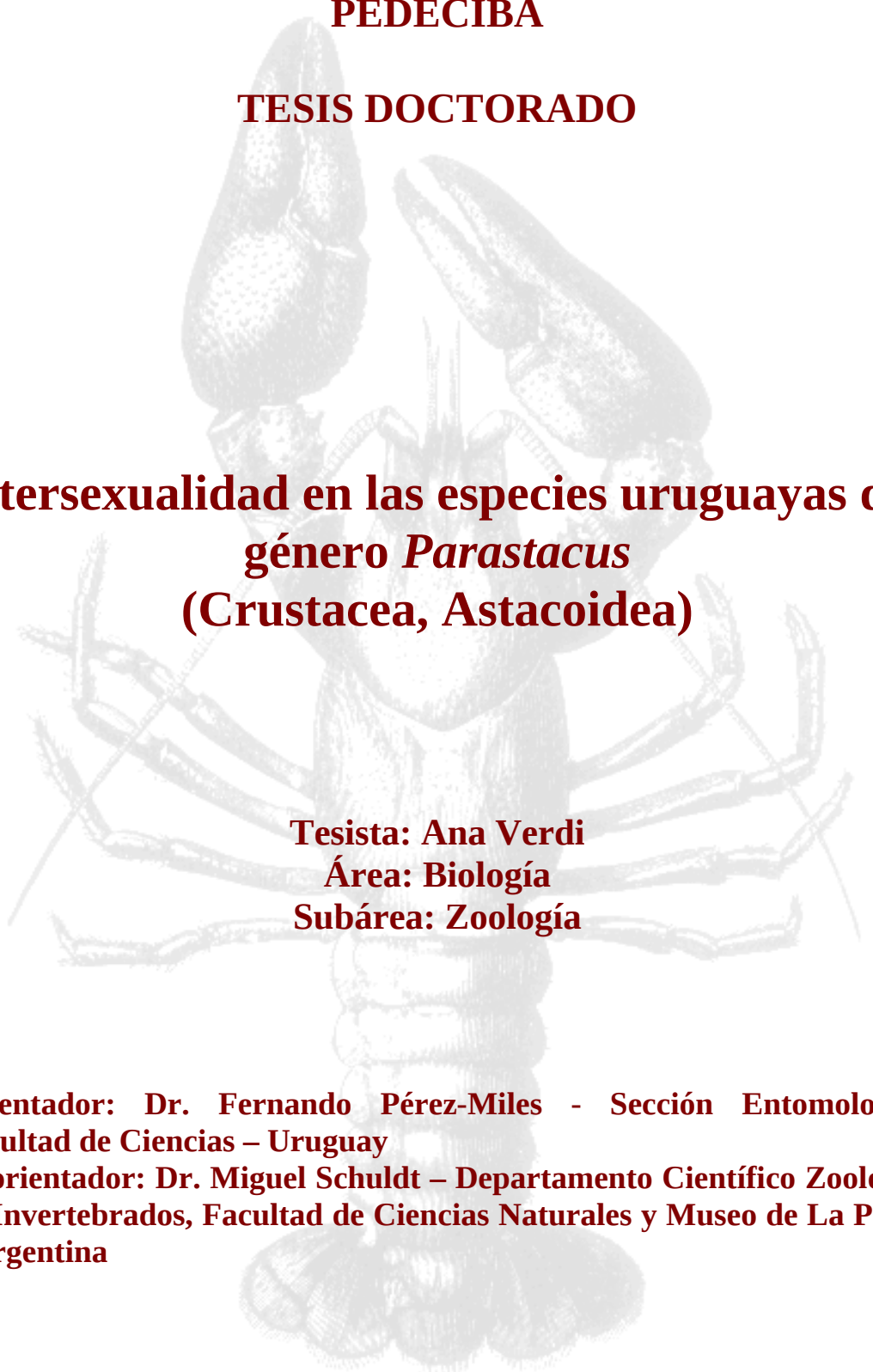




PEDECIBA
TESIS DOCTORADO

**Intersexualidad en las especies uruguayas del
género *Parastacus*
(Crustacea, Astacoidea)**

Tesista: Ana Verdi
Área: Biología
Subárea: Zoología

**Orientador: Dr. Fernando Pérez-Miles - Sección Entomología,
Facultad de Ciencias – Uruguay**
**Coorientador: Dr. Miguel Schuldt – Departamento Científico Zoología
de Invertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata
- Argentina**

Setiembre 2007



..... mi obra contiene de una forma suficiente lo que estaba previsto, sin pasar por alto nada importante y sin excederme en ello más de lo necesario ...

*Artemidoro de Daldis
("El Onirocriticon" Siglo II D.C.)*



Indice

	Pág.
Agradecimientos	1
Resumen	2
Capítulo 1 Introducción	5
Intersexualidad	5
Intersexualidad en la superfamilia Parastacoidea	6
Intersexualidad en el género <i>Parastacus</i>	8
Antecedentes en el Uruguay	10
Problema de investigación	11
Hipótesis.....	13
Objetivos	13
Estrategia de investigación	13
Capítulo 2 Materiales y Métodos	14
Zona de Muestreo.....	14
Metodología de campo y laboratorio	17
Capítulo 3 Resultados	20
<i>Parastacus varicosus</i> Faxon, 1898	20
<i>Parastacus brasiliensis</i> (Von Martens, 1869)	38
<i>Parastacus pilimanus</i> (Von Martens, 1869)	55
Capítulo 4 Discusión	72
Capítulo 5 Conclusiones	79
Capítulo 9 Bibliografía	81



<i>Lista de Tablas</i>	92
<i>Lista de Figuras</i>	94
<i>Anexos</i>	97



Agradecimientos

No es fácil llegar, se necesita ahínco, lucha y deseo, pero sobre todo apoyo como el que he recibido durante este tiempo, por eso hoy al finalizar esta Tesis Doctoral quisiera expresar mi más profundo agradecimiento:

Al Dr. Fernando Pérez-Miles orientador de esta Tesis quien me aceptó sin vacilar por su asesoramiento y estímulo.

Al Dr. Miguel Schuldt, por su generosidad al brindarme la oportunidad de recurrir a su capacidad y experiencia científica en un marco de confianza y afecto y por su invaluable amistad.

A los miembros del Tribunal, Dra. Carmen Viera, Dra. Annabel Ferreira y Dr. Sergio Martínez, por honrarme con su presencia y apoyo y haber enriquecido con sus comentarios y correcciones este trabajo.

Al PEDECIBA, programa que me ha facilitado los fondos para apoyar este trabajo mediante una pasantía realizada en el año 2000 al Laboratorio de Asticultura de la Universidad de los Lagos, Chile y al Prof. Erich Rudolph, director de dicho departamento quien me ha iniciado en el fascinante mundo de los parastacidos, siempre dispuesto a compartir su gran experiencia y conocimiento.

Al Profesor Adjunto Ramón Alvarez del Instituto de Estadística de la Facultad de Ciencias Económicas y Administración, por sus orientaciones en el análisis estadístico de los datos y por su infinita paciencia.

Al Magíster Raúl Maneyro, por brindarme su hospitalidad en todo momento y su valiosa colaboración y buena voluntad en las actividades de campo proporcionándome un material imprescindible para esta investigación.

Un agradecimiento especial a mis compañeros de trabajo quienes siempre han estado dando su apoyo a pesar de haber soportado durante estos años mis más disímiles estados de ánimo.

Un gracias muy especial a Patricia por los buenos y malos momentos, por aguantarme y por escucharme.

A Enrique, por ser ese amigo con el que puedo contar siempre, por el cariño que me brinda, por escucharme, aconsejarme y retarme cuando lo necesito.

Y finalmente todo esto no hubiera sido posible sin el apoyo de mi familia, Gerardo, Rodrigo, María Eugenia y mis padres quienes con su amor incondicional son el motor que me hace mover y seguir adelante a pesar de todo todos los días



Resumen

La intersexualidad es un modelo reproductivo definido por la presencia de caracteres sexuales de ambos sexos en un mismo individuo. Ha sido objeto de numerosas investigaciones científicas, no solo por ser un tema fascinante en sí mismo sino por su importancia en relación a la evolución y mecanismos de determinación del sexo. La presencia en el género *Parastacus* de gonoporos de ambos sexos en un mismo individuo, ha generado discusión con relación a la sexualidad de sus especies. Autores como Lönnberg (1898), Hay (1905) y más recientemente Rudolph (1984, 1987, 1990, 1992, 1995, 1997 a y b, 1999) concluyen que las especies de *Parastacus* estarían evolucionando hacia el hermafroditismo, otros refutan esta posición (Turner, 1935; Riek, 1971; Hobbs, 1974). Buckup y Rossi (1980) en su revisión de los *Parastacus* del Brasil, nada dicen al respecto. En nuestro país, tanto Thompson (1982) como Amestoy (1982, 1983), afirman la imposibilidad de determinar externamente el sexo de las especies uruguayas *P. pilimanus* y *P. varicosus* debido a la presencia de gonoporos masculinos y femeninos en un mismo individuo. Thompson (1982), les asigna un carácter ginandromórfico. La sexualidad en las especies uruguayas ha sido insuficientemente estudiada, asignándoseles un modelo reproductivo basado en evidencias circunstanciales. En el presente trabajo se determina por primera vez el modelo reproductivo en las especies uruguayas *Parastacus varicosus*;



Parastacus brasiliensis y *Parastacus pilimanus*. Todos los especímenes estudiados presentan gonoporos supernumerarios, con una anatomía externa que sigue un patrón único para las tres especies, distinguiéndose dos formas sexuales; los intersexos 1 y 2. Las poblaciones de las tres especies se encuentran formadas por machos y hembras intersexos con una proporción sexual que no varió significativamente de la proporción fisheriana 1:1. *P. pilimanus* presenta tallas menores respecto a *P. varicosus* y *P. brasiliensis*. Los machos de *P. brasiliensis* y *P. pilimanus*, mostraron rangos más amplios de tallas que las hembras, sucediendo lo contrario con *P. varicosus*. Las relaciones alométricas entre las variables morfométricas del abdomen y la longitud del cefalotórax fueron negativas para ambos sexos en todas las especies, indicando que el abdomen crece en menor proporción que el cefalotórax. La búsqueda de caracteres morfológicos para diferenciar machos de hembras, resultó infructuosa para *P. varicosus* y *P. pilimanus*, no así en *P. brasiliensis*, donde las hembras presentan abdómenes más largos, con pleuras más largas y altas; con uropódos y telson más anchos y largos que los machos. El estudio de la anatomía e histología de las gónadas y gonoductos demostró que todos los ejemplares analizados presentan gonoductos de ambos sexos en conexión a una gónada totalmente masculina o femenina según el caso. Los ovarios y testículos en las tres especies, presentan la anatomía microscópica característica de los crustáceos, no encontrándose evidencia de hermafroditismo en ninguna de las especies estudiadas. De acuerdo con los estudios realizados en esta tesis podemos afirmar que *P. varicosus*; *P. brasiliensis* y *P. pilimanus* son especies gonocóricas con ejemplares intersexo y que la presencia de gonoporos de machos y de hembras en un mismo



individuo pudiera deberse a un funcionamiento desconocido del sistema endocrino o ser relictos de una sexualidad hermafrodita que fuera evolucionando hacia el gonocorismo.



Capítulo 1

Introducción

Intersexualidad

La intersexualidad es un modelo reproductivo definido por la presencia de caracteres sexuales de ambos sexos en un mismo individuo. Puede limitarse a la morfología externa o extenderse a la diferenciación gonadal y se presenta tanto en especies gonocóricas como hermafroditas (Ginsburger-Vogel, 1975; Khalaila & Sagi, 1997; Weeks et al., 2006 b). Se manifiesta en la mayoría de las especies animales incluyendo al hombre (Roberts & Parker, 1973; Diamond, 1976; Lyon, 1992; Stratton, 1995; Cohen-Kettenis, 2001). Ha sido objeto de numerosas investigaciones científicas, no solo por ser un tema fascinante en sí mismo sino por su importancia en relación a la evolución y mecanismos de determinación del sexo. Su origen es atribuido a diferentes causas, como infecciones parasitarias o virales (Ginsburger-Vogel, 1991; Juchault et al., 1991), anomalías genéticas u hormonales (Zou & Fingerman, 2000; Parnes et al., 2003; Weeks et al., 2006a) y efectos del medio ambiente (Dunn et al., 1993; Mitchell, 2001; Jungmann et al., 2004).

La intersexualidad es poco conocida dentro de los crustáceos, se la ha registrado en los anfípodos *Gammarus duebeni* y *Orchestia gammarella* (Charniaux-Cotton, 1962, 1975; Ginsburger-Vogel, 1972), en los isópodos *Armadillidium vulgare*, *Porcellio dilatatus* e



Idotea baltica (Legrand & Juchault, 1972), en el branquiópodo *Eulimnadia texana* (Weeks et al., 2006 b) y entre los decápodos solamente se presenta en la familia Astacidae, dentro de la superfamilia Parastacoidea.

Intersexualidad en la superfamilia Parastacoidea

La superfamilia Parastacoidea Huxley, 1878 incluye los cangrejos o langostas de agua dulce del Hemisferio Sur con representantes en Madagascar, Oceanía y la región Sur de América del Sur (Hobbs Jr., 1988; Hobbs III, 1991). Se encuentra formada por una sola familia, Parastacidae Huxley, 1979 con 15 géneros y alrededor de 180 especies. Once de estas especies son endémicas de las aguas dulces del continente Sudamericano, ocho dentro del género *Parastacus* Huxley, 1879, una en *Samastacus* Riek, 1971 y dos en *Virilastacus* Hobbs, 1991 (Fig.1) (Hobbs Jr., 1991; Buckup, 2000; Rudolph & Almeida, 2000; Rudolph & Crandall, 2005).

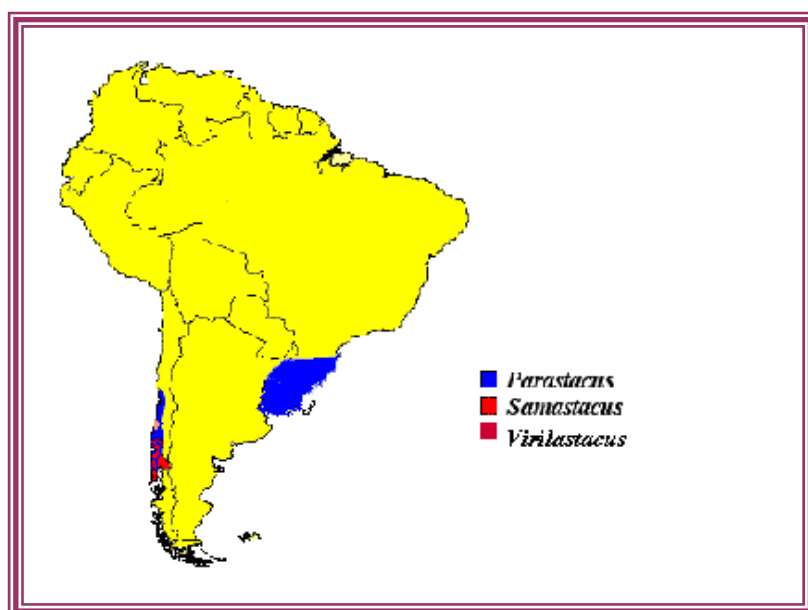


Fig. 1 – Distribución de los géneros Sudamericanos



Ellas se encuentran distribuidas en dos regiones geográficamente separadas, el grupo septentrional, al sudeste de Brasil, Uruguay y noreste de Argentina, por un lado y el grupo meridional, en el centro-sur de Chile, y el lago Nahuel-huapi en la Argentina (Ortmann, 1902; Riek, 1971; Manning & Hobbs, 1977; Buckup & Rossi, 1980).

El grupo septentrional está formado por las especies *Parastacus pilimanus* (von Martens, 1869), *P. brasiliensis*, (von Martens, 1869), *P. varicosus* Faxon, 1898, *P. defossus* Faxon, 1898, *P. saffordi* Faxon, 1898 y *P. laevigatus* Buckup y Rossi, 1980. El grupo meridional se encuentra formado por *Parastacus pugnax* Poeppig, 1835, *P. nicoleti* (Philippi, 1882), *Samastacus spinifrons* (Philippi, 1882), *Virilastacus araucanius* (Faxon, 1914) y *Virilastacus rucapihuelensis* Rudolph & Crandall, 2005.

A diferencia de las especies de las familias Astacidea y Cambaridea del Hemisferio Norte, que tienen como principal carácter externo de dimorfismo sexual, la forma de los pleópodos del primer somito abdominal, los que son vestigiales en las hembras y órganos copulatorios en los machos (Holdich & Lowery, 2002; Holdrich & Reeve, 2002), en la familia Parastacidae las hembras y machos no poseen pleópodos en el primer somito abdominal, ni siquiera vestigiales (Horwitz, 1988), diferenciándose los sexos solamente por la posición de las aberturas genitales bien en las coxas del tercer par de pereiópodos las femeninas y en las coxas del quinto par de periopodos las masculinas. Según Rieck (1971,1972) y Hobbs Jr. (1974), de los 15 géneros de esta familia, *Parastacus* es el único que presenta en su morfología la característica peculiar de exhibir gonoporos de macho y de hembra en un mismo individuo, impidiendo la diferenciación sexual externa de los sexos.



Intersexualidad en el género *Parastacus*

La presencia en *Parastacus* de gonoporos de ambos sexos en un mismo individuo, ha generado discusión con relación a la sexualidad de sus especies desde que von Martens en 1869 lo describiera por primera vez en las especies *Parastacus brasiliensis* y *P. pilimanus*.

Von Ihering (1893), confirma la existencia de gonoporos de hembras y de machos para *P. brasiliensis*. Faxon (1898) verificó la existencia simultánea de dos pares de gonoporos en un mismo individuo al describir las especies *P. varicosus*, *P. saffordi*, *P. defossus* y *P. hassleri* (= *P. pugnax*), proponiendo que esta es la condición normal de las especies del género. También observó que en muchos casos los gonoporos de hembra se encontraban sellados por una membrana quitinosa.

Lönnberg (1898), investigó las relaciones de los referidos poros con las estructuras internas del aparato reproductor en *P. hassleri* (= *P. pugnax*), de Chile y constató que a pesar de existir en cada individuo una gónada propia de cada sexo, estas presentaban ductos genitales de machos y hembras. Realizando cortes histológicos de los testículos encontró cuerpos semejantes a células germinales femeninas, lo que llevó al autor a emitir la hipótesis de hermafroditismo parcial en *P. hassleri* (= *P. pugnax*) y en las demás especies del género donde habían sido observados gonoporos supernumerarios, sin haber avanzado en el estudio de esta posibilidad debido al mal estado de conservación de los especímenes recolectados. (Almeida & Buckup, 1997). Hay (1905) examinando especímenes de *Parastacus* del U.S. National Museum, asume la misma posición de Lönnberg, mientras que Turner (1935), luego de examinar ejemplares de *P.*



hassleri y de *P. saffordi*, se opone a esta posibilidad al no encontrar trazas de hermafroditismo en las gónadas.

Es recién en la década de los setenta que Riek (1972) en su revisión sobre la familia Parastacidae, retoma el tema de la sexualidad, caracterizando al género *Parastacus* como el único dentro de la familia con genitalia ginandromórfica, coexistiendo gonoporos de macho y hembra en un mismo individuo. Hobbs Jr. (1974), en esta misma época, ratifica lo establecido por Rieck (1972).

Buckup & Rossi (1980) realizan una revisión de los *Parastacus* brasileros. Si bien marcan la presencia de gonoporos supernumerarios, no hacen referencia a la sexualidad de los individuos. Rudolph (1984, 1990, 1995a, 1997a), retoma con profundidad la temática de la sexualidad, realizando estudios anatómicos e histológicos de la genitalia en las especies chilenas de la familia, sobre todo en *Parastacus nicoletti* y *Samastacus spinifrons*, encontrando una variedad de formas reproductivas que le llevaron a establecer tres modelos reproductivos. El primero es el gonocorismo presente en *Virilastacus araucanius* (Rudolph & Rivas, 1988; Martínez et al., 1994) y en las poblaciones habitantes de lagos de *Samastacus spinifrons* (Rudolph, 1999; Rudolph & Almeida, 2000). El segundo es el de hermafroditismo protándrico parcial presente en *Parastacus nicoletti* (Rudolph, 1995a) y en las poblaciones fluviales de *Samastacus spinofrons* (Rudolph, 1999). El tercero es el de la intersexualidad presente en *Parastacus pugnax* (Rudolph y Almeida, 2000). Almeida & Buckup (2000) confirman la existencia de hermafroditismo protándrico para una población brasiler de *P. brasiliensis*.

Hace ya unos años se han descrito especies de los géneros australianos *Engaus*, *Enagewa*, *Cherax* y *Euastacus* que muestran altas proporciones de ejemplares con



gonoporos de ambos sexos, por lo cual se les ha calificado como intersexos (Horwitz et al., 1985; Horwitz, 1988, 1990; Medley & Rouse, 1993; Honan & Mitchell, 1995).

A pesar de todo lo anterior, el significado funcional del fenómeno de intersexualidad sólo ha sido estudiado con profundidad para una especie australiana, *Cherax quadricarinatus* (Von Martens, 1869) (Sagi et al., 1996) y dos especies sudamericanas, *P. nicoleti* y *P. pugnax* (Rudolph, 1990, 1995a, 1997a, 1997b).

Antecedentes en el Uruguay

En el Uruguay se conocen cinco especies del género *Parastacus*, *Parastacus saffordi*, Faxon, 1898; *P. defossus* Faxon, 1898; *P. varicosus* Faxon, 1898; *P. pilimanus* (Von Martens, 1878); *P. brasiliensis* (Von Martens, 1869) (Faxon, 1898; Rieck, 1971; Hobbs, 1974; Buckup & Rossi, 1980; Zolessi & Philippi, 1995). El primer trabajo en el género data de 1898, en el cual Faxon describe las especies, *P. varicosus*, *P. saffordi*, *P. defossus* y verifica la existencia simultánea de dos pares de gonoporos en un mismo individuo.

Los estudios saltan luego a la década de los ochenta, donde se presentan cuatro Tesis de Licenciatura en Oceanografía realizadas por Amestoy (1982), Thompson (1982), Dutra (1983) y Delfino (1984), sobre diferentes aspectos de la biología de las especies *P. varicosus* y *P. pilimanus*. Amestoy (1982) y particularmente Thompson (1982) hacen referencia a la sexualidad de estas especies. Thompson (1982), descarta la posibilidad de hermafroditismo luego de examinar la histología gonádica en hembras de *P.*



pilimanus y *P. varicosus*, sin encontrar vestigios de tejido masculino, aseverando el carácter ginandromórfico de sus genitales. Tanto Thompson (1982) como Amestoy (1982, 1983) afirman la imposibilidad de determinar externamente el sexo de las especies uruguayas, debido a la presencia de gonoporos masculinos y femeninos en un mismo individuo.

Problema de investigación

La sexualidad de las especies uruguayas ha sido insuficientemente estudiada, asignándoseles un modelo reproductivo basado en evidencias circunstanciales derivadas de estudios en pocos ejemplares. Estos estudios sólo confirman el problema, pero no lo explican, dejando sin responder preguntas tales como ¿a que tipo de modelo reproductivo responden?, ¿cómo explicar la presencia de gonoporos múltiples?, ¿existe una tendencia hacia el hermafroditismo y esta se refleja en la estructura de la población?

Estas especies habitantes de charcos temporarios, construyen habitaciones subterráneas en forma de túneles inclinados permaneciendo la mayor parte del tiempo enterradas, aislados entre sí, esto sumado a su reducida capacidad natatoria, les dificulta la posibilidad de dispersarse a largas distancias, lo que provoca una reducción del flujo de genes entre las distintas poblaciones. Factores como la baja densidad poblacional o la poca movilidad de las especies dificultan encontrar pareja y constituyen una fuerza selectiva que promueve la evolución del hermafroditismo (Baker, 1955; Ghiselin, 1969; Charnov et al., 1976).

La existencia de hermafroditismo sería una respuesta a las limitaciones del flujo de genes y al ser de tipo protándrico, las hembras al alcanzar un mayor tamaño, tendrían la



posibilidad de producir e incubar un mayor número de huevos. La vía hacia el hermafroditismo, en estas especies, probablemente se debiera a estas dificultades.

Hipótesis

Esta investigación pone a prueba la hipótesis de que la presencia en las especies uruguayas del género *Parastacus* de gonoporos de machos y hembras en un mismo individuo, es causada por su condición de hermafroditas protándricos.

Objetivos

El objetivo central de esta investigación fue determinar el modelo reproductivo en las especies uruguayas del género *Parastacus*. Para ello nos planteamos una serie de objetivos específicos que permitirán: caracterizar los patrones morfológicos de cada forma sexual, analizar la frecuencia con que se presenta cada forma sexual, explorar la probable existencia de caracteres sexuales secundarios, describir la anatomía de las gónadas y gonoductos, analizar y describir la histología gonádica de cada forma.

Estrategia de investigación

En base a los objetivos se diseñó una estrategia de investigación que se dividió en trabajo de campo y laboratorio. Los ejemplares recolectados fueron inmediatamente fijados y transportados al laboratorio donde fueron medidos para luego analizar los datos morfométricos considerados. Se clasificaron de acuerdo a las características de sus



gonoporos, fueron posteriormente disecados para poder sexarlos y realizar la resección de las gónadas las que fueron incluidas y teñidas para reconocer y caracterizar la histología gonádica.



Capítulo 2

Materiales y Métodos

Zona de Muestreo

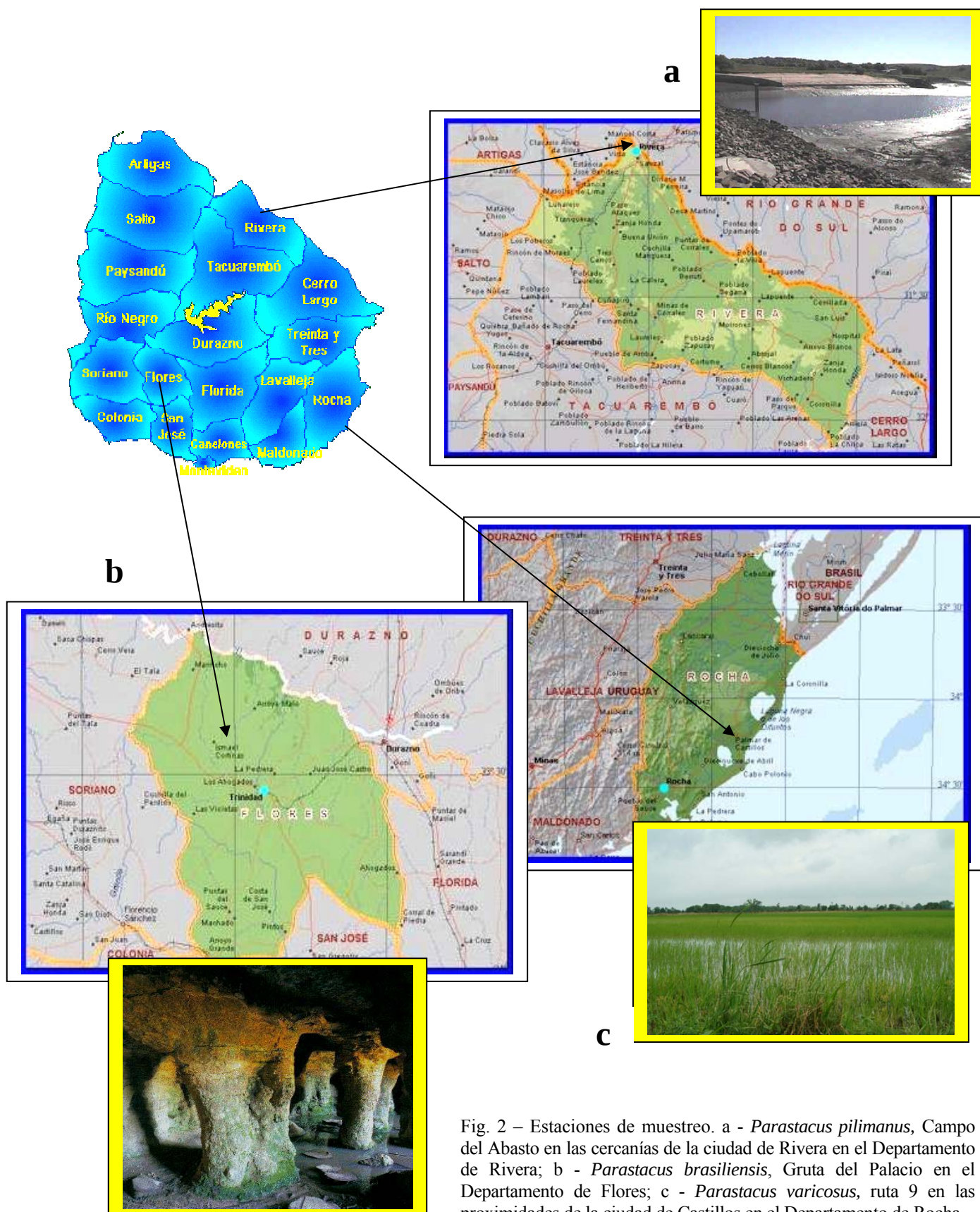
Los ejemplares de *Parastacus varicosus* fueron recolectados sobre la ruta 9 en las proximidades de la ciudad de Castillos en el Departamento de Rocha (Lat. 34°10'0S; Long. 53°49'60W) durante el período agosto de 1996 setiembre de 1998 (Fig. 2 c). Esta zona se encuentra en la región correspondiente a los “Bañados de Rocha”, perteneciente a la región paisajística de las Planicies del Este (Evia & Gudynas, 2000). En ella se agrupa la mayor concentración de humedales de nuestro país, donde si bien existe una superficie importante bajo cultivo podemos identificar áreas naturales constituidas por esteros, bañados, campos uliginosos, palmares y corredores formados por ríos y arroyos con sus bosques ribereños. Su característica común es la de tierras que permanecen inundadas todos los años por períodos variables de tiempo, desde algunos meses hasta la totalidad del año. Desde el punto de vista hidrológico la región se encuentra casi completamente incluida en la cuenca de la Laguna Merín, hacia donde se dirigen los caudales de la propia región así como aquellos provenientes de la vertiente del este de la Cuchilla Grande, recibiendo aportes directos de la zona de colinas y lomadas del Este.

Parastacus brasiliensis fue recolectado en la Gruta del Palacio, en el Departamento de Flores (Lat. 33° 31'60S; Long. 56° 53'60W), durante el período agosto de 1996 hasta setiembre de 1998. Esta zona se encuentra enmarcada en la región paisajística de Praderas y dentro de ella en la sub-región Praderas del Centro Sur (Evia & Gudynas,



2000), se caracteriza por un suelo ondulado con lomadas y colinas de hierbas de bajo porte con predominio de gramíneas. Afloran las areniscas de Palacio en su parte norte, donde forman escarpas panorámicas, que al ser erosionadas dejan lugar a las llamadas grutas, como la del Palacio, la que presenta forma de caverna sostenida por columnas de entre 30 cm y un metro de diámetro, las que conforman un pórtico de 23 metros de frente por 3 metros de alto. Existe un frente laberíntico que se desarrolla más de 400 metros pero solamente 40 son de fácil acceso existiendo en su interior una capa subacuática y pozos de agua permanentes, los que tienen comunicación con el exterior (Fig. 2 b).

Los muestreos de *Parastacus pilimanus* fueron realizados en el Campo del Abasto en las cercanías de la ciudad de Rivera, en el Departamento de Rivera (Lat. 30°53'60S; Long. 55°31'0W) entre noviembre de 2005 a julio de 2006. Forma parte de la región de Praderas con Cerros Chatos, con un paisaje de lomadas y colinas con cerros chatos, con afloramientos rocosos asociados, entre los cuales se desarrolla una vegetación de bosque serrano. Junto a ellos se observan bosques ribereños asociados a los cursos de agua, comúnmente flanqueados por bañados y pajonales (Evia & Gudynas, 2000) (Fig. 2 a).





Metodología de campo y laboratorio

Los ejemplares fueron recolectados con red de mano de sección plana de 20 cm de lado por 30 cm de fondo y una luz de 1 mm. Fueron fijados inmediatamente después de su captura y previo a todo traslado, en Líquido de Bouin durante 24 hs., descartándose así efectos de estrés sobre la trama tisular (Schuldt, 1980), poniéndolos luego para su conservación al alcohol 70^a.

En el laboratorio, se examinaron los gonoporos de cada ejemplar con un microscopio estereoscópico equipado con cámara clara. Los gonoporos femeninos fueron clasificados según su grado de calcificación y pilosidad; los masculinos de acuerdo a su grado de calcificación y altura.

Los datos morfométricos considerados fueron: longitud del cefalotórax (LC), longitud de los somitos abdominales (LA), ancho de los somitos abdominales 2 al 6 (AS 2/6), alto de las pleuras de los somitos abdominales 3 al 5 (ALPS 3/5), longitud de la pleura del somito abdominal 2 (LPS2), largo (LT) y ancho del telson (AT), longitud (LENU) y ancho (AENU) del endopodito del urópodo, longitud del exopodito (LEXU) y ancho (AEXU) del exopodito del uropodo (Fig. 3 a y b). Se determinó el rango, la media, la varianza y el desvío estándar de cada muestra. La relación existente entre el largo del cefalotórax y cada uno de estos caracteres morfométricos, fue comprobada de acuerdo con Hartnoll (1982) y Stewart et al. (1995), mediante regresiones lineales para ambos sexos, utilizándose la ecuación: $\log y = \log a + b \log x$.

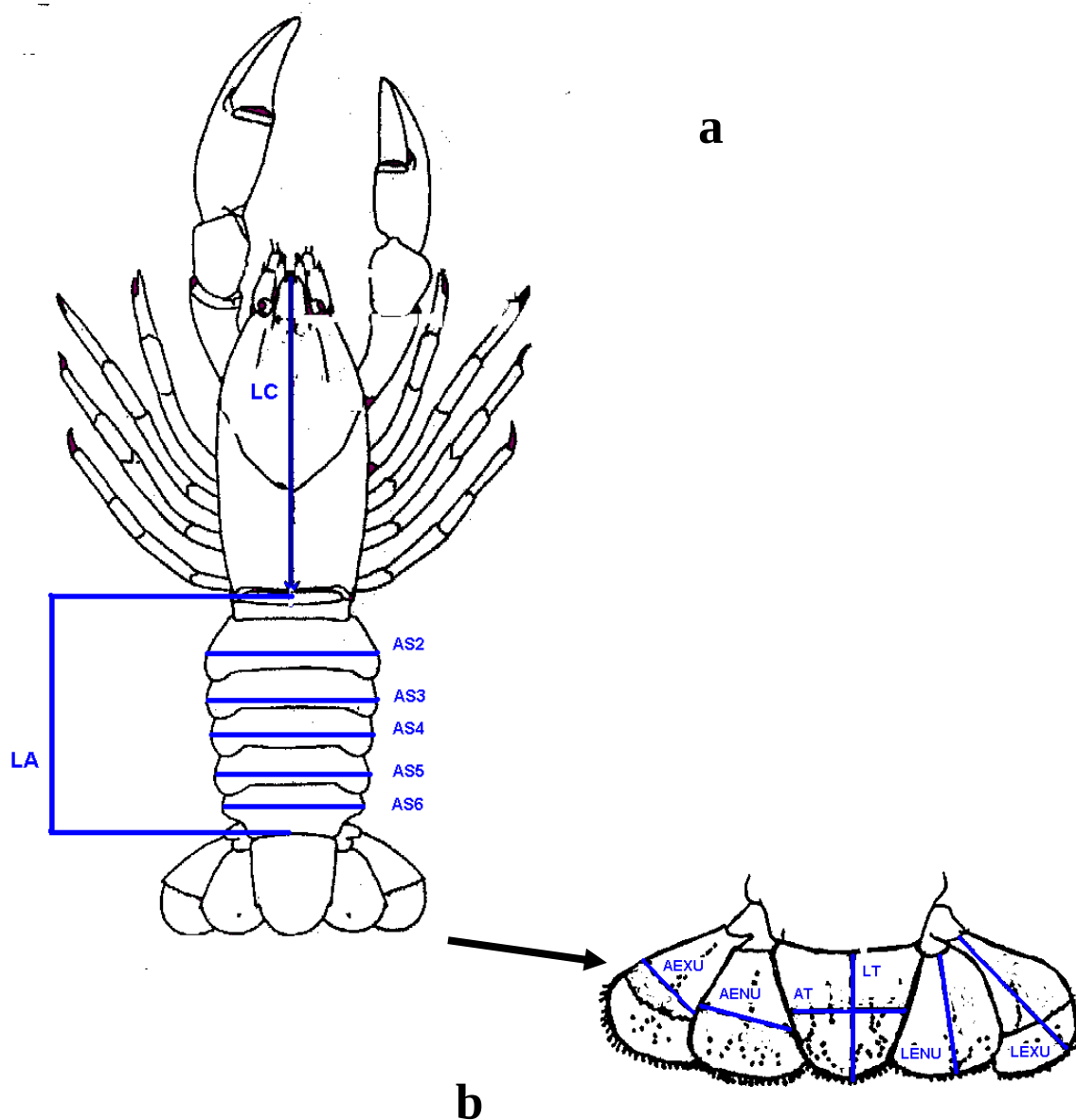


Fig. 3 – Parámetros morfométricos considerados: a -longitud del cefalotórax (LC), longitud de los somitos abdominales (LA), ancho de los somitos abdominales 2 al 6 (AS 2/6). b - largo (LT) y ancho del telson (AT), longitud (LENU) y ancho (AENU) del endopodito del urópodo, longitud del exopodito (LEXU) y ancho (AEXU) del exopodito del urópodo



Para verificar cada regresión se aplicó el test de Student (t) para cada una de las relaciones planteadas (Sokal & Rohlf, 1979; Zar, 1984). Para el análisis de las variables morfométricas entre los distintos sexos se evaluó la normalidad mediante el test de Kolmogorov – Smirnov y la homogeneidad de varianzas mediante el test de Levene, realizándose luego la prueba no paramétrica de Mann – Whitney. La proporción sexual fue comparada, empleando el test de Chi-cuadrado, con una hipotética relación 1:1. Los análisis estadísticos fueron realizados con el programa STATISTICA (Statsoft, 1999).

Los especímenes fueron disecados de acuerdo a la técnica de Kükenthal et al. (1969). Los aparatos reproductores fueron fotografiados con una cámara acoplada al microscopio estereoscópico. Se midió el ancho de los gonoductos con un micrómetro ocular, previo a su resección para estudios histológicos, los que se iniciaron con la deshidratación en una serie de alcoholes, diafanización e impregnación en parafina. Se realizaron cortes de 7µm de espesor, los cuales se tiñeron con hematoxilina-eosina. Para reconocer y caracterizar la histología gonádica se emplearon las descripciones y fotomicrografías de Payen (1973), Amato & Payen (1976, 1978) en *Pontastacus leptodactylus leptodactylus* y de Rudolph (1995 b, 1997 a) en *P. nicoleti* y *P. pugnax* respectivamente.



Capítulo 3

Resultados

***Parastacus varicosus* Faxon, 1898**

Los 142 ejemplares de *Parastacus varicosus* (Fig. 4) recolectados presentaron gonoporos de machos y hembras en un mismo individuo.



Fig. 4 – *Parastacus varicosus* a la entrada de la cueva



Observaciones morfológicas

Distribución de las formas sexuales

El análisis de los caracteres externos de los gonoporos permitió diferenciar dos formas sexuales:

Intersexo 1 – (N = 133) ejemplares que presentan en la coxa del tercer pereiópodo, gonoporos femeninos de forma semielipsoidal, calcificados, sin pilosidad circundante ni rastro de abertura. Presentan además, una papila fija, calcificada, en cuyo extremo apical se abre el gonoporo masculino en el borde interno de la coxa del quinto par de pereiópodos. (Fig. 5 a). La talla de estos intersexos fluctuó entre 9,6 y 44,1 mm de largo cefalotorácico.

Intersexo 2 – (N = 9) ejemplares con gonoporos femeninos de forma elipsoidal, rodeados por abundante pilosidad y cubiertos por una membrana no calcificada, semitransparente y algo convexa o bien parcialmente calcificada, plana y no transparente. Los gonoporos masculinos son de morfología similar a los descritos en los intersexos 1 (Fig. 5 b). El tamaño de estos intersexos fluctuó entre 22,6 a 53,6 mm de largo cefalotorácico.

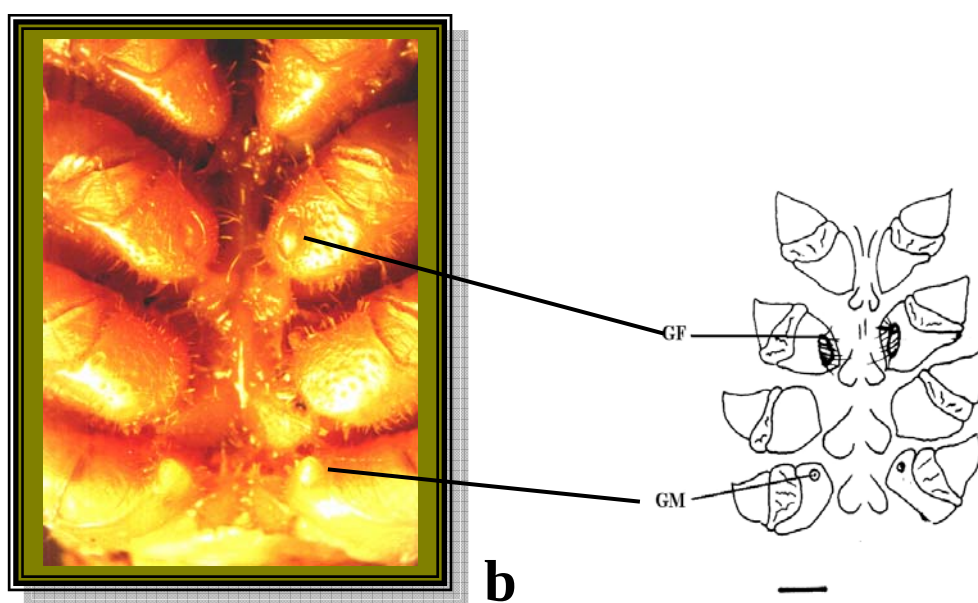
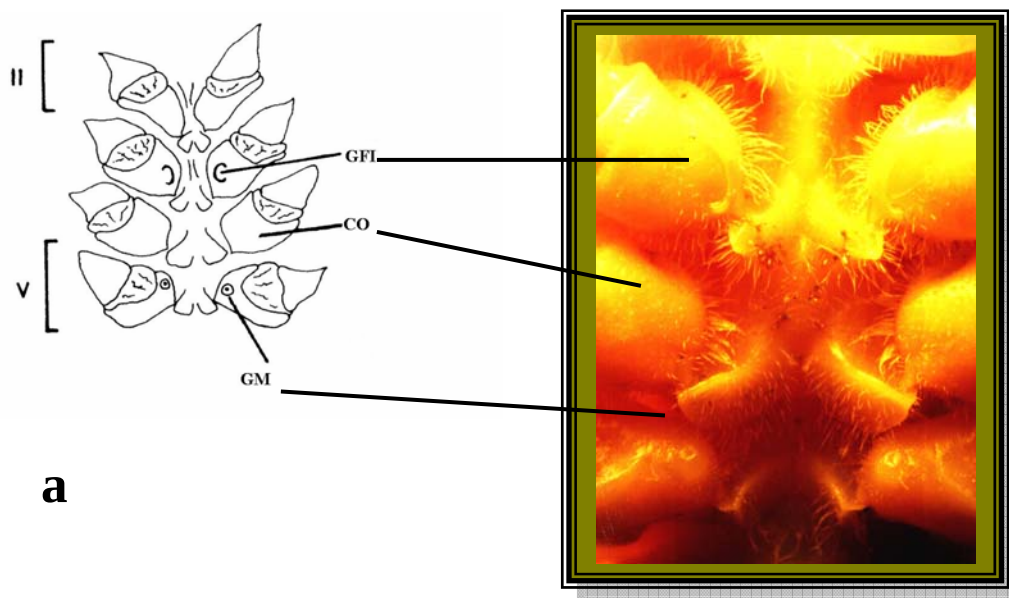


Fig. 5 – *Parastacus varicosus*: región esternal y coxa de los pereiópodos II al IV. a – gonoporos del intersexo 1; b – gonoporos del intersexo 2. Gonoporo femenino incompleto (GFI); Coxopodito (Co); Gonoporo masculino (GM); Gonoporo femenino (GF). Escala 4 mm.



Estructura de la población

Por debajo de los 22,6 mm de largo cefalotoràxico, todos los especímenes observados presentan gonoporos supernumerarios característicos del intersexo 1 (Fig. 6). Sin embargo, la disección de los mismos demostró que sus gónadas ya estaban diferenciadas, encontrándose que el 60% eran intersexo hembras y el restante 40% intersexo machos. Sobre los 22,6 mm de largo cefalotóraxico se registraron 37 ejemplares, 28 correspondientes al intersexo 1 y 9 al intersexo 2. Luego de su disección se comprobó que, dentro de los intersexo 1, el 63% eran intersexo hembras y el 37,% intersexo machos, y dentro de los intersexo 2 todos los ejemplares pertenecen a intersexos hembras (Tabla I).

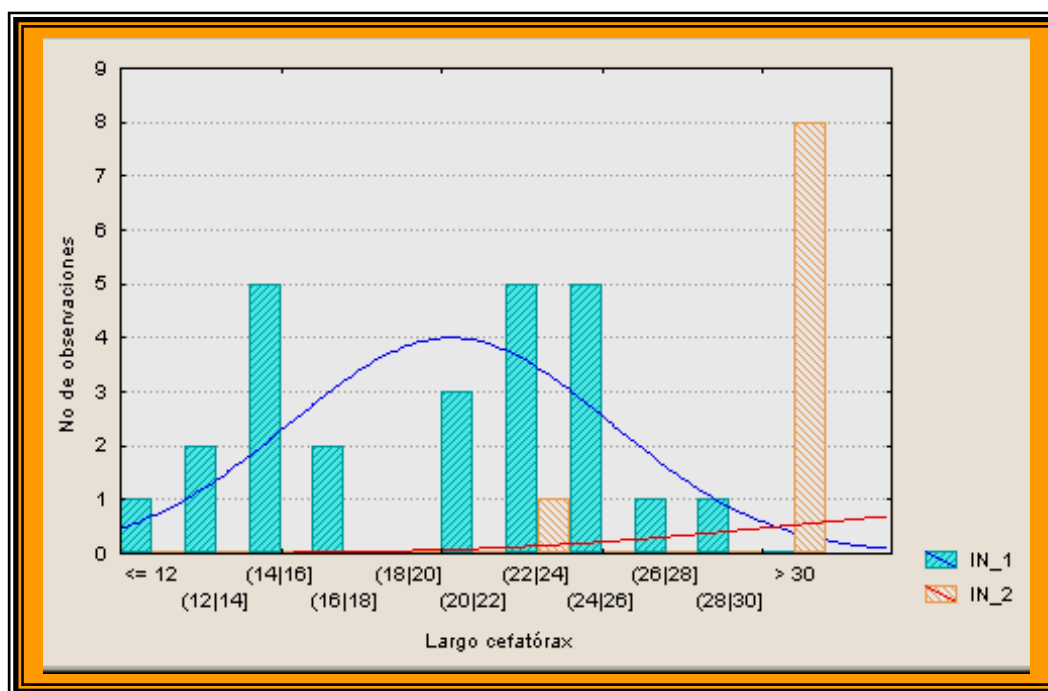


Fig. 6 – Histograma de frecuencias de largo cefalotóraxico (LC) de *P. varicosus*, intersexo 1 (IN_1); intersexo 2 (IN_2)



TABLA I

Estructura de la población de *Parastacus varicosus* ; largo cefalotórax (LC); Hembras (H); Machos (M)

		Intersexos 1	Intersexos 2
≤ 22.6 mm LC	M	48	0
	H	57	0
≥ 22.6 mm LC	M	11	0
	H	17	9

El largo cefalotorácico para machos y hembras correspondientes al intersexo 1, varió entre 9,6 mm y 44,1 mm para los machos, con una media de $19,77 \pm 7,7$ mm y entre 7,4 mm y 37,7 mm para las hembras, con una media de $18,68 \pm 6,5$ mm (Tabla II). La proporción de machos y hembras con tallas menores a 10 mm, así como mayores de 30 mm, es baja. Si bien los machos mostraron mayores largos cefalotorácicos, la superioridad numérica de las



hembras para un mismo tamaño fue mayor (Fig. 7). En las hembras del intersexo 2 el largo cefaloráxico varió entre 22,6 mm y 53,6 mm, con una media de $39,07 \pm 8,6$ mm.

(Fig. 8)

TABLA II

Medias ($\bar{X}$) y desvío estándar (SD) de los caracteres morfológicos de los diferentes intersexo de *Parastacus varicosus* ; largo cefalotórax (LC); largo abdomen (LA); ancho de los somitos abdominales 2 al 6 (AS 2/6), alto de las pleuras de los somitos abdominales 2 al 6 (ALPS 2/6), longitud de la pleura del somito abdominal 2 (LPS2), largo (LT) y ancho del telson (AT), longitud (LENU) y ancho (AENU) del endopodito del urópodo, longitud del exopodito (LEXU) y ancho (AEXU) del exopodito del urópodo. Machos intersexo 1 (M1); Hembras intersexo 1 (H1); Hembras intersexo 2 (H2)

Caracter morfológico	M1		H1		H2	
	$\bar{X}$	$\pm$ SD	$\bar{X}$	$\pm$ SD	$\bar{X}$	$\pm$ SD
LC	19,77	7,76	18,68	6,51	39,07	8,63
LA	16,19	6,47	15,45	5,19	32,40	6,70
AS2	7,73	3,26	7,17	2,45	18,70	4,84
AS3	7,59	3,20	6,99	2,38	19,03	5,23
AS4	7,42	3,15	6,71	2,36	18,74	5,04
AS5	7,16	3,05	6,53	2,07	17,94	4,72
AS6	6,88	2,84	6,31	1,96	16,49	4,10
AT	5,39	1,96	5,15	1,61	10,72	2,18
LT	6,86	2,54	6,43	1,91	14,26	2,87
LENU	5,99	2,13	5,95	3,66	12,72	2,64
LEXU	7,36	2,57	6,90	2,16	14,75	3,09
AENU	4,8	1,88	4,37	1,46	10,33	2,23
AEXU	5,42	2,18	4,98	1,70	11,27	2,76
ALPS3	1,45	0,79	1,36	0,55	3,28	0,82
ALPS4	1,48	0,63	1,46	0,60	3,59	0,88
ALPS5	1,55	0,62	1,46	0,56	3,51	0,84
LPS2	4,14	1,50	3,84	1,35	8,65	1,66

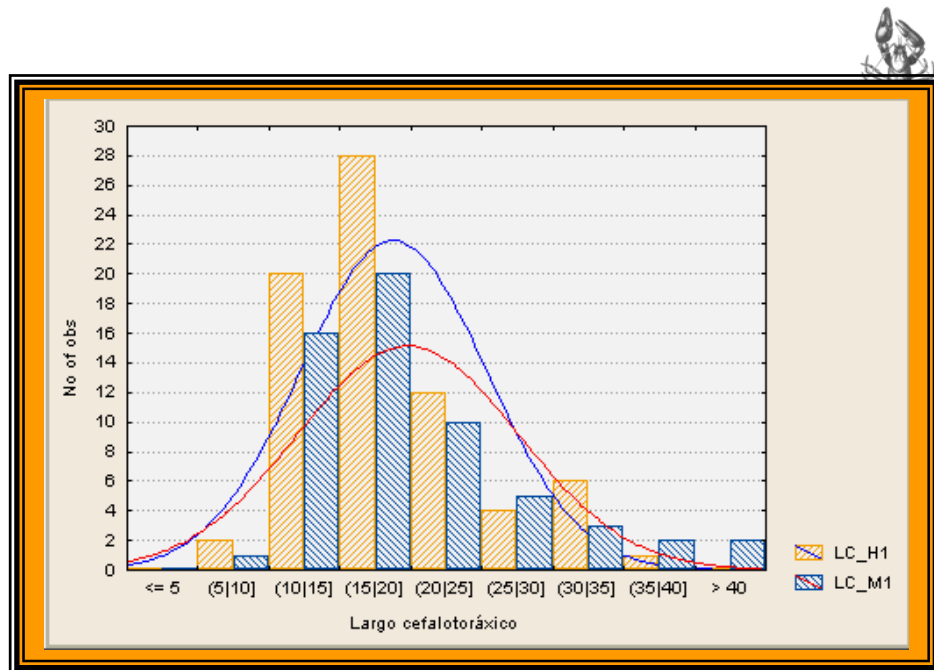


Fig. 7 – Histograma de frecuencias de largo cefalotóraxico (LC) de *P. varicosus*, intersexo 1, largo cefalotórax hembra (LC_H1); largo cefalotórax macho (LC_M1)

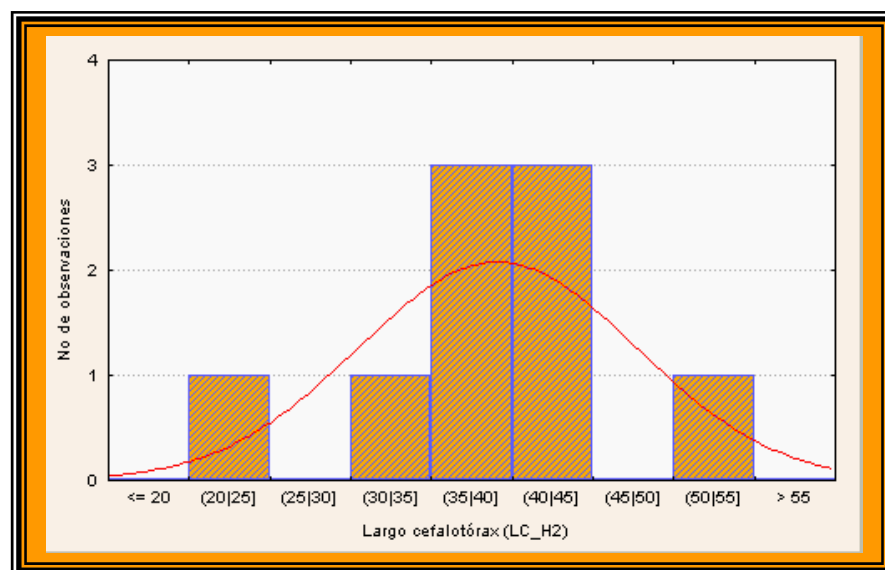


Fig. 8 – Histograma de frecuencias de largo cefalotóraxico de *P. varicosus*, intersexo 2 (LC_H2)



Proporción sexual

De los 142 ejemplares capturados, 59 fueron machos intersexo y 83 hembras intersexo, esto representa una proporción sexual de 0.7:1 a favor de las hembras. Este valor no difiere significativamente de una proporción sexual fisheriana de 1:1 ($\chi^2 = 3,64$; $P \leq 0,05$). Cuando analizamos la proporción sexual para cada clase de talla, se observa que en todas, excepto la banda entre los 25,0 y 29,9 mm, existe un mayor número de hembras. Por debajo de los 25,0 mm de largo cefalotorácico hay 47 machos y 64 hembras (0,7:1), por encima de los 25,0 mm hay 12 machos y 19 hembras (0,6:1) (Tabla III).

TABLA III

Proporción sexual por rango de tallas de *Parastacus varicosus*

Rangos de tallas (LC)(mm)	MACHOS		HEMBRAS		TOTAL	RATIO
	N	%	N	%		
5-9,9	1	50,00	1	50,00	2	1,0:1,0
10-14,9	17	44,70	21	55,30	38	0,8:1,0
15-19,9	19	39,60	29	60,40	48	0,7:1,0
20-24,9	10	43,50	13	56,50	23	0,8:1,0
25-29,9	5	55,60	4	44,40	9	1,3:1,0
30-34,9	3	30,00	7	70,00	10	0,4:1,0
35-39,9	2	33,30	4	66,70	6	0,5:1,0
40-44,9	2	33,30	4	66,70	6	0,5:1,0
	59	41,5	83	58,5	142	0,7:1,0



Relaciones biométricas

La relación entre el largo del cefalotórax y los diferentes caracteres morfométricos para machos y hembras se presentan en la tabla IV. El crecimiento relativo de las diferentes medidas en relación con el largo del cefalotórax es alométrico negativo, con altos coeficientes de correlación, en ambos sexos. No existe diferencia significativa entre machos y hembras, en los valores de las pendientes (b) de las ecuaciones ($t = -0,39$; $p > 0,05$).

TABLA IV

Relaciones entre las distintas partes del cuerpo en *Parastacus varicosus*: coeficiente de regresión (r). Test de t para cada regresión (P). Largo cefalotórax (LC); largo abdomen (LA); ancho de los somitos abdominales 2 al 6 (AS 2/6), alto de las pleuras de los somitos abdominales 2 al 5 (ALPS 2/5), longitud de la pleura del somito abdominal 2 (LPS2), largo (LT) y ancho del telson (AT), longitud (LENU) y ancho (AENU) del endopodito del urópodo, longitud del exopodito (LEXU) y ancho (AEXU) del exopodito del urópodo Machos intersexo 1 (M1); Hembras intersexo 1 (H1)

VARIABLE	SEXO	ECUACIÓN	r	t	P
LA	M	$\text{LogLA} = 0,879 + 0,785(\log \text{LC})$	0,98	0,56	0,12
	H	$\text{LogLA} = 0,893 + 0,780(\log \text{LC})$	0,96	1,60	0,11
AS2	M	$\text{LogAS2} = -0,61 + 0,418(\log \text{LC})$	0,98	-3,54	0,01
	H	$\text{LogAS2} = 1,373 + 0,466(\log \text{LC})$	0,95	-3,47	-
AS3	M	$\text{Log AS3} = -0,763 + 0,414(\log \text{LC})$	0,98	-2,60	0,01
	H	$\text{Log AS3} = 1,693 + 0,476(\log \text{LC})$	0,94	-3,80	-
AS4	M	$\text{LogAS4} = -0,749 + 0,405(\log \text{LC})$	0,97	-2,13	0,38
	H	$\text{LogAS4} = -2,108 + 0,477(\log \text{LC})$	0,93	-2,83	0,01
AS5	M	$\text{LogAS5} = 0,663 + 0,387(\log \text{LC})$	0,96	-1,59	0,11
	H	$\text{LogAS5} = -1,652 + 0,444(\log \text{LC})$	0,92	-2,82	0,01
AS6	M	$\text{LogAS6} = -0,357 + 0,358(\log \text{LC})$	0,95	-0,87	0,38
	H	$\text{LogAS6} = -1,152 + 0,404(\log \text{LC})$	0,94	-2,37	0,02
AT	M	$\text{Log AT} = 0,310 + 0,253(\log \text{LC})$	0,99	3,80	-
	H	$\text{LogAT} = 0,400 + 0,255(\log \text{LC})$	0,98	2,68	0,01
LT	M	$\text{Log LT} = 0,293 + 0,328(\log \text{LC})$	0,99	1,77	0,84
	H	$\text{Log LT} = 0,287 + 0,333(\log \text{LC})$	0,97	1,09	0,27
LENU	M	$\text{LogLENU} = 0,385 + 0,269(\log \text{LC})$	0,98	2,38	0,02
	H	$\text{LogLENU} = 1,886 + 0,236(\log \text{LC})$	0,52	1,47	0,14



<i>VARIABLE</i>	<i>SEXO</i>	<i>ECUACIÓN</i>	<i>r</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
LEXU	M	$\text{LogLEXU} = 0,522 + 0,325(\text{logLC})$	0,98	2,14	0,03
	H	$\text{LogLEXU} = 0,242 + 0,353(\text{logLC})$	0,97	0,92	0,35
AENU	M	$\text{LogAENU} = -0,007 + 0,234(\text{logLC})$	0,96	-0,03	0,97
	H	$\text{LogAENU} = -0,475 + 0,257(\text{logLC})$	0,96	-2,18	0,03
AEXU	M	$\text{LogAEXU} = -0,402 + 0,277(\text{logLC})$	0,98	-2,01	0,05
	H	$\text{LogAEXU} = -0,337 + 0,282(\text{logLC})$	0,96	-1,36	1,76
ALPS3	M	$\text{LogALPS3} = 0,132 + 0,060(\text{logLC})$	0,64	0,49	0,62
	H	$\text{LogALPS3} = -0,315 + 0,086(\text{logLC})$	0,96	-4,23	-
ALPS4	M	$\text{LogALPS4} = -0,061 + 0,071(\text{logLC})$	0,95	-0,75	0,45
	H	$\text{LogALPS4} = -0,388 + 0,095(\text{logLC})$	0,96	-4,81	-
ALPS5	M	$\text{LogALPS5} = -0,188 + 0,3338(\text{logLC})$	0,67	1,90	0,06
	H	$\text{LogALPS5} = -0,301 + 0,0905(\text{logLC})$	0,96	-3,81	-
LPS2	M	$\text{LogLPS2} = -7,357 + 0,637(\text{logLC})$	0,35	-1,19	0,24
	H	$\text{LogLPS2} = -0,291 + 0,212(\text{logLC})$	0,97	-1,82	0,07

Caracteres sexuales secundarios

Los datos no cumplen con las condiciones de homogeneidad de Levene ni con la de normalidad de Kolmoworov-Smirvnov. Al aplicar la prueba no paramétrica de Mann-Whitney (U test), no se encontraron diferencias significativas entre machos y hembras. (Tabla V).



TABLA V

Test de Mann-Whitney (U) (two tailed) de las relaciones entre las distintas partes del cuerpo en *Parastacus varicosus*. Largo cefalotórax (LC); largo abdomen (LA); ancho de los somitos abdominales 2 al 6 (AS 2/6), alto de las pleuras de los somitos abdominales 2 al 5 (ALPS 2/5), longitud de la pleura del somito abdominal 2 (LPS2), largo (LT) y ancho del telson (AT), longitud (LENU) y ancho (AENU) del endopodito del urópodo, longitud del exopodito (LEXU) y ancho (AEXU) del exopodito del urópodo.

	Sexo	Mean Rank	Rank Sum	U	P
LEC	M	69,48	4030,0	2319,0	ns
	H	72,06	5987,0		
LSA	M	61,58	3954,0	2243,0	ns
	H	43,22	5637,0		
AS2	M	56,96	3902,5	2191,5	ns
	H	47,02	5688,5		
AS3	M	56,99	3929,0	2218,0	ns
	H	46,99	5662,0		
AS4	M	57,50	3933,5	2222,5	ns
	H	46,57	5657,5		
AS5	M	56,27	3910,0	2199,0	ns
	H	47,58	5681,0		
AS6	M	57,41	3918,0	2207,0	ns
	H	46,64	5673,0		
AT	M	57,99	3915,5	2204,5	ns
	H	45,38	5675,5		
LT	M	59,07	3933,5	2222,5	ns
	H	44,52	5657,5		
LENU	M	59,36	3215,5	1889,5	ns
	H	45,04	5040,5		
LEXU	M	60,26	3249,5	1923,5	ns
	H	44,30	5006,5		
AENU	M	59,72	3372,5	1880,5	ns
	H	44,75	4883,5		
AEXU	M	60,51	3294,5	1958,5	ns
	H	44,10	4961,5		
ALPS3	M	56,97	1909,5	1048,5	ns
	H	47,01	3140,5		
ALPS4	M	58,79	1906,5	1045,5	ns
	H	45,51	3143,5		
ALPS5	M	58,02	1833,5	1053,5	ns
	H	46,14	3017,5		
LPS2	M	58,08	1910,5	1090,5	ns
	H	45,08	3039,5		



Observaciones anátomo - microscópicas

Anatomía de las gónadas

La gónada de *Parastacus varicosus*, es un órgano par, formada por dos túbulos paralelos. En ellos se reconoce una zona adosada en sentido dorsoventral al hepatopáncreas anterior y otra ubicada por debajo del corazón, que se extiende en dirección caudal por encima del hepatopáncreas posterior. De esta última región se originan los gonoductos (Figs. 9 y 10).

Los oviductos son planos y del mismo ancho en toda su extensión. Se originan desde la zona angular que forman las regiones gonádicas anterior y posterior. Desde allí bajan hacia las coxas de los terceros pereiópodos. Los vasos deferentes se originan inmediatamente por detrás del lugar de origen de los oviductos y a partir de allí descienden hacia las coxas de los quintos pereiópodos.

Todos los ejemplares analizados presentan gonoductos de ambos sexos en conexión a una gónada totalmente masculina o femenina según el caso. Cuando la gónada es un testículo, los oviductos son delgados ($\bar{x} = 0,097$ mm; SD = $\pm 0,049$) y los espermiductos son cilíndricos y más anchos ($\bar{x} = 0,36$; SD = $\pm 0,163$) (Fig. 9). En la región subterminal se observa la glándula androgénica y en sus extremos terminales una zona eyaculatríz, musculosa y más ancha que las regiones anteriores. En cambio cuando la gónada es un ovario, los oviductos con anchos ($\bar{x} = 0,57$ mm; SD = $\pm 0,26$) y los espermiductos planos y delgados ($\bar{x} = 0,27$ mm; DE = $\pm 0,038$) (Fig. 10). No se observa la glándula androgénica en la región subterminal de los vasos, ni la zona eyaculatríz terminal.

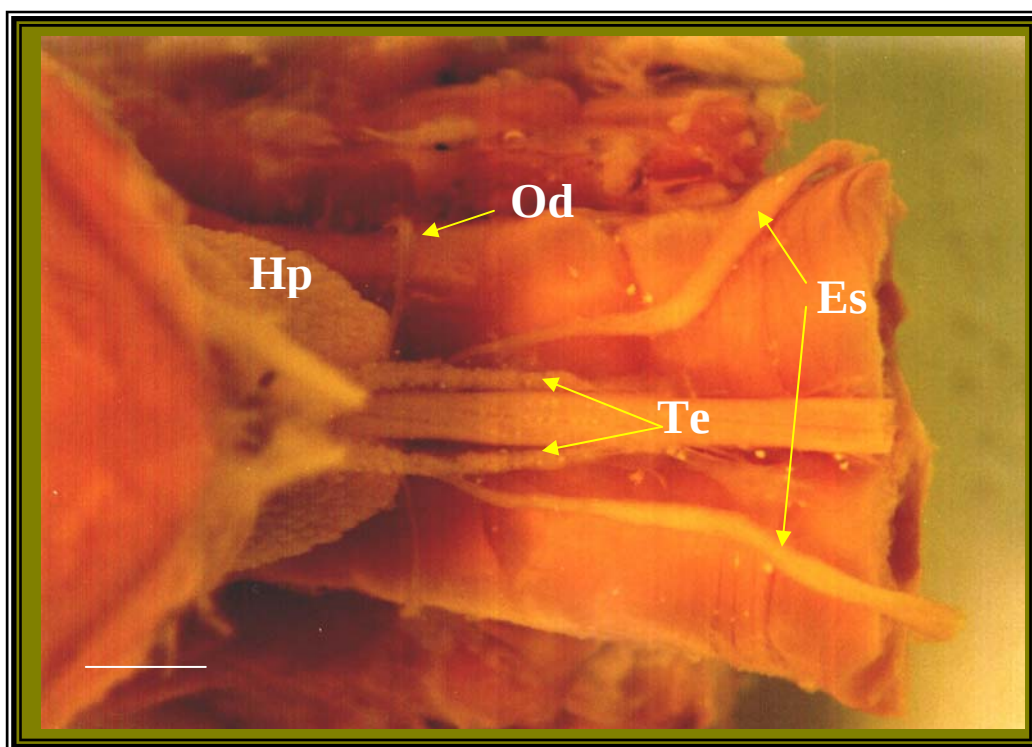
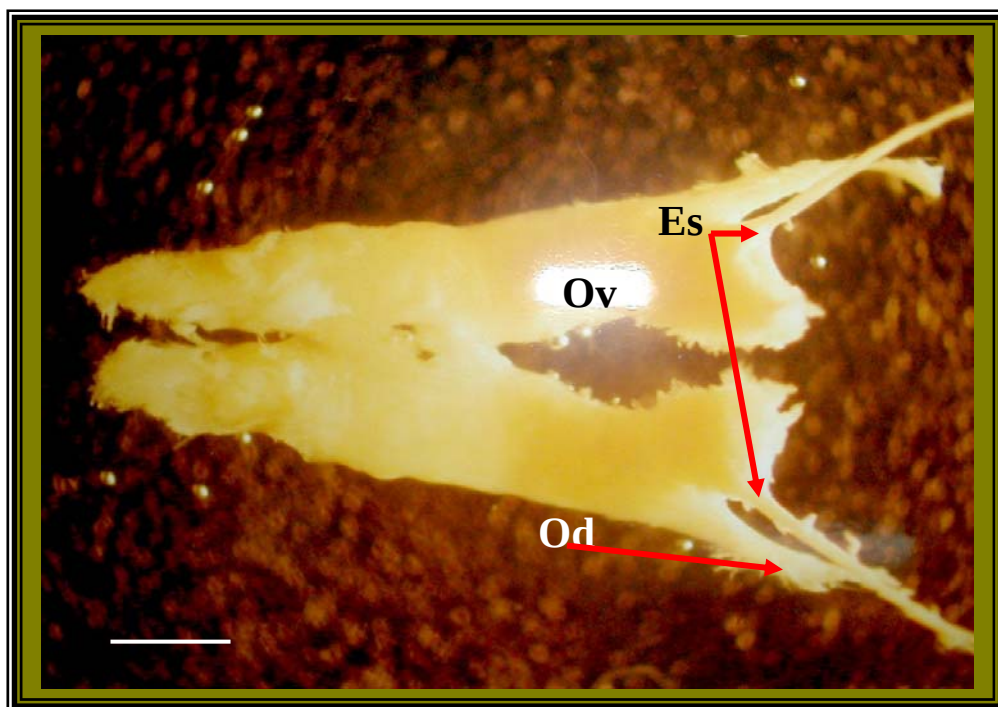
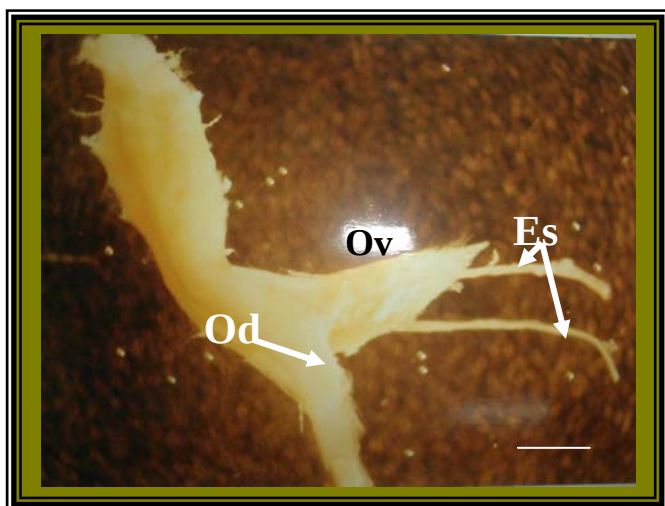


Fig. 9 – *Parastacus varicosus*, gónada masculina. Espermiducto (Es); oviducto (Od); testículo (Te); hepatopáncreas (Hp). Escala 4 mm.



a



b

Fig 10 - *Parastacus varicosus*, gónada femenina. a, vista dorsal. b, vista lateral. Espermiducto (Es); oviducto (Od); ovario (Ov). Escala 4 mm.



Anatomía microscópica del ovario

Cada ovario se encuentra rodeado por una fina pared o teca, formada por tejido conjuntivo y tapizado exteriormente por epitelio pavimentoso con núcleos aplanados. No presenta capa muscular.

La zona germinativa se dispone en forma de nidos germinales dentro del ovario, formada por pequeñas ovogonias. No se diferencia dentro del mismo ovario una zona de previtelogénesis y otra de vitelogénesis, pero al madurar los ovocitos se disponen en un gradiente intraovárico del centro a la periferia (Fig. 11). El ovario va adquiriendo un tamaño cada vez mayor desplazando a los demás órganos y su color varía del blanquecino al naranja, dependiendo de la etapa de la ovogénesis en que se encuentre.

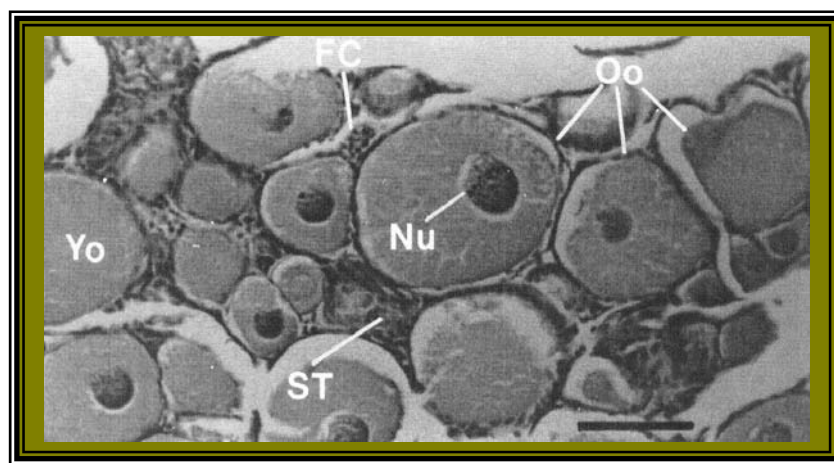


Fig. 11 - *Parastacus varicosus*, corte longitudinal del ovario: Oocitos (Oo); células foliculares (FC); núcleo (Nu); vitelo (Yo); estroma (ST). Escala 139 μm .



Los oviductos se encuentran formados por la misma fina capa externa de epitelio pavimentoso que el ovario y por una capa interna de epitelio cúbico. La pared presenta dobleces los cuales permiten al oviducto soportar la presión ejercida por los ovocitos durante la puesta (Fig. 12).



Fig. 12 – *Parastacus varicosus*. Oviducto: Epitelio (E);lumen (L); Tejido conectivo (Cot). Escala 139 μm



Anatomía microscópica del testículo

Los testículos de color blanquecino, se encuentran formados por una serie de acinos testiculares y tubos colectores, limitados por una fina pared de epitelio pavimentoso con núcleos aplanados. Dentro de los acinos tiene lugar la espermatogénesis. Los tubos colectores atraviesan en forma longitudinal los testículos y llevan los espermatozoides desde los acinos hacia el vaso deferente (Fig. 13).

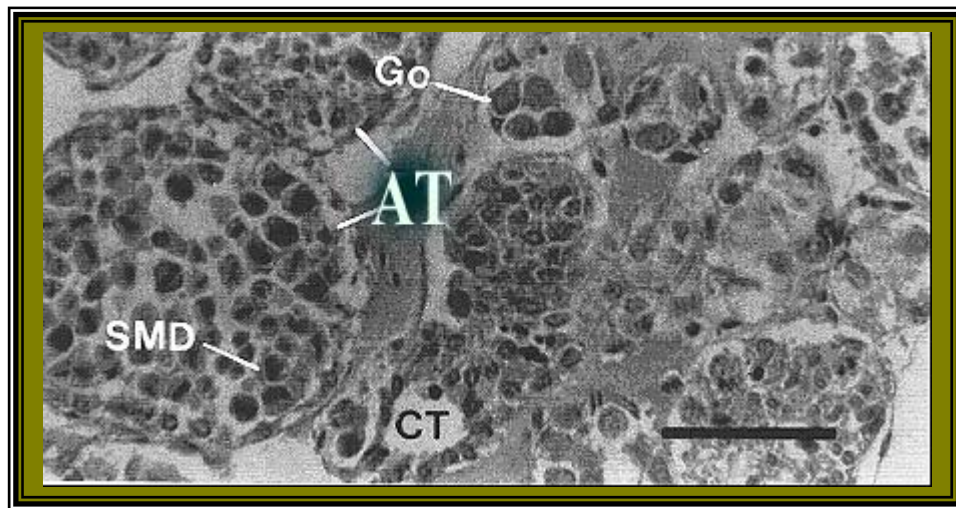


Fig. 13 - *Parastacus varicosus*, corte transversal del testículo: gonias (Go); acinos testiculares (AT); espermatoцитos en división meiótica (SMD); túbulo colector (CT). Escala 61 μ m

El vaso deferente es un largo tubo circular en sección transversal. Se encuentra constituido por una fina pared externa de tejido conectivo, una pared muscular media



especialmente desarrollada en la parte media y distal del tubo, donde se encuentra el tubo eyaculador y una reducida pared interna de tejido epitelial (Fig. 14).

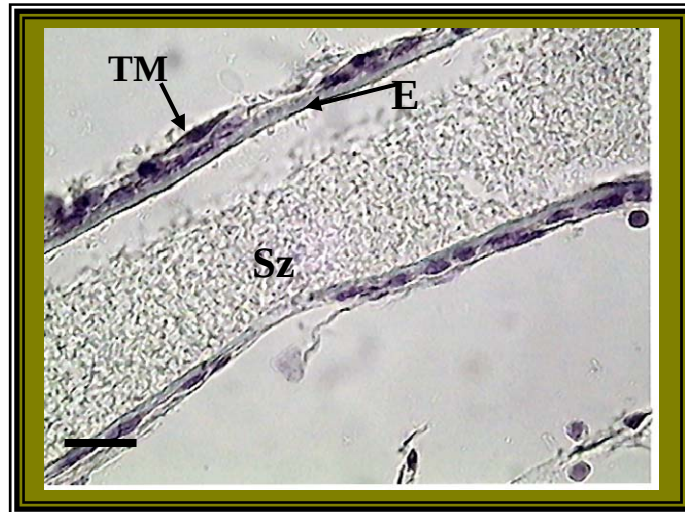


Fig. 14 – *Parastacus varicosus* : Vaso deferente, corte longitudinal. Tejido muscular (TM); Epitelio (E); Espermatozoides (SZ) Escala 100 μ m



***Parastacus brasiliensis* (von Martens, 1869)**

Los 102 ejemplares recolectados de *Parastacus brasiliensis* (Fig. 15) presentaban gonoporos de macho y de hembra en un mismo individuo.



Fig. 15 – *Parastacus brasiliensis* (von Martens, 1869)



Observaciones morfológicas

Distribución de las formas sexuales

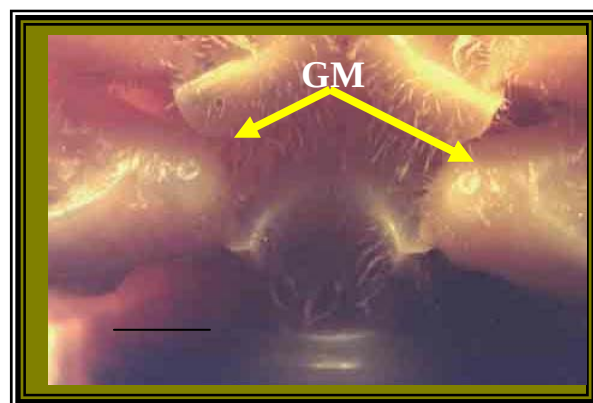
Al analizar los caracteres sexuales externos de los gonoporos se pudo diferenciar dos formas sexuales.

Intersexo 1 – (N = 87) ejemplares que presentan en la coxa del tercer pereiópodo, sólo esbozos de gonoporos femeninos de forma semielipsoidal, calcificados, sin pilosidad circundante ni rastro de abertura. Los cuales presentan además, una papila fija, calcificada, en cuyo extremo apical se abre el gonoporo masculino en el borde interno de la coxa del quinto par de pereiópodos. (Fig. 16 a y b). La talla de estos intersexos fluctuó entre 10,75 mm y 44,5 mm de largo cefalotorácico.

Intersexo 2 – (N = 15) ejemplares con gonoporos femeninos de forma elipsoidal, rodeados por abundante pilosidad y cubiertos por una membrana no calcificada, semitransparente y algo convexa o bien parcialmente calcificada, plana y no transparente. Los gonoporos masculinos son de morfología similar a los descritos en los intersexos 1 (Fig. 16 b y c). El tamaño de estos intersexos fluctuó entre 10,5 mm a 27 mm de largo cefalotorácico.



a



b

c

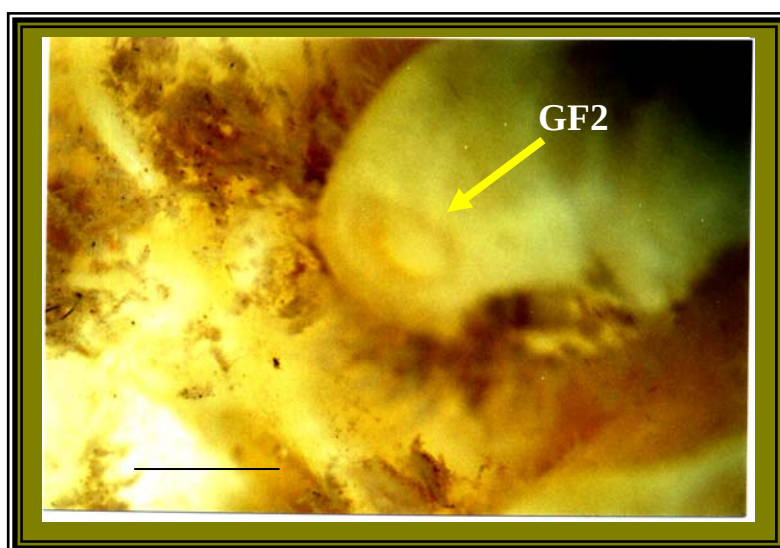


Fig. 16 - *Parastacus brasiliensis*; región esternal y coxa de los pereopodos II y IV. a – gonoporos femeninos del intersexo 1; b – gonoporos masculinos del intersexo 1; c – gonoporos femeninos del intersexo 2. Gonoporo femenino incompleto (GFI); Coxopodito (Co); Gonoporo masculino (GM); Gonoporo femenino (GF2). Escala 4 mm.



Estructura de la población

Para ambos intersexos se observan dos grupos de tamaños bien diferenciados, uno entre los 10 mm y 22 mm y otro entre los 24 mm y 34 mm de largo cefalotorácico, encontrándose la mayor proporción de individuos para ambos intersexos, en el de menor talla (Fig. 17).

Se encontró que sus gónadas ya se encontraban diferenciadas, observándose que para los intersexo 1, un 55 % de los individuos eran hembras (n = 48) y un 45 % (n = 39) machos; y para los intersexo 2 el 54% eran hembras (n = 8) y el 46% (n = 7) machos (Tabla VI).

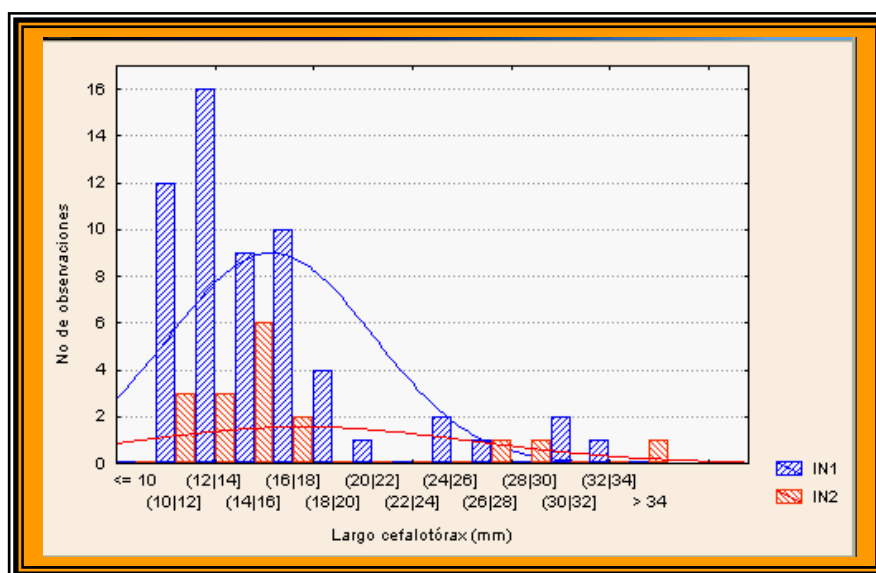


Fig. 17 – Histograma de frecuencias de largo cefalotorácico (LC) de *P. brasiliensis*, intersexo 1 (IN 1); intersexo 2 (IN 2)



TABLA VI

Estructura de la población de *Parastacus brasiliensis*: Hembras (H); Machos (M)

	Intersexos 1	Intersexos 2
M	39	7
H	48	8

Dentro del intersexo 1, el largo cefalotorácico para machos varió entre 10,75 mm y 44,5 mm con una media $19,10 \pm 7,94$ mm y para las hembras, entre 11,4 mm y 32,1 mm con una media de $15,61 \pm 4,79$ mm (tabla VII). En el histograma de la figura 18 se aprecia la existencia de una baja proporción tanto de machos como de hembras del intersexo 1, por encima de los 20 mm.



TABLA VII

Medias ($\bar{X}$) y desvío estándar (SD) de los caracteres morfológicos de los diferentes intersexo de *Parastacus brasiliensis*; largo cefalotórax (LC); largo abdomen (LA); ancho de los somitos abdominales 2 al 6 (AS 2/6), alto de las pleuras de los somitos abdominales 2 al 6 (ALPS 2/6), longitud de la pleura del somito abdominal 2 (LPS2), largo (LT) y ancho del telson (AT), longitud (LENU) y ancho (AENU) del endopodito del urópodo, longitud del exopodito (LEXU) y ancho (AEXU) del exopodito del urópodo. Machos intersexo 1 (M1); Hembras intersexo 1 (H1); Hembras intersexo 2 (H2); Machos intersexo 2 (M2)

Carácter morfológico	H1		M1		H2		M2	
	$\bar{X}$	$\pm$ SD	$\bar{X}$	$\pm$ SD	$\bar{X}$	$\pm$ SD	$\bar{X}$	$\pm$ SD
LC	16,82	4,86	19,1	7,94	16,36	4,55	13,05	2,23
LA	11,45	2,02	15,3	5,56	13,13	3,79	11,30	1,30
AS2	5,97	2,01	7,35	3,19	5,86	1,94	5,17	0,89
AS3	6,07	2,19	7,33	3,21	5,81	1,96	5,25	0,93
AS4	5,91	2,15	7,18	3,16	5,56	1,77	5,11	0,80
AS5	5,78	2,15	6,97	3,14	5,38	1,59	4,72	0,65
AS6	5,44	1,95	6,70	3,06	4,96	1,59	4,52	0,68
AT	4,42	1,17	5,36	1,86	4,90	1,26	4,13	0,59
LT	5,18	1,37	6,35	2,29	5,40	1,42	4,88	0,61
LENU	4,46	1,21	5,44	1,94	4,61	1,29	4,24	0,72
LEXU	5,31	1,49	6,65	2,36	5,61	1,68	5,04	0,81
AENU	3,58	1,09	4,51	1,78	4,01	1,13	3,45	0,82
AEXU	3,93	1,16	4,97	1,95	4,35	1,16	4,19	0,86
ALPS3	1,45	0,95	1,63	0,77	2,98	1,01	2,98	0,30
ALPS4	1,41	0,71	1,71	0,73	2,96	0,96	2,96	0,18
ALPS5	1,39	0,68	1,65	0,67	2,90	0,75	2,89	0,15
LPS	3,00	0,90	3,68	1,46	3,53	1,19	2,98	0,38

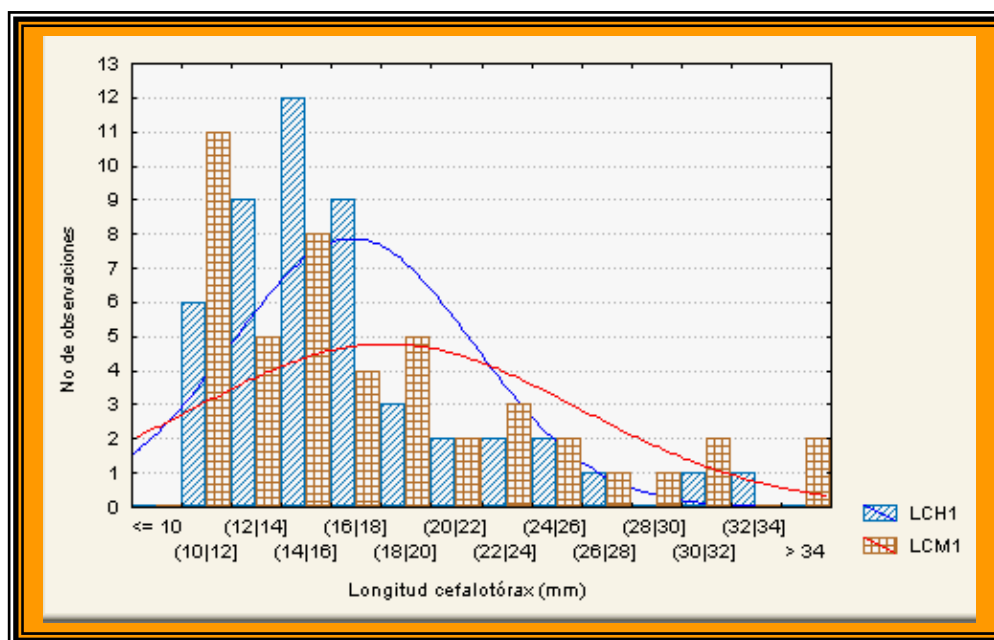


Fig. 18 – Histograma de frecuencias de largo cefalotóraxico (LC) de *P. brasiliensis*, intersexo 1, largo cefalotórax hembra 1 (LCH1); largo cefalotórax macho 1 (LCM1)

En el intersexo 2, el largo cefalotorácico de los machos varió entre 10,5 mm y 16 mm, con una media de $13,05 \pm 2,23$ mm, mientras que para las hembras lo fue entre 12,25 mm y 27 mm, con una media de $16,36 \pm 4,55$ mm (Tabla VII). Las mayores proporciones de machos y hembras del intersexo 2 se encuentran entre los 12 mm y 17 mm (Fig. 19).

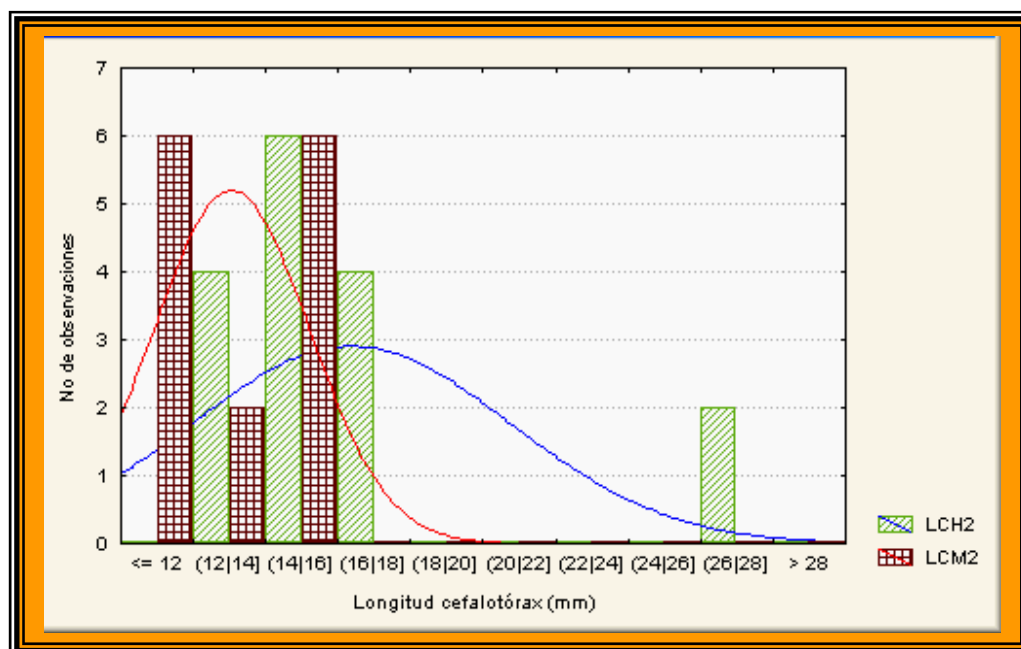


Fig. 19 – Histograma de frecuencias de largo cefalotóraxico de *P. brasiliensis*, largo cefalotórax hembra 2 (LCH2); largo cefalotórax macho 2 (LCM2)

Proporción sexual

De los 102 ejemplares capturados, 46 fueron machos intersexo y 56 hembras intersexo, lo que representa una proporción sexual a favor de las hembras de 0,8:1. El valor no difiere significativamente de una proporción sexual de 1:1 ($\chi^2 = 4,80$ $P \leq 0.05$). Al analizar la proporción sexual para cada talla, se observa que existe un mayor número de hembras por debajo de los 20 mm de largo cefalotorácico, mientras que por encima de esto predominan los machos (tabla VIII).



TABLA VIII
Proporción sexual por rango de tallas de *Parastacus brasiliensis*

Rangos de tallas (LC)	MACHOS		HEMBRAS		TOTAL	RATIO
	N	%	N	%		
10-15,9	22	37	37	63	59	0,5:1,0
16-21,9	13	48	14	52	27	0,9:1,0
22-27,9	6	66	3	34	9	1,9:1,0
28-33,9	3	60	2	40	5	1,5:1,0
34-39,9	1	100	0	0	1	0,0:1,0
40-45,9	1	100	0	0	1	0,0:1,0
	46	45	56	55	102	0,8:1,0

Relaciones biométricas

Las relaciones entre las distintas variables morfométricas mostraron un buen ajuste lineal, siendo el crecimiento relativo alométrico negativo para ambos sexos ($b < 1$, $P < 0,05$). A excepción del alto de las pleuras de los somitos abdominales 3 al 5 (ALPS3/5) en los machos, los coeficientes de correlación son altamente significativos (tabla IX). Al comparar las ecuaciones para machos y hembras se comprueba que no existe diferencia significativa en las pendientes b ($t = -0,81$; $p > 0,05$).



TABLA IX

Relaciones entre las distintas partes del cuerpo en *Parastacus brasiliensis*, coeficientes de regresión (r); Test de t para cada tipo de intersexo (t); largo cefalotórax (LC); largo abdomen (LA); ancho de los somitos abdominales 2 al 6 (AS 2/6), alto de las pleuras de los somitos abdominales 3 al 5 (ALPS 3/5), longitud de la pleura del somito abdominal 2 (LPS2), largo (LT) y ancho del telson (AT), longitud (LENU) y ancho (AENU) del endopodito del urópodo, longitud del exopodito (LEXU) y ancho (AEXU) del exopodito del urópodo Machos (M); Hembras (H)

VARIABLE	SEXO	ECUACIÓN	r	t	P
LA	M	$\text{Log LA} = 2,392 + 0,680(\text{log LC})$	0,97	5,17	-
	H	$\text{Log LA} = 0,783 + 0,592(\text{log LC})$	0,87	0,70	0,48
AS2	M	$\text{Log AS2} = -0,111 + 0,392(\text{log LC})$	0,98	0,49	0,62
	H	$\text{Log AS2} = -0,933 + 0,4152(\text{log LC})$	0,97	4,33	-
AS3	M	$\text{Log AS3} = -0,132 + 0,393(\text{log LC})$	0,98	-0,58	0,56
	H	$\text{Log AS3} = -1,115 + 0,423(\text{log LC})$	0,98	4,24	-
AS4	M	$\text{Log AS4} = -0,161 + 0,386(\text{log LC})$	0,98	-0,72	0,47
	H	$\text{Log AS4} = -0,696 + 0,382(\text{log LC})$	0,98	4,26	-
AS5	M	$\text{Log AS5} = -0,384 + 0,385(\text{log LC})$	0,98	-1,76	0,08
	H	$\text{Log AS5} = -0,244 + 0,344(\text{log LC})$	0,98	4,15	-
AS6	M	$\text{Log AS6} = -0,459 + 0,375(\text{log LC})$	0,97	-2,01	0,05
	H	$\text{Log AS6} = -0,701 + 0,346(\text{log LC})$	0,98	3,89	-
AT	M	$\text{Log AT} = 1,018 + 0,227(\text{log LC})$	0,97	6,20	-
	H	$\text{Log AT} = 0,723 + 0,255(\text{log LC})$	0,92	5,87	-
LT	M	$\text{Log LT} = 1,011 + 0,280(\text{log LC})$	0,97	5,40	-
	H	$\text{Log LT} = 0,713 + 0,286(\text{log LC})$	0,91	6,05	-
LENU	M	$\text{Log LENU} = 0,947 + 0,237(\text{log LC})$	0,97	5,98	-
	H	$\text{Log LENU} = 0,005 + 0,281(\text{log LC})$	0,98	5,66	-
LEXU	M	$\text{Log LEXU} = 1,185 + 0,287(\text{log LC})$	0,97	6,13	-
	H	$\text{Log LEXU} = -0,355 + 0,364(\text{log LC})$	0,98	5,42	-4
AENU	M	$\text{Log AENU} = -0,424 + 0,215(\text{log LC})$	0,96	2,47	0,01
	H	$\text{Log AENU} = 0,018 + 0,244(\text{log LC})$	0,97	5,07	-
AEXU	M	$\text{Log AEXU} = -0,665 + 0,230(\text{log LC})$	0,95	3,12	-
	H	$\text{Log AEXU} = 0,617 + 0,228(\text{log LC})$	0,88	5,76	-
ALPS3	M	$\text{Log ALPS3} = 1,687 + 0,008(\text{log LC})$	0,07	4,98	-
	H	$\text{Log ALPS3} = -0,548 + 0,215(\text{log LC})$	0,96	3,82	-
ALPS4	M	$\text{Log ALPS4} = 1,642 + 0,014(\text{log LC})$	0,13	5,26	-
	H	$\text{Log ALPS4} = -0,392 + 0,205(\text{log LC})$	0,97	3,91	-
ALPS5	M	$\text{Log ALPS5} = 1,580 + 0,014(\text{log LC})$	0,14	5,34	-
	H	$\text{Log ALPS5} = 0,374 + 0,154(\text{log LC})$	0,93	4,30	-
LPS2	M	$\text{Log LPS2} = 0,550 + 0,166(\text{log LC})$	0,92	2,80	-
	H	$\text{Log LPS2} = -0,111 + 0,223(\text{log LC})$	0,91	5,07	-



Caracteres sexuales secundarios

Los test de Kolmoworov-Smirnov y de Levene demostraron que los datos no presentan una distribución normal y no cumplen con la condición de homogeneidad. Al aplicar el test de Mann-Whitney se comprueba que existen diferencias significativas entre machos y hembras en el abdomen, telson, uropódos, el alto de las pleuras de los somitos 3 al 5 (ALPS3/5) y el largo de la pleura del somito 2 (LPS2) (Tabla X). Las hembras presentan el abdomen más largo, con pleuras más largas y altas; y con uropódos y telson más ancho y largo que los machos.

TABLA VX

Test de Mann-Whitney (U) (two tailed) de las relaciones entre las distintas partes del cuerpo en *Parastacus brasiliensis*. Largo cefalotórax (LC); largo abdomen (LA); ancho de los somitos abdominales 2 al 6 (AS 2/6), alto de las pleuras de los somitos abdominales 2 al 5 (ALPS 2/5), longitud de la pleura del somito abdominal 2 (LPS2), largo (LT) y ancho del telson (AT), longitud (LENU) y ancho (AENU) del endopodito del urópodo, longitud del exopodito (LEXU) y ancho (AEXU) del exopodito del urópodo

	Sexo	Mean Rank	Rank Sum	U	P
LEC	M	52,11	2397,0	1260,0	ns
	H	51,00	2856,0		
LSA	M	61,58	2832,5	824,5	ns
	H	43,22	2420,5		
AS2	M	56,96	2620,0	1037,0	ns
	H	47,02	2633,0		
AS3	M	56,99	2621,5	1035,5	ns
	H	46,99	2631,5		
AS4	M	57,50	2645,0	1012,0	ns
	H	46,57	2608,0		
AS5	M	56,27	2588,5	1068,5	ns
	H	47,58	2664,5		
AS6	M	57,41	2641,0	1016,0	ns
	H	46,64	2612,0		
AT	M	57,99	2609,5	945,5	,031652
	H	45,38	2541,5		
LT	M	59,07	2658,0	897,0	,013134
	H	44,52	2493,0		
LENU	M	59,36	2730,5	926,5	,015057
	H	45,04	2522,5		



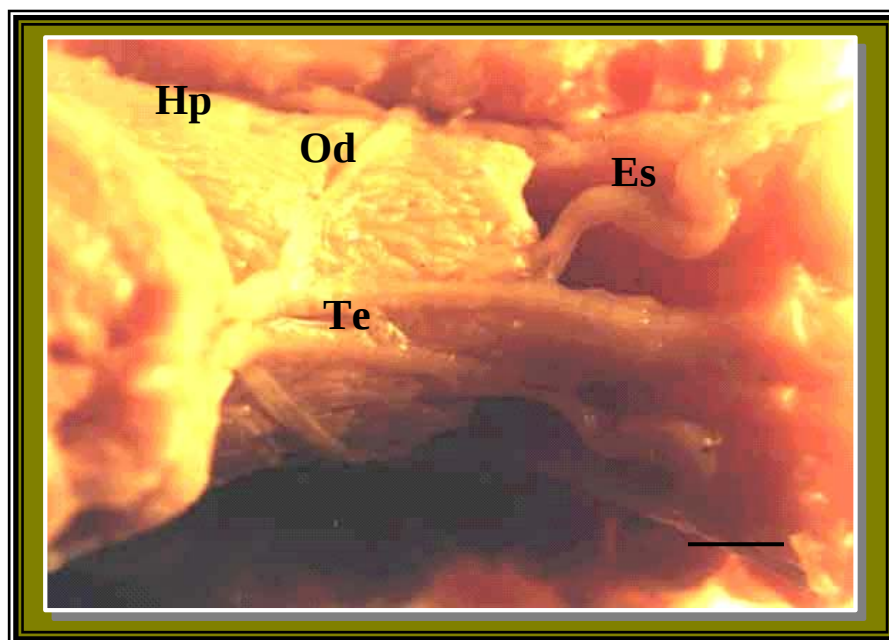
	Sexo	Mean Rank	Rank Sum	U	P
LEXU	M	60,26	2772,0	885,0	,006727
	H	44,30	2481,0		
AENU	M	59,72	2747,0	910,0	,011024
	H	44,75	2506,0		
AEXU	M	60,51	2783,5	873,5	,005314
	H	44,10	2469,5		
ALPS3	M	56,97	2620,5	1036,5	,090777
	H	47,01	2632,5		
ALPS4	M	58,79	2704,5	952,5	,024060
	H	45,51	2548,5		
ALPS5	M	58,02	2669,0	988,0	,043648
	H	46,14	2584,0		
LPS2	M	58,08	2671,5	939,5	,026451
	H	45,08	2479,5		



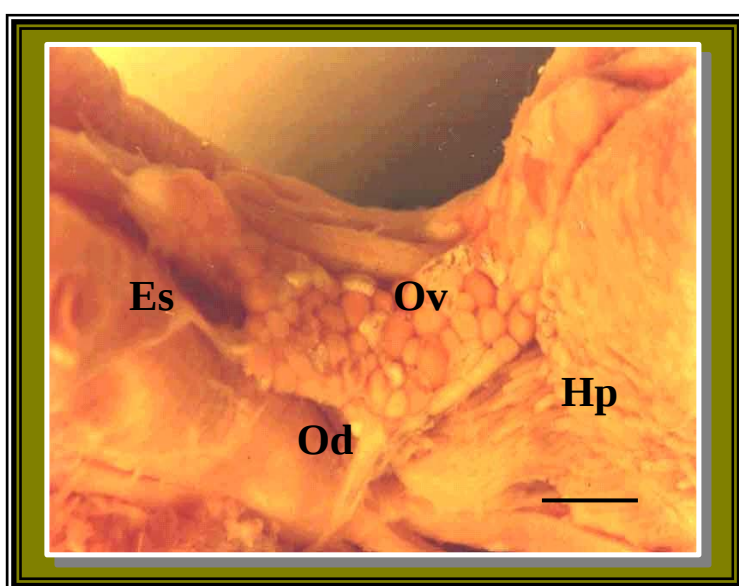
Observaciones anátomo - microscópicas

Anatomía de las gónadas

Parastacus brasiliensis presenta una gónada par, de aspecto tubular y de posición torácica. En ella se diferencia una porción anterior, situada detrás del estómago y circundada por el hepatopáncreas anterior, y una porción posterior, ubicada por debajo del corazón, sobre el hepatopáncreas posterior y paralela al intestino. De esta última región se originan los gonoductos. Todos los ejemplares analizados presentan gonoductos de ambos sexos en conexión a una gónada totalmente masculina o femenina según el caso. Cuando la gónada es un testículo, los oviductos son delgados ($\bar{x} = 0,06$ mm; SD = $\pm 0,03$) y los espermiductos son cilíndricos y más anchos ($\bar{x} = 0,14$ mm; SD = $\pm 0,05$) (Fig. 20a). En la región subterminal se observa la glándula androgénica y en sus extremos terminales una zona eyaculatríz, musculosa y más ancha que las regiones anteriores. Cuando la gónada es un ovario, los oviductos son anchos ($\bar{x} = 0,28$ mm; SD = $\pm 0,04$) y los espermiductos planos y delgados ($\bar{x} = 0,10$ mm; DE = $\pm 0,05$) (Fig. 20b). No se observó en la región subterminal de estos vasos la glándula androgénica, ni en la terminal la zona eyaculatríz.



a



b

Fig. 20 - *Parastacus brasiliensis*; a - gónada masculina. b - gónada femenina. Espermiducto (Es); oviducto (Od); testículo (Te); ovario (Ov), hepatopaneas (Hp). Escala 4 mm.



Anatomía microscópica del ovario

Los ovarios poseen una coloración que varía de amarillenta a castaño oscuro de acuerdo a la etapa de la ovogénesis en que se encuentren. La pared ovárica se encuentra formada por una fina capa de tejido conjuntivo externa y una capa interna de epitelio cúbico. La zona germinal, contiene el epitelio germinal, donde se originan las oogonias y las células foliculares; se encuentra localizada en la región central de la gonada. Entre esta zona y la pared ovárica, se disponen los ovocitos en sus diferentes etapas de desarrollo, rodeados de células foliculares (Fig. 21).

Los oviductos al igual que los ovarios se encuentran formados por la misma fina capa externa de tejido conjuntivo y por una capa interna de epitelio cúbico.

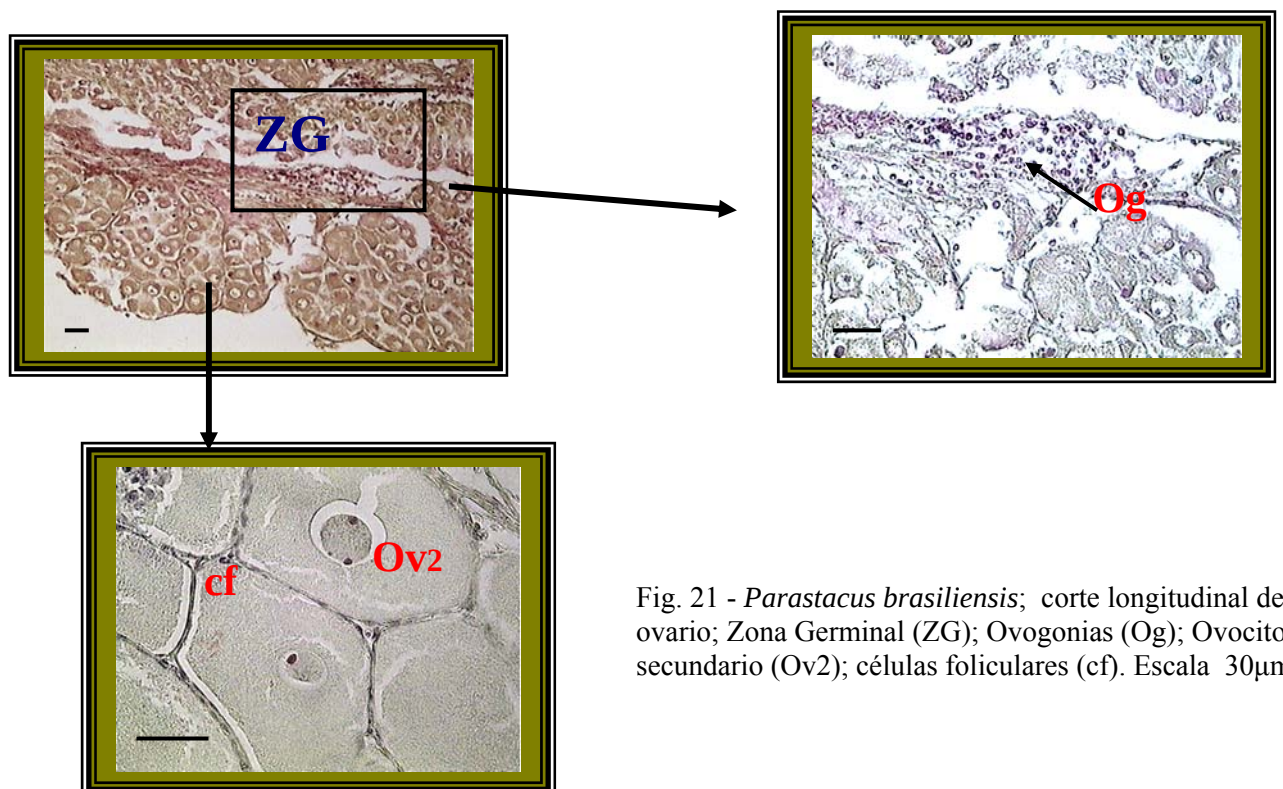


Fig. 21 - *Parastacus brasiliensis*; corte longitudinal del ovario; Zona Germinal (ZG); Ovogonias (Og); Ovocito secundario (Ov2); células foliculares (cf). Escala 30μm



Anatomía microscópica del testículo

Los testículos están cubiertos por tejido conectivo, dentro de los mismos se observan acinos testiculares y túbulos colectores (Fig. 22). Estos últimos se disponen longitudinalmente desde la parte anterior hasta la posterior de los testículos, se encuentran rodeados por una pared de tejido epitelial en forma de un simple epitelio cúbico, y su función es conducir los espermatozoides desde los acinos hacia el vaso deferente.



Fig. 22 - *Parastacus brasiliensis*, corte longitudinal del testículo: acinos testiculares (AT); espermatocitos en división meiótica (SC); pared testicular (P) Escala 61 μm



La pared del vaso deferente se encuentra formada por una fina capa externa de tejido conectivo, continua con la de los testículos, una capa muscular media, especialmente desarrollada, en su región media y distal donde se encuentra el tubo eyaculador; y una reducida pared interna de tejido epitelial.



***Parastacus pilimanus* (von Martens, 1869)**

Se recolectaron 38 ejemplares de *Parastacus pilimanus* (Fig. 23), todos presentaban gonoporos de macho y de hembra en un mismo individuo.



Fig. 23 – *Parastacus pilimanus* (von Martens, 1878)



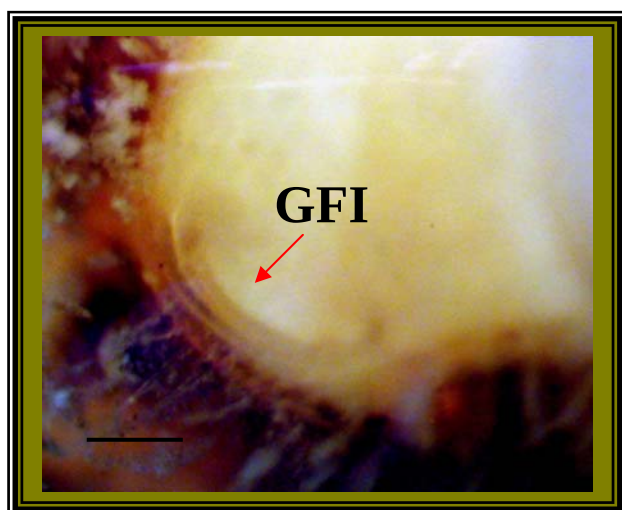
Observaciones morfológicas

Distribución de las formas sexuales

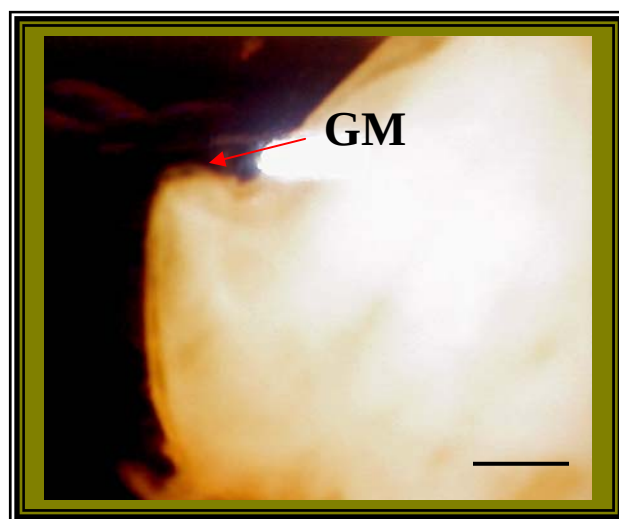
Al analizar los caracteres sexuales externos de los gonoporos se pudo diferenciar dos formas sexuales.

Intersexo 1 – (N =21) ejemplares que presentan en la coxa del tercer pereiópodo, sólo esbozos de gonoporos femeninos de forma semielipsoidal, calcificados, sin pilosidad circundante ni rastro de abertura. Los cuales presentan además, una papila fija, calcificada, en cuyo extremo apical se abre el gonoporo masculino en el borde interno de la coxa del quinto par de pereiópodos. (Fig. 24 a y b). La talla de estos intersexos fluctuó entre 12,5 mm y 35 mm de largo cefalotorácico.

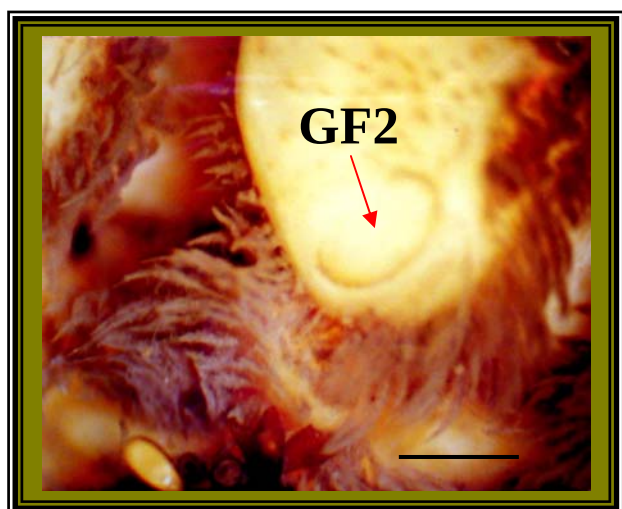
Intersexo 2 – (N = 17) ejemplares con gonoporos femeninos de forma elipsoidal, rodeados por abundante pilosidad y cubiertos por una membrana no calcificada, semitransparente y algo convexa o bien parcialmente calcificada, plana y no transparente. Los gonoporos masculinos son de morfología similar a los descritos en los intersexos 1 (Fig. 24 c y d). El tamaño de estos intersexos fluctuó entre 13,27 mm a 27 mm de largo cefalotorácico.



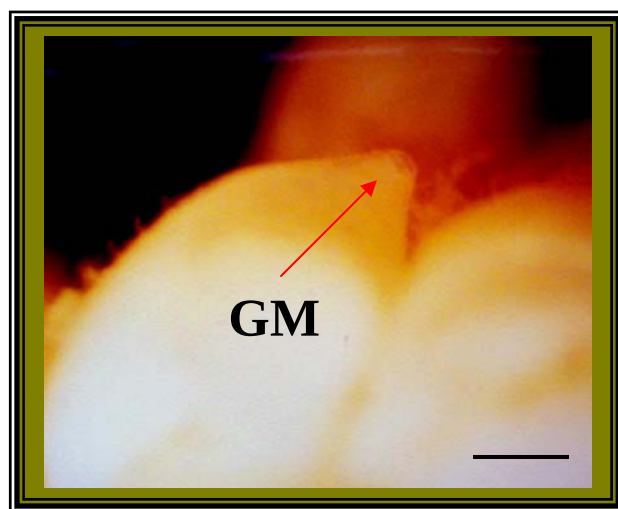
a



b



c



d

Fig. 24 - *Parastacus pilimanus*; a – gonoporo femeninos intersexo 1; b – gonoporo masculinos intersexo 1; c – gonoporo femeninos intersexo 2; d – gonoporo masculino intersexo 2. Gonoporo femenino incompleto (GFI); Gonoporo masculino (GM); Gonoporo femenino (GF2). Escala 4 mm.



Estructura de la población

Se destaca para ambos intersexos un grupo de tamaño entre los 12 mm y 22 mm, donde se encuentra la mayor proporción de individuos (Fig. 25).

La disección de las gónadas demostró que estas ya se encontraban diferenciadas, encontrándose que para los intersexos 1, un 57 % de los individuos eran machos ($n = 12$) y un 43 % hembras ($n = 9$); mientras que para los intersexos 2 el 71 % de los individuos fueron hembras ($n = 12$) y el 29 % machos ($n = 5$) (tabla XI).

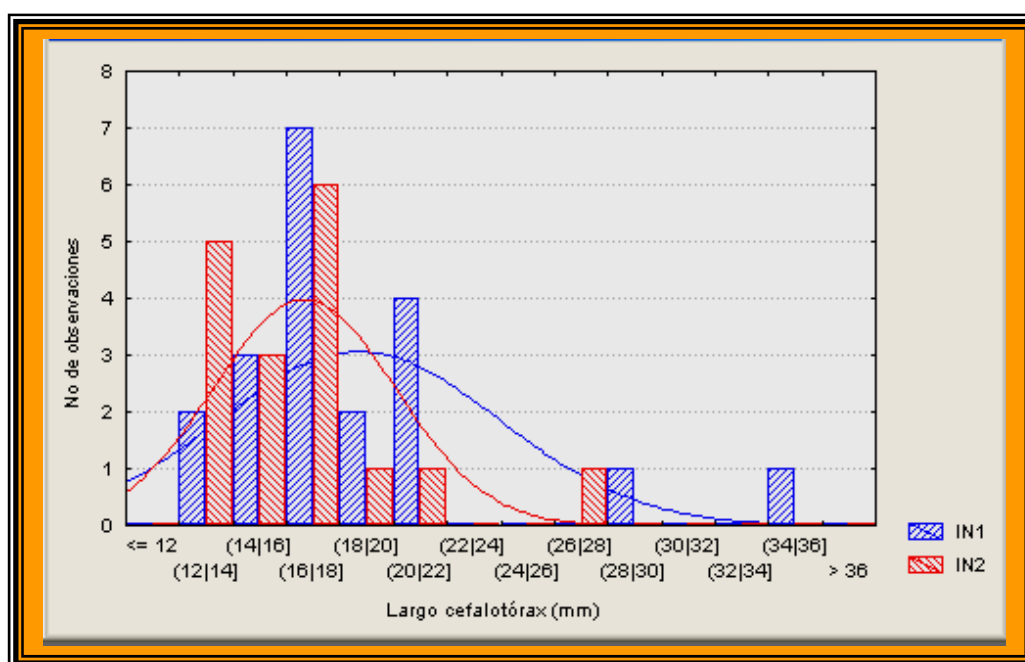


Fig. 25 - Histograma de frecuencias de largo cefalotorácico (LC) de *P. pilimanus*, intersexo 1 (IN 1); intersexo 2 (IN 2)



TABLA XI

Estructura de la población de *Parastacus pilimanuss*: Hembras (H); Machos (M)

	Intersexos 1	Intersexos 2
M	12	12
H	9	5

Para el intersexo 1, el largo cefalotorácico para machos varió entre 12,5 mm y 35 mm con una media $18,29 \text{ mm} \pm 5,97$ y entre 14,6 mm y 28,5 mm con una media de $19,1 \text{ mm} \pm 4,19$ para las hembras (tabla XII). En el histograma de la figura 26 se aprecia la existencia de una baja proporción tanto de machos como de hembras del intersexo 1, por encima de los 22 mm.



TABLA XII

Medias ($\bar{X}$) y desvío estándar (SD) de los caracteres morfológicos de los diferentes intersexo de *Parastacus pilimanus*; largo cefalotórax (LC); largo abdomen (LA); ancho de los somitos abdominales 2 al 6 (AS 2/6), alto de las pleuras de los somitos abdominales 2 al 6 (ALPS 2/6), longitud de la pleura del somito abdominal 2 (LPS2), largo (LT) y ancho del telson (AT), longitud (LENU) y ancho (AENU) del endopodito del urópodo, longitud del exopodito (LEXU) y ancho (AEXU) del exopodito del urópodo. Machos intersexo 1 (M1); Hembras intersexo 1 (H1); Hembras intersexo 2 (H2); Machos intersexo 2 (M2)

Carácter morfológico	H 1		M 1		H 2		M 2	
	$\bar{X}$	$\pm$ SD	$\bar{X}$	$\pm$ SD	$\bar{X}$	$\pm$ SD	$\bar{X}$	$\pm$ SD
LC	19,10	4,44	18,41	5,97	16,72	3,80	16,53	2,60
LA	16,55	4,76	15,00	3,88	13,51	3,19	13,98	3,77
AS2	6,90	1,35	6,37	1,60	6,20	1,88	6,76	1,57
AS3	6,55	1,18	6,48	1,82	6,22	1,95	6,85	1,52
AS4	6,40	1,25	6,37	1,82	5,96	1,72	6,56	1,59
AS5	5,90	1,11	6,03	1,79	5,80	1,54	6,14	1,66
AS6	5,09	1,06	5,80	1,70	5,30	1,57	5,83	1,55
AT	5,09	1,01	5,03	1,34	5,35	1,43	5,19	1,63
LT	6,14	1,22	6,17	1,65	5,85	1,35	5,98	1,49
LENU	5,33	1,17	5,45	1,50	5,07	1,39	5,37	1,49
LEXU	6,48	1,21	6,17	1,83	5,98	1,69	6,48	1,40
AENU	4,10	0,89	4,66	1,58	4,06	0,90	4,92	1,27
AEXU	4,66	0,92	4,77	1,60	4,70	1,30	5,43	1,80
ALPS3	1,60	1,22	2,39	1,53	3,28	1,11	3,74	0,65
ALPS4	1,64	1,18	2,01	1,20	3,22	1,11	3,43	0,62
ALPS5	1,60	0,90	2,00	1,15	3,16	0,96	3,45	0,55
LPS	3,41	0,52	2,38	0,62	3,62	1,36	3,12	0,61

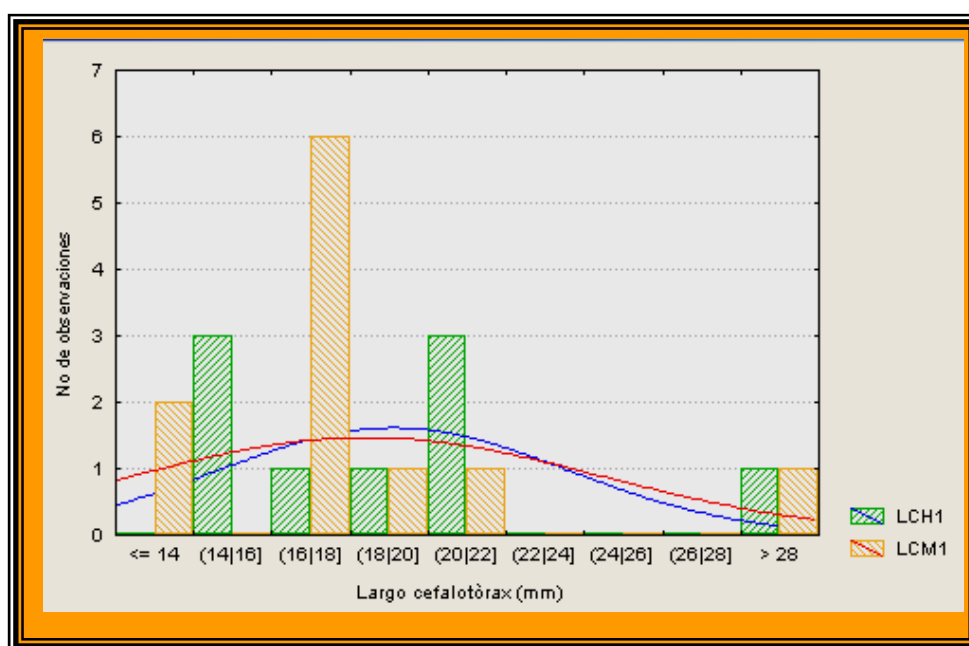


Fig. 26 - Histograma de frecuencias de largo cefalotórácico (LC) de *P. pilimanus*, intersexo 1, largo cefalotórax hembra 1 (LCH1); largo cefalotórax macho 1 (LCM1)

En el intersexo 2, los machos presentaron un largo cefalotorácico que varió entre los 15,1 mm y 20,65 mm, con una media de $16,53 \pm 2,60$ mm y las hembras variaron entre 13,2 mm y 27 mm, con una media de $16,72 \pm 3,8$ mm (Tabla XII). La proporción de machos y hembras es similar para todas las medidas, destacándose el elevado número de hembras dentro del rango entre 13 mm y 14 mm y la ausencia de machos en los rangos entre 17 mm a 18 mm y mayor de 21 mm (Fig. 27).

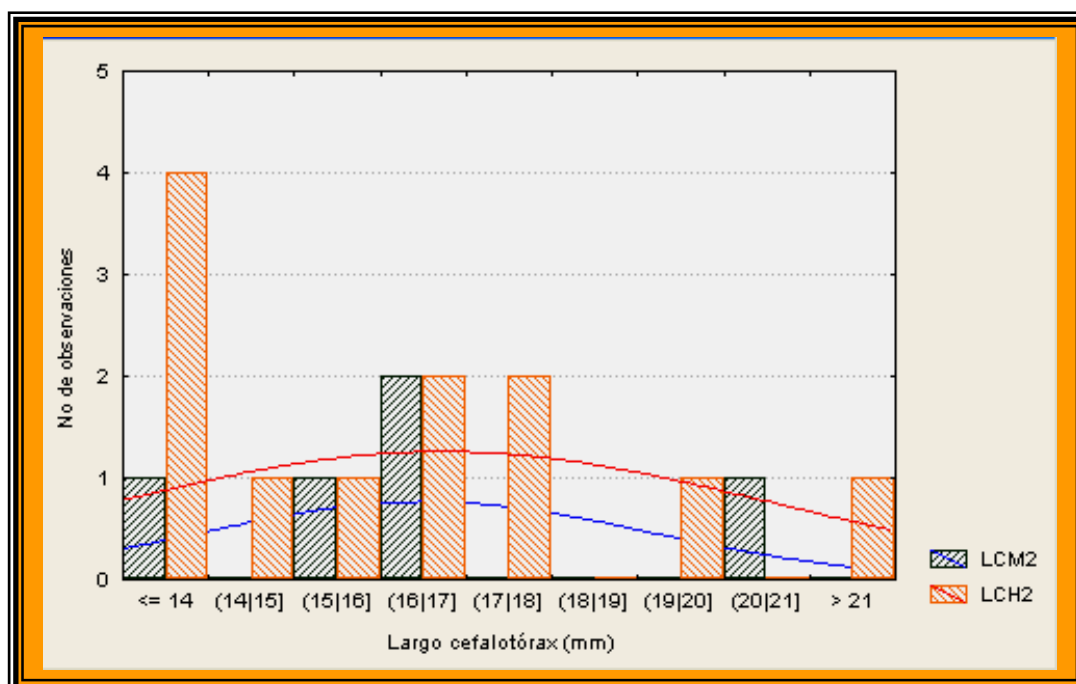


Fig. 27 – Histograma de frecuencias de largo cefalotóraxico de *P. pilimanus*, largo cefalotórax hembra 2 (LCH2); largo cefalotórax macho 2 (LCM2)

Proporción sexual

De 38 ejemplares capturados, 17 fueron machos intersexo y 21 fueron hembras intersexo. lo que representa una proporción sexual de 0,7:1 a favor de las hembras. El valor no difiere significativamente de una proporción sexual de 1:1 ($\chi^2 = 1,43$ $P \leq 0.05$). Al analizar la proporción sexual para cada talla, se observa que existe un mayor número tanto de machos como de hembras entre los 12 mm y 21,9 mm de largo cefalotoráxico (tabla XIII).



TABLA XIII
Proporción sexual por rango de tallas de *Parastacus pilimanus*

Rangos de tallas (LC)	MACHOS		HEMBRAS		TOTAL	RATIO
	N	%	N	%		
12 – 16,9	6	43	8	57	14	0,7:1,0
17 – 21,9	8	44	10	56	18	0,7:1,0
22 – 26,9	1	50	1	50	2	1,0:1,0
27 – 31,9	1	33	2	67	3	0,4:1,0
32 – 36,9	1	100	0	0	1	1,0:1,0
	17	44	21	56	38	0,7:1,0

Relaciones biométricas

Las relaciones biométricas calculadas indican un crecimiento alométrico negativo, para ambos sexos ($b < 1$), con elevados valores de coeficientes de correlación (tabla XIV). No se constata diferencia significativa ($P > 0,05$) en dicho crecimiento atribuible al sexo. La comparación de los parámetros de las ecuaciones alométricas entre machos y hembras, indicó que no existe diferencia significativa en los valores de las pendientes (b) ($t = -1,11$; $P > 0,05$).



TABLA XIV

Relaciones entre las distintas partes del cuerpo en *Parastacus pilimanus*, coeficientes de regresión (r); Test de t para cada tipo de intersexo (t); largo cefalotórax (LC); largo abdomen (LA); ancho de los somitos abdominales 2 al 6 (AS 2/6), alto de las pleuras de los somitos abdominales 3 al 5 (ALPS 3/5), longitud de la pleura del somito abdominal 2 (LPS2), largo (LT) y ancho del telson (AT), longitud (LENU) y ancho (AENU) del endopodito del urópodo, longitud del exopodito (LEXU) y ancho (AEXU) del exopodito del urópodo Machos (M); Hembras (H)

VARIABLE	SEXO	ECUACIÓN	r	t	P
LA	M	Log LA= 2,617+0,676(log LC)	0,92	1,90	0,77
	H	Log LA= 1,586+0,744(log LC)	0,75	0,57	0,56
AS2	M	LogAS2 = 1,709+0,268(logLC)	0,88	2,49	0,25
	H	Log AS2= -0,127+0,373(logLC)	0,92	-0,20	0,83
AS3	M	Log AS3= 1,149+0,305(logLC)	0,92	1,85	0,08
	H	Log AS3= 0,180+0,348(logLC)	0,88	0,23	0,81
AS4	M	LogAS4 = 0,925+0,309(logLC)	0,92	1,52	0,14
	H	LogAS4 = 0,109+0,348(logLC)	0,88	0,19	0,84
AS5	M	LogAS5= 0,620+0,305(logLC)	0,92	0,98	0,34
	H	LogAS5= 0,599+0,301(logLC)	0,92	1,13	0,26
AS6	M	LogAS6= 0,609+0,291(log LC)	0,93	1,09	0,29
	H	LogAS6= 0,174+0,303(log LC)	0,91	0,30	0,76
AT	M	Log AT= 0,829+0,238(logLC)	0,88	1,31	0,20
	H	LogAT= 1,592+0,247(logLC)	0,80	1,52	0,14
LT	M	Log LT= 1,167+0,277(logLC)	0,91	1,90	0,07
	H	Log LT= 1,274+0,223(logLC)	0,74	2,09	0,05
LENU	M	LogLENU=1,008+0,247(logLC)	0,87	1,51	1,15
	H	LogLENU=0,209+0,280(logLC)	0,91	0,40	0,69
LEXU	M	LogLEXU= 0,938+0,298(logLC)	0,91	1,46	0,16
	H	LogLEXU= 0,477+0,322(logLC)	0,89	-2,49	0,04
AENU	M	LogAENU= 0,656+0,229(logLC)	0,80	0,78	0,44
	H	LogAENU= -8,940+2,689(logLC)	0,52	0,71	0,48
AEXU	M	LogAEXU= 0,191+0,268(logLC)	0,84	0,22	0,82
	H	LogAEXU= 0,834+0,322(logLC)	0,79	1,22	0,23
ALPS3	M	LogALPS3= 0,344+0,138(logLC)	0,49	0,28	0,78
	H	LogALPS3=-0,307+0,161(logLC)	0,47	-0,24	0,80
ALPS4	M	LogALPS4= 0,312+0,120(logLC)	0,54	0,30	0,76
	H	LogALPS4= -0,295+0,160(logLC)	0,48	-0,23	0,81
ALPS5	M	LogALPS5= 0,361+0,117(logLC)	0,55	0,60	0,72
	H	LogALPS5= 0,544+0,110(logLC)	0,37	0,48	0,63
LPS2	M	LogLPS2= 0,284+0,183(logLC)	0,22	1,08	0,29
	H	LogLPS2= 0,878+0,149(logLC)	0,58	1,00	0,32



Caracteres sexuales secundarios

Los datos no cumplen con las condiciones de homogeneidad de Levene ni con la de normalidad de Kolmoworov-Smirvnov. Al aplicar la prueba no paramétrica de Mann-Whitney, no se encontraron diferencias significativas entre machos y hembras. (tabla XV)

TABLA XV

Test de Mann-Whitney (U) (two tailed) de las relaciones entre las distintas partes del cuerpo en *Parastacus pilimanus*. Largo cefalotórax (LC); largo abdomen (LA); ancho de los somitos abdominales 2 al 6 (AS 2/6), alto de las pleuras de los somitos abdominales 2 al 5 (ALPS 2/5), longitud de la pleura del somito abdominal 2 (LPS2), largo (LT) y ancho del telson (AT), longitud (LENU) y ancho (AENU) del endopodito del urópodo, longitud del exopodito (LEXU) y ancho (AEXU) del exopodito del urópodo

	Sexo	Mean Rank	Rank Sum	U	P
LEC	M	18,88	302,0	166,0	ns
	H	19,10	401,0		
LSA	M	19,44	311,0	161,0	ns
	H	18,67	392,0		
AS2	M	18,34	293,5	157,5	ns
	H	19,50	409,5		
AS3	M	19,59	313,5	158,5	ns
	H	18,55	389,5		
AS4	M	19,81	317,0	155,0	ns
	H	18,38	386,0		
AS5	M	18,72	299,5	163,5	ns
	H	19,21	403,5		
AS6	M	19,78	316,5	155,5	ns
	H	18,40	386,5		
AT	M	17,63	282,0	146,0	ns
	H	20,05	421,0		
LT	M	19,41	310,5	161,5	ns
	H	18,69	392,5		
LENU	M	20,03	320,5	151,5	ns
	H	18,21	382,5		
LEXU	M	19,19	307,0	165,0	ns
	H	18,86	396,0		



	Sexo	Mean Rank	Rank Sum	U	P
AENU	M	20,63	330,0	126,0	ns
	H	16,80	336,0		
AEXU	M	19,72	315,5	156,5	ns
	H	18,45	387,5		
ALPS3	M	19,88	318,0	154,0	ns
	H	18,33	385,0		
ALPS4	M	18,97	303,5	167,5	ns
	H	19,02	399,5		
ALPS5	M	18,72	299,5	163,5	ns
	H	19,21	403,5		
LPS2	M	17,88	286,0	150,0	ns
	H	19,86	417,0		



Observaciones anátomo - microscópicas

Anatomía de las gónadas

La gónada de *Parastacus pilimanus*, es un órgano par, formada por dos túbulos paralelos, donde se distingue una región anterior dorsoventral al hepatopáncreas y una región por debajo del corazón, sobre el hepatopáncreas posterior. De esta última región se originan los gonoductos (Fig. 28 a y b).

Los oviductos, planos, surgen de la zona angular que forman las regiones gonadales anterior y posterior y finalizan en las coxas del tercer par de pereiópodos. Los vasos deferentes se originan detrás de los oviductos y confluyen hacia las coxas del quinto par de pereiópodos.

Todos los ejemplares analizados presentan gonoductos de ambos sexos en conexión a una gónada totalmente masculina o femenina según el caso. Cuando la gónada es un testículo, los oviductos son delgados ($\bar{x} = 0,2$ mm; SD = $\pm 0,02$) y los espermiductos son cilíndricos y más anchos ($\bar{x} = 0,5$ mm; SD = $\pm 0,03$) (Fig. 28 a). En la región subterminal se observa la glándula androgénica y en sus extremos terminales una zona eyaculatríz, musculosa y más ancha que las regiones anteriores. Cuando la gónada es un ovario, los oviductos son anchos ($\bar{x} = 0,7$ mm; SD = $\pm 0,02$) y los espermiductos planos y delgados ($\bar{x} = 0,22$ mm; DE = $\pm 0,06$) (Fig. 28 b), no observándose en la región subterminal de estos vasos la glándula androgénica, ni en la terminal la zona eyaculatríz.

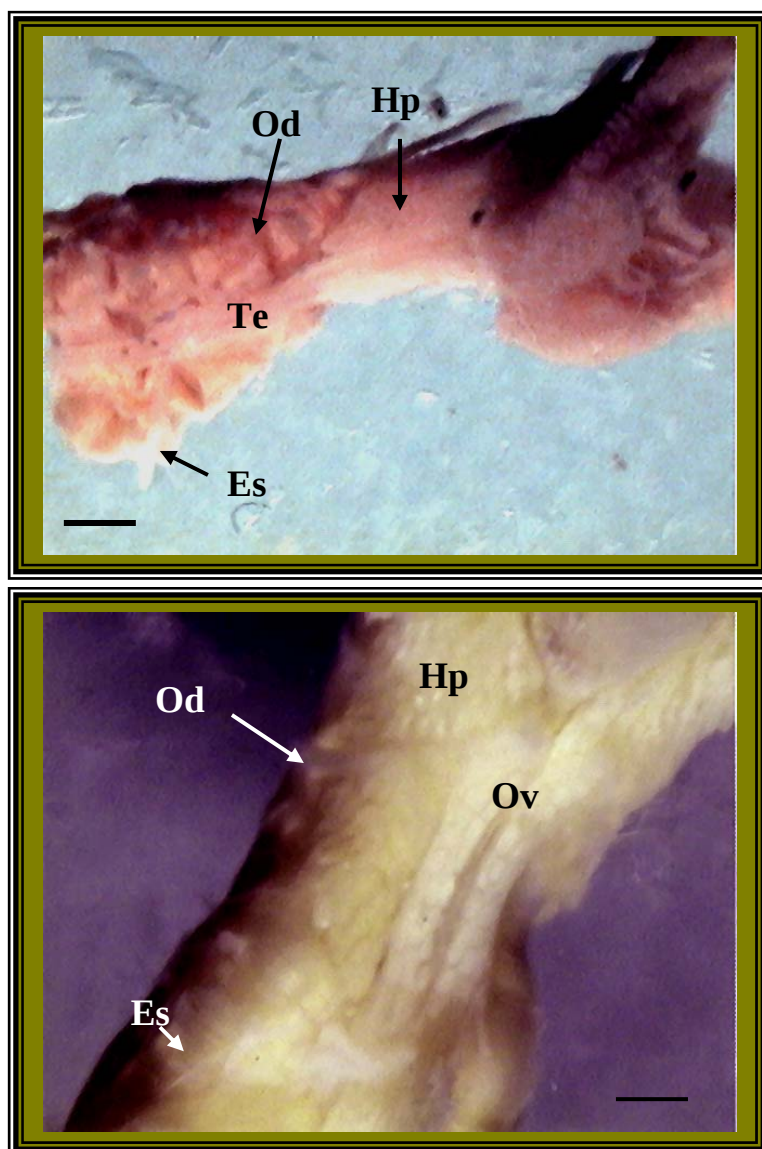


Fig. 28 - *Parastacus pilimanuss*; a - gónada masculina. b - gónada femenina. Espermiducto (Es); oviducto (Od); testículo (Te); ovario (Ov), hepatopáncreas (Hp). Escala 4 mm.



Anatomía microscópica del ovario

Cada ovario se encuentra rodeado por una fina pared o teca, formada por tejido conjuntivo y tapizado exteriormente por epitelio pavimentoso con núcleos aplanados. No presenta capa muscular.

La zona germinativa se dispone en forma de nidos germinales. Al madurar los ovocitos se sitúan en un gradiente intraovárico del centro a la periferia (Fig. 29). El ovario aumenta su tamaño desplazando a los demás órganos y su color, dependiendo de la etapa de la ovogénesis en que se encuentre varía del blanquecino al naranja. Los oviductos están formados por la misma fina capa externa de epitelio pavimentoso que el ovario y por una capa interna de epitelio cúbico.

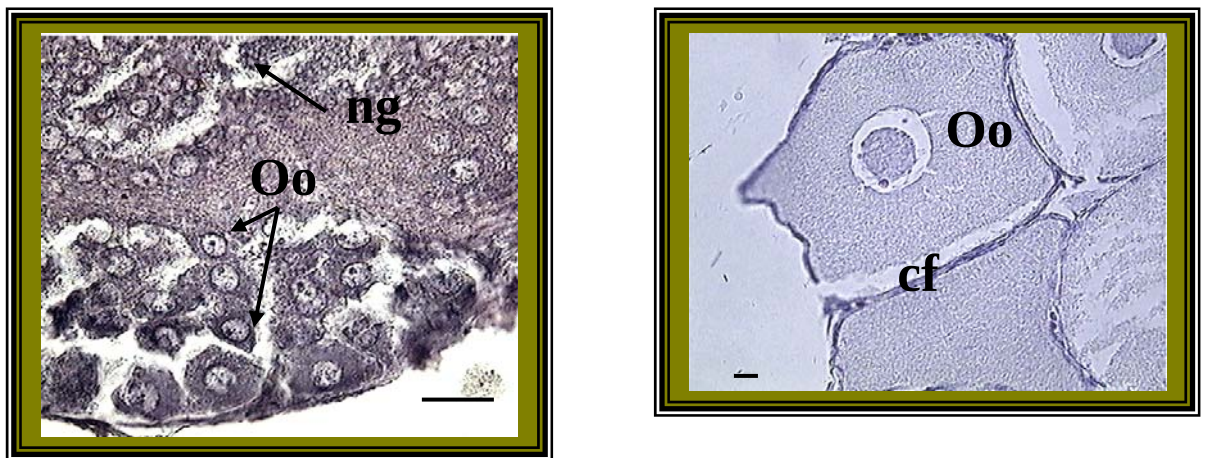


Fig. 29 - *Parastacus pilimanus*, corte longitudinal del ovario: nido germinal (ng); Oocitos (Oo); células foliculares (cf). Escala 139 μ m.



Anatomía microscópica del testículo

Los testículos de color blanquecino, consisten en una serie de acinos testiculares, donde se lleva a cabo la espermatogénesis, y tubos colectores, limitados por una fina pared de epitelio pavimentoso con núcleos aplanados. Estos últimos son los encargados de llevar los espermatozoides desde los acinos hacia el vaso deferente (Fig. 30).

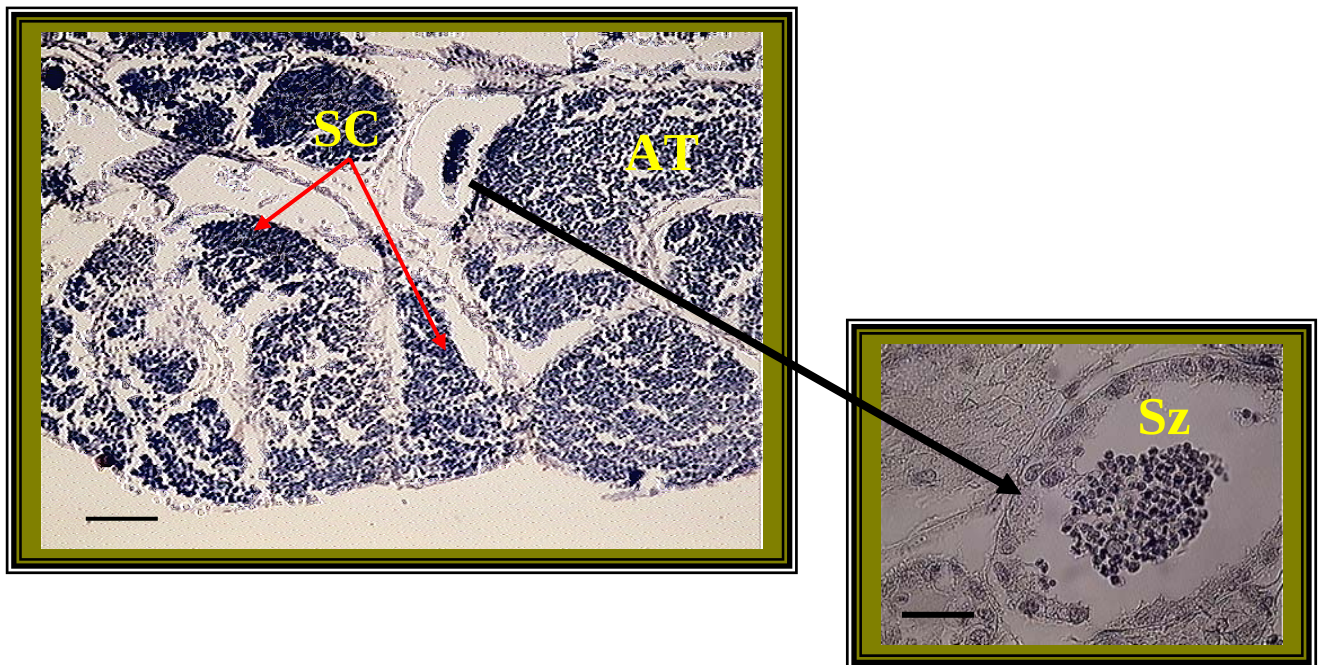


Fig. 30 - *Parastacus pilimanus*, corte longitudinal del testículo: acinos testiculares (AT); espermatocitos en división meiótica (SC); Espermatozoides (Sz) Escala 61 μ m



El vaso deferente, está constituido por una fina pared externa de tejido conectivo, una pared muscular media especialmente desarrollada en la parte media y distal del tubo, donde se encuentra el tubo eyaculador y una reducida pared interna de tejido epitelial.





Capítulo 4

Discusión

La presencia de gonoporos de machos y hembras en un mismo individuo se observó en todos los ejemplares estudiados de *P. varicosus*; *P. brasiliensis* y *P. pilimanus* dificultando la distinción macroscópica de los sexos, lo que concuerda con las características del género determinadas por von Martens (1869), von Ihering (1893) y Faxon (1898). El análisis externo de los gonoporos, indica un patrón único para las tres especies, distinguiéndose dos formas sexuales; los intersexos 1 y 2, semejantes a las descritas por Rudolph (1990; 1995a; 1997 a y b) para *P. nicoletti*.

Weeks et al. (2006 b y c) y Olmstead & Le Blanc (2007) afirman que cuando las condiciones ambientales cambian o cuando las especies ocupan un nuevo habitat o tienen limitados poderes de dispersión, la selección favorece la transición de hermafrodita a dioico o viceversa. En poblaciones dioicas la aparición de mutantes hermafroditas generalmente elimina uno de los dos sexos, comúnmente el macho, y en hermafroditas, la aparición de un nuevo sexo mutante provoca la reasignación de todos los recursos para aumentar la presencia del nuevo sexo. Esto no se refleja en el presente estudio donde las poblaciones de las tres especies se encuentran formadas por machos y hembras intersexos. La proporción sexual en ellas no varió significativamente de la proporción fisheriana 1:1, concordando con lo observado para poblaciones chilenas (Rudolph, 1995 a y b; 1997 a y b; 1999) y brasileñas (Ferreira & Buckup, 1989;



Almeida & Buckup, 1997) de este género. De acuerdo con Krebs & Davies (1993) podemos afirmar que estamos ante poblaciones estables.

P. pilimanus presenta tallas menores respecto a *P. varicosus* y *P. brasiliensis*. Los machos de *P. brasiliensis* y *P. pilimanus*, mostraron rangos más amplios de tallas que las hembras, como lo observado para otros decápodos (Hiatt, 1948; Cleaver, 1949; Black, 1966; Bennet, 1974; Adams et al., 1985; Bocic et al., 1988; Micheli et al., 1990; Fariña y Freire, 2003). Esto sería atribuible según Charniaux-Cotton et al. (1992) a que en los malacostracos, las hembras luego de la pubertad crecerían en forma más lenta que los machos invirtiendo su energía en la preparación de la reproducción. Sin embargo las hembras de *P. varicosus* alcanzan tallas superiores, lo que podría atribuirse a que cuanto mayor es el tamaño de la hembra mayor es el número de huevos que incuba (Amestoy, 1983). Otra interpretación posible a esta diferencia de tamaño es la de Petriella & Boscki (1997) quienes señalan que podría ser producto de la mezcla de individuos de distintas cohortes, como ocurre en las especies de centollas del sur y norte de los océanos de ambos hemisferios, de los géneros *Paralithodes*, *Lithodes* y *Paralomis*. Habría que estudiar la dinámica de las poblaciones de *Parastacus* para resolverlo.

Los análisis de las relaciones alométricas demostraron que el abdomen crece en menor proporción que el cefalotórax, tanto en machos como en hembras en las tres especies estudiadas. Esto concuerda con lo observado para los géneros *Engaeus* (Rieck, 1969; Hobbs Jr., 1974; Horwitz, 1988) y *Cherax* (Vazquez et al., 2006). La reducción del abdomen sería el resultado de un paso de estos animales hacia la independencia del medio acuático, lo que los llevaría a una existencia más terrestre, disminuyendo el valor



locomotor del abdomen (Horwitz & Richardson, 1986). Los altos coeficientes de correlación verifican la asociación entre las variables morfométricas.

La búsqueda de caracteres morfológicos para diferenciar machos de hembras, resultó infructuosa para *P. varicosus* y *P. pilimanus*; coincidiendo con lo citado para *Samastacus spinifrons* (Bocic et al., 1988). Sin embargo, se encontraron diferencias significativas a favor de las hembras en *P. brasiliensis*, las que presentan abdómenes más largos, con pleuras más largas y altas; y con uropódos y telson más anchos y largos que los machos. Estas variables están posiblemente relacionadas con la incubación de los huevos ya que esta diferencia fue también observada por Rudolph (1995a, 1997 a y b, 1999) para *P. nicoleti*, *P. pugnax* y *Samastacus spinifrons*, en quienes los abdómenes de las hembras adquirirían una morfología reproductiva.

La anatomía macroscópica de la gónada presenta una estructura común en las tres especies estudiadas. Su morfología difiere de la de Astacidae y Cambaridae quienes tienen gónadas trilobadas (Stephens, 1952, Lowe, 1961; Black, 1966; Kawai & Saito, 2001; Holdich & Reeve, 2002). Al igual que lo observado por Lönnberg (1898) y Rudolph (1990; 1995 a y b; 1997 a; 1999) en las especies chilenas de *Parastacus*, las disecciones anatómicas y los cortes histológicos demostraron que, pese a tener gonoporos supernumerarios, todos los ejemplares analizados presentan gonoductos de ambos sexos en conexión a una gónada totalmente masculina o femenina según el caso. Cuando la gónada es un testículo, los oviductos son delgados y los espermiductos son cilíndricos y más anchos, observándose la glándula androgénica y en sus extremos terminales una zona eyacultriz. Cuando la gónada es un ovario, los oviductos son anchos y los espermiductos planos y delgados, sin glándula androgénica.



Thompson (1983) estudiando hembras de *P. pilimanus* y *P. varicosus*, de nuestro país, afirma que estas especies poseen una genitalia ginandromórfica. Esto no concuerda con las observaciones realizadas en el presente estudio, ni con las propias descripciones realizadas por Thompson (1983), quien usa el término ginandromórfico quizás en lugar de gonocórico, que sería el término correcto para referirse al tipo de gónada examinada.

Los ovarios y testículos en las tres especies, presentan la anatomía microscópica característica de los crustáceos, (Angelescu & Boschi, 1959; Cunnings, 1961; King, 1948; Sardá, 1990; Schuldt, 1980, 1981, 1995; Pochon-Masson, 1983; Grassé, 1994; Verdi, 1995; Bell, T & D. Lightner, 1996; Verdi & Delgado, 1998 y 2001). Cuando la gónada es un ovario, su estructura femenina abarca toda la gónada sin rastros de tejido testicular; con la zona germinativa dispuesta en la región central en *P. brasiliensis* y en forma de nidos germinales en *P. varicosus* y *P. pilimanus*. Si en cambio es un testículo, su histología masculina es uniforme, sin tejido ovárico. Al igual que lo observado para *Cherax quadricarinatus* por Sagi et al. (1996), no se encontró evidencia de hermafroditismo en ninguna de las tres especies estudiadas. Esto difiere de lo establecido en poblaciones chilenas de *P. nicoleti* (Rudolph, 1995) y brasileñas de *P. brasiliensis* (Almeida y Buckup, 2000) donde aparecen algunos ejemplares con ovotestis.

De acuerdo con los estudios realizados en esta tesis podemos afirmar que *P. varicosus*; *P. brasiliensis* y *P. pilimanus* son especies gonocóricas con ejemplares intersexo, rechazando la hipótesis de trabajo planteada. Aparentemente la genitalia de estas especies desafiaría el control de la glándula androgénica (Sagi et al., 1997; Barki et al., 2006; Weeks et al., 2006). La glándula androgénica en los crustáceos produce una hormona responsable de la diferenciación sexual en las primeras etapas del desarrollo



(Charniux-Cotton, 1960; Adiyodi & Subranomian, 1983; Charniux-Cotton & Payen, 1988; Charniux-Cotton et al., 1992; Legrand & Juchault, 1994 a; Mc Laughlin, 1983; Sagi et al., 1997; Khalaila et al., 1999; Olmstead & Le Blanc, 2007). En ausencia de la hormona androgénica se produce la autodiferenciación ovárica y morfogénesis femenina (Katakura, 1961; Legrand & Juchault, 1961; Taketomi et al., 1990; Taketomi & Nishikawa, 1996). Estos cambios ocurren en los primeros estadios de desarrollo postembrionario donde la gónada es indiferenciada y bipotencial presentando los primordios de los dos tipos de gonoductos, los que son sumamente sensibles a la acción de esta hormona; cuando se alcanza un nivel determinado en la hemolinfa se produce la diferenciación sexual (Charniaux-Cotton, 1965 y 1970; Katakura, 1989; Hasegawa et al., 1993; Legrand & Juchult, 1994 b; Sagi et al., 1997; Barki et al., 2003). La presencia de gonoductos y gonoporos de ambos sexos en las especies estudiadas, podría sugerir una diferenciación tardía de la glándula androgénica lo que explicaría la permanente intersexualidad en estas especies. En algunos especímenes la diferenciación habría ocurrido antes de que la gónada indiferenciada perdiera totalmente su sensibilidad a la influencia de la glándula androgénica, originando testículos pero incapaz de lograr la desaparición de los gonoductos y gonoporos femeninos, produciendo intersexos machos. En otros especímenes ocurriría en un estadio más avanzado cuando la gónada ya no responde a los efectos masculinizadores de la hormona androgénica, pero incapaz de lograr la desaparición de los gonoductos y gonoporos masculinos originando intersexos hembras. El funcionamiento de la hormona androgénica es neuroregulado por hormonas del sistema nervioso central (Kulkarni et al., 1984); tal vez un funcionamiento desconocido de este sistema sea la causa por la cual la influencia de la hormona androgénica perdura en los especímenes no solo



impidiendo la desaparición de los gonoductos y gonoporos del sexo opuesto sino también impidiendo la aparición de los caracteres sexuales secundarios de cada sexo (Farmer, 1972; Sagi et al., 1997; Barki et al., 2006; Weeks et al., 2006 b).

Otra explicación posible a la intersexualidad en estas especies es la postulada por Rudolph (1995, 1997), quien afirma que a partir de la existencia de un antepasado gonocórico, los integrantes del género están evolucionando hacia el hermafroditismo protándrico, ciertas especies habrían llegado a él y otras estarían en etapas más tempranas de evolución, solucionando así los problemas de flujo de genes y densidad y dispersión poblacional. Los cangrejos de agua dulce tienen un pobre registro fósil y los trabajos filogenéticos se han basado en la morfología del cefalotórax, de las quelas y estructura de las branquias (Huxley, 1878; Hobbs, 1942, 1974, 1988; Riek, 1969, 1971, 1972), embriología y ultraestructura de los espermatozoides (Scholtz, 1993, 1999, 2002; Jamieson, 1991) y más recientemente estudios moleculares (Patak & Baldwin, 1984; Crandall et al., 1999; Crandall et al 2000 a y b), no existiendo en ninguno de ellos argumentos filogenéticos que apoyen la teoría de un ancestro gonocórico. Por otra parte, en situaciones de baja densidad poblacional según Weeks et al. (2006 a) podría aparecer un hermafrodita autofecundante que produjera el mínimo espermatozoides sólo para autofecundarse y tendría más sentido la transformación de las hembras, quienes gastarían menos energía en producir un poco de espermatozoides para autofecundarse que un macho quien gastaría mayor energía en producir huevos. Las poblaciones estudiadas en nuestra tesis presentan una alta tasa de hembras por lo que sería más ventajoso permanecer como macho (Bauer, 2000, 2001; 2002 a y b). Watchmeister (1993,1994)



afirma que los organismos primitivos eran hermafroditas y los sexos se separaron a lo largo de la evolución. En especies dioicas en las cuales los sexos se encuentran morfológicos, fisiológicos y hasta comportamentalmente especializados es bastante difícil que surjan intersexos funcionales porque para que ello suceda se necesitaría la mezcla exacta de los componentes de macho y hembra para lo cual se invertiría un mayor gasto. Sagi et al. (1996) comprueban la existencia dentro de una población gonocórica de *Cherax quadricarinatus* de un 1.2% de ejemplares con gonoporos de ambos sexos, los que son funcionalmente machos, con testículos desarrollados y un ovario en previtelogénesis inactivo, existiendo oviductos rudimentarios que conectan el testículo con el gonoporo femenino. A la inversa de lo postulado por Rudolph (1995, 1997), estos ejemplares podrían ser relictos de una sexualidad hermafrodita que fuera evolucionando hacia el gonocorismo; lo mismo podría estar aconteciendo con las poblaciones estudiadas.



Capítulo 5

Conclusiones

Este trabajo constituye la primera investigación tendiente a determinar el modelo reproductivo en las especies uruguayas del género *Parastacus*. El estudio de las especies *P. varicosus*; *P. brasiliensis* y *P. pilimanus* permitió caracterizar los patrones morfológicos de cada forma sexual determinándose la presencia de gonoporos de machos y hembras en un mismo individuo, en todos los ejemplares examinados y la existencia de una morfología común de los gonoporos para las tres especies, distinguiéndose dos formas sexuales; los intersexos 1 y 2.

Se pudo establecer que las poblaciones de las tres especies se encuentran formadas por machos y hembras intersexos con una proporción sexual que no varió significativamente de la proporción 1:1, pudiendo afirmar que estamos ante poblaciones estables. Los machos de *P. brasiliensis* y *P. pilimanus*, mostraron rangos más amplios de tallas que las hembras, sin embargo las hembras *P. varicosus* alcanzan tallas superiores que los machos, ambas situaciones podrían estar relacionadas con la reproducción. Las relaciones alométricas entre las variables morfométricas del abdomen y la longitud del cefalotórax fueron negativas para ambos sexos en todas las especies, indicando que el abdomen crece en menor proporción que el cefalotórax. Este proceso sería el resultado de un paso de estos animales hacia la independencia del medio acuático.



Al explorar la probable existencia de caracteres sexuales secundarios fue posible demostrar que no existen diferencias morfológicas significativas entre machos y hembras en *P. varicosus* y *P. pilimanus*, no así en *P. brasiliensis*, donde las hembras presentan abdómenes más largos, con pleuras más largas y altas; con uropódos y telson más anchos y largos que los machos. Estos abdómenes permitirían una mejor protección de los huevos.

El estudio de la anatomía e histología de las gónadas y gonoductos demostró que todos los ejemplares analizados presentan gonoductos de ambos sexos en conexión a una gónada totalmente masculina o femenina según el caso. Los ovarios y testículos en las tres especies, presentan la anatomía microscópica característica de los crustáceos, no encontrándose evidencia de hermafroditismo en ninguna de las especies estudiadas.

Sobre la base de nuestro estudio rechazamos la hipótesis planteada y postulamos que *P. varicosus*, *P. brasiliensis* y *P. pilimanus* son especies gonocóricas con ejemplares intersexo y que la presencia de gonoporos de machos y de hembras en un mismo individuo pudiera deberse a un funcionamiento desconocido del sistema endócrino o ser relictos de una sexualidad hermafrodita que fuera evolucionando hacia el gonocorísmo.

Abordajes múltiples conjugando diferentes metodologías y áreas disciplinarias serán necesarios para poder realizar estudios que lleven a la resolución del nuevo problema planteado.



Capítulo 6

Bibliografía

Adams, J., J. Erwards & H. Emberton, 1985. Sexual size dimorphism and assortative mating in the obligate coral commensal *Trapezia ferruginea* Latreille (Decapoda, Xanthidae). Crust., 48, 188-194.

Adiyodi, R. & T. Subranomian, 1983. Arthropoda – Crustacea. In Reproductive Biology of Invertebrates, Vol I: 443 - 495, Ed. John Wiley and Sons Ltd.

Almeida, A. & L. Buckup, 1997. Aspectos anatomicos e funcionais do aparelho reprodutor de *Parastacus brasiliensis* (Von Martens) (Crustacea, Decapoda, Parastacidae). Revta. Bras. Zool. 14(2): 497-509.

Almeida, A. & L. Buckup, 2000. Occurrence of protandric hermaphroditism in a population of the neotropical freshwater crayfish *Parastacus brasiliensis* (Parastacidae). J. Crustacean Biol., 20(2):224-230.

Amato, O. & G. Payen. 1976. Transplantations homoplastiques de testicules d'Ecrevisse, *Pontastacus Ieptodactylus Ieptodactylus* (Eschscholtz, 1 823), en repos sexuel dans des males et des femeues normaux et épëdonculës; résultats préliminaires. CR. Acad. Sc. Paris,t. 283. SérieD: 1783-1786.

Amato, O. & G. Payen. 1978. Mise en évidence du controle endocrine des différentes étapes de la spermatogenése chez l'Ecrevisse *Pontastacus leptodactylus leptodactylus* (eschscholtz, 1823), Crustacá, Décapode, Reptantia. Gen. Comp. Endocrinol., 36:487-496

Amestoy, F, 1982. Aspectos biológicos de dos especies del género *Parastacus* (Crustacea, Decapoda) y su potencial para la Acuicultura. Tesis de Licenciatura. Facultad de Humanidades y Ciencias. Montevideo. 84pp

Amestoy, F, 1983. Reproducción de dos especies del género *Parastacus* (Crustacea, Decapoda), bajo condiciones controladas y su evolución como potencial para la Acuicultura. Contrib.Dpto. Oceanogr. (FHC) Montevideo, 1(1):1-13

Angelescu, V y E. Boschi., 1959. Estudio biológico pesquero del langostino en conexión con la operación nivel medio. Secret. Mar. Servicio de Hidrografía Naval, H. 1017: 1-135.



- Baker, H., 1955. Self-compatibility and establishment after "long-distance" dispersal. *Evol.*, 9:347-349.
- Barki, A, I. Karplaus, I. Khalaila, R. Manor & A. Sagi, 2003. Male-like behavioral patterns and physiological alterations induced by androgenic gland implantation in female crayfish. *The Jour. of Exper. Biol.*, 206:1791-1797.
- Barki, A, I. Karplaus, R. Manor & A. Sagi, 2006. Intersexuality and behavior in crayfish: The de-masculinization effects of androgenic gland ablation. *Horm. and Beha.*, 50:322-331.
- Bauer, R., 2000. Simultaneous hermaphroditism in caridean shrimps: a unique and puzzling sexual system in the Decapoda. *J. Crustacean Biol.*, Special Number 2: 116-128.
- Bauer, R., 2001. Hermafroditismo en camarones: el sistema sexual y su relación con atributos sociológicos. *NUERCIENCIA*, 26(10):434-439.
- Bauer, R., 2002 a. Test of hypotheses on the Adaptive Value of an Extended Male Phase in Hermaphroditic Shrimp *Lysemata wurdemanni* (Caridea: Hippolytidae). *Biol. Bull.* 203: 347-357.
- Bauer, R., 2002 b. Reproductive Ecology of a protandric simultaneous hermaphrodite: the shrimp *Lysemata wurdemanni* (Decapoda: Caridea: Hippolytidae). *J. Crustacean Biol.* 22(4): 742-749.
- Bell, T & D. Lightner, 1996. A Handbook of Normal Penaeid Shrimp Histology. Ed. By World Aquaculture Society
- Bennet, D.B., 1974. Growth of the edible crab (*Cancer pagurus* L.) of south-west England. *J. of the Mar. Biol. Association, U.K.*, 54, 803-823.
- Black, J., 1966. Cyclic male reproductive activities in the dwarf crawfishes *Cambarellus shufeldti* (Faxon) and *Cambarellus puer* Hobbs. *Trans. Amer. Microsc. Soc.*, 85(2):214-232.
- Bocic, B., E. Rudolph & D. Lopez, 1988. Biología reproductiva y dinámica poblacional del camarón de río, *Samastacus spinifrons* (Philippi, 1882) (Decapoda, Parastacidae). *Bol. Soc. Biol. Concepción, Chile*, 59,9-21.
- Buckup, L., 2000. Os Parastacidae da Regiao Neotropical. I Congresso Brasileiro sobre Crustáceos, San Pablo, 20-21.
- Buckup, L. & A. Rossi, 1980. O genero *Parastacus* no Brasil (Crustacea, Decapoda, Parastacidae). *Rev. Brasil. Biol.*, 40(4):663-681.
- Charniaux-Cotton, H., 1962. Déterminisme de l'intersexualité chez les Crustacés supérieurs et particulièrement chez les Amphipodes Talitridae. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 86:484-499.



Charniaux-Cotton, H., 1960. Sex Determination. In The physiology of Crustacea, Vol I Metabolism and Growth. Academic Press, New York and London, 670 pp.

Charniaux-Cotton, H., 1965. Hormonal control of sex differentiation in Invertebrates. In: Organogenesis. Ed. R. de Haan, H. Ursprung, New York, pp 701-740.

Charniaux-Cotton, H, 1970. Sexualité et activité génitale male chez les Crustacés supérieurs. Bull.Soc. Zool. 95, 566-594.

Charniaux-Cotton, H, 1972. Recherches récentes sur la différenciation sexuelle et l'activité génitale chez divers Crustacés supérieurs. . In: Hormones et différenciation sexuelle chez les Invertébrés, Ed. E. Wolf, Paris-London-New York, 3:127-178.

Charniaux-Cotton, H, 1975. Hermaphroditism and gynandromorphism in malacostracean Crustacea. In Intersexuality in the Animal Kingdom, Ed. R. Reinboth, Springer Verlag, New York, pp. 91-105.

Charniaux-Cotton, H & G. Payen, 1988. Crustacean Reproduction. In Invertebrate Endocrinology Vol 2, Eds. R.G.H. Downer and H. Laufer, Alan R. Liss Inc., pp 279-303.

Charniaux-Cotton, H, G. Payen & T. Ginsburger-Vogel, 1992. Arthropoda – Crustacea: Sexual Differentiation. In Reproductive Biology of Invertebrates Vol V, Sexual differentiation and Behaviour. Edt. by K.G. Adiyodi and R.G. Adiyodi, Interscience Publication, New York, pp 281-323.

Charnov, E., J. Maynard Smith & J. Bull, 1976. Why be an hermaphrodite? Nature, 263:125-126.

Cleaver, F.C., 1949. Preliminary results of the coastal crab (*Cancer magister*) investigation. Washington State Department of Fisheries, Biol. Rep., 49A, 49-82.

Cohen-Kettenis, P. T. (2001). "Gender Identity Disorder in DSM." J. of Amer. Acad. of Child and Adolescent Psych. 40(4): 391.

Crandall, K., J. Fretzner, S.H. Lauler, M. Kinnersley & C.M. Austing.,1999. Phylogenetic relationships among the Australian and New Zealand genera of freshwater crayfishes (Decapoda: Parastacidae)

Crandall, K., J. Fretzner, C. Jara & L. Buckup, 2000 a . On the Phylogenetic positioning of the South American freshwater crayfish genera (Decapoda, Parastacidae). J. Crustacean Biol, 20(3): 530-540

Crandall, K, Harris, J. & Fetzner Jr., J., 2000 b. The monophyletic origin of freshwater crayfish estimated from nuclear and mitochondrial DNA sequences. Proc. R. Soc. Lond. B(2000) 267, 1679-1686.

Cunnigs, W., 1961. Maturation and spawning of the Pink Shrimp *Penaeus dourarum* Burkemroad. Trans. Amer. Fish. Soc.z, 90(4): 462-468.



Delfino, E., 1984. Estudio comparativo del crecimiento del camarón de agua dulce *Parastacus pilimanus* y *Parastacus varicosus* en poblaciones naturales de Valizas, Aguas Dulces y Cebollati. Tesis de Licenciatura. Facultad de Humanidades y Ciencias. Montevideo.

Diamond, M. (1976). Human sexual development: biological foundation for social development. Human Sexuality in Four Perspectives. F. A. Beach, The John Hopkins Press: 22 - 61.

Dunn, A., J. Adams & J. Smith, 1993. Is intersexuality a cost of environmental sex determination in *Gammarus duebeni*? J. Zool., 231:83-389

Dutra, A., 1983. Estudio citogenético en especies del género *Parastacus* (Crustacea, Decapoda). Tesis de Licenciatura. Facultad de Humanidades y Ciencias. Montevideo.

Evia, G. & E. Gudynas, 2000. Ecología del Paisaje en Uruguay. Aportes para la conservación de la Diversidad Biológica. Edt. Dirección de Medio Ambiente (DINAMA) - Junta de Andalucía, 173pp.

Fariña, A & J. Freire, 2003. Morfometría de la cigala *Nephrops norvegicus* (Linnaeus, 1758) de Galicia (noroeste de España). Boletín del Instituto Español de Oceanografía http://www.udc.es/dep/bave/jfreire/research.htm#life_histories.1-28.

Farmer, W., 1972. A bilateral gynadromorph of *Nephrops norvegicus* (Linnaeus, 1758) (Decapoda; Nephropidae). Mar. Biol., 15:344-349.

Faxon, W., 1898. Observations on the Astacidae in the United States Museum of Comparative Zoology, with descriptions of new species. Proc.U.S.Nat.Mus.XX:643-694.

Ferreira, N & L. Buckup, 1989. Dinâmica populacional e reprodução em *Parastacus brasiliensis* (Von Martens, 1869) (Crustacea, Decapoda, Parastacidae). Rev. Brasil. Biol., 49(4):911-921.

Ghiselin, M., 1969. The evolution of hermaphroditism among animals. Q Rev Biol., 44:189-208.

Ginsburger-Vogel, T., 1972. Intersexualité des voies déférentes et inversion naturelle du sexe chez *Orchestia gammarella* Pallas (Crustacés, Amphipodes, Talitridae). C.R. Acad. Sci., Paris 274D :3449-3452.

Ginsburger-Vogel, T., 1975. Temperature-sensitive intersexuality and its determinism in *Orchestia gammarella* Pallas. In : R. Reinboth, ed., Intersexuality in the animal kingdom. Pp 106-120. Springer-Verlag, Berlin, Germany.

Ginsburger-Vogel, T., 1991. Intersexuality in *Orchestia mediterranea* Costa, 1853, and *Orchestia aestuarensis* Wildish, 1987 (Amphipoda) – a consequence of hybridization or parasitic infestation ?. J. Crus. Biol., 11 : 530-539.

Grassé, P., 1994. Traité de Zoologie, Tome VII/1- Crustacés. Ed. Masson, Paris, 919pp.



- Hartnoll, R. 1982. Growth. In *The Biology of Crustacea*, Vol 2, Ed. Dorothy Bliss, Academic Press, New York and London, pag. 111-196.
- Hasegawa, Y., E. Hirose & Y. Katakura, 1993. Hormonal control of sexual differentiation and reproduction in Crustacea. *Am. Zool.*, 33 :403-411.
- Hay, W., 1905. Instances of hermaphroditism in crayfishes. *Smith. Miscel. Collec.*, 48(2): 222-228.
- Hiatt, R.W., 1948. The biology of the lined shore crab, *Pachygrapsus crassipes* Randall. *Pac. Sci.*, 2, 133-213.
- Hobbs, H., Jr., 1942. The crayfishes of Florida. *Univer. of Fl. Pub., Biol. Sci. Series*, 179 pp.
- Hobbs, H., Jr., 1974. Synopsis of the families and genera of crayfishes (Crustacea:Decapoda). *Smithsonian Contrib.Zool.*, 164:1-32.
- Hobbs, H., Jr., 1988. Crayfish Distribution, Adaptive Radiation and Evolution. In: *Freshwater Crayfish Biology*. Ed. D.M. Holdich & R.S.Lowery, 52-82.
- Hobbs, H., Jr., 1991. A new generic assignment for a South American crayfish (Decapoda, Parastacidae) with revised diagnoses of the South American genera and comments on the parastacid mandible. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 104(4):800-811.
- Hobbs, H. III, 1991. Decapoda. In *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*. Eds. J. Thorp and A. Covich, Academic Press. Inc., 823-858.
- Holdich, D.M. & R.S. Lowery., 2002. Crayfish – An Introduction. In *In Biology of freshwater crayfish*. Edited by: David Holdich. Ed. Blackwell Scientific Press. 1-7.
- Holdich, D.M. & I.D. Reeve., 2002. Functional, Morphology and Anatomy. In *In Biology of freshwater crayfish*. Edited by: David Holdich. Ed. Blackwell Scientific Press. 11-51.
- Honan, J. & B. Mitchell, 1995. Reproduction of *Euastacus bispinosus* Clark (Decapoda, Parastacidae), and trends in the reproductive characteristics of freshwater crayfish. *Mar. Freshwat. Res.*, 46:485-499.
- Horwitz, P., 1988. Secondary sexual characteristics of females of the freshwater crayfish genus *Engaeus* (Decapoda: Parastacidae). *Crust.*, 54(1):25- 32.
- Horwitz, P., 1990. A Taxonomic Revision of Species in the Freshwater Crayfish Genus *Engaeus* Erichson (Decapoda:Parastacidae). *Invertebr.Taxon.*, 4:427- 614
- Horwitz, P., A. Richardson, 1986. An ecological classification of the burrows of Australian freshwater crayfish. *Aust. Journ. Mar. Freshwater Res.*, 37:237-242.
- Horwitz, P., A. Richardson & P. Cramp, 1985. Aspects of the life history of the burrowing freshwater crayfish *Engaeus leptorhynchus*. *The Tas. Nat.*, 82: 1-5.



Huxley, T., 1878. On the classification and the distribution of the crayfishes. Proc.Zool.Soc.Lond.:752-788.

Jamieson, B.G.M., 1991. Ultrastructure and phylogeny of crustacean spermatozoa. Memoirs of the Queensland Museum, 31:109-142.

Juchault, P. & J. Legrand, 1964. Transformation de femelles génétiques en mâles physiologiques chez les Oniscoides *Porcellio dilatatus* et *Helleria brevicornis*. C.R. Acad. Sci. 258: 2197-2199.

Juchault, P., C. Louis, G. Martín & G. Noulain, 1991. Masculinization of female isopoda (Crustacea) correlated with non-Mendelian inheritance of cytoplasmic viruses. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 88:10460-10464.

Jungmann, D., V. Ladewig, K. Ludwichowski, P. Petzsch & R. Nagel, 2004. Itersexuality in *Gammarus fossarum* Koch – a common inducible phenomenon? Archiev. Hydrobiologie, 159 :511-529.

Katakura, Y., 1961. Hormonal control of development of sexual characters in the Isopod Crustacean *Armadillidium vulgare*. Annotationes Zool. Japon, 34:60-71.

Katakura, Y., 1989. Endocrine and genetic control of sex differentiation in the malacostracan Crustacea. Invert. Reprod. Develop., 16:177-182.

Kawai, T. & K. Saito, 2001. Observations on the mating behavior and season, with no form alternation, of the Japanese crayfish *Cambaroides japonicus* (Decapoda, Cambaridae), in lake Komadome, Japan. J. Crus. Biol, 21(4):885-890.

Khalaila, I., S. & A. Sagi, 1997. Intersexuality and its control by androgenic gland in the crayfish *Cherax quadricarinatus*. J. of Reprod. and Devel., 4 (Suppl):69-70.

Khalaila, I., S. Weil & A. Sagi, 1999. Endocrine balance between male and female components of the reproductive system in intersex *Cherax quadricarinatus* (Decapoda: Parastacidae). J. of Experimental Zool., 283:286-294.

King, J. 1948. A study of the reproductive organs of the common marina shrimp *Penaeus setiferus* (Linnaeus). Bioll. Bull. Lankastr, Pa., 94(3): 244-262.

Krebs, J. & N. Davies.1993. Sexual conflict and sexual selection. In An Introduction to Behavioral Ecology, Ed. Blackwell, Oxford, 288pp.

Kükenthal, W.; E. Matthes & M. Renner, 1969. Guia de trabalhos práticos em Zoologia. Coimbra, Atlântida Editora, XVI, 473pp.

Kulkarni, G., R. Nagabhushanam & P. Joshi, 1984. Nueroendocrine control of reproduction in the male penaeid praw, *Parapenaeopsis hardwickii* (Mers) (Crustacea, Decapoda, Penaeidae). Hydrobiologia, 108:281-289.



Legrand J. J. & P. Juchault, 1961. Androgen gland, spermatogenetic cycle and temporary male sex characteristics in *Cyathura carinata* Kroeber (Crustacea. Isopoda. Anthuridae), C R Hebd Seances Acad Sci. 10;252:2318-20.

Legrand J. J. & P. Juchault, 1972. Le controle humoral de la sexualité chez les Crustacés Isopodes gonochoriques. In Hormones et différenciation sexuelle chez les Invertébrés, Ed. E. Wolf, Paris-London-New York, 3:179-218.

Legrand, J.J. & P. Juchault, 1994 a. Ontogenèse du sexe et physiologie sexuelle. In Crustacés Traite de Zoologie: Anatomie, Systematique, Biologie, VII(1) :631-716

Legrand, J.J. & P. Juchault, 1994 b. Les caracteres sexuels secondaires. In Crustacés Traite de Zoologie: Anatomie, Systematique, Biologie, VII(1) :717-726.

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

Lowe, M.E., 1961. The female reproductive cycle of the crayfish *Cambarellus shufeldti*: the influence of environmental factors. Tulane Stud.Zool. 8(6):157-176.

Lyon, D., 1992. Role Reversal, Sex Change and Intersexuality in Animals. GENDYS II, The Second International Gendr Dysphoria Conference, Manchester England, <http://www.gender.org.uk/conf/1992/index.htm>

Manning, R & Hobbs, H. Jr., 1977. Decapoda. In: Biota Acuática de Sudamérica Austral, S.H. Hulbert (ed.), San Diego State University, San Diego, CA, 157-162.

Martinez, R.I., F. Llanos & A. Quesada, 1994. *Samastacus araucanus* (Faxon, 1914): Aspectos morfológicos de un nuevo registro para Chile (Crustacea, Decapoda, Parastacidae). Gayana Zool., 58(1):9-15.

Mc Laughlin, P., 1983. Internal Anatomy. In the Biology of Crustacea Vol. 5, Edited by L. Mantel, Academic Press, New York, 1-52.

Medley, P & D. Rouse, 1993. Intersex Australian red claw crayfish *Cherax quadricarinatus*. Juorn. Shellfish. Res., 12(1):93-94.

Micheli, F., F. Gherardi & M. Vannini, 1990. Growth and reproduction in the freshwater crab *Potamon fluviatile* (Decapoda, Brachyura). Freshwatwr Biol., 23, 491-503.

Mitchell, S., 2001. Intersex and male development in *Daphnia magna*. Hydrobiologia, 442:145-156.

Olmstead, A. & G. LeBlanc, 2007. The Envirnmmental-Endocrine Basis of Gynandromorphism (Intersex) in a Crustacean. Int. J. Biol. Sci., 3(2):77:84

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



Parnes, S., I. Khalaila, G. Hulata & A. Sagi, 2003. Sex determination in crayfish: are intersex *Cherax quadricarinatus* (Decapoda, Parastacidae) genetically female?. Gen. Res., 82:107-116.

Patak, A & J. Baldwin., 1984. Electrophoretic and immunochemical comparison of haemocyanins from Australian fresh-water crayfish (Family Parastacidae): Phylogenetic implications. J. Crust. Biol., 4(4):528-535.

Payen, G., 1973. Etude descriptive des principales étapes de la morphogénèse sexuelle chez un crustacé décapode à développement condensé, l'écrevisse *Pontastacus leptodactylus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823). Annal. d'Embryologie et de Morphogénèse, 6(2) : 179-206.

Petriella, Ana M. & E. Boschi, 1997. Crecimiento en crustáceos decápodos: resultados de investigaciones realizadas en Argentina. *Investig. mar.*, vol.25, p.135-157.

Pochon-Masson, J., 1983. Arthropoda –Crustacea. In Reproductive Biology of Invertebrates Vol II: Spermatogenesis and Sperm Function. Edited by K.G. and R.G. Adiyodi, 407- 449.

Riek, E., 1969. The Australian freshwater crayfish (Crustacea, Decapoda, Parastacidae) with descriptions of new species. Aust. J. Zool. 17:855-918.

Riek, E., 1971. The freshwater crayfish of South America. Proc.Biol.Soc.Washington, 84:129-136.

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

Roberts, M. & J. Parker, 1973. Gynandry and Intersexuality in spiders. Bull. Brit. Arach. Soc., 2(9):177-183.

Rudolph, E., 1984. Perspectivas del cultivo de camarones de agua dulce en Chile. Mems.Asoc.Latinoam.Acuicult. 5(3):769-773.

Rudolph, E, 1990. Caracteres sexuales externos del camarón excavador *Parastacus nicoleti* (Philippi,1882). Biota 6:19-34.

Rudolph, E, 1995 a. Partial protandric hermaphroditism in the burrowing crayfish *Parastacus nicoleti* (Philippi,1882) (Decapoda,Parastacidae) J. Crust. Biol. 15(4):720-732.

Rudolph, E, 1995 b. A case of gynandromorphism in the freshwater crayfish *Samastacus spinifrons* (Philippi, 1882) (Decapoda, Parastacidae). Crustaceana, 68(6):705-711.

Rudolph, E, 1997 a. Intersexualidad en el camarón excavador *Parastacus pugnax* (Poepping, 1835) (Decapoda, Parastacidae). Invest. Mar., Valparaiso, 25: 7-18.



- Rudolph, E., 1997 b. Aspectos fisicoquímicos del habitat y morfología de las galerías del camarón excavador *Parastacus nicoleti* (Philippi, 1882) (Decapoda, Parastacidae) en el sur de Chile. *Gayana Zool.*, 61(2):97- 108.
- Rudolph, E., 1999. Intersexuality in the freshwater crayfish *Samastacus spinifrons* (Philippi, 1882) (Decapoda, Parastacidae). *Crustaceana*, 72(3):325-337.
- Rudolph, E., & A. Almeida, 2000. On the sexuality of South American Parastacidae (Crustacea, Decapoda). *Invertebrate Reproduction and Development*, 37(3):249-257.
- Rudolph, E & K. Crandall, 2005. A new species of burrowing crayfish, *Virilastacus rucapihuelensis* (Crustacea: Decapoda: Parastacidae), from southern Chile. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 118(4):765–776. 2005.
- Rudolph, E. & H. Rivas, 1988. Nuevo hallazgo de *Samastacus araucanius* (Faxon, 1914) (Decapoda: Parastacidae). *Biota*, 4:73-78.
- Sagi, A., I. Khalaila, A. Barki, G. Hulata & I. Karplus, 1996. Intersex red clan crayfish *Cherax quadricarinatus* (Von Martens): functional males with pre-vitellogenic ovarios. *Biol. Bull., Woods Hole*, 190:16-23.
- Sagi, A., E. Snir & I. Khalaila, 1997. Sexual differentiation in decapod crustaceans: role of the androgenic gland. *Invert. Reprod. and Develop.*, 31:55-61.
- Sardá, F., 1990. La Reproducción de los Crustáceos. Fisiología: factores de regulación de la reproducción. Potencial reproductivo.
- Scholtz, G., 1993. Teloblast in decapod embryos: an embryonic character reveals the monophyletic origin of freshwater crayfishes (Crustacea, Decapoda). *Zool. Anz.* 230:45-54
- Scholtz, G., 1999. Freshwater Crayfish Evolution. In *Biology of freshwater crayfish*. Edited by: David Holdich. Ed. Blackwell Scientific Press, Oxford. 37-48
- Scholtz, G., 2002. Phylogeny and Evolution. In *Biology of freshwater crayfish*. Edited by: David Holdich. Ed. Blackwell Scientific Press, Oxford. 30-52.
- Schuldt, M., 1980. La estructura ovárica de *Palaemonetes argentinus* Nobili, 1901 en relación con aspectos actuales de la morfología funcional en crustáceos superiores (Crustacea, Palaemonidae). *Neotropica*, 26(76): 155-162.
- Schuldt, M., 1981. Interpretación funcional de cambios microanatómicos en el ovario de *Palaemonetes argentinus* Nobili, 1901 (Crustacea, Palaemonidae) durante desove y post puesta. *Limnobiología*, 2(3): 23-35.
- Schuldt, M., 1995. El ciclo ovárico de *Probopyrus ringueleti* Verdi y Schuldt, 1988 (Isopoda: Epicaridea: Bopyridae) *Guayana Zool.* 57(1):89-104
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf, 1979. *Biometría: Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. Madrid, H. Blume Ediciones, p 832.



- Stephens, G., 1952. Mechanisms regulating the reproductive hermicycle in the crayfish, *Cambarus*. I. The femele cycle. *Physiol. Zool.* 25(1):70-84.
- Stewart, B., M. Coke & P. Cook, 1995. *Potamonautes dentatus*, new species, a fresh-water crab (Brachyura: Potamoidea: Potamonautidae) from Kwazulu-Natal, South Africa. *J. Cresta. Biol.*, 15(3):558-568.
- Stratton, G., 1995. A gynandromorphic *Schizocosa* (Araneae, Lycosidae). *The Jour. Aracnol.*, 23:130-133.
- Taketomi, Y., M. Murata & M. Miyawaki, 1990. Androgenic gland and secondary sexual characters in the crayfish *Procambarus clarkii*. *J. Crust. Biol.*, 10(3):492-497.
- Taketomi, Y. & S. Nishikawa, 1996. Implantation of androgenic gland into immature female cryfish, *Procambarus clarkii*, with masculinization of sexual characteristics. *J. Crust. Biol.*, 16(2):232-239.
- Thompson, A., 1982. Contribución al estudio de la biología reproductiva de *Parastacus varicosus* Faxon, 1898 y de *Parastacus pilimanus* (Von Martens, 1869) (Crustacea:Decapoda: Parastacidae). Tesis. Facultad de Humanidaes y Ciencias Montevideo. 49pp, (In litteris).
- Turner, C., 1935. The aberrant secondary sex characters of the crayfishes of the genus *Cambarus*. *Amer.Midland Nat.*, 16:863-882.
- Vazquez, F., M. Sánchez De Bock & L. Lòpez, 2006. Relaciones morfométricas en hembras, machos e intersexos hembras de la langosta de agua dulce, *Cherax quadricarinatus* (Decapoda, Parastacidae). IV Congreso Iberoamericano Virtual de Acuicultura – CIVA 2006, <http://www.civa2006.org>, 1-6
- Verdi, A. 1995. La estructura ovárica de *Macrobrachium borellii* (Nobili, 1896) (Crustacea, Caridea, Palaemonidae). *Rev. Brasil. Biol.*, 55(2): 193-199.
- Verdi, A & E. Delgado, 1998. Microestructura del aparato reproductor masculino de *Macrobrachium borellii* Nobili, 1896) (Crustacea, Caridea, Palaemonidae). *Rev. Brasil. Biol.*, 58(2): 343-348.
- Verdi, A & E. Delgado, 2001. Aspectos de la Biología de *Callinectes sapidus* Rathbun, 1896 (Decapoda, Brachyura, Portunidae) en el Arroyo Valizas, Uruguay. *Rev. Universidade Guarulhos, Ciên. Biol. e da Saúde*, VI(5): 150-157.
- Von Ihering, H., 1893. *Parastacus*. *Congr.Int.Zool.Moscou* II:43-49.
- Von Martens, E., 1869. Sudbrasilische Süss und Brackwssei Crustaeen. *Arch.Naturgesh*, 35:15-16.
- Watchmeister, C., 1993. Theories about the evolution of hermaphroditism - A Review .Examination Paper, Deptment of Zoology, Stockholm University, <http://www.zoologi.su.se/staff/staff-detail.php?persID=74>



Watchmeister, C., 1994. Simultaneous Hermaphroditism in the Animal Kingdom. Doktoranduppsats Deptment of Zoology, Stockholm University, <http://www.zoologi.su.se/staff/staff-detail.php?persID=74>

Weeks, S., Ch. Benvenuto & S. Reed, 2006 a. When males and hermaphrodites coexist : a review of androdioecy in animals. *Integrat. Comparat. Biol.*, 46(4) :449-464.

Weeks, S., S. Reed, M. Cesari & F. Scanabissi, 2006 b. Production of intersexes and the evolution of androdioecy in the clam shrimp *Eulimnadia texana* (Crustacea, Branchiopoda, Spinicaudata). *Inver. Reprod. and Develop.*, 49:113-119.

Weeks, S, T. Sanderson, S. Reed, M. Zofkova, B. Knott, U. Balaramann, G. Pereira, D. Senyo & W. Hoech, 2006 c. Ancient androdioecy in the freshwater crustacean *Eulimnadia*. *Proc.R. Soc. B*, 273 : 725-734

Zar, J. H., 1984. *Biostatistical analysis*: 1-718. Prentice-Hall Inc., New Jersey.

Zolessi, L. & M. Philippi, 1995. Lista Sistemática de Decapoda del Uruguay (Arthropoda: Crustacea). *Com. Zool. Mus. Hist. Nat. Montevideo*, 21(183):1-24.

Zou, E. & M. Fingerman, 2000. External features of an intersex fiddler crab, *Uca pigilator* (Bosc, 1802) (Decapoda, Brachyura). *Crust.*, 73:417-423





Lista de Figuras

Figura 1 - Distribución de los géneros Sudamericanos	6
Figura 2 - Estaciones de muestreo	16
Figura 3 – Parámetros morfométricos considerados	18
Figura 4 – <i>Parastacus varicosus</i> a la entrada de la cueva	20
Figura 5 – <i>Parastacus varicosus</i> : región esternal y coxa de los pereopodos II al IV: a – gonoporos del intersexo 1; b – gonoporos del intersexo 2....	22
Figura 6 – Histograma de frecuencias de largo cefalotóraxico (LC) de <i>P. varicosus</i> , intersexo 1 (IN_1); intersexo 2 (IN_2)	23
Figura 7 - Histograma de frecuencias de largo cefalotóraxico (LC) de <i>P. varicosus</i> intersexo 1	26
Figura 8 - Histograma de frecuencias de largo cefalotóraxico de <i>P. varicosus</i> , intersexo 2	26
Figura 9 - <i>Parastacus varicosus</i> , gónada masculina	32
Figura 10 - <i>Parastacus varicosus</i> , gónada femenina. a, vista dorsal. b, vista lateral	33
Figura 11 - <i>Parastacus varicosus</i> , corte longitudinal del ovario	34



Figura 12 - <i>Parastacus varicosus</i> . Oviducto	35
Figura 13 - <i>Parastacus varicosus</i> , corte transversal del testículo	36
Figura 14 - <i>Parastacus varicosus</i> : Vaso deferente, corte longitudinal	37
Figura 15 - <i>Parastacus brasiliensis</i> (von Martens, 1869)	38
Figura 16 - <i>Parastacus brasiliensis</i> ; región esternal y coxa de los pereopodos II y IV	40
Figura 17 - Histograma de frecuencias de largo cefalotorácico (LC) de <i>P. brasiliensis</i> , intersexo 1; intersexo 2	41
Figura 18 - Histograma de frecuencias de largo cefalotorácico (LC) de <i>P. brasiliensis</i> , intersexo 1	44
Figura 19 - Histograma de frecuencias de largo cefalotorácico de <i>P. brasiliensis</i> , intersexo 2	45
Figura 20 - <i>Parastacus brasiliensis</i> a - gónada masculina. b - gónada femenina	51
Figura 21 - <i>Parastacus brasiliensis</i> ; corte longitudinal del ovario	52
Figura 22 - <i>Parastacus brasiliensis</i> , corte longitudinal del testículo	53
Figura 23 - <i>Parastacus pilimanus</i> (von Martens, 1878)	55
Figura 24 - <i>Parastacus pilimanus</i> ; región esternal y coxa de los pereopodos II y IV	57
Figura 25 - Histograma de frecuencias de largo cefalotorácico (LC) de <i>P. pilimanus</i> , intersexo 1; intersexo 2	58



Figura 26 - Histograma de frecuencias de largo cefalotóraxico (LC) de <i>P.pilimanus</i> , intersexo 1	61
Figura 27 - Histograma de frecuencias de largo cefalotóraxico de <i>P. pilimanus</i> , intersexo 2	62
Figura 28 - <i>Parastacus pilimanus</i> a - gónada masculina. b - gónada femenina	68
Figura 29 - <i>Parastacus pilimanus</i> ; corte longitudinal del ovario	69
Figura 30 - <i>Parastacus pilimanus</i> , corte longitudinal del testículo	70



Lista de Tablas

Tabla I -Estructura de la población de <i>Parastacus varicosus</i> ; Largo cefalotórax (LC); Hembras (H); Machos (M)	24
Tabla II -Medias ($\bar{X}$) y desvío estándar (SD) de los caracteres morfológicos de los diferentes intersexo de <i>Parastacus varicosus</i>	25
Tabla III - Proporción sexual por rango de tallas de <i>Parastacus varicosus</i>	26
Tabla IV - Relaciones entre las distintas partes del cuerpo en <i>Parastacus varicosus</i>	28
Tabla V - Test de Mann-Whitney (U) (two tailed) de las relaciones entre las distintas partes del cuerpo en <i>Parastacus varicosus</i>	30
Tabla VI - Estructura de la población de <i>Parastacus brasiliensis</i>	42
Tabla VII - Medias ($\bar{X}$) y desvío estándar (SD) de los caracteres morfológicos de los diferentes intersexo de <i>Parastacus brasiliensis</i>	43
Tabla VIII - Proporción sexual por rango de tallas de <i>Parastacus brasiliensis</i>	44
Tabla IX - Relaciones entre las distintas partes del cuerpo en <i>Parastacus brasiliensis</i>	45
Tabla X - Test de Mann-Whitney (U) (two tailed) de las relaciones entre las distintas partes del cuerpo en <i>Parastacus brasiliensis</i>	46



Tabla XI - Estructura de la población de <i>Parastacus pilimanus</i>	59
Tabla XII - Medias ($\bar{X}$) y desvió estándar (SD) de los caracteres morfológicos de los diferentes intersexo de <i>Parastacus pilimanus</i>	60
Tabla XIII - Proporción sexual por rango de tallas de <i>Parastacus pilimanuss</i>	63
Tabla XIV - Relaciones entre las distintas partes del cuerpo en <i>Parastacus brasiliensis</i>	64
Tabla XV - Test de Mann-Whitney (U) (two tailed) de las relaciones entre las distintas partes del cuerpo en <i>Parastacus pilimanus</i>	65