTĚPÁNKOVÁ, T.; KÖHLER, H.R.; TRIEBSKORN, R.; JUNGSMANN, D.; GIESY, J.P.; BLÁHA, L. Chronic toxicity of contaminated sediments on reproduction and histopathology of the crustacean *Gammarus fossarum* and relationship with the chemical contamination and in vitro effects. **Journal of Soils and Sediments**, v. 10: p. 423-433, 2010.

MIERS, E.J. Crustacea (Brachyura). Part I. The collections from Melanesia. Part II. The collections from the western Indian Ocean. In: **Report on the zoological collections made in the Indo-Pacific Ocean during the voyage of H.M.S. "Alert", 1881–1882**, London, p. 178–322, 1884.

NANRI, T., FUKUSHIGE, M., UBALDO, J.P., KANG, B.J., MASUNARI, N., TAKADA, Y., HATAKEYAMA, M.; SAIGUSA, M. Occurrence of abnormal sexual dimorphic structures in the gonochoristic crustacean, *Upogebia major* (Thalassinidea: Decapoda) inhabiting mud tidal flats in Japan. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 91, p. 1049–1057, 2011.

NHOC-HO, N. *Austinogebia*, a new genus in the *Upogebiidae* and rediagnosis of its close relative, *Gebiacantha* Ngoc-Ho, 1989 (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea). In: PAULA, J.P.M., FLORES, A.A.V., FRANSEN C.H.J.M. (eds), **Advances in Decapod Crustacean Research**, Hydrobiologia, Dordrecht, p. 47-58, 2001.

NGOC-HO, N.; CHAN, T.Y. *Upogebia edulis*, new species, a mud-shrimp (Crustacea: Thalassinidea: Upogebiidae) from Taiwan and Vietnam, with a note on polymorphism in the male first pereopod. **Raffles Bulletin of Zoology**, v. 40, n. 1, p. 33–44, 1992.

NIELSEN, S.O. The effects of the rhizocephalan parasites *Peltogaster paguri* Rathke and *Gemmosaccus sulcatus* (Lilljeborg) on five species of paguridan hosts (Crustacea, Decapoda). **Sarsia North Atlantic Marine Science**, v. 42, p.17-32, 1970.

OLIVEIRA, D.B.; MARTINELLI-LEMOES, J.M.; ABRUNHOSA, F.A. The complete larval development of the mud shrimp *Upogebia vasquezii* (Gebiidea: Upogebiidae) reared in the laboratory. **Zootaxa**, v.3826, n. 3, p. 517-543, 2014.

OLIVEIRA, M.V. **Sistema sexual e produção de embriões no camarão estuarino *Salmones carvachoi* Anker, 2007 (Crustacea: Decapoda: Alpheidae)**. Ilhéus: Universidade Estadual de Santa Cruz, 2018.

OLMSTEAD, A.W.; LEBLANC, G.A. The environmental-endocrine basis of gynandromorphism (Intersex) in a crustacean. **Int. J. Biol. Sci.** v. 3, n. 2, p. 77-84, 2007.

OKA, T.B. Oocyte-like cells in the ovarian part of the testis of *Gebia major*. **Journal of the Faculty Science**, v. 5, p. 265–289, 1941.

PEREIRA, R.T., ALMEIDA, AC., TEIXEIRA, G.M., BUENO, A.A.P.; FRANSOZO, A. Reproductive strategy of the shrimp *Nematopalaemon schmitti* (Decapoda, Caridea, Palaemonoidea) on the southeastern coast of Brazil. **Nauplius**, v. 25, p. 1-8, 2017.

PILLAY, D.; BRANCH, G.M. Bioengineering effects of burrowing thalassinidean prawns on marine soft-bottom ecosystems. **Oceanography and Marine Biology: An Annual Review**, 49, p.137–192, 2011.

PINN, E.H.; ATKINSON, R.J.A.; ROGERSON, A. Sexual dimorphism and intersexuality in *Upogebia stellata* (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea). **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, 81: 1061–1062, 2001.

RASBAND, W.S. **ImageJ: image processing and analysis in java**. National Institutes of Health, Research Services Branch, Bethesda, 2006.

RIO, J.P.P. **Taxonomia, morfologia reprodutiva e crescimento relativo no camarão-fantasma *Callichirus major* (Say, 1818) (Decapoda: Callinassidae), no sudeste do Brasil**. São Vicente: Universidade Estadual Paulista, 2018.

ROBLES, R.; TUDGE, C.C.; DWORSCHAK, P.C.; POORE, G.C.B.; FELDER, D.L. Molecular phylogeny of the Thalassinidea based on nuclear and mitochondrial genes. In: Martin, J.W., Crandall, K.A. & Felder, D.L. (Eds.), **Decapod crustacean phylogenetics**. Crustacean. London and New York: CRC Press, v.18, p. 309–326, 2009.

RUDOLPH, E. Partial protandric hermaphroditism in the burrowing crayfish *Parastacus nicoleti* (Philippi, 1882) (Decapoda: Parastacidae). **Journal of Crustacean Biology**, v. 15, p. 720–732, 1995.

RUDOLPH, E.; ALMEIDA, A. On the sexuality of South American Parastacidae (Crustacea, Decapoda). **Invertebrate Reproduction & Development**, v.37, n. 3, p. 249–257, 2000.

RUDOLPH, E.; VERDI, A.; TAPIA, J. Intersexuality in the burrowing crayfish *Parastacus varicosus* Faxon, 1898 (Decapoda, Parastacidae). **Crustaceana**, v. 74, n. 1, p. 27–37, 2001.

RUDOLPH, E.H.; RETAMAL, F.A.; MARTÍNEZ, A.W. Partial Protandric Hermaphroditism in the Burrowing Crayfish *Virilastacus rucapihuelensis* Rudolph and Crandall, 2005 (Decapoda, Parastacidae). **Journal of Crustacean Biology**, v. 27, n.2, p. 229-24, 2007.

SAGI, A.; KHALAILA, I.; BARKI, A.; HULATA, G.; KARPLUS, I. Intersex red claw crayfish, *Cherax quadricarinatus* (von Martens): functional males with pre-vitellogenic ovaries. **Biological Bulletin**, v.190, n. 1, p.16-23, 1996.

SAKAI, K. A new record of *Upogebia spinifrons* (Haswell, 1882) (Decapoda, Thalassinidea) from Naruto, Japan, showing possible hermaphroditism. **Crustaceana**, v. 47, n. 2, p. 209–214, 1984.

SAKAI, K. UPOGEBIIDAE OF THE WORLD (DECAPODA, THALASSINIDEA). **Crustaceana Monographs**, v. 6, p. 1-185, 2006.

SAKAI, K.; HIRANO, Y.; SAIGUSA, M. A New Record of *Upogebia snelliusi* Ngoc-Ho, 1989 (Thalassinidea, Upogebiidae) from Iriomote Island, Ryukyus, Japan. **Crustaceana**, v. 77, n. 6, p. 741-749, 2004.

SAMPEDRO, M.P.; FERNÁNDEZ, L.; FREIRE, J.; GONZÁLEZ GURRIARÁN, E. Fecundity and reproductive output of *Pisidia longicornis* (Decapoda, Anomura) in the Ría de Arousa (Galicia, NW Spain). **Crustaceana**, v. 70, n.1, p. 95-109, 1997.

SANT'ANNA, B.S.; TURRA, A.; ZARA, F.J. Simultaneous activity of male and female gonads in intersex hermit crabs. **Aquatic Biology**, v.10, p. 201–209, 2010.

SANTOS, R.C.; SILVA, L.F.S.; SANTOS, B.; MOTTA, J.M.; ALVES, D.F.R. Population structure and fecundity of *Upogebia omissa* (Decapoda: Gebiidea: Upogebiidae) in an estuarine region in Sergipe, northeastern Brazil. **Pesquisa e Ensino em Ciências Exatas e da Natureza**, v. 2, n. 2, p. 95–104, 2018.

SHIMODA, K.; WARDIATNO, Y.; KUBO, K.; TAMAKI, A. Intraspecific behaviors and major cheliped sexual dimorphism in three congeneric callinassid shrimp. **Marine Biology**, v. 146, n. 3, p. 543-557, 2005.

SOUZA, T.L.; BRAGA, A.A.; LÓPEZ-GRECO, L.S.; NUNES, E.T. Functional morphology of the male reproductive system in *Callichirus major* (Crustacea: Decapoda: Axiidea): Evidence of oocytes in the gonad. **Acta Zoologica**, 119: 1–10, 2017.

- SOUZA, T.L.; BRAGA, A.A.; LÓPEZ GRECO, L.S.; BERTINI, G.; NUNES, E.T. Morphological study for understanding the sexual pattern in ghost shrimp *Callichirus major* (Crustacea: Axiidea). **Acta Zoologica**, p. 1–11, 2018.
- SUBRAMONIAM, T. Sexual systems. In: SUBRAMONIAM, T. (ed.), **Sexual biology and reproduction in crustaceans** (ed.), Academic Press, Cambridge, Massachusetts, p. 57–103, 2017. Cap. 3.
- TAKAHASHI, T.; ARAKI, A.; NOMURA, Y.; KOGA, M.; ARIZONO, K. The Occurrence of Dual-gender Imposex in Japanese Freshwater Crab. **Journal of Health Science**, v. 46, n. 5, p. 376-379, 2000.
- TÓTH, E.; BAUER, R.T. Gonopore sexing technique allows determination of sex ratios and helper composition in eusocial shrimps. **Marine Biology**, v. 151, p. 1875-1886, 2007.
- TUCKER, V.W. On the effects of an epicaridan parasite, *Gyge branchialis*, on *Upogebia littoralis*. **Quarterly Journal of Microscopical Science**, v. 74, p. 1- 118, 1930.
- TUDGE, C.C. **The ultrastructure and phylogeny of anomuran crab spermatozoa**. Queensland: The University of Queensland, 1995.
- TUNBERG, B. Studies on the population ecology of *Upogebia deltaura* (leach) (Crustacea, Thalassinidea). **Estuarine Coastal and Shelf Science**, v. 22, p. 753–765, 1986.
- TURRA, A. Intersexuality in hermit crabs: reproductive role and fate of gonopores in intersex individuals. **Journal of the Marine Biological Association of the UK**, v. 84, p. 757–759, 2004.
- VAZQUEZ, F.J.; LÓPEZ - GRECO, L.S. Intersex females in the red claw crayfish *Cherax quadricarinatus* (Decapoda: Parastacidae). **Revista de Biología Tropical**, 55: 25–31, 2007.
- WILLIAMS, A.B. Mud shrimps, *Upogebia*, from the Eastern Pacific (Thalassinidea: Upogebiidae). **San Diego Society of Natural History, Memoir**, v. 14, p. 1–60, 1986.
- WILLIAMS, A.B. Mud shrimps, Upogebiidae, from the Western Atlantic (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea). **Smithsonian Contributions to Zoology**, v. 544, p.1–77, 1993.
- ZOU, E.; FINGERMAN, M. External features of an intersex fiddler crab, *Uca pugilator* (Bosc,1802) (Decapoda, Brachyura). **Crustaceana**, v. 73, n. 4, p. 417–423, 2000.