

Short Communication

Modificación de la estructura espermática de la jaiba *Cancer setosus* (Molina, 1782) (Decapoda: Brachyura) durante su reacción acrosomal inducida

Merari Goldstein¹ & Enrique Dupré¹

¹Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Católica del Norte
P.O. Box 117, Coquimbo, Chile

RESUMEN. El espermatozoide de *Cancer setosus* está compuesto de un acrosoma esférico y un núcleo en forma de copa que rodea la mitad basal del acrosoma que se ensancha en la zona ecuatorial del acrosoma. Los espermatozoides extraídos del receptáculo seminal de la hembra, después de permanecer por 15 min en el agua de mar experimentan la reacción acrosomal, la que comienza con la elongación de la vesícula acrosómica seguido de la extrusión de su contenido. Posteriormente, el *perforatorium* se proyecta aproximadamente $\approx 1 \mu\text{m}$ hacia delante más allá del extremo apical del contenido acrosomal extruido, formando un filamento acrosomal con su extremo distal expandido en una estructura similar a un tridente.

Palabras clave: estructura espermática, acrosoma, espermatozoide, espermateca, receptáculo seminal, *Cancer setosus*, Chile.

Modification of the spermatic structure of the crab *Cancer setosus* (Molina, 1782) (Decapoda: Brachyura) during induced acrosomal reaction

ABSTRACT. The spermatozoon of *Cancer setosus* consists of a spherical acrosome and a cup-shaped nucleus surrounding the lowest zone of the acrosome and widening at the equatorial area of the acrosome. The spermatozoa extracted from the seminal receptacle of the female and placed in sea water for 15 min underwent the acrosome reaction, which started with the elongation of the acrosomal vesicle followed by the extrusion of its contents. Subsequently, the *perforatorium* projected forward $\approx 1 \mu\text{m}$ beyond the apical end of the extruded acrosomal vesicle contents, forming an acrosomal filament with a trident-shaped structure on the apical end.

Keywords: sperm structure, acrosome, spermatozoa, spermatheca, seminal receptacle, *Cancer setosus*, Chile.

Corresponding author: Enrique Dupré (edupre@ucn.cl)

Los espermatozoides de Brachyura se caracterizan por la presencia de múltiples brazos que radian desde el cuerpo y un acrosoma esférico (Brown, 1966; Reger, 1970; Jamieson, 1989a, 1989b, 1991; Medina, 1992; Medina & Rodríguez, 1992; Langreth, 1965), que ocupa la mayor parte del cuerpo celular. Aun cuando se han realizado diversos estudios sobre la estructura y ultraestructura de los espermatozoides de Brachyura (Jamieson, 1990, 1994; El-Sherief, 1991; Felgenhauer & Abele, 1991; Medina & Rodríguez, 1992; Demestre *et al.*, 1997; Jamieson *et al.*, 1998; Jamieson & Tudge, 2000), sólo algunos de ellos han contribuido al entendimiento del proceso de la reacción acrosómica y de la manera como los espermatozoides penetran las cubiertas del ovocito (Brown, 1966; Pochon-Masson, 1968; Hirsch, 1971; Goudeau, 1982; Medina, 1992). Menos aún son los estudios referentes a la estructura

espermática del género *Cancer* (Langreth, 1965; Brown, 1966; Pochon-Masson, 1968) y la mayoría de ellos realizan descripciones generales sin detallar los procesos (Demestre & Fortuño, 1992; Moriyasu *et al.*, 2002).

Una de las especies de Brachyura del género *Cancer*, de gran importancia económica para la pesquería artesanal a lo largo de la costa del Pacífico suroriental es la jaiba peluda, *Cancer setosus* (Molina, 1782). Esta especie es un predador bentónico que vive en zonas intermareales y submareales hasta los 45 m y es endémica desde el Ecuador hasta la península de Taitao, Chile (47°S). Esta especie es una de los principales recursos económicos de las pesquerías de crustáceos en esta región, sin embargo los estudios sobre su reproducción son escasos (Goldstein & Dupré, 2010).

En este estudio se determina, por primera vez en esta especie, los cambios morfológicos que experimentan los espermatozoides extraídos del receptáculo seminal de la hembra después de ser expuestos al agua de mar. Las hembras y machos maduros de jaiba peluda, *C. setosus* fueron colectadas en la bahía La Herradura (29°58'S, 71°22'W) y mantenidos en tanques de 60 L, con agua de mar microfiltrada, aireación constante y alimentados con desechos frescos de pescado.

Se disectaron ambos receptáculos seminales de tres hembras que contenían masas espermáticas en su interior y se colocaron en una cápsula Petri con agua de mar artificial (AM) entre 15 y 20 min y luego se tiñeron con azul de metileno al 1%. Grupos de espermatozoides se colocaron sobre un portaobjeto excavado para su análisis con un microscopio Zeiss (100x). Las distintas etapas de la reacción acrosomal se registraron con una cámara digital y se midieron con el software Image Pro-Plus 4.5.

En las masas espermáticas provenientes de los receptáculos seminales de las hembras, no se observaron espermátóforos, sino una gran cantidad de espermatozoides embebidos en una matriz gelatinosa blanquecina. Sólo los espermatozoides provenientes de las hembras experimentaron la reacción acrosomal después de permanecer en agua de mar.

Los espermatozoides sin reacción acrosomal presentaron un cuerpo esférico de $3,5 \mu\text{m} \pm 0,1$ de diámetro originado principalmente por un complejo acrosómico o vesícula acrosomal esférica de $3,4\text{-}3,5 \mu\text{m}$ de diámetro en su interior. Rodeando la mitad basal o posterior del acrosoma se encuentra el núcleo que tiene la forma de una copa y se extiende desde la región ecuatorial del acrosoma hasta su región posterior, cuya superficie es rugosa o estriada. El espesor del núcleo se hace notablemente mayor alrededor de la región ecuatorial del acrosoma, formando una prolongación única a su alrededor, que en vista lateral aparece como dos brazos (Fig. 1a). En la región anterior del acrosoma se encuentra la cápsula apical u opérculo de forma discoidal, curva y lisa con una depresión en el centro, que cubre el canal central del acrosoma o tubo acrosómico. Este tubo que es visible con microscopía de luz (Fig. 1a), tiene un largo y ancho (diámetro) promedio de $2,02 \mu\text{m} \pm 0,02$ y $0,69 \mu\text{m} \pm 0,03$ respectivamente. Este tubo atraviesa el centro del acrosoma desde el extremo anterior cubierto por la cápsula apical u opérculo hasta el extremo posterior donde se encuentra el núcleo (Figs. 1a y 2a) y en su interior se observa un material de mayor densidad que las paredes laterales del acrosoma.

Los espermatozoides después de permanecer 15-20 min en agua de mar, experimentan un cambio signifi-

cativo de su forma, que se divide en cinco etapas secuenciales.

Etapas 1. El espermatozoide muestra la primera evidencia de la reacción acrosomal y corresponde a una elongación anterior de la vesícula acrosómica, cambiando su forma esférica a una forma de pera. La zona ecuatorial del núcleo comienza a desplazarse y a concentrarse en la zona posterior del cuerpo del espermatozoide (Figs. 1b, 1c y 2b).

Etapas 2. La elongación de la vesícula acrosomal continúa y se forma una abertura anterior por donde se extruye material que se encuentra al interior de acrosoma, que puede provenir de la pared acrosómica o del tubo acrosómico. Esta extrusión de material forma un anillo de material acrosómico alrededor de la abertura (Figs. 1d y 2c). El núcleo continúa su compactación en la parte posterior del cuerpo del espermatozoide.

Etapas 3. En esta etapa el anillo de material extruido se desplaza por las paredes laterales externas del acrosoma hacia la región posterior, generando una abertura de mayor diámetro en la región anterior del acrosoma (Figs. 1e, 1f, 1g y 2d).

Etapas 4. En esta etapa se extruye en forma explosiva el perforatorium que se encuentra en el interior del tubo acrosómico formando una estructura filiforme en medio de la abertura anterior del acrosoma, el filamento acrosómico. Este filamento sobrepasa notoriamente el extremo anterior del acrosoma. En el extremo anterior del filamento acrosómico se observó un hinchamiento en forma de punta de lanza (Figs. 1h y 2e).

Etapas 5. El evento más notable de esta etapa es la transformación del extremo anterior del filamento acrosómico, el cual inicialmente se observa ahusado y a los pocos segundos se transforma en una estructura similar a un tridente (Figs. 1i y 2f).

En general, la morfología de los espermatozoides de *C. setosus*, concuerda con el patrón general descrito para los Brachyura como *Cancer borealis* (Langreth, 1965; Moriyasu *et al.*, 2002), *Latreilopsis gracilipes* (Jamieson, 1994; Jamieson & Tudge, 2000), *Chaceon fenneri* y *Chaceon quinquedens* (Hinsch, 1988) y *Uca tangeri* (Medina, 1992). Sin embargo, todos estos espermatozoides presentan brazos que contienen microtúbulos en su interior, lo cual no concuerda con lo descrito para *C. setosus*, ya que esta especie sólo presenta una proyección única continua que rodea la región ecuatorial del acrosoma (Fig. 1a), donde se encuentra la mayor parte del material nuclear. La falta de brazos también ha sido señalado para los Dendrobranchiata *Aristeus antennatus* (Demestre *et al.*, 1997) y *Peisos petrunkevitchi* (Scelzo & Medina,

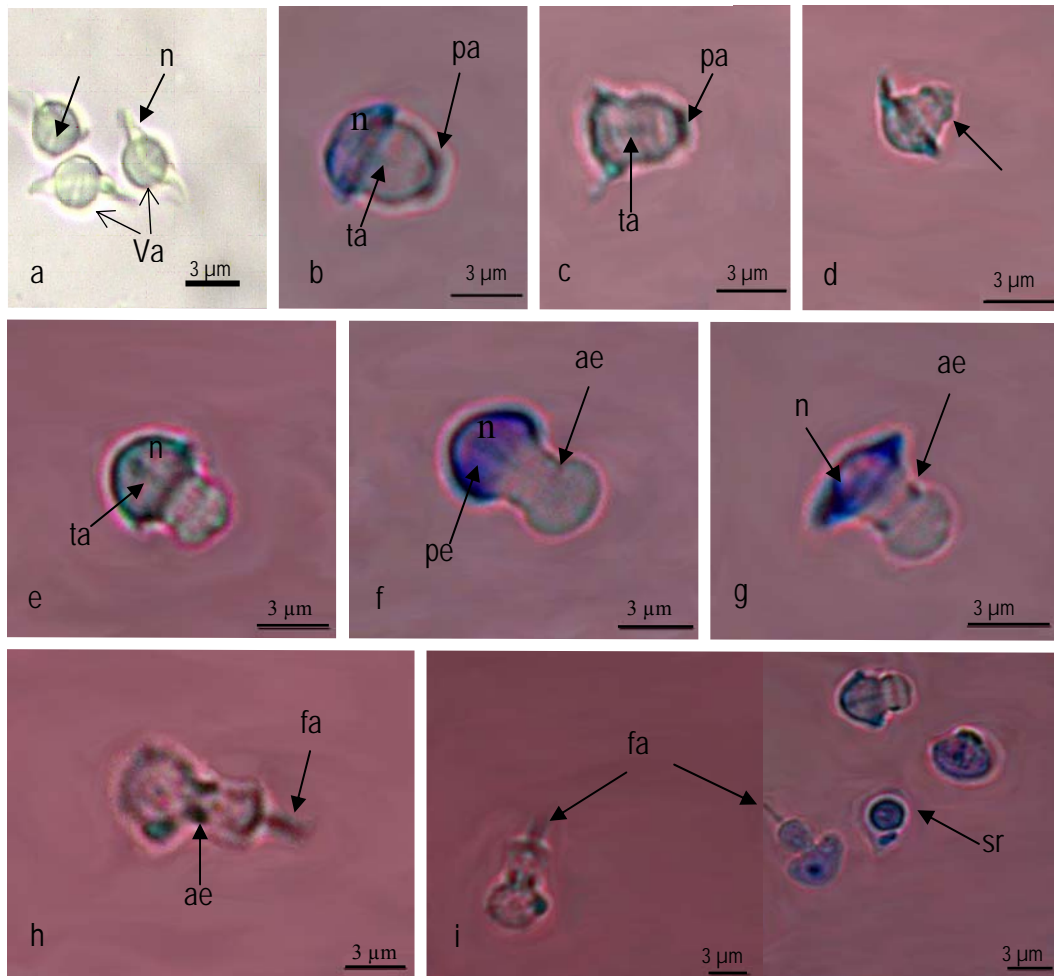


Figura 1. Espermatozoides teñidos con azul de metileno en diferentes etapas de la reacción acrosomal (RA). a) espermatozoides sin reaccionar en vista lateral; se aprecia la forma esférica de la vesícula acrosómica (Va), el tubo acrosómico (flechas) y la prolongación ecuatorial del núcleo (n); b) y c) primera etapa, se observa la prolongación anterior (pa) de material extruido del acrosoma, el tubo acrosómico (ta); d) segunda etapa, el anillo de material extruido se ha desplazado hacia posterior formando una abertura de mayor diámetro que la anterior (flecha); e-g) Tercera etapa de la RA, se observa el anillo externo (ae) desplazándose hacia la región posterior y el núcleo (n) en su condensación hacia la parte posterior; se observa el *perforatorium* (pe); h) Cuarta etapa, el material del interior del tubo acrosómico se extruye y forma un filamento acrosómico (fa). Anillo externo (ae). i, diferentes etapas de la RA mostrando espermatozoides sin reaccionar en vista polar (sr), en diferentes etapas intermedias y en etapa final de la RA donde se observa el filamento acrosómico extruido (fa).

Figure 1. Sperm stained with Methylene blue at different stages of the acrosomal reaction (RA). a) sperm without reacting in side view; the spherical shape of the acrosomal vesicle (Va), the acrosomal tube (arrows) and the nucleus as an equatorial extension (n) can be appreciated; b-c) first stage, note the anterior extension (pa) of material extruded from the acrosomal tube (ta); d) Second stage, the ring of extruded material has shifted toward the rear forming an opening larger in diameter than the previous one; e-g) third stage of the RA, notes the outer ring (ae) moving to the posterior region and the nucleus (n) condensation toward the posterior region; the *perforatorium* (pe) is observed; h) fourth stage, the material inside the acrosomal tube is extruded and forms an acrosomal filament (fa); the outer ring (ae) is observed, i) Sperm at different acrosomal reaction stages; sperm without acrosomal reaction in polar view (sr) and at different intermediate stages and final stage of the RA where the acrosomal filament is extruded (fa).

2004) y los Brachyura *Petalomera lateralis* (Jamieson, 1990) y *Camposia retusa* (Jamieson, 1998). Cabe destacar que Medina (1992), en su estudio sobre la

reacción acrosomal de *U. tangeri* ha señalado la importancia de los brazos para la adhesión de los espermatozoides a la cubierta externa del ovocito

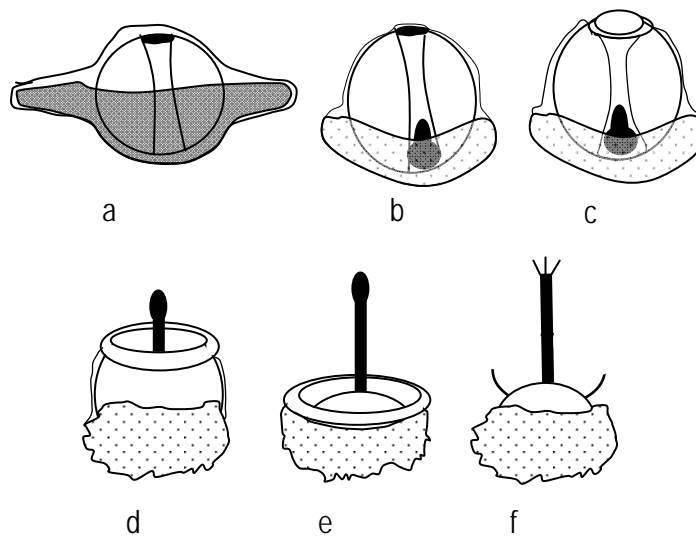


Figura 2. Esquemas de las etapas de la reacción acrosomal en *Cancer setosus*. a) Espermatozoides sin reacción acrosomal, b) Primera etapa: inicio de la reacción, extremo anterior del acrosoma se elonga, c) Segunda etapa: se forma una abertura y un anillo de material extruido en la región anterior del acrosoma, d) Tercera etapa: el *perforatorium* es extruido a través de la abertura anterior del acrosoma, e) Cuarta etapa: el *perforatorium* se convierte en un filamento acrosómico, f) Quinta etapa: el filamento acrosómico se expande en tres prolongaciones en el extremo distal.

Figure 2. Diagram of the different stages of the acrosomal reaction in *Cancer setosus*. a) Sperm without acrosomal reaction, b) First stage: starting of the reaction and the anterior part elongates, c) Second stage: an opening and a ring of extruded material are formed at the anterior area of the acrosome, d) Third stage: the *perforatorium* is extruded through the anterior opening of the acrosome, e) Fourth stage: the *perforatorium* becomes an acrosomal filament extruded beyond the anterior part of the acrosome, f) Fifth stage: the acrosomal filament expands in three extensions at the distal end.

durante la fecundación, lo cual sugiere que el espermatozoide de *C. setosus* podría tener una estrategia diferente para la adhesión del espermatozoide al ovocito. Otro carácter diferente que presentan los espermatozoides de *C. setosus* respecto al género *Cancer* es la presencia de un opérculo plano y centralmente deprimido, el cual es una característica distintiva de la familia Majidae (Jamieson *et al.*, 1998; Jamieson & Tudge, 2000). Sin embargo, Tudge (2009) señala la existencia de notables diferencias en las vesículas acrosómicas de los espermatozoides que caracterizan los diferentes grupos taxonómicos de Decapoda. Estas características se basan en las estructuras internas del acrosoma, como por ejemplo la presencia de un anillo perforatorial denso en los cangrejos ermitaños del género *Clibanarius*, el “anillo de los xanthidos”, o la estructura distintiva de los Majidos como es el opérculo plano y centralmente deprimido y a menudo perforado (Jamieson *et al.*, 1998; Jamieson & Tudge, 2000).

Sobre la base a los antecedentes expuestos, se puede concluir que, aun cuando la morfología espermática de *C. setosus* coincide con el patrón básico del género *Cancer*, difiere en varios caracteres, lo cual le confiere una morfología específica de esta especie endémica de la costa Pacífica. Su morfología

no corresponde ni al tipo unirradiados que es característico de los Penaeidea (Clarck *et al.*, 1981) y Caridea (Dupré & Barros, 1981), ni al tipo multirradiado como los Brachyura, Anomura y Macrura.

La reacción acrosomal de los espermatozoides de Brachyura, ha sido considerada como un acontecimiento irreversible y “explosivo”, que ha sido descrita en muy pocas especies (Brown, 1966; Hinsch, 1971; Talbot & Chanmanon, 1980; Medina, 1992; Medina & Rodríguez, 1992). En esas especies se observó una eversión del material acrosomal interno en una primera fase y luego, la eversión del material que se encuentra en el interior del tubo acrosómico que corresponde al *perforatorium*. En términos generales, esta descripción coincide con lo que ocurre en *C. setosus* ya que se determinó la existencia de dos fases básicas (específicamente cinco fases). La primera (que comprende las tres primeras fases descritas) es la eversión del material interno del acrosoma para formar un anillo de material extruido, por fuera de la pared acrosomal externa quedando una abertura anterior que va aumentando en diámetro a medida que el material acrosomal se extruye. La segunda fase (que comprende las dos últimas fases

descritas) comprende la extrusión explosiva de un filamento acrosómico.

Medina (1992) en su estudio sobre las modificaciones que experimenta el espermatozoide de *Uca tangeri*, señala que en los espermatozoides que permanecieron entre 90 y 150 min en contacto con los ovocitos, la reacción acrosómica comienza con la extrusión del contenido de la vesícula acrosómica, luego se extruye el *perforatorium* el cual permanece sin cambios al igual que en *C. sapidus* (Brown, 1966), *Carcinus maenas* y *C. pagurus* (Pochon-Mason, 1968), y *C. setosus*. Sin embargo en esta última especie, al final de la reacción acrosomal, el *perforatorium* que se encuentra en el extremo distal del filamento acrosómico, cambia de una forma lanceolada a una de tridente. Este cambio de forma no ha sido establecido en otras especies del género *Cancer*. Otro aspecto notable en la reacción de los espermatozoides de *C. setosus* extraídos desde los receptáculos seminales de la hembra, es que esta reacción ocurre en agua de mar, pero sin la presencia de ovocitos como se señaló anteriormente en otras especies y en un tiempo menor (15-20 min) al señalado por Medina (1992). Estos resultados sugieren que los mecanismos por los cuales se genera el cambio de forma de este espermatozoide podría ser generado por iones presentes en el agua de mar, que activan la polimerización de proteínas del citoesqueleto, como se ha sugerido para el Caridea *Rhynchocinetes typus* (Dupré & Schaaf, 1996) o por entrada pasiva de agua a la vesícula acrosomal, en respuesta a la variación del medio ambiente que genera un cambio en la permeabilidad de la membrana plasmática e hidratación de la substancia interna del acrosoma como lo han sugerido Pochon-Mason (1968) y Talbot & Chanmanon (1980).

Basado en los antecedentes anteriores, es posible sugerir que estas dos fases básicas de la reacción acrosomal de *C. setosus* podrían generarse de dos modos diferentes. Siendo la primera fase la eversión de material acrosómico, el cual podría deberse al ingreso de agua a través de la membrana plasmática que hidrataría el material interno generando una fuerza hidráulica en la base del *perforatorium* que permitiría la extrusión de dicho material. La segunda fase podría deberse a la polimerización de microtúbulos que podrían encontrarse en el tubo acrosómico como se sugirió anteriormente, los cuales en su prolongación llevarían el *perforatorium* hacia el extremo anterior como ocurre con el filamento acrosómico de los equinodermos.

La presencia de microtúbulos en el interior del tubo acrosómico de los espermatozoides de *Brachyura* han sido descritos para *Cancer borealis* (Langreth,

1965), *Callinectes sapidus* (Brown, 1966), *Libinia emarginata* (Hinsch, 1969), *Ovalipes ocellatus* (Hinsch, 1969), *Pinnixa* sp. (Reger, 1970), *Pilodius areolatus* (Tudge, 2009) y *C. retusa* (Tudge, 2009). Se ha sugerido que el alargamiento de estos microtúbulos que se encuentran dentro del tubo acrosómico sean un posible mecanismo para el movimiento del material subacrosómico y nuclear (Hinsch, 1986, 1988) hacia la cavidad creada por la eversión del material acrosómico durante la fecundación como ocurre en la langosta *Homarus americanus* (Talbot & Chanmanon, 1980). Un mecanismo similar podría dar cuenta de la formación del filamento acrosómico que se forma en *C. setosus* durante la reacción acrosomal.

El modo de ocurrencia de la reacción acrosomal y el significado funcional aún es desconocido, por lo cual se deberá continuar con estudios de la ultraestructura del espermatozoide de los cambios que experimenta al permanecer en el agua de mar.

En la etapa final de la reacción acrosomal, el extremo anterior del filamento acrosómico se transforma en una estructura similar a un tridente. La forma que presenta esta reacción acrosomal no es comparable a la descrita para *C. pagurus*, aún cuando esta última especie pertenece al mismo género (Brown, 1966). En cambio, es similar a la reacción acrosomal que experimenta *U. tangeri* difiriendo ésta en que no presenta una ramificación apical del filamento acrosómico y tampoco la porción más extrema de la vesícula acrosomal (Medina, 1992; Medina & Rodríguez, 1992).

Según otros autores la estructura interna del *perforatorium* de *C. sapidus* (Brown, 1966), *C. maenas* y *C. pagurus* (Pochon-Mason, 1868), y *U. tangeri* (Medina (1992), permanece sin cambios a pesar que se proyecta hacia delante y llega a ser el extremo apical del filamento acrosomal. Sin embargo, esta situación de inalterabilidad del *perforatorium* no corresponde con lo observado en *C. setosus* ya que este *perforatorium* se extiende en tres estructuras filamentosas que le confieren la forma de un tridente. Con el propósito de avanzar en el esclarecimiento del mecanismo por el cual se eyecta el *perforatorium* y la fuerza que impulsa al material acrosomal a extruirse durante la reacción acrosomal, se ha iniciado estudios de microscopía electrónica de barrido y de transmisión.

AGRADECIMIENTOS

El presente estudio fue financiado por el proyecto FONDEF DI-10246 otorgado al Profesor E. Dupré.

REFERENCIAS

- Brown, G. 1966. Ultrastructural studies of sperm morphology and sperm-egg interaction in the decapod *Callinectes sapidus*. J. Ultrastruct. Res., 14: 425-440.
- Clark, H., G. Kleve & I. Yudin. 1981. An acrosome reaction in natantian sperm. J. Exp. Zool., 218: 279-291.
- Demestre, M. & J. Fortuño. 1992. Reproduction of the deep-water shrimp *Aristeus antennatus* (Decapoda: Dendrobranchiata). Mar. Ecol. Prog. Ser., 84: 41-51.
- Demestre, M., N. Cortadellas & M. Durfort. 1997. Ultrastructure of the sperm of the deep-sea Decapoda *Aristeus antennatus*. J. Morphol., 234: 79-87.
- Dupré, E. & C. Barros. 1983. Fine structure of the mature spermatozoon of *Rhynchocinetes typus*, Crustacea, Decapoda. Gamete Research, 7: 1-18.
- Dupré, E. & G. Schaaf. 1996. Influence of ions on the unfolding of the spermatozoa of the rock shrimp, *Rhynchocinetes typus*. J. Exp. Zool., 274: 358-364.
- El-Sherief, S. 1991. Fine structure of the sperm and spermatophores of *Portunus pelagicus* (L.) (Decapoda, Brachyura). Crustaceana, 61: 271-279.
- Felgenhauer, B. & G. Abele. 1991. Morphological diversity of decapod spermatozoa. En: R.T. Bauer & J.W. Martin (eds.). Crustacean sexual biology. Columbia University Press, New York, pp. 322-341.
- Goldstein, M. & E. Dupré. 2010. Sistema reproductivo de hembras y machos en *Cancer setosus* (Molina, 1782) (Decapoda: Brachyura). Lat. Am. J. Aquat. Res., 38(2): 274-280.
- Goudeau, M. 1982. Fertilization in a crab (*Carcinus maenas*). 1. Early events in the ovary and cytological aspects of the acrosome reaction and gamete contact. Tissue Cell, 14: 97-101.
- Hinsch, G. 1969. Microtubules in the sperm of the spider crab, *Libinia emarginata* L. J. Ultrastruct. Res., 29: 525-534.
- Hinsch, G. 1971. Penetration of the oocyte envelope by spermatozoa in the spider crab. J. Ultrastruct. Res., 35: 86-97.
- Hinsch, G. 1973. Sperm structure of Oxyrhyncha. Can. J. Zool., 51: 421-426.
- Hinsch, G. 1986. Comparison of sperm morphologies, transfer and sperm mass storage between two species of crab, *Ovalipes ocellatus* and *Libinia emarginata*. Int. J. Inver. Rep. Dev., 10: 79-87.
- Hinsch, G. 1988. Ultrastructure of the sperm and spermatophores of the golden crab *Geryon fenneri* and a closely related species, the red crab *G. quinquedens*, from the eastern Gulf of Mexico. J. Crust. Biol., 8: 340-345.
- Jamieson, B. 1989a. Ultrastructural comparison of the spermatozoa of *Ranina ranina* (Oxystomata) and of other crabs exemplified by *Portunus pelagicus* (Brachygnatha) (Crustacea, Brachyura). Zoomorphology, 109: 103-111.
- Jamieson, B. 1989b. The ultrastructure of the spermatozoa of four species of xanthid crabs (Crustacea, Brachyura, Xanthidae). J. Submicrosc. Cytol. Pathol., 21: 579-584.
- Jamieson, B. 1990. The ultrastructure of the spermatozoa of *Petalomera lateralis* (Gray) (Crustacea, Brachyura, Dromidacea) and its phylogenetic significance. Int. Rep., Dev., 17: 39-45.
- Jamieson, B. 1991. Ultrastructure and phylogeny of crustacean spermatozoa. Mem. Queensland Mus., 31: 109-142.
- Jamieson, B. 1994. Phylogeny of the Brachyura with particular reference to the Podotremata: evidence from a review of spermatozoal ultrastructure (Crustacea, Decapoda). Philos. Trans. Roy. Soc. London, B 345: 373-393.
- Jamieson, B. & C. Tudge. 1990. Dorippids are Heterotremata: evidence from ultrastructure of the spermatozoa of *Neodorippe astute* (Dorippidae) and *Portunus pelagicus* (Portunidae) (Brachyura: Decapoda). Mar. Biol., 106: 347-354.
- Jamieson, B. & C. Tudge. 2000. Crustacea-Decapoda. In: B. Jamieson (ed.). Reproductive biology of invertebrates, Vol. 10 Part C. Progress in male gamete ultrastructure and phylogeny. John Wiley & Sons, Chichester, pp. 1-95.
- Jamieson, B., D. Scheling & B. Richer de Forges. 1998. An ultrastructure study of spermatozoa of the Majidae with particular reference to aberrant spermatozoa of *Macropodia longirostris* (Crustacea, Decapoda, Brachyura). Acta Zool. (Stockholm), 79: 193-206.
- Langreth, S. 1965. Ultrastructural observations on the sperm of the crab *Cancer borealis*. J. Cell. Biol., 27: 56a-57a.
- Medina, A. 1992. Structural modifications of sperm from the fiddler crab *Uca tangeri* (Decapoda) during early stages of fertilization. J. Crust. Biol., 12(4): 610-614.
- Medina, A. & A. Rodríguez. 1992. Spermiogenesis and sperm structure in the crab *Uca tangeri* (Crustacea, Brachyura), with special reference to the acrosome differentiation. Zoomorphology, 111: 161-165.
- Moriyasu, M., K. Benhalima, D. Duggan, P. Lawton & D. Robichaud. 2002. Reproductive biology of the male jonah crab, *Cancer borealis* Stimpson, 1859 (Decapoda, Cancridae) on the Scotian shelf northwestern Atlantic. Crustaceana, 75(7): 891-913.

- Pochon-Masson, J. 1968. L'ultrastructure des spermatozoides vésiculaires chez les crustacés décapodes avant et au cours de leur dévagination expérimentale. I. Brachyures et Anomures. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 10: 1-100.
- Reger, J. 1970. Studies on the fine structure of spermatids and spermatozoa of the crab, *Pinnixia* sp. *J. Morph.*, 132: 89-100.
- Scelzo, M. & A. Medina. 2004. A dendrobranchiate, *Peisos petrunkovichi* (Decapoda, Sergestidae), with restant-like sperm: a spermiocladistic assessment. *Acta Zool. (Stockolm)*, 85: 81-89.
- Talbot, P. & P. Chanmanon. 1980. Morfological features of the acrosome reaction of lobster (*Homarus*) sperm and the role of the reaction in generating forward sperm movements. *J. Ultrast. Res.*, 70: 287-297.
- Tudge, C. 2009. Spermatozoal morphology and its bearing on decapod phylogeny. En: J.W. Martin, K.A. Crandall & D.L. Felder (eds.). *Decapod crustacean phylogenetics*. Crustacean issue 18. CRC Press, New York, pp 101-119.

Received: 23 April 2010; Accepted: 20 December 2010