

Estructura del aparato reproductor masculino de *Uca uruguayensis* (Decapoda, Ocypodidae)

Elena Irene Cuartas¹ & Ana María Petriella²

1. Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, Funes 3250, 7600, Mar del Plata, Argentina. (ecuartas@mdp.edu.ar)
2. Departamento de Ciencias Marinas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Argentina.

ABSTRACT. Structure of the male reproductive tract of *Uca uruguayensis* (Decapoda, Ocypodidae). The structure of the male reproductive tract was described in *Uca uruguayensis* Nobili, 1901, by using histological methods, scanning electron microscopy techniques, and stereoscopic observations of fresh material. The aim of this work was to establish the functional changes associated with sexual maturation. The morphology of the first (G1) and second (G2) pair of gonopods was described. The male reproductive tract consists of paired organs: testes, and tubular and convoluted vas deferens (VD) ending with a terminal ampoule (TA). The (VD) is composed of three parts: anterior (AVD), medial (MVD) and posterior (PVD). The AVD and MVD are lined by a single layer of cubical cells. The PVD epithelial cells are columnar with elongated nuclei. The terminal ampoule comprises four interconnecting chambers and is externally surrounded by connective tissue. The study of testes and vas deferens at different times along the year suggests that *U. uruguayensis* has a single and continuous reproductive season from December to March. The TA has not been described in other brachyurans and this structure is novel to Brachyura.

KEYWORDS. Male reproductive tract, functional morphology, Crustacea, Brachyura.

RESUMEN. El objetivo de este trabajo es describir las estructuras del sistema reproductor de machos de *Uca uruguayensis* Nobili, 1901 y estudiar los cambios relacionados con la madurez sexual. Se trabajó con observación estereoscópica de material fresco, técnica histológica de rutina y observaciones en Microscopio Electrónico de Barrido. Se incluyó la caracterización de los gonopodos 1 (G1) y 2 (G2). El tracto reproductor del macho se compone de un par de testículos (T), un vaso deferente (VD) tubular y sínuso y una ampolla terminal (AT). El VD tiene tres secciones, la anterior (VDA), la media (VDM) y la posterior (VDP). El VDA y VDM están conformadas por un epitelio simple de células cúbicas. El epitelio del VDP es columnar y con núcleos basales y alargados. El diseño tubular se modifica al ocuparse el lumen del VDP con líquido espermático durante el verano y la musculatura circular se hace más evidente. La porción terminal del VDP se ensancha formando una ampolla (AT) que comprende cuatro cámaras interconectadas. Todas las estructuras están rodeadas de una capa de tejido conectivo de poco espesor. Se identifican las modificaciones observadas en la histología de T y VD, definiendo como más relevantes las observadas desde el mes de noviembre hasta marzo. Estas modificaciones sugieren que *U. uruguayensis* tiene, en la localidad estudiada, una única estación reproductiva durante el verano en esta latitud. La AT, tal como es descripta, es una estructura que hasta el momento no ha sido mencionada para los Brachyura.

PALABRAS CLAVE. Tracto reproductor masculino, morfología funcional, Crustacea, Brachyura.

Uca uruguayensis Nobili 1901, es un cangrejo braquiuro que se distribuye en ambientes estuariales desde Rio de Janeiro hasta la desembocadura del río Quequén en la Provincia de Buenos Aires (SPIVAK *et al.*, 1991; BOSCHI, 2000). En la laguna Mar Chiquita, Argentina ($37^{\circ} 45' S$ $57^{\circ} 26' W$) vive en el supralitoral en el margen externo de los cangrejales donde cava galerías y cuevas en el barro.

A pesar de los trabajos realizados sobre la ecología (SPIVAK *et al.*, 1991), la distribución (BOGAZZI *et al.*, 1999) y su adaptación a la vida terrestre (LUQUET *et al.*, 1992), no hay trabajos, hasta el momento, sobre las modificaciones morfológico-funcionales del aparato reproductor de esta especie, durante la estación productiva.

SPIVAK *et al.* (1991), trabajando en la laguna de mar Chiquita, registraron hembras ovígeras de *U. uruguayensis* sólo en el mes de febrero.

En algunas especies de cangrejos la actividad reproductiva es continua durante todo el año (FEDOSEYEB, 1988); tal es el caso de *Goniopsis cruentata* (Latrelle, 1803) en Brasil (COBO & FRANZOZO, 2003). En otras, como *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) la reproducción se

desarrolla en períodos anuales que pueden variar en duración (DALABONA & LOYOLA & SILVA, 2005).

El carácter adaptativo de la actividad cíclica en la reproducción fue sugerido por CHRISTY (1978). HARTNOLL (2006) sugiere que reproducirse, en brachiuros, involucra patrones de comportamiento o procesos fisiológicos que impactarán en el rendimiento de los individuos; uno de estos patrones sería la coordinación fisiológica entre los sexos.

En los crustáceos el dimorfismo sexual es frecuente, manifestándose en el mayor tamaño del cuerpo y de las pinzas de los quelípedos en los machos (CONLAN, 1991; LEE, 1995), y a veces en el largo de las antenas (THIEL & DUFFY, 2007). En algunos grupos los pleópodos anteriores se modifican con función reproductora (KROL *et al.*, 1992).

Son los Brachyura los que, en general, presentan las estructuras diferenciales más complejas (BAUER, 1986). En el caparazón de algunos Ocypodidae macho y hembra difieren en las crenulaciones suborbitales y en la forma de la base orbital (CRANE, 1975; SHIH *et al.*, 1999). También es característica en los machos de cangrejos la diferenciación de los pleópodos, el primero es tubular y armado y el segundo, en general menor, actúa de pistón

impulsando la masa de espermatóforos hacia el interior de la espermateca (MC LAUGHLIN, 1983; BAUER, 1986; KRONENBERGER *et al.*, 2004).

En el estudio del ciclo reproductivo de una especie no solo es importante reconocer la morfología de las gónadas sino también sus variaciones morfo-funcionales (LEME, 2005). Estas variaciones han sido estudiadas en otros Brachyura con relación a la madurez sexual (HARTNOLL, 1974; LOPEZ *et al.*, 1997) y a la duración del ciclo reproductor (HINSCH, 1988).

En los machos de Brachyura el aparato reproductor está compuesto por un par de testículos simétricos que se conectan vía colectores con los vasos deferentes que comunican con el exterior a través de un conducto eyaculatorio (HARTNOLL, 1968). Dependiendo de la especie, el vaso deferente (VD) presenta entre tres y diez secciones (MC LAUGHLIN, 1983). En un trabajo previo sobre la formación y funcionalidad de los espermatóforos de *U. uruguayensis*, se describió someramente la estructura e histología de los testículos y un análisis preliminar de la zonación del VD (CUARTAS & PETRIELLA, 2007).

En la revisión bibliográfica, se advierte que la nomenclatura empleada para las descripciones varía según los autores. Así, las agrupaciones de células germinales rodeadas por un epitelio escamoso han sido designadas como "acinos" (BURTON, 1995), "acini" (HINSCH, 1988), "lóbulos" (JOHNSON, 1980) o "conductos seminíferos" (MORIYASU *et al.*, 2002) y cistos testiculares (GARCIA & SILVA, 2006). Las células somáticas del testículo han sido denominadas "células acompañantes" (HALEY, 1984), "células epiteliales" (HINSCH, 1988), células "nurse" (KROL *et al.*, 1992), "epitelio escamoso" (GARCIA & SILVA, 2006).

El objetivo de este trabajo es avanzar en el conocimiento de la biología reproductiva de *U. uruguayensis*; se retoma el estudio de la estructura de las distintas partes del tracto reproductor de los machos y se analiza la relación con los cambios funcionales asociados al proceso de maduración sexual en el ciclo reproductivo anual.

MATERIAL Y MÉTODOS

Ejemplares machos adultos de *U. uruguayensis*, de 09-14 mm de ancho de caparazón (AC) fueron muestreados en la orilla de la laguna de Mar Chiquita durante los años 2001-2002. La colecta se realizó en un cangrejal ubicado a 500 m de la boca de la laguna. Para la

observación macroscópica del tracto reproductor se accedió a la cavidad general del cuerpo por un corte circular en el caparazón dorsal, observando con un estereomicroscopio. El estado de la gónada se determinó de acuerdo con lo descrito para otros braquiuros (WENNER, 1989; FLORES *et al.*, 2002). Los ejemplares se agruparon en sexualmente activos e inactivos según BENETTI *et al.* (2007).

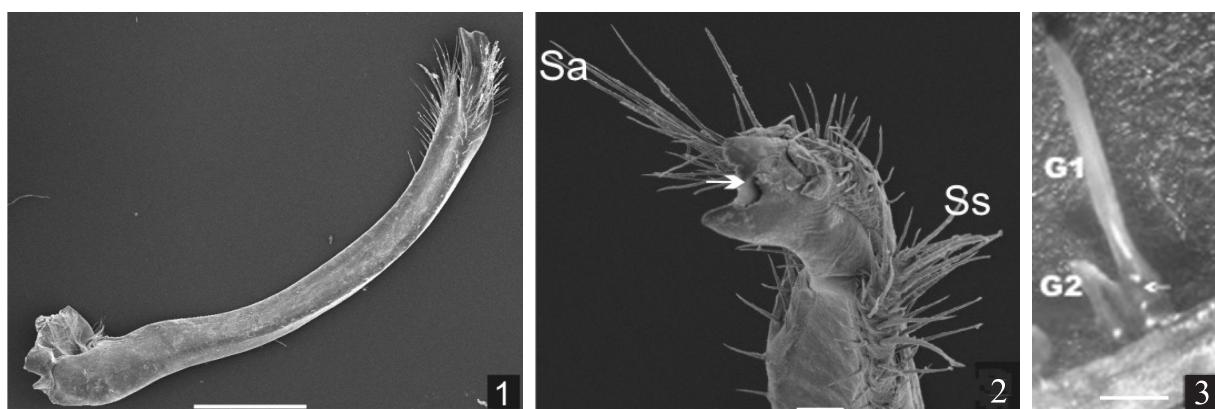
Para realizar el análisis histológico, se disecaron los órganos reproductores, el material se fijó en mezcla de Davidson (BELL & LIGHTNER, 1988). El vaso deferente (VD) y el testículo se deshidrataron en serie creciente de alcohol etílico y se incluyeron en parafina. Los cortes (4-5 µm) se tiñeron con técnica de hematoxilina-eosina (H&E). El material destinado a la observación con Microscopio Electrónico de Barrido se fijó a 4 °C en glutaraldehido al 2,5 % en 0,1 M buffer cacodilato a pH 7. La deshidratación se realizó en serie creciente de alcoholes y para el secado se utilizó HMDS (Hexamethyldisilazane, Fluka®), en reemplazo del punto crítico. Las muestras se montaron en tacos de aluminio, y se metalizaron con AU/PL (oro-paladio), usando para la observación un ultramicroscopio JEOL 6460.

En este trabajo optamos por emplear la terminología usada por (GARCIA & SILVA, 2006) en su trabajo sobre el tracto reproductivo del cangrejo *G. cruentata*. El término "lóbulo" se aplica a la descripción macroscópica; en la microscópica, denominamos cistos a la estructura que encierra células germinales en distinto estado de maduración.

RESULTADOS

Se consideraron adultos los ejemplares de tamaño superior a los 9 mm en los que se identifican claramente los dos primeros pleópodos transformados en gonopodos (G) y las diferencias morfológicas entre G1 y G2. En general, los machos activos sexualmente recolectados eran mayores o iguales a 11 mm.

El primer pleopodo (G1) está formado por un protopodito basal y un endopodito que se extiende hasta el primer segmento torácico (Fig. 1). Este apéndice es rígido y calcáreo, de corte triangular; el extremo distal, con forma de gancho, se curva hacia fuera y presenta un conjunto de setas apicales cerca del poro y setas subapicales en la base (Fig. 2). El G2 está reducido a una estructura membranosa bilobulada (Fig. 3).

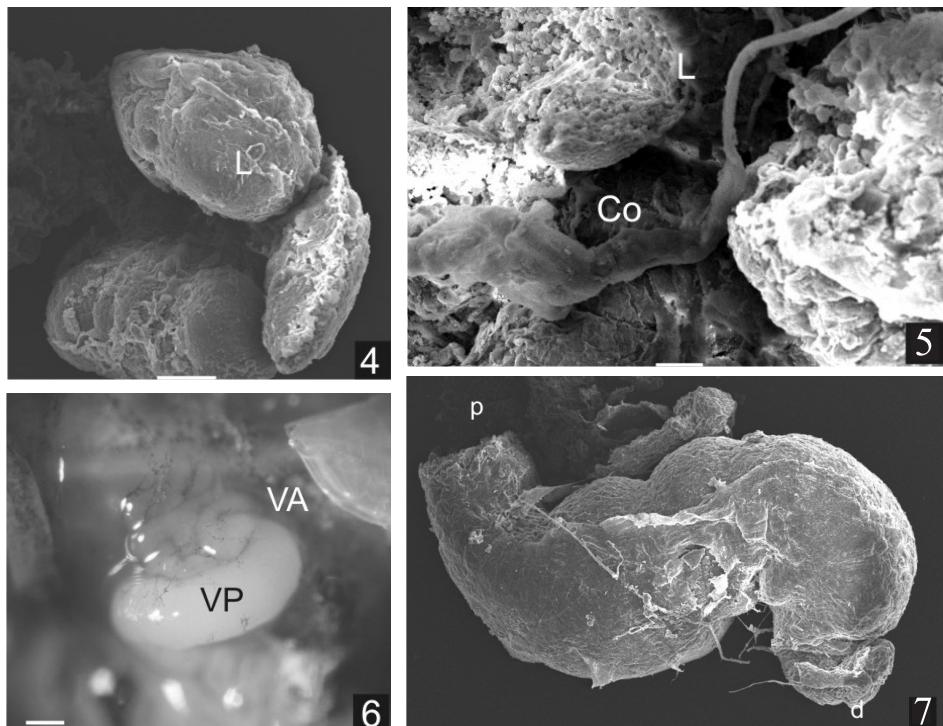


Figuras 1-3. Gonopodos del macho de *Uca uruguayensis* Nobili, 1901: 1, gonopodo 1, vista general; 2, relación del gonopodo 1 y gonopodo 2, la flecha señala el lóbulo menor; 3, detalle del ápice del G1 (G1, gonopodo 1; G2, gonopodo 2; Sa, setas apicales; Ss, setas subapicales, la flecha indica la localización del poro). Escala: 1 mm.

Los machos presentan un par de testículos con sus VD desembocando en los gonoporos pares. Macroscópicamente, el testículo es sacular, grisáceo y se localiza en la zona anterodorsal de la cavidad general del cuerpo; esta formado por numerosos lóbulos que conectan con el VD por conductos colectores cortos (Fig. 4, 5). En los ejemplares sexualmente inactivos (junio-julio) el VD es un conducto tubular, tortuoso en algunos segmentos, que se localiza al costado del aparato digestivo. La porción anterior del vaso deferente (VDA) es delgada y transparente, la posterior (VDP) se observa dilatada y de color blanquecino. En los ejemplares sexualmente activos (enero-marzo) el VDA se ve largo y

contorneado y el VDP se dilata (Fig. 6), terminando en una ampolla que desemboca en la coxa del quinto par de pereiopodos (Fig. 7). El vaso deferente medio (VDM), por su longitud, no es fácilmente observable. Los testículos están rodeados por una pared epitelial cubierta externamente por una lámina de conectivo; este conectivo separa al testículo en subunidades o lóbulos, relacionados espacialmente con el hepatopáncreas (Fig. 8).

Histológicamente, cada lóbulo está compuesto por numerosos cistos (que miden entre 60 y 110 μ de diámetro); desembocan en los tubos colectores. Los cistos están delimitados por una fina lámina de conectivo, entre los que se ubican los senos hemales (Fig. 9).



Figuras 4-7. Tracto reproductor de *Uca uruguayensis* Nobili, 1901: 4, aspecto externo de los lóbulos testiculares (MET); 5, vista de la relación de los colectores con los lóbulos testiculares (MET); 6, vista general del vaso deferente; 7, aspecto de la ampolla terminal (Co, colectores; d, distal; L, lóbulo del testículo; p, proximal; VA, vaso deferente anterior; VP, vaso deferente posterior). Escalas: Figs. 4, 5, 20 μ m; Fig. 6, 1 mm; Fig. 7, 200 μ m.

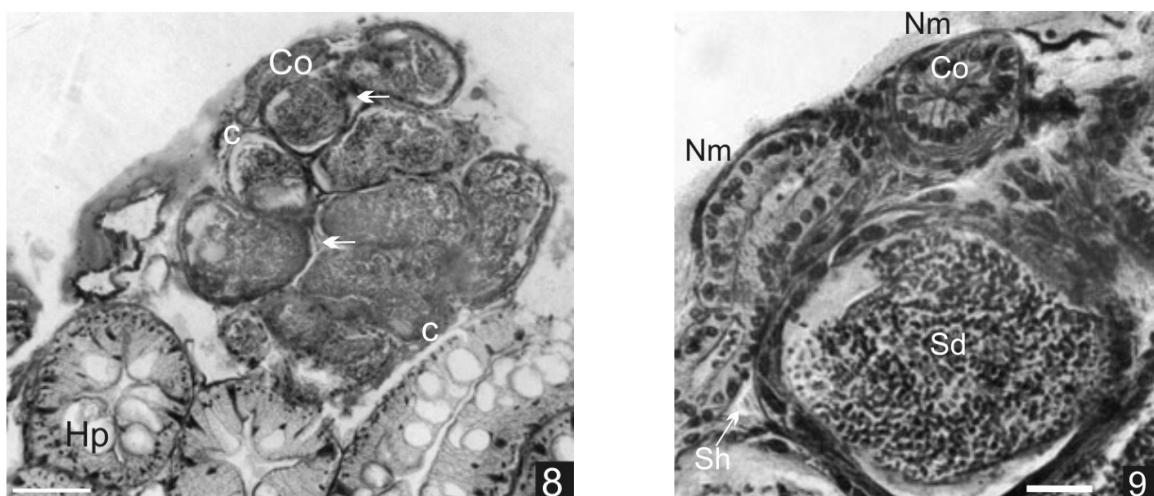


Figura 8. *Uca uruguayensis* Nobili, 1901: relación del testículo con el hepatopáncreas (H & E) (c, conectivo; co, colectores; Hp, hepatopáncreas, las flechas indican los senos hemales). Escala: 100 μ m.

Figura 9. *Uca uruguayensis* Nobili, 1901. Detalle de túbulos colectores (H & E) (Co, colectores; Nm, núcleos de células musculares; Sd, espermatidas en la zona inicial del VDA; Sh, seno hemal). Escala: 10 μ m.

En los cistos se observan las células germinales compactadas en los bordes denominándose a esta estructura área germinativa, (ZG); durante la espermatogénesis se genera en cada cisto un espacio lateral rodeado por epitelio escamoso, que se continua del que bordea exteriormente el cisto; esta zona se considera un área de diferenciación y maduración (ZM). En los machos inactivos las ZM son escasas y estrechas (Fig. 10).

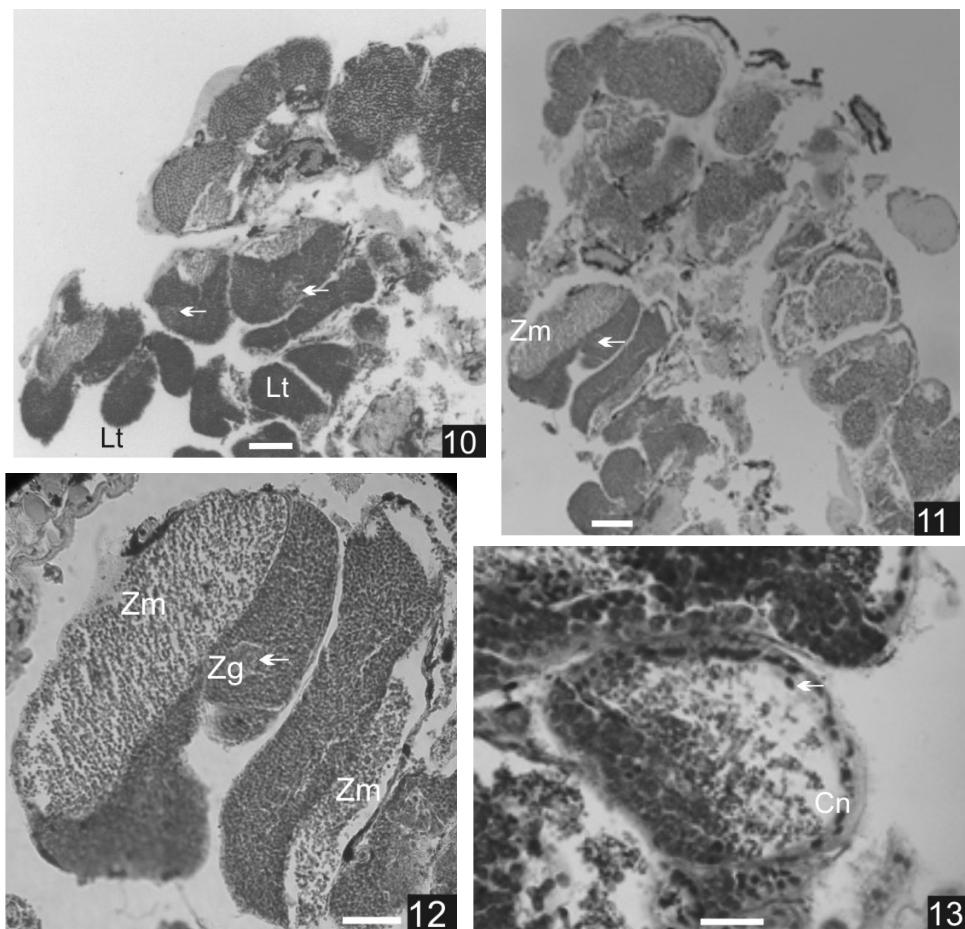
En los machos sexualmente activos, en los cistos el arreglo de la zona germinal es laxo sin embargo un grupo de células se mantienen siempre como espermatogonias (Figs. 11, 12). En una etapa posterior la ZM está totalmente ocupada por espermatozoides. Las células nurse rodean los cistos de machos activos, cuyo diámetro alcanza entre 250 y 380 μ (Fig. 13).

Los conductos colectores del testículo relacionan a los lóbulos con el VDA y están revestidos por un epitelio cúbico simple (Fig. 9). El VD está rodeado por tejido conectivo que incluye a los núcleos de las fibras musculares. Las células epiteliales que forman el VDA y el VDM son cúbicas con núcleos basales (Fig. 14).

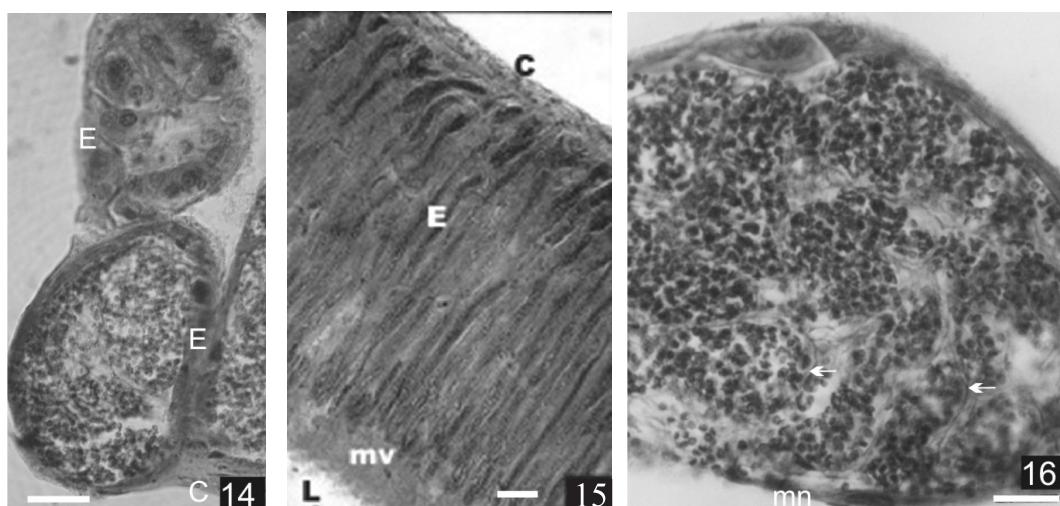
En los ejemplares del mes de agosto, en reposo sexual, las células epiteliales del VDP son columnares,

con núcleos dispuestos en distinto nivel y el lumen está revestido por una membrana apical amorfa (Fig. 15). El VDP termina en una estructura ampular (AT), con epitelio glandular plegado que limita espacios separados por un septo (Fig. 16). El lumen del VD, en machos inactivos, en sus tres secciones está vacío y la ampolla se observa libre de espermátóforos. Sólo en algunos ejemplares la región posterior de la misma presenta secreción hialina.

El cambio más evidente en los individuos sexualmente activos es el aumento del diámetro del VD, destacándose la sinuosidad del VDA y del VDP; la musculatura circular lisa del VDP delimita sectores dilatados que sugieren una mayor cantidad de fluido seminal (Fig. 17). Esta característica coincide con la aparición de espermátóforos en el interior del tracto genital a partir de diciembre; desde este mes hasta marzo los testículos están constituidos por cistos que presentan predominio de ZM con células en el mismo estadio de espermatogénesis. Sin embargo, coexisten cistos adyacentes en diferentes fases de maduración (Fig. 11). La repleción del VDM, con células epiteliales aplanadas y los espermatozoides rodeados por la sustancia amorfa, indica la formación incipiente de los espermátóforos (Fig. 18).



Figuras 10-13. Corte transversal del testículo de *Uca uruguayensis* Nobili, 1901 (H & E). 10, testículo en reposo sexual; 11, testículo de machos sexualmente activos; 12, 13, detalle de cistos testiculares en distinto estado de madurez (Cn y flecha, células nurse; Lt, cistos testiculares; Zg, zona de gametogonias; Zm, zona de maduración, las flechas señalan núcleos de oogonias). Escalas: Figs. 10, 12, 13, 50 μ m; Fig. 11, 100 μ m.



Figuras 14-16. Corte del vaso deferente de *Uca uruguayensis* Nobili, 1901 (H & E). 14, corte transversal del VDA; 15, corte longitudinal del VDP de machos en reposo sexual; 16, corte transversal del VDP de machos sexualmente activos (c, conectivo; E, epitelio; L, lumen; mn, núcleos de células musculares; mv, microvellosidades, las flechas indican los límites de los espermatóforos). Escalas: Fig. 14, 100 µm; Fig. 15, 10 µm; Fig. 16, 50 µm.

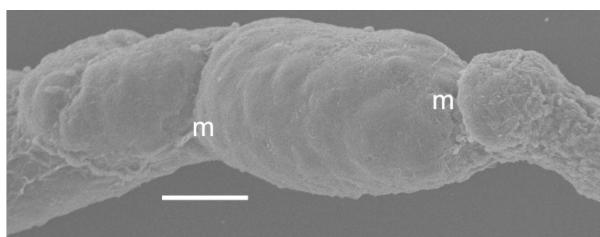


Figura 17. *Uca uruguayensis* Nobili, 1901. Vista del vaso deferente posterior (MEB) (m, constricciones musculares). Escala: 50 µm.



Figura 18. *Uca uruguayensis* Nobili, 1901. Corte longitudinal de la ampolla terminal (H & E) (c, cámaras; E, epitelio; G, epitelio glandular). Escala: 100 µm.

DISCUSIÓN

La estructura diferencial del sistema reproductor de los machos de Brachyura son los apéndices del pleon

que intervienen en el proceso de la transferencia de esperma. El primer par de pleópodos (gonopodo=G1) es tubular y dirige la corriente de esperma hacia el gonoporo femenino; el (G2) actúa como pistón que impulsa la masa de espermatóforos hacia la espermateca (BAUER, 1986; KRONENBERGER *et al.*, 2004). En algunas familias como Cancridae y Majidae (BENINGER *et al.*, 1988; SQUIRES, 1990) ambos gonopodos son apéndices largos de diferente robustez según el grupo.

DIESEL (1991) hipotetiza que el largo de los G1 en cangrejos cancerídos y portunidos permiten la penetración del apex en la espermateca, desplazando ventralmente el eyaculado previo. BENINGER *et al.* (1988) sugiere que el G1 del cangrejo majido *Chionoecetes opilio* (Fabricius, 1788), debido a su forma recurvada hacia afuera, removería el contenido de una cópula anterior depositado en la espermateca.

En ocipodídos el G1 es conspicuo, el poro varía de tamaño, el borde apical se curva según las especies. En *Uca formosensis* Rathbun, 1921, esta rodeado de setas espesas (SHIH *et al.*, 1999). En el cangrejo centinela, *Macrobrachium telescopicus* (Owen, 1839) la proyección distal está abruptamente curvada y las setas son escasas (NAGAI *et al.*, 2006).

En *U. uruguayensis* el G1 tiene forma tubular con un surco ventral. Tanto la forma levemente recurvada del extremo apical como el largo y la orientación de las setas apicales, no parece sugerir una función similar en la renovación del contenido de la espermateca. Esta estructura tendría participación en la apertura del gonoporo femenino durante la cópula (ORENZANS *et al.*, 1995).

El G2 en *U. uruguayensis* es reducido y membranoso, tiene dos lóbulos. El interior es de tamaño reducido. Se diferencia de otras especies de la familia como *Macrobrachium microfylacas* Nagai, Watanabe & Naruse, 2006 en la que el lóbulo membranoso es único y muy pequeño; o *Uca subcylindrica* (Stimpson, 1859) con G1 y G2 muy largos (THURMAN, 1985).

JENNINGS *et al.* (2000), trabajando con

Macrophthalmus hirtipes (Jacquinot, 1853), mencionan que “el diámetro y el largo del G1 es un determinante importante de la forma en que un macho es capaz de copular con una hembra”, aun cuando el gonopodo no se inserte en el gonoporo femenino. Para HARTNOLL (1974) la morfología del G2 se relaciona con la importancia de su función: impulsar la secreción del VD fuera de la abertura apical del G1 y bombearlo a la espermateca femenina, donde se deposita hasta la ovulación. THURMAN (1985), sugiere que el largo de los gonopodos de *U. subcylindrica* es un carácter seleccionado para producir una eficiente intromisión. La estructura bilobulada del G2 de *U. uruguayensis* sugiere una funcionalidad más eficiente para impulso del esperma, ya que el lóbulo interior no alcanza longitud como para asistir a la apertura del gonoporo femenino.

La morfología del tracto reproductor masculino de *U. uruguayensis* es similar a la de los sistemas reproductivos descriptos para Decapoda en general (KROL *et al.*, 1992) como por HINSCH (1988) para Brachyura en particular. Respecto de los testículos, estos son dos estructuras lobulares adheridas a la cara ventral del caparazón dorsal, que no presentan comisura, tal como se cita para Brachyura (JOHNSON 1980; GARCIA & SILVA, 2006). MANTELATO & FRANZOZO (1999) analizando el desarrollo del testículo de *Callinectes ornatus* Ordway, 1863 observaron una gran proporción de cistos desarrollados o maduros en el testículo durante todo el año. Estas observaciones permiten considerar que la especie tiene un ciclo anual reproductivo continuo. También en el cangrejo *C. opilio* la espermatogénesis es un proceso continuo a lo largo del año (FEDOSEYEV, 1988).

La observación de los ejemplares analizados permitió identificar distintos estados del tracto reproductor masculino: en invierno el testículo está retraído, histológicamente los cistos son de menor tamaño, y con predominio de las células germinales indiferenciadas. Entre enero y marzo el testículo aumenta de volumen y es visible macroscópicamente; la estructura histológica de los cistos presenta distintos estadios de la espermatogénesis. Estas modificaciones son sincrónicas en ambos testículos, y aparecen en todos los machos mayores de 11mm en la muestra estudiada. Este fenómeno sugiere la estacionalidad del ciclo reproductivo de esta especie en la laguna de Mar Chiquita.

Otros elementos que tienen una dinámica correlacionada con la estacionalidad son las “células nurse”. HALEY (1984) propuso el nombre de “células acompañantes” debido a lo desconocido de su rol fisiológico. Según KROL *et al.* (1992), son las únicas células no germinativas dentro del testículo; tienen escaso desarrollo en los meses de invierno y en verano forman el epitelio escamoso que recubre al cisto espermático y limita al “tubo seminífero” durante los últimos estadios de la espermatogénesis. Las “células nurse” nacen de las paredes del testículo y ayudan a sostener a las células germinales durante su desarrollo (PILLAI, 1960; POCHON-MASSON, 1968). CHOW *et al.* (1991) sugieren que estas células somáticas varían morfo-funcionalmente con el estado de la espermatogénesis. Coincidientemente, en *U. uruguayensis* las “células nurse” se visualizan fácilmente en los cistos del testículo de los ejemplares maduros; en

los machos inactivos se asocian visualmente al epitelio escamoso.

La división del VD de los decápodos en zonas morfológicas distintas ha sido descripta por varios autores (MC LAUGHLIN, 1983; BENHALIMA & MORIYASU, 2000). HINSCH (1988) trabajando con *Geryon fennieri* Manning & Holthuis, 1984 indica que el aumento del diámetro de las distintas regiones del VD se relaciona con el incremento de esperma maduro en los testículos. GARCIA & SILVA (2006) interpretan que, en parte, la expansión del diámetro de este conducto es un signo de actividad secretora en *G. cruentata*. Por otra parte, SAINT MARIE *et al.* (1999) mencionan que las fibras de los músculos longitudinales que circundan las paredes del VD de *C. opilio* contribuyen a modelar a los espermatóforos y a su vez los músculos circulares favorecen el avance del fluido seminal.

El VDA y el VDM de *U. uruguayensis* tienen una citología similar a la descripta por HINSCH (1988) para *G. fennieri*. El hecho de que se observen pocas fibras musculares puede deberse a que no participen activamente en el transporte del fluido seminal; éste sería impulsado por la propia secreción de la matriz primaria producida en los cistos, (GONZALES & CERIZOLA, 1997; CUARTAS & PETRIELLA, 2007). BENHALIMA & MORIYASU, (2000) reportan que diferentes tipos de fluidos se generan en la porción intermedia del VD de *C. opilio*. Para MORIYASU *et al.* (2002), el VDM tiene en *Cancer borealis* Stimpson, 1859 la función de reabsorción de productos de secreción del VDA. En machos activos de *U. uruguayensis* los espermatóforos se observan densamente agrupados en este segmento (CUARTAS & PETRIELLA, 2007), por lo que puede pensarse en un función de secreción para facilitar el avance de los mismos hacia el VDP.

Para DIESEL (1991) el PVD produce y almacena el plasma seminal, y su porción final está particularmente desarrollado en cangrejos araña y en otros braquiuros. GARCIA & SILVA (2006) describen en el cangrejo *G. cruentata*, la presencia de una pequeña papila en la base de la última pata torácica.

BENHALIMA & MORIYASU (2000) describen en la parte final del VDP de *C. opilio* estructuras ciegas, que están rodeadas de tejido muscular. Estas estructuras permitirían la transferencia del fluido seminal en forma independiente desde diferentes regiones del VDP. En un trabajo anterior BENINGER *et al.* (1988) les asignan a los ciegos del VDP función exclusivamente secretora, por no haber encontrado espermatóforos en ninguno de los ejemplares estudiados.

En *U. uruguayensis* el VDP termina en una estructura dilatada que, internamente, presenta una zona epitelial muy desarrollada que aportaría secreciones a la formación de la sustancia amorfa del fluido seminal. En esta especie la formación de los espermatóforos se inicia en el VDA (CUARTAS & PETRIELLA, 2007). Por lo tanto la AT no tendría la función de estructuración de los mismos como proponen (DIAZ *et al.*, 2002) para el langostino *Pleoticus muelleri* Bate, 1832. La existencia de cuatro cámaras aseguraría el almacenamiento del esperma y la transferencia espermática en sucesivas inseminaciones.

Las variaciones morfo-funcionales en el tracto reproductor de *U. uruguayensis* fueron observadas en

machos activos en su mayoría recolectados entre los meses de noviembre y marzo. Esta observación permite establecer estos meses como período de actividad reproductiva de la especie en esta latitud, ampliando la propuesta de SPIVAK *et al.* (2001). El hecho de que la actividad de "waving" se inicie tempranamente en la primavera, en machos de todos los tamaños (obs. pers.), estimula al estudios fisio-ecológicos sobre esta problemática. Para tener un conocimiento acabado de su biología reproductiva, es necesario concluir trabajos sobre el tamaño de madurez sexual y la simultaneidad de los procesos madurativos en ambos sexos.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- BAUER, R. T. 1986. Phylogenetic trends in sperm transfer and storage complexity in decapod crustaceans. **Journal of Crustacean Biology** **6**:313-325.
- BELL, T. A. & LIGHTNER, D. V. 1988. **A handbook of normal penaeid shrimp histology**. Kansas, Allen. 144p.
- BENETTI, A. S.; NEGREIROS-FRANZOZO, M. L. & COSTA, T. M. 2007. Population and reproductive biology of the crab *Uca burgersi* (Crustacea: Ocypodidae) in three subtropical mangrove forests. **Revista de Biología Tropical** **55**(Suppl.1):55-70.
- BENHALIMA, K. & MORIYASU, M. 2000. Structure and function or the posterior vas deferens of the snow crab, *Chionoecetes opilio* (Brachyura, Majidae). **Invertebrate Reproduction and Development** **37**(1):11-23.
- BENINGER, P. G.; ELNER, R. W.; FOYLE, T. P. & ODENSE, P. H. 1988. Functional anatomy of the male reproductive system and female spermatheca in the snow crab *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius) (Decapoda: Majidae) and a hypothesis for fertilization. **Journal of Crustacean Biology** **8**(3):322-332.
- BOGGAZI, E.; IRIBARNE, O.; GUERRERO, R. & SPIVAK, E. 1999. Wind pattern may explain the southern limit of distribution of a southwestern Atlantic fiddler crab. **Journal of Shellfish Research** **59**:483-500.
- BOSCHI, E. E. 2000. Species of decapod crustaceans and their distribution in the american marine zoogeographic provinces. **Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero** **13**:7-136.
- BURTON, T. E. 1995. The spermatid pathway and associated reproductive structures of squat lobster *Thenus orientalis* (Lund, 1793). **Invertebrate Reproduction and Development** **28**(1):1-23.
- CHOW, S.; DOUGHERTY, M. M.; DOUGHERTY, W. J. & SANDIFER, P. A. 1991. Spermatophore formation in the white shrimps *Penaeus setiferus* and *P. vannamei*. **Journal of Crustacean Biology** **11**:1-216.
- COBO, V. J. & FRANZOZO, A. 2003. External factors determining breeding season in the red mangrove crab *Goniopsis cruentata* (Latreille) (Crustacea, Brachyura, Grapsidae) on the São Paulo State northern coast, Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia** **20**(2):213-217.
- CONLAN, K. E. 1991. Precopulatory mating behavior and sexual dimorphism on the amphipod Crustacea. **Hydrobiologia** **223**:255-282.
- CRANE, J. 1975. **Fiddler crabs of the World (Ocypodidae: genus Uca)**. New Jersey, Princeton University. 736p.
- CHRISTY, J. H. 1978. Adaptive significance of reproductive cycles in the fiddler crab *Uca pugilator*: a hypothesis. **Science** **199**:453-455.
- CUARTAS, E. I. & PETRIELLA, A. M. 2007. Formación inicial de los espermatofóros en el testículo de *Uca uruguayensis* (Brachyura, Ocypodidae). **Revista de Biología Tropical** **55**(Suppl.1):9-14.
- DALABONA, G. & LOYOLA E SILVA, J. 2005. Período reproductivo de *Ucides cordatus* (Linnaeus) (Brachyura, Ocypodidae) na Baía das Laranjeiras, sul do Brasil. **Acta Biologica Paranaense** **34**(1,2,3,4):115-126.
- DIAZ, A. C.; FERNANDEZ GIMENEZ, A. V.; PETRIELLA, A. M. & FENUCCI, J. L. 2002. Morphological and functional study of the male reproductive tract in the shrimp *Pleoticus mulleri* Bate (Decapode, Penaeoidea). **Invertebrate Reproduction and Development** **42**(1):69-74.
- DIESEL, R. 1991. Sperm competition and the evolution of mating Behavior in Brachyura, with special referente to spider crabs (Decapoda, Majidae). In: BAUER, R. & MARTIN, J. eds. **Crustacean Sexual Biology**. New York, Columbia University. p.145-165.
- FEDOSEYEV, V. Y. 1988. Duration and productivity of spermatogenesis in the snow crab, *Chionoecetes opilio* (wave of the spermatogenesis epithelium) In: IVANOV, B. G. ed. **Morskie promyslovye bespozvonochnye**. Moscow, Vses. Nauchno-Issled. Inst. Morsk. Rybn. Khoz. Okeanogr. p.36-44. (English translation: Can. Transl. Fish. Aquat. Sci. 5601).
- FLORES, A. V.; SARAIVA, J. & PAULA, J. 2002. Sexual maturity, reproductive cycles, and juvenile recruitment of *Perisesarma guttatum* (Brachyura, Sesarmidae) at Ponta Rasa mangrove swamp, Inhaca Island, Mozambique. **Journal of Crustacean Biology** **22**(1):142-156.
- GARCIA, T. M. & SILVA, J. R. F. 2006. Testis and vas deferens morphology of the red-clawed mangrove tree crab (*Goniopsis cruentata*) (Latreille, 1803). **Brazilian Archives of Biology and Technology** **49**(2):339-345.
- GONZALEZ, M. & CERISOLA, H. 1997. Descripción histológica del aparato reproductor masculino y formación del espermatóforo em *Emerita analoga* (Stimpson, 1857) (Decapoda Anomura). **Revista de Biología Marina y Oceanografía** **32**(2):215-225.
- HALEY, S. R. 1984. Ultrastructure of spermatogenesis in de Hawaiian red lobster, *Henoplometopus occidentalis* (Randall). **Journal of Morphology** **190**:81-92.
- HARTNOLL, R. G. 1968. Mating in Brachyura. **Crustaceana** **16**:161-181.
- . 1974. Variation in growth pattern between some secondary sexual characters in crabs (Decapoda Brachyura). **Crustaceana** **27**(2):131-136
- . 2006. Reproductive investment in Brachyura. **Hydrobiologia** **577**:31-40.
- HINSCH, G. H. 1988. Morphology of the reproductive tract and seasonality of reproduction in the goleen crab *Geryon fennieri* from the eastern Gulf of Mexico. **Journal of Crustacean Biology** **8**(2):254-261.
- JENNINGS, A. C.; MCCLAY, C. L. & BROCKERHOFF, A. M. 2000. Mating behaviour of *Macrophthalmus hirtipes* (Brachyura: Ocypodidae). **Marine Biology** **137**:267-278.
- JOHNSON, P. T. 1980. **Histology of the blue crab, Callinectes sapidus**. New York, Praeger Publishers. 440p.
- KROL, R. M.; HAWKINS, W. E. & OVERSTREET, R. M. 1992. Reproductive components. Decapod Crustacea. In: HARRISON, F. W. ed. **Microscopic Anatomy of Invertebrates**. New York, Wiley-Liss. v.10, p.295-343.
- KRONENBERGER, K.; BRANDIS, D.; TURKAY, M. & STORCH, V. 2004. Functional morphology of the reproductive system of *Galathea intermedia* (Decapoda: Anomura). **Journal of Morphology** **262**:500-516.
- LEE, S. Y. 1995. Cheliped size and structure: the evolution of a multifunctional decapod organ. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** **193**:161-173.
- LEME, M. H. A. 2005. Size at sexual maturity of female crabs *Sesarma rectum* Randall (Crustacea, Brachyura) and ontogenetic variations in the abdomen relative growth. **Revista Brasileira de Zoologia** **22**(2):1-7.
- LOPEZ, L. S.; STELLA, V. & RODRIGUEZ, E. 1997. Size at the onset of sexual maturity in *Chasmagnathus granulata* (Decapoda, Brachyura). **Nauplius** **5**:65-75.
- LUQUET, C. M.; FORD, P.; RODRIGUEZ, E.; ANSALDO, M. & STELLA, V. 1992. Ionic regulation patterns in two species of stuarine crabs. **Comunicaciones Biológicas** **10**:315-325.
- MC LAUGHLIN, P. A. 1983. **Comparative Morphology of Recent Crustacea**. New York, W. H. Freeman. 177p.
- MANTELATO, F. L. M. & FRANZOZO, A. 1999. Reproductive biology and moulting cycle of the crab *Callinectes ornatus* (Decapoda: Portunidae) from the Ubatuba region, São Paulo, Brazil. **Crustaceana** **72**(1):63-76.
- MORIYASU, M.; BENHALIMA, K.; DUGGAN, D.; LAWTON, P. & ROBICHAUD, D. 2002. Reproductive biology of male Jonah crab, *Cancer*

- borealis* Stimpson, 1859 (Decapoda, Cancridae) on the scotian shelf, northwestern Atlantic. **Crustaceana** **75**(7):891-913.
- NAGAI, T.; WATANABE, T. & NARUSE, T. 2006. *Macrophthalmus (Macrophthalmus) microfylacas*, a new species of sentinel crab (Decapoda: Brachyura: Ocypodidae) from western Japan. **Zootaxa** **1171**:1-16.
- ORENZANS, J. A.; PARMA, A. M.; ARMSTRONG, A.; ARMSTRONG, J. & WARDRUP, P. 1995. The breeding ecology of *Cancer gracilis* (Crustacea: Decapoda: Cancridae) and the mating systems of cancriid crabs. **Journal of Zoology** **235**:411-437.
- PILLAI, R. S. 1960. Studies on the shrimp *Caridina laevis* (Heller). **Journal of Marine Biology Association** **2**:57-74.
- POCHON-MASSON, J. 1968. L'ultrastructure des espermatozoïdes vésiculaires chez les crustacés décapodes avant au cours de leur dévagination expérimentale. I. Brachyoüres et anomoures. **Annales des Sciences Naturelles. Zoologie et Biologie animale**, Sér. 12, **10**:1-100.
- SAINTE MARIE, B.; RAIMONT, S. & BRETHES, J. C. 1999. Growth and maturation of the benthic stages of the male snow crab *Chionoecetes opilio* (Brachyura: Majidae). **Canadian Journal of Fisheries Aquatic Science** **52**:903-924.
- SHIH, H.; MOK, H.; CHANG, H. & LEE, S. 1999. Morphology of *Uca formosensis* Rathbun, 1921 (Crustacea: Decapoda: Ocypodidae), an endemic fiddler crab from Taiwan, with notes on its ecology. **Zoological Studies** **38**(2):164-177.
- SPIVAK, E. D.; GAVIO, M. A. & NAVARRO, C. E. 1991. Life history and structure of the world's southernmost *Uca* populations: *Uca uruguayensis* (Crustacea:Brachyura) in Mar Chiquita lagoon (Argentina). **Bulletin of Marine Science** **48**:679-688.
- SPIVAK, E. D.; LUPPI, T. & BAS, C. 2001. Cangrejos y camarones: las relaciones organismo ambiente en las distintas fases del ciclo de vida. In: IRIBARNE, O. ed. **Reserva de Biosfera Mar Chiquita: Características físicas, biológicas y ecológicas**. Mar del Plata, Editorial Martín. p.129-151.
- SQUIRES, H. J. 1990. Decapod Crustacea of the Atlantic coast of Canada. **Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences** **221**:1-532.
- THIEL, M. & DUFFY, J. E. 2007. The behavioural ecology of crustaceans: a primer in taxonomy, morphology, and biology. In: THIEL, M. & DUFFY, J. E. eds. **Evolutionary Ecology of Social and Sexual Systems**. New York, Oxford University. p.3-27.
- THURMAN, C. L. 1985. Reproductive biology and population structure of the fiddler crab *Uca subcylindrica* (Stimpson). **Biological Bulletin** **169**:215-229.
- WENNER, A. M. 1989. Incidence of insemination in female of blue crabs, *Callinectes sapidus*. **Journal of Crustacean Biology** **9**:587-594.