



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ

CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS

DEPARTAMENTO DE ENGENHARIA DE PESCA

MESTRADO EM ENGENHARIA DE PESCA

**DESENVOLVIMENTO E MORFOLOGIA FUNCIONAL DOS ESTÔMAGOS DE  
LARVAS E PÓS-LARVAS DOS CRUSTÁCEOS DECAPODA**

MARLON AGUIAR MELO

FORTALEZA - CEARÁ – BRASIL

MARÇO/2005

**DESENVOLVIMENTO E MORFOLOGIA FUNCIONAL DOS ESTÔMAGOS DE  
LARVAS E PÓS-LARVAS DOS CRUSTÁCEOS DECAPODA**

MARLON AGUIAR MELO

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO SUBMETIDA À COORDENAÇÃO DO  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENGENHARIA DE PESCA DA  
UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ, COMO REQUISITO PARCIAL PARA  
OBTENÇÃO DO GRAU DE MESTRE EM ENGENHARIA DE PESCA

FORTALEZA - CEARÁ – BRASIL

MARÇO/2005

XXXXX	Melo, Marlon Aguiar
2002	Desenvolvimento e morfologia funcional dos estômagos de larvas e pós-larvas dos crustáceos Decapoda. / Marlon Aguiar Melo - Fortaleza: UFC / Departamento de Engenharia de Pesca, orientador: Fernando Araújo Abrunhosa.
	00 p.
	1. Morfologia. 2. Estômagos. 3. Larvas
	xxx xxx.xxxxx

Esta dissertação foi submetida à Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Engenharia de Pesca como parte dos requisitos necessários à obtenção do grau de Mestre em Engenharia de Pesca, outorgado pela Universidade Federal do Ceará e encontra-se à disposição dos interessados na Biblioteca de Ciências e Tecnologia da referida Universidade.

-----  
Marlon Aguiar Melo

DISSERTAÇÃO APROVADA EM -----/-----/-----

-----  
Professor Fernando Araújo Abrunhosa, PhD.  
Orientador da Dissertação  
Presidente

-----  
Professora Silvana Saker Sampaio, PhD.  
Conselheira

-----  
Professor Tito Monteiro da Cruz Lotufo, D.Sc.  
Conselheiro

Dedico

aos meus pais, Manoel Manilton Fernandes Melo e  
Benedita Maria A. Melo, a minha noiva, Adryane Gorayeb  
e ao meu filho, Yuri Melo, por todo incentivo. Sem eles eu não estaria aqui.

## AGRADECIMENTOS

Ao Professor Doutor Fernando Araújo Abrunhosa, pela orientação dispensada nesta pesquisa, pela amizade, pela paciência e pelas valorosas críticas.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pelo fornecimento da bolsa de pesquisa.

Aos Professores Doutores Horácio Schneider e Iracilda Sampaio, da Universidade Federal do Pará (Campus de Bragança), pelo valioso apoio logístico.

À empresa Aquacrusta Marinha Ltda, especialmente, ao biólogo e Gerente de Produção da empresa, Jaime Quesada Márquez, por ter cedido as larvas e pós-larvas de *Litopenaeus vannamei*, as quais foram utilizadas numa das etapas desta pesquisa.

Ao coordenador do Mestrado em Engenharia de Pesca, Professor Doutor Manuel Furtado, pelo auxílio prestado.

Aos professores do Mestrado em Engenharia de Pesca, pelas informações adicionais durante o curso.

À equipe de trabalho do Campus de Bragança-UFPA, pelo respeito e pela contribuição dada durante as etapas de coleta e larvicultura dos espécimes utilizados neste trabalho, em especial aos biólogos Jô de Farias Lima e Marcus Alexandre Borges Pires.

## SUMÁRIO

	Página
<b>RESUMO</b> .....	x
<b>ABSTRACT</b> .....	xi
<b>LISTA DE FIGURAS</b> .....	xii
<b>LISTA DE TABELAS</b> .....	xv
<b>1. INTRODUÇÃO</b> .....	<b>1</b>
<b>2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA</b> .....	<b>4</b>
2.1. Anatomia geral do sistema digestório dos decápodes.....	4
2.1.1. Apêndices bucais.....	5
2.1.2. Esôfago e estômago.....	6
2.1.2.1. O moinho gástrico.....	8
2.1.2.2. O filtro pilórico.....	10
2.1.3. Glândula digestiva.....	11
2.1.4. Intestino, cecos anterior e posterior e reto.....	12
2.2. Estudo do estômago.....	12
<b>3. MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	<b>23</b>
3.1. Obtenção das larvas e pós larvas das espécies estudadas..	26
3.1.1. <i>Litopenaeus vannamei</i> .....	26
3.1.2. <i>Lepidophthalmus siriboia</i> .....	26
3.1.3. <i>Callichirus major</i> .....	26
3.1.4. <i>Petrolisthes armatus</i> .....	27
3.1.5. <i>Sesarma curacaoense</i> .....	27
3.1.6. <i>Sesarma rectum</i> .....	28
3.2. Preparação das larvas e pós-larvas para dissecação.....	28
3.2.1. Amostras.....	28
3.2.2. Tratamento para dissecação.....	29
3.3. Dissecação, ilustração e descrição dos estômagos.....	30
<b>4. RESULTADOS E DISCUSSÕES</b> .....	<b>32</b>
4.1. Morfologia geral dos estômagos das larvas e pós-larvas.....	32
4.2. Estômagos das larvas e da pós-larva de <i>L. vannamei</i> .....	33
4.2.1. Protozoa I.....	33
4.2.2. Protozoa III.....	33

4.2.3.	Misis I.....	34
4.2.4.	Misis III.....	34
4.2.5.	Juvenil I.....	35
4.3.	Estômagos das larvas e da pós-larva de <i>L. siriboia</i> .....	41
4.3.1.	Zoea I.....	41
4.3.2.	Zoea III.....	41
4.3.3.	Megalopa.....	42
4.3.4.	Juvenil I.....	42
4.4.	Estômagos das larvas e da pós-larva de <i>C. major</i> .....	48
4.4.1.	Zoea I.....	48
4.4.2.	Zoea IV.....	48
4.4.3.	Megalopa.....	49
4.4.4.	Juvenil I.....	49
4.5.	Estômagos das larvas e da pós-larva de <i>P. armatus</i> .....	55
4.5.1.	Zoea I.....	55
4.5.2.	Zoea II.....	55
4.5.3.	Megalopa.....	56
4.5.4.	Juvenil I.....	57
4.6.	Estômagos das larvas e da pós-larva de <i>S. curacaoense</i> .....	63
4.6.1.	Zoea I.....	63
4.6.2.	Zoea II.....	63
4.6.3.	Megalopa.....	64
4.6.4.	Juvenil I.....	65
4.7.	Estômagos das larvas e da pós-larva de <i>S. rectum</i> .....	71
4.7.1.	Zoea I.....	71
4.7.2.	Zoea III.....	71
4.7.3.	Megalopa.....	72
4.7.4.	Juvenil I.....	73
4.8.	Análise comparativa dos estômagos das larvas e pós-larvas dos Decapoda.....	78
4.8.1.	Penaeidea.....	79
4.8.2.	Caridea.....	79
4.8.3.	Palinuridea.....	79

4.8.4.	Astacidea.....	80
4.8.5.	Thalassinidea.....	80
4.8.6.	Anomura.....	81
4.8.7.	Brachyura.....	81
4.8.8.	Síntese dos dados.....	82
5.	<b>CONCLUSÕES.....</b>	<b>83</b>
6.	<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>87</b>

## RESUMO

O conhecimento sobre o correto regime alimentar das larvas e pós-larvas dos crustáceos Decapoda é considerado essencial para o sucesso no cultivo larval. Informações sobre o desenvolvimento e morfologia dos apêndices bucais e estômago destes crustáceos têm auxiliado na identificação de alimentos e condições de cultivo satisfatórias para o aumento da sobrevivência e do crescimento durante o desenvolvimento larval. O desenvolvimento da estrutura do estômago e da função digestiva foram examinados em larvas e pós-larvas de *Litopenaeus vannamei*, *Lepidophthalmus siriboia*, *Callichirus major*, *Petrolisthes armatus*, *Sesarma curacaoense* e *S. rectum*. O estômago do protozoa de *L. vannamei* é muito simples, sem válvula cárdio-pilórica e filtro pilórico rudimentar. Nos misis, o filtro pilórico se torna funcional. No juvenil I surgem calhas e dentes laterais pouco desenvolvidos. Em *L. siriboia*, os estômagos dos zoeae estão aparentemente despreparados para alimentação. No megalopa e juvenil I o estômago se torna complexo, com moinho gástrico. Nos zoeae de *P. armatus*, *S. curacaoense* e *S. rectum*, os estômagos possuem válvula cárdio-pilórica e filtro pilórico morfológicamente funcionais e nos estágios megalopa e juvenil I o moinho gástrico é complexo. Em *C. major*, os estômagos dos zoeae se mostram especializados exibindo algumas estruturas rígidas, mas não apresentam moinho gástrico. Esta estrutura surge no megalopa e juvenil I. A partir das características morfológicas presentes em cada estágio larval sugerem-se os seguintes tipos de alimento de acordo com a capacidade de processamento do estômago: gelatinoso (microalgas) para os protozoae; flexível (náuplios de *Artemia* e rotíferos) para os zoeae e misis; e flexível e rígido (zooplâncton, poliquetas, moluscos) para megalopa e juvenil I. A organização dos estômagos é comparada entre outros representantes dos Decapoda e a relação entre a morfologia e o hábito alimentar é discutida.

## ABSTRACT

Food is considered critical for the successful culture of decapod larvae. Information on the development of larval mouthparts and foregut have contributed for identification of suitable foods and for rearing conditions to enhance survival and growth during the larval progress. The development of foregut structure and digestive function was examined in *Litopenaeus vannamei*, *Lepidophthalmus siriboia*, *Callinectes major*, *Petrolisthes armatus*, *Sesarma curacaoense* and *S. rectum* larvae and post larvae. The protozoal foregut of *L. vannamei* is simple, lacking cardio-pyloric valve and rudimental filter press. In mysis, the filter press is developed and become functional. In the juvenile, groove and small lateral teeth arise. In *L. siriboia*, the zoeal foreguts have no apparently feeding function. But, the megalopa and juvenile have a complex foregut, with gastric mill well developed. The zoeal stages of *P. armatus*, *S. curacaoense* and *S. rectum* have a functional cardio-pyloric valve and filter press. The megalopa and juvenile stages of these species have an adult-type gastric mill. In *C. major*, the foregut of the zoeae is specialized, with appearance of some rigid structures, but no gastric mill was found. This calcified structure arises in megalopa and grows on the juvenile stage. The morphological features exhibited in each larval stage suggest the following food types in agreement with the capacity of processing of the foregut: gelatinous (microalgae) for the protozoal stage; flexible (nauplii of *Artemia* and rotifers) for the zoeal and mysis stages; and flexible or hard (zooplankton, polychaets and mollusks) for megalopa and juvenile I. The foregut structure was also compared to other Decapoda and the relationship between morphology and feeding behavior was discussed.

## LISTA DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Morfologia generalizada do trato digestório de um crustáceo Decapoda (anatomia baseada naquela do lagostim do gênero <i>Cambarus</i> ).....	5
Figura 2. Apêndices bucais de um crustáceo Decapoda (anatomia baseada naquela do caranguejo ermitão <i>Clibanarius virescens</i> , mas o esquema é aplicável para todos os decápodes): a = 3º maxilípede; b = 2º maxilípede; c = 1º maxilípede; d = 2ª maxila; e = 1ª maxila (maxílula); f = mandíbula.....	6
Figura 3. Desenho esquemático do estômago de um crustáceo Decapoda mostrando suas principais estruturas (anatomia baseada naquela do lagostim do gênero <i>Cambarus</i> ).....	8
Figura 4. Vista ventral do moinho gástrico mostrando os dentes laterais e medial de duas espécies decápodes: <b>A</b> = <i>Procambarus clarkii</i> (Astacidae) (l, dentes laterais; m, dente medial) e <b>B</b> = <i>Pachygrapsus crassipes</i> (Grapsidae) (LAT, dentes laterais; MED, dente medial).....	9
Figura 5. Detalhes das regiões do filtro pilórico do estômago de <i>Penaeus monodon</i> e <i>Metapenaeus ensis</i> : <b>A</b> = região inferior da ampola (csh, <u>chitinous sheets</u> ; gr, <u>longitudinal groove</u> ; lac, <u>lower ampullary channel</u> ; lr, <u>longitudinal ridges</u> ); <b>B</b> = região superior da ampola densamente setosa (uas, <u>upper ampullary setae</u> ).....	10
Figura 6. Esquema do funcionamento do hepatopâncreas de um crustáceo Decapoda mostrando as células responsáveis pelas principais funções (absorção de nutrientes e secreção de enzimas).....	11

Figura 7.	Vista lateral (a) e dorsal (b) dos ossículos do estômago, bastante complexo, de um crustáceo Decapoda pertencente à infra-ordem Brachyura (morfologia referente à espécie <i>Calappa sulcata</i> ).....	14
Figura 8.	Vista lateral do estômago da espécie <i>Jasus edwardsii</i> (Palinuridea): a = último estágio larval; b = puerulus; c = primeiro juvenil.....	16
Figura 9.	Diagrama da vista lateral do estômago das espécies do gênero <i>Paralithodes</i> (Anomura): a = último estágio larval; b = glaucothoe; c = primeiro juvenil.....	17
Figura 10.	Diagrama da vista lateral do estômago da espécie <i>Ucides cordatus</i> (Brachyura): a = zoea I; b = zoea VI; c = megalopa; d = primeiro juvenil.....	18
Figura 11.	Vista lateral do estômago da espécie <i>Macrobrachium rosenbergii</i> (Caridea): a = zoea I; b = zoea XI; c = primeiro juvenil.....	20
Figura 12.	Diagrama da vista lateral do estômago da espécie <i>Litopenaeus setiferus</i> (Penaeidea): a = protozoea III; b = misis III; c = juvenil XIV (as cerdas não foram mostradas).....	21
Figura 13.	<i>Litopenaeus vannamei</i> , estômagos das larvas em vista lateral (direita). A = protozoea III; B = misis I; barras de escala = 0,05mm.....	36
Figura 14.	<i>Litopenaeus vannamei</i> , estômagos do misis e pós-larva em vista lateral (direita). A = misis III (último estágio larval); B = juvenil I; barras de escala = 0,05mm.....	37
Figura 15.	<i>Lepidophthalmus siriboia</i> , estômagos das larvas em vista lateral (direita). A = zoea I; B = zoea III; barras de escala = 0,05mm.....	44
Figura 16.	<i>Lepidophthalmus siriboia</i> , estômagos do megalopa e pós-larva em vista lateral (direita). A = megalopa; B = juvenil I; barras de escala = 0,05mm.....	45

- Figura 17. *Callichirus major*, estômagos das larvas em vista lateral (direita). A = zoea I; B = zoea IV (último estágio larval); barras de escala = 0,05mm..... 51
- Figura 18. *Callichirus major*, fotomicrografia do estômago do megalopa em processo de muda. (cpvj = válvula cárdio pilórica do juvenil; fpj = filtro pilórico do juvenil; fpm = filtro pilórico do megalopa; gmj = moinho gástrico do juvenil; gmm = moinho gástrico do megalopa; oesj = esôfago do juvenil)..... 52
- Figura 19. *Callichirus major*, estômago da pós-larva em vista lateral (direita); barra de escala = 0,2mm..... 52
- Figura 20. *Petrolisthes armatus*, estômagos das larvas em vista lateral (direita). A = zoea I; B = zoea II (último estágio larval); barras de escala = 0,05mm..... 58
- Figura 21. *Petrolisthes armatus*, estômagos do megalopa e pós-larva em vista lateral (direita). A = megalopa; B = juvenil I; barras de escala = 0,05mm..... 59
- Figura 22. *Sesarma curacaoense*, estômagos das larvas em vista lateral (direita). A = zoea I; B = zoea II; barras de escala = 0,05mm..... 66
- Figura 23. *Sesarma curacaoense*, estômagos do megalopa e pós-larva em vista lateral (direita). A = megalopa; B = juvenil I; barras de escala = 0,05mm..... 67
- Figura 24. *Sesarma rectum*, estômagos das larvas em vista lateral (direita). A = zoea I; B = zoea III (último estágio larval); barras de escala = 0,05mm..... 74
- Figura 25. *Sesarma rectum*, estômagos do megalopa e pós-larva em vista lateral (direita). A = megalopa; B = juvenil I; barras de escala = 0,05mm..... 75

**LISTA DE TABELAS**

	Página
Tabela 1	Número de diferenças nucleotídicas entre espécies dos gêneros <i>Sesarma</i> e <i>Armases</i> para um fragmento de 400 pares de bases do gene mitocondrial 16S ..... 25
Tabela 2	Espécies, número de indivíduos e estágios correspondentes utilizados para obtenção dos estômagos. 28
Tabela 3	Intervalo de tempo (em minutos) decorrido durante o tratamento com hidróxido de potássio (KOH) a 5%, a 80°C, para cada estágio utilizado na dissecação dos estômagos..... 29

## 1. INTRODUÇÃO

O conhecimento sobre o alimento adequado para larvas e pós-larvas dos crustáceos Decapoda é considerado essencial para o sucesso do cultivo larval. No entanto, existem poucos relatos na literatura científica sobre a alimentação apropriada para as diversas larvas deste grupo. Além disso, verifica-se que existem várias espécies ainda não estudadas, principalmente aquelas não exploradas comercialmente ou que apresentem peculiaridades no comportamento alimentar.

Crustáceos decápodes com desenvolvimento larval reduzido (dois ou três estágios) estão freqüentemente associados com o acúmulo de reservas nutritivas, originadas geralmente dos lipídios armazenados no ovo, pela fêmea adulta. Esse estoque energético permite ao animal completar o seu desenvolvimento larval desde a eclosão até a metamorfose, sem requerer alimento planctônico. Este fenômeno é conhecido comumente como lecitotrofia (ANGER, 2001).

Outras espécies, todavia, podem apresentar lecitotrofia facultativa caso o alimento esteja momentaneamente indisponível no ambiente. Assim, a larva acumula reservas nutritivas durante o seu crescimento, permitindo o desenvolvimento de estágios posteriores sem alimento externo (NISHIDA et al., 1990; KITAKA, 1994; ANGER, 1995; ABRUNHOSA, 1997; ABRUNHOSA; KITAKA, 1997a,b; NATES; MCKENNEYJR, 2000).

A adição de alimento em tanques de cultivo pode ser desnecessária ou prejudicial em caso de lecitotrofia, pois o uso indevido de alimento vivo, como

náuplio de *Artemia*, pode induzir a deterioração da qualidade da água em um nível capaz de causar danos à saúde da larva (ABRUNHOSA; KITAKA, 1997c).

Dados sobre o hábito alimentar de larvas e pós-larvas dos decápodes são, geralmente, determinados através de estudos que se concentram em valores obtidos a partir da oferta de diferentes tipos e densidades de alimento, sem considerar as características inerentes à morfologia do trato digestório dos indivíduos.

Informações sobre o desenvolvimento do estômago e dos apêndices bucais têm auxiliado na identificação de alimentos apropriados e na obtenção de condições de cultivo satisfatórias e, conseqüentemente, aumentando a sobrevivência e o crescimento durante o desenvolvimento larval, especialmente na transição entre os estágios de vida pelágica e bentônica (NISHIDA et al., 1990; MINAGAWA; TAKASHIMA, 1994; ABRUNHOSA, 1997; ABRUNHOSA; KITAKA, 1997a).

Os aspectos morfológicos e funcionais do estômago de crustáceos decápodes foram extensivamente examinados em espécimes adultos, na tentativa de se compreender o correto funcionamento dos processos digestivos de cada grupo (MEISS; NORMAN, 1977; KUNZE; ANDERSON, 1979; SUTHERS; ANDERSON, 1981; SUTHERS, 1984; SKILLETER; ANDERSON, 1986; MIKAMI; TAKASHIMA, 1994; PINN et al., 1999; JHA; HOMECHAUDHURI, 2001; BRÖSING et al., 2002; CASTRO; BOND-BUCKUP, 2003). Por outro lado, poucos esforços foram feitos para se conhecer este mecanismo em larvas e pós-larvas de crustáceos.

Estudos morfológicos, realizados nas últimas duas décadas, com larvas de lagostas espinhosas revelaram dados importantes sobre a biologia alimentar dos diferentes estágios larvais e pós-larvais (NISHIDA et al., 1990; WOLFE; FELGENHAUER, 1991; MIKAMI; TAKASHIMA, 1993; LEMMENS; KNOTT, 1994). Assim, foi determinado que estas lagostas não se alimentam durante os estágios transitórios (puerulus/nisto), pois exibem apêndices bucais e estômago morfológicamente despreparados para ingestão e digestão de alimentos.

Fato semelhante foi observado por ABRUNHOSA (1997); ABRUNHOSA; KITAKA (1997a), em caranguejos do gênero *Paralithodes* (importante recurso pesqueiro capturado no norte do Oceano Pacífico). Estes resultados contribuíram para o aumento da produção de juvenis cultivados, com baixas taxas de mortalidade sob condições laboratoriais.

O presente trabalho fornece a descrição morfológica dos estômagos das larvas e pós-larvas de seis espécies pertencentes a três infra-ordens dos Pleocyemata e a um representante dos Dendrobranchiata, respectivamente: *Lepidophthalmus siriboia* e *Callichirus major* (Thalassinidea); *Petrolisthes armatus* (Anomura); *Sesarma curacaoense* e *S. rectum* (Brachyura) e *Litopenaeus vannamei* (Penaeidea). A organização estrutural dos estômagos das espécies estudadas é comparada com a de outros representantes dos Decapoda, e é discutida a relação entre a morfologia e o hábito alimentar dos indivíduos.

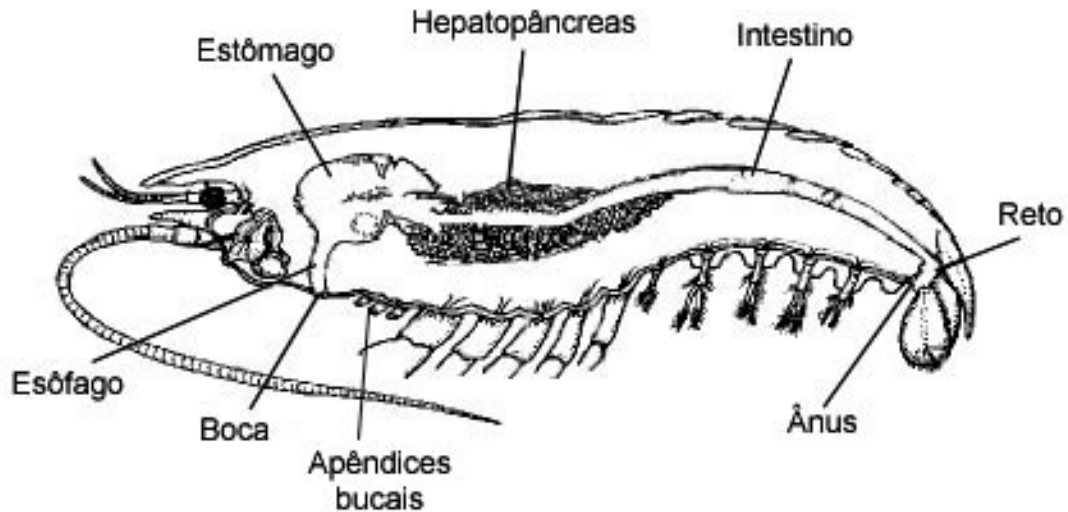
## **2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA**

O sistema digestório dos crustáceos decápodes tem sido objeto de estudo de vários trabalhos publicados com diferentes finalidades, como filogenia, neurofisiologia e bioquímica. Porém, possuem maior representatividade os trabalhos relacionados à morfologia funcional, os quais auxiliam no entendimento do comportamento (hábito) alimentar de diversos grupos de animais que pertencem a essa importante ordem.

Para melhor compreender o funcionamento desse sistema, é necessário conhecer cada estrutura que forma este complexo e exclusivo sistema mecânico-fisiológico, o qual, de maneira harmônica, atua em todos os processos de interação ocorridos desde a captura do alimento até a absorção dos nutrientes pelo organismo.

### **2.1. Anatomia geral do sistema digestório dos decápodes**

O sistema digestório de crustáceos decápodes (Figura 1) pode ser dividido em duas regiões distintas: os apêndices bucais e o aparelho interno, o qual se subdivide em esôfago, estômago, hepatopâncreas, intestino, cecos anterior e posterior e reto (FACTOR, 1989).

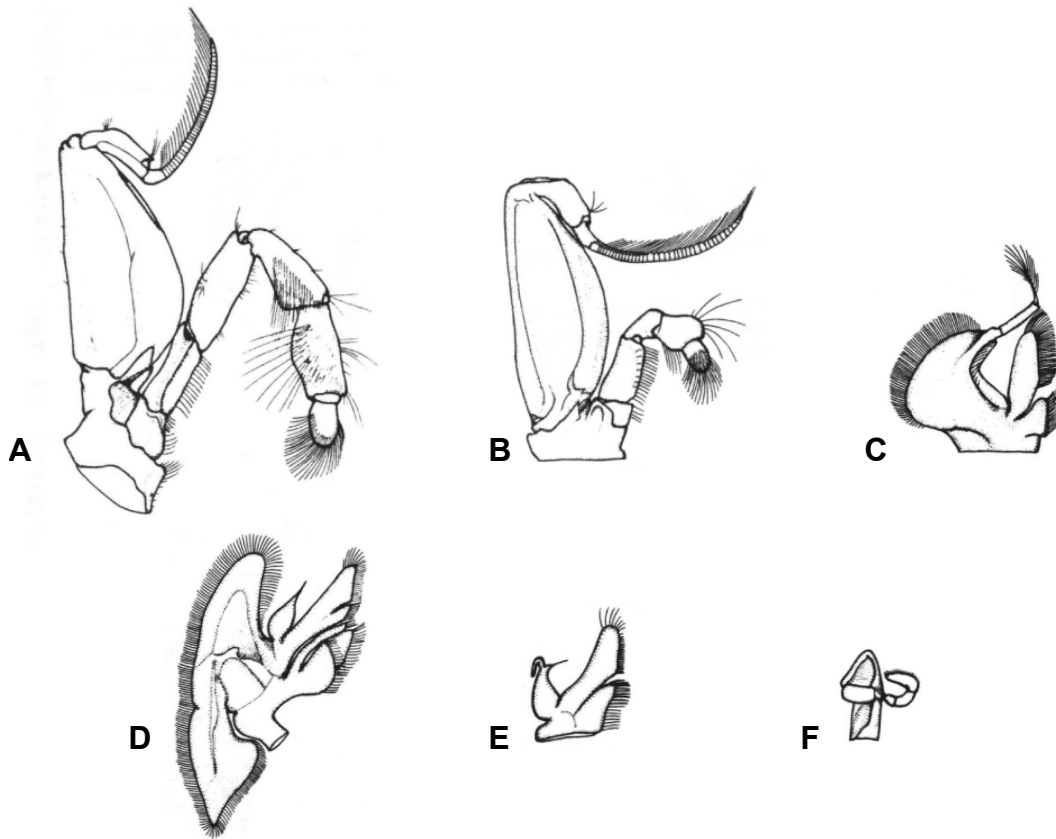


Fonte: Adaptado de Digital Zoology LabManual © Houseman ([19-]).

Figura 1. Morfologia generalizada do trato digestório de um crustáceo Decapoda (anatomia baseada na de um lagostim do gênero *Cambarus*).

### 2.1.1. Apêndices bucais

Os apêndices bucais são compostos, em números pares, por seis partes distintas: 1) terceiro maxilípede, 2) segundo maxilípede, 3) primeiro maxilípede, 4) segunda maxila (maxílula), 5) primeira maxila e 6) mandíbula (Figura 2). Estas estruturas, por sua vez, possuem várias funções como captura e obtenção da presa, manipulação e direcionamento do alimento para a parte interna da boca, além de fornecerem informações tanto para o animal coordenar os movimentos dos apêndices como para sentir o sabor dos alimentos, através de cerdas mecano e quimiosensitivas, e iniciar o processo de mastigação (FACTOR, 1989). Nas larvas de decápodes, esses apêndices ainda possuem função natatória (ABRUNHOSA, 1997).



Fonte: KUNZE; ANDERSON (1979)

Figura 2. Apêndices bucais de um crustáceo Decapoda (anatomia baseada na do caranguejo ermitão *Clibanarius virescens*). Esquema aplicável para todos os decápodes: **A** = 3º maxilípede; **B** = 2º maxilípede; **C** = 1º maxilípede; **D** = 2ª maxila; **E** = 1ª maxila (maxílula) e **F** = mandíbula.

### 2.1.2. Esôfago e estômago

O esôfago é, exclusivamente, um canal de origem exodérmica, coberto por cutícula e apresenta em suas extremidades a boca e o estômago do animal. Possui como única função, transportar o alimento para o estômago através de movimentos peristálticos (VONK, 1960; FACTOR, 1989). Existem algumas

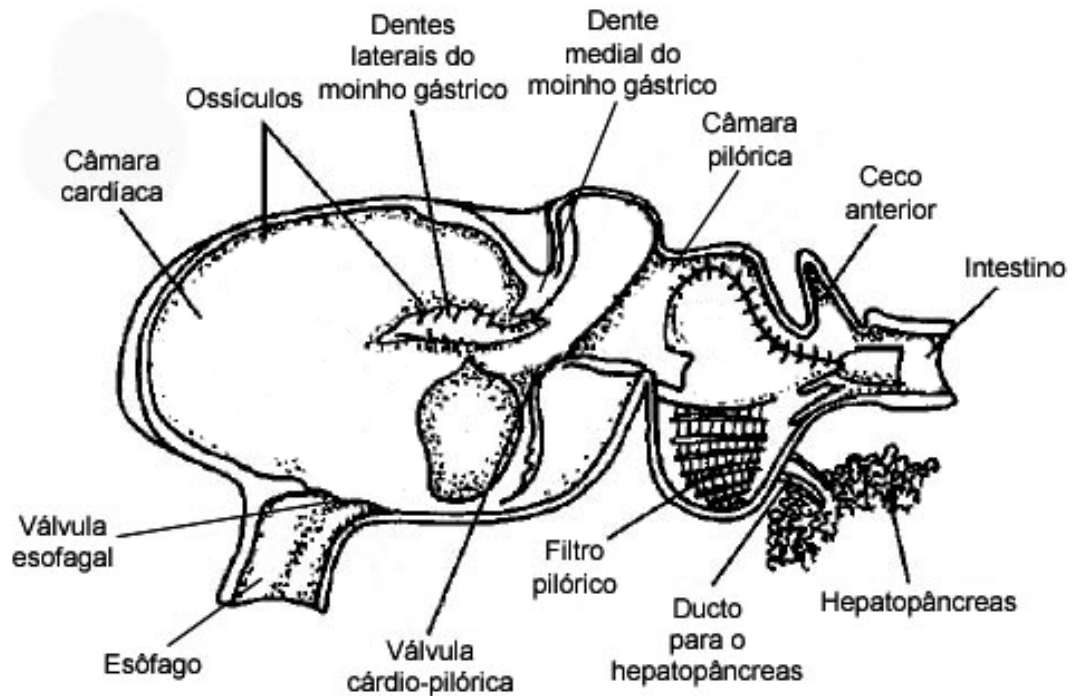
glândulas associadas ao esôfago, porém o papel destas parece estar mais relacionado à lubrificação do que à digestão dos alimentos (DALL; MORIARTY, 1983).

Assim como o esôfago, o estômago (Figura 3) também possui origem exodérmica e é coberto por quitina (FACTOR, 1989). No entanto, este órgão é responsável por processos consideravelmente importantes da digestão. O estômago é dividido em duas regiões distintas, denominadas no presente estudo como câmaras cardíaca e pilórica.

A câmara cardíaca compreende a região anterior do estômago, estando limitada pela abertura do esôfago e posteriormente pela válvula cárdio-pilórica. Nesta câmara ocorre a trituração do alimento por ação de uma estrutura especialmente elaborada, o moinho gástrico, o qual é capaz de transformar pedaços de alimento em pequenas partículas.

A câmara pilórica é a região posterior do estômago, onde ocorre a seleção das partículas nutritivas por um filtro consideravelmente complexo, o filtro pilórico (*filter press*). Este filtro seleciona os fragmentos, por tamanho, os quais serão conduzidos juntamente com os fluidos gástricos para o hepatopâncreas (DALL; MORIARTY, 1983; FACTOR, 1989).

Os estômagos dos crustáceos decápodes também possuem um complexo muscular e nervoso, em que um conjunto de músculos estriados efetua os movimentos dos elementos esqueléticos do moinho gástrico e um gânglio nervoso controla ritmicamente estes músculos (MEISS; NORMAN, 1977; ABRUNHOSA, 1997).



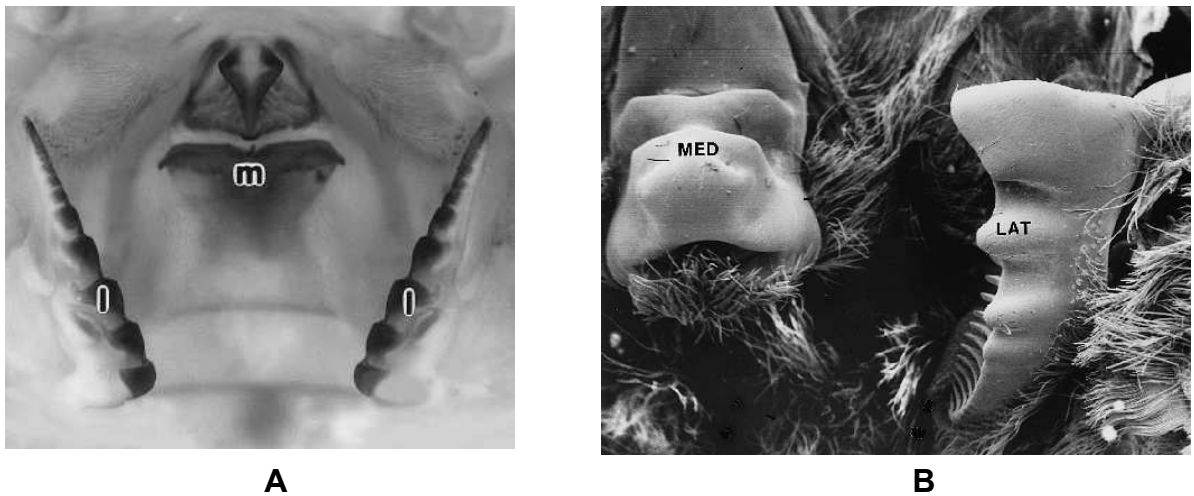
Fonte: Adaptado de *Digital Zoology LabManual* © Houseman

Figura 3. Desenho esquemático do estômago de um crustáceo Decapoda mostrando suas principais estruturas (anatomia baseada naquela do lagostim do gênero *Cambarus*).

#### 2.1.2.1. O moínho gástrico

O moínho gástrico (Figura 4) consiste em um conjunto de elementos esqueléticos calcificados e um conjunto de músculos estriados que trabalham juntos para quebrar e moer grandes partículas de alimento dentro da câmara cardíaca do estômago. Este conjunto esquelético é composto pelos seguintes ossículos: mesocardíaco, pterocardíaco, pilórico, exopilórico, zigocardíaco (suportando os dentes laterais), propilórico e urocardíaco (sustentando o dente medial) (FACTOR, 1989).

O tipo mais simples de moinho gástrico é encontrado na infra-ordem Penaeidea. A estrutura torna-se mais complexa em Palinuridea e depois em Astacidea, enquanto que a maioria das formas complexas é encontrada nos Paguroidea e nos Brachyura. Também se observa que a complexidade do moinho gástrico varia inversamente com a complexidade das mandíbulas. A razão para esta relação inversa pode estar ligada ao hábito alimentar, dieta e habitat dos animais (MEISS; NORMAN, 1977).



Fontes: Adaptado de MARTIN et al. (1998); CHISAKA; KOZAWA (2003)

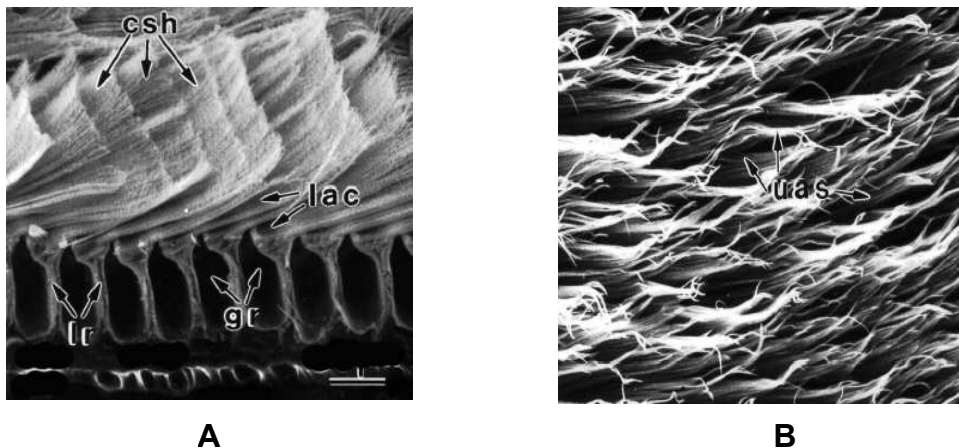
Figura 4. Vista ventral do moinho gástrico mostrando os dentes laterais e medial de duas espécies decápodes: **A** = *Procambarus clarkii* (Astacidae) (l, dentes laterais; m, dente medial) e **B** = *Pachygrapsus crassipes* (Grapsidae) (LAT, dentes laterais; MED, dente medial).

#### 2.1.2.2. O filtro pilórico

O filtro pilórico (Figura 5) consiste em um par de ampolas equipadas com camadas de inúmeras micro-cerdas, as quais desempenham um importante papel

na filtragem das partículas alimentares mastigadas na câmara cardíaca do estômago. Apenas as partículas mais finas e os fluidos gástricos ultrapassam a elaborada rede de cerdas seguindo para o hepatopâncreas, enquanto que as maiores partículas são movidas para a parte superior da câmara pilórica e lançadas no intestino (LIN, 2000).

Em *Penaeus monodon* e *Metapenaeus ensis*, cada ampola do filtro pilórico possui duas regiões distintas: a ampulária superior (upper ampullary half - uah) e a ampulária inferior (lower ampullary half - lah). A “uah” densamente setosa se ajusta, como uma prensa, sobre o topo das cerdas da “lah” e comprime as partículas alimentares para dentro de calhas que as levarão para uma confluência posterior onde serão finalmente transportadas para o hepatopâncreas para digestão e absorção final (LIN, 2000).

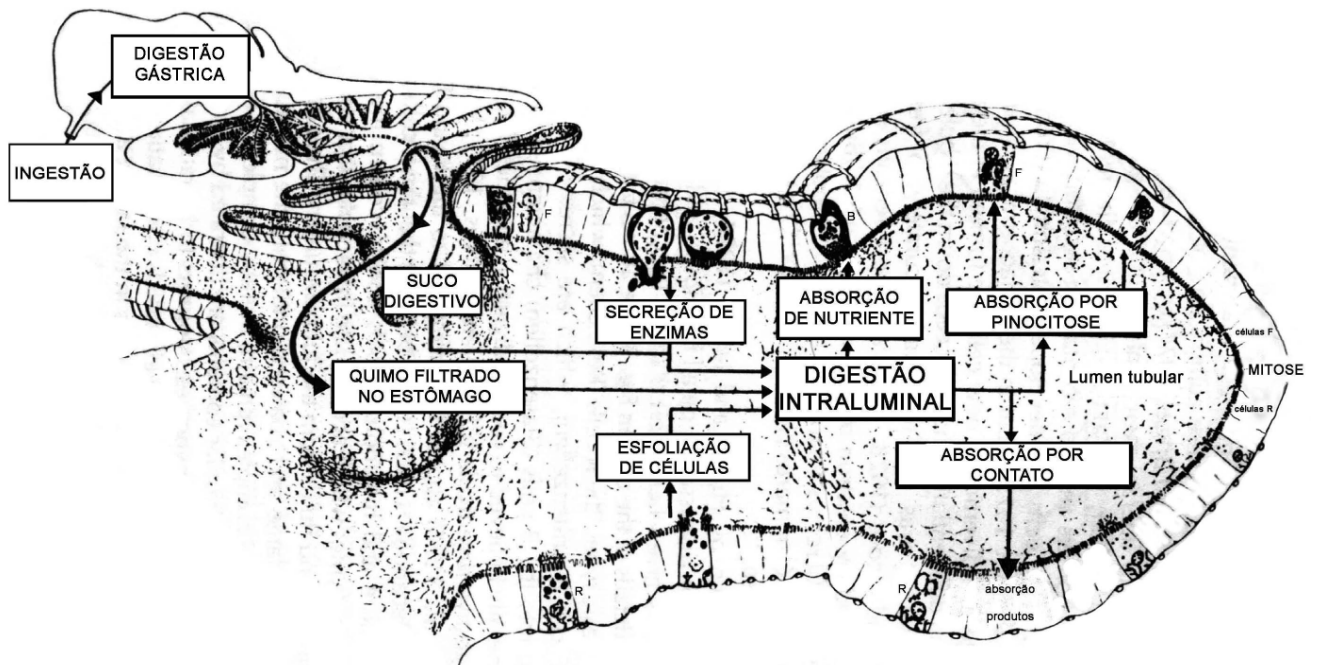


Fonte: Adaptado de LIN (2000)

Figura 5. Detalhes das regiões do filtro pilórico do estômago de *Penaeus monodon* e *Metapenaeus ensis*: **A** = região inferior da ampola (csh, chitinous sheets; gr, longitudinal groove; lac, lower ampullary channel; lr, longitudinal ridges); **B** = região superior da ampola densamente setosa (uas, upper ampullary setae).

### 2.1.3. Glândula digestiva

A glândula digestiva (Figura 6), também conhecida como hepatopâncreas, de origem endodérmica, possui importante papel digestivo tanto na secreção de enzimas digestivas quanto na absorção dos alimentos digeridos (FACTOR, 1989). Estruturalmente, esta glândula compreende um grande número de túbulos simples e frágeis, os quais são revestidos por uma fina camada de tecido conjuntivo, que está em contato direto com a hemolinfa possibilitando rapidamente a transposição dos nutrientes (DALL; MORIARTY, 1983). Sua abertura localiza-se na região inferior-posterior do filtro pilórico do estômago.



Fonte: Adaptado de LOIZZU (1971), apud DALL; MORIARTY (1983).

Figura 6. Esquema do funcionamento da glândula digestiva de um crustáceo Decapoda, mostrando as células responsáveis pelas principais funções (absorção de nutrientes e secreção de enzimas).

#### 2.1.4. Intestino, cecos anterior e posterior e reto

O intestino (Figura 1) e os cecos que se conectam a ele são de origem endodérmica e são revestidos por um denso epitélio colunar, o qual é cercado por uma camada de músculos embutidos em tecido conjuntivo ligados em espaços contendo hemolinfa. Algumas células desta região apresentam bordas com microvilosidades que estão relacionadas à absorção de nutrientes, porém esta não é a principal função destes órgãos (DALL; MORIARTY, 1983).

Alguns autores sugerem que o intestino médio e os cecos desempenham um importante papel na regulação hídrica e eletrolítica, outros acreditam que os cecos funcionam meramente como superfícies adicionais de absorção. No entanto, a principal função do intestino é produzir a membrana peritrófica, a qual é secretada por um anel de células localizadas no início do intestino e ajudará na eficiência do processo de defecação dos alimentos não digeridos (DALL; MORIARTY, 1983).

Diferentemente do intestino, o reto possui origem exodérmica e apresenta, internamente, dobras musculares longitudinais que se afilam posteriormente e comprimem os péletes fecais para serem regularmente expelidos (DALL; MORIARTY, 1983).

## 2.2. Estudo do estômago

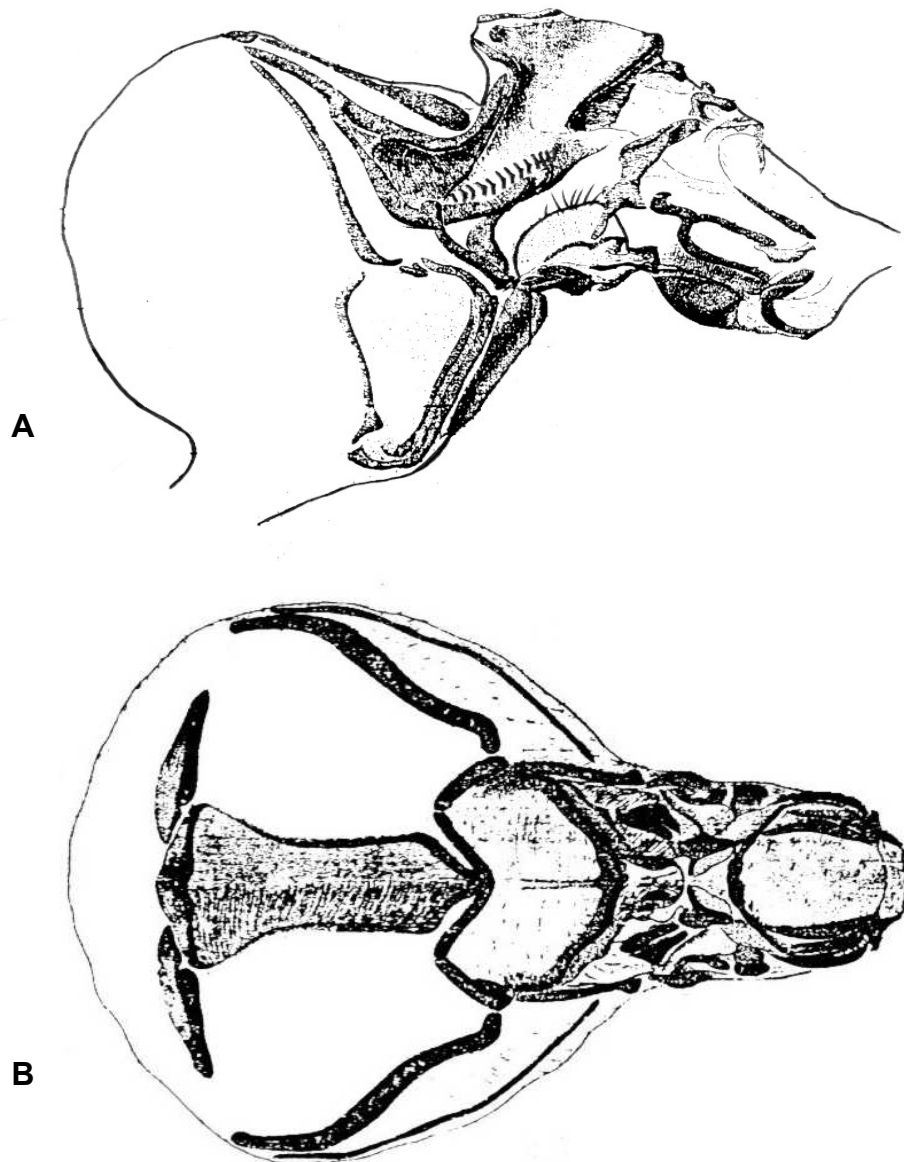
Os primeiros estudos descritivos sobre o estômago dos crustáceos decápodes adultos se deram por conta da fascinante estrutura do moinho gástrico e datam da segunda metade do século XIX, como por exemplo, o trabalho de

Mocquard de 1883 (FACTOR, 1981). Assim, trabalhos sobre a morfologia funcional do estômago foram realizados por vários pesquisadores para as principais divisões dos Decapoda (MEISS; NORMAN, 1977; KUNZE; ANDERSON, 1979; SUTHERS; ANDERSON, 1981; SUTHERS, 1984; SKILLETER; ANDERSON, 1986; MIKAMI; TAKASHIMA, 1994; PINN et al., 1999; JHA; HOMECHAUDHURI, 2001; BRÖSING et al., 2002; CASTRO; BOND-BUCKUP, 2003).

Dentre estas pesquisas, algumas se destacam em quantidade e qualidade de observações, como o trabalho de MEISS; NORMAN (1977), que forneceu a descrição completa dos ossículos dos estômagos para nove espécies diferentes, pertencentes a quatro infra-ordens dos Decapoda: Penaeidea, Astacidea, Anomura e Brachyura. Estes autores afirmaram que a armadura do estômago obedece a um plano básico de construção reconhecível em todas as espécies decápodes. No entanto, alguns ossículos do moinho gástrico são mais variáveis em forma que os demais ossículos. As variações que ocorrem são variações em número, tamanho, forma, grau de coalescência, grau de calcificação e desaparecimento de um ou mais dos ossículos.

MEISS; NORMAN (1977) também encontraram o número total de estruturas rígidas do estômago de trinta e seis peças distintas em Paguroidea e Brachyura (Figura 7). Em caranguejos Dromiidae (Brachyura), estudados sob microscopia eletrônica, foram observados quarenta ossículos diferentes (BRÖSING et al., 2002). Por outro lado, JHA; HOMECHAUDHURI (2001) verificaram, em *Metapenaeus monoceros* (Penaeidea), a existência de apenas 17 ossículos. Estes

fatos mostram que, de certa forma, o grau de complexidade do estômago varia entre as diferentes infra-ordens dos Decapoda.



Fonte: Adaptado de MEISS; NORMAN (1977).

Figura 7. Vista lateral (**A**) e dorsal (**B**) dos ossículos do estômago, bastante complexo, de um crustáceo Decapoda pertencente à infra-ordem Brachyura (morfologia referente à espécie *Calappa sulcata*).

É importante salientar que os crustáceos Decapoda, geralmente, se tornam animais predominantemente bentônicos a partir da primeira fase pós-larval, quando passam a se alimentar de uma grande variedade de materiais encontrados no substrato, e para isto, eles necessitam de uma estrutura de alimentação especializada, como o moinho gástrico, para processar o alimento misturado com detritos. O moinho gástrico pode ser considerado uma adaptação para uma vida sedentária, já que ele habilita o animal a engolir o alimento primeiro, e então mastigá-lo em tempo livre quando ele estiver protegido dos seus predadores (DALL; MORIARTY, 1983).

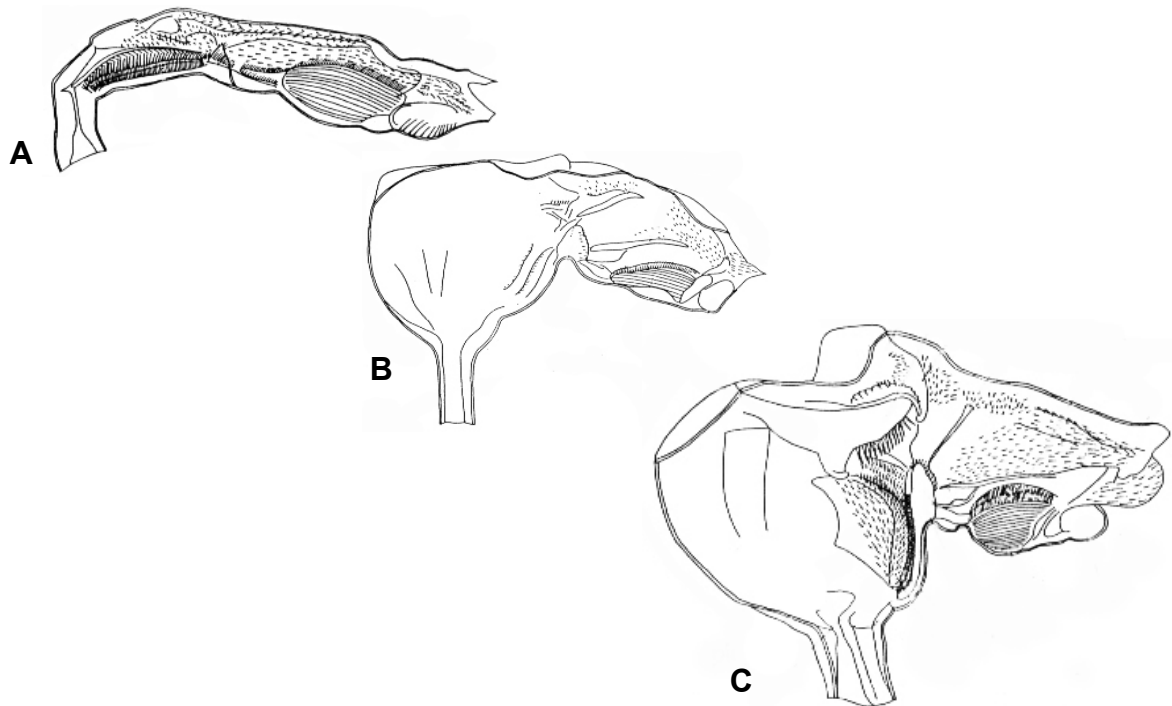
Por outro lado, as larvas destes indivíduos são geralmente pelágicas e fazem uso de uma dieta à base de microrganismos. Esta alteração da dieta pode provavelmente refletir em alterações na morfologia dos apêndices bucais e estômago (FACTOR, 1989; LEMMENS; KNOTT, 1994). Portanto, o estômago das larvas de decápodes possui uma conformação morfológica diferente daquela dos juvenis e adultos.

Assim, diversos trabalhos foram realizados no intuito de elucidar a estrutura do sistema digestivo das larvas de decápodes, principalmente para auxiliar na identificação de alimentos e condições satisfatórias para o sucesso do cultivo larval, especialmente na metamorfose para o estágio transitório e bentônico.

O maior número de estudos sobre morfologia funcional do sistema digestório de larvas de crustáceos Decapoda foi realizada para lagostas pertencentes à infra-ordem Palinuridea, devido, provavelmente, à elevada importância econômica que estes crustáceos exibem e, conseqüentemente, na tentativa de dominar a técnica de cultivo larval destes indivíduos (NISHIDA et al.,

1990; WOLFE; FELGENHAUER, 1991; MIKAMI et al., 1994; MIKAMI; TAKASHIMA, 1993, 1994; LEMMENS; KNOTT, 1994; MACMILLAN et al., 1997; JOHNSTON; RITAR, 2001; COX; JOHNSTON, 2004).

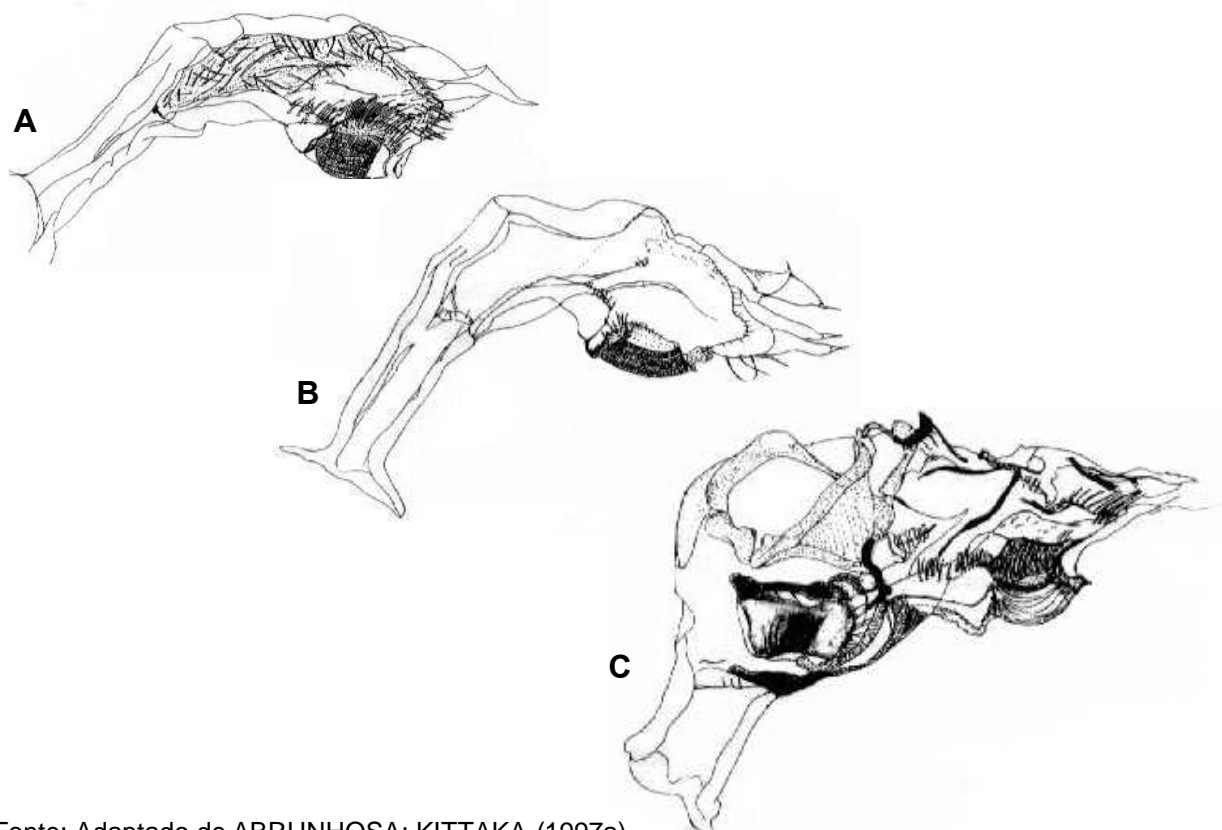
Alguns destes estudos revelaram informações importantíssimas a respeito da biologia alimentar das larvas e pós-larvas de lagostas palinurídeas e scilarídeas, como por exemplo, foi observado que os estágios transitórios (puerulus e nisto) se abstêm de alimentação, pois os apêndices bucais e o moinho gástrico (Figura 8) estão ausentes ou são ainda muito rudimentares (NISHIDA et al., 1990; WOLFE; FELGENHAUER, 1991; MIKAMI; TAKASHIMA, 1993; LEMMENS; KNOTT, 1994).



Fonte: Adaptado de NISHIDA et al. (1990).

Figura 8. Vista lateral do estômago da espécie *Jasus edwardsii* (Palinuridea): **A** = último estágio larval; **B** = puerulus; **C** = primeiro juvenil.

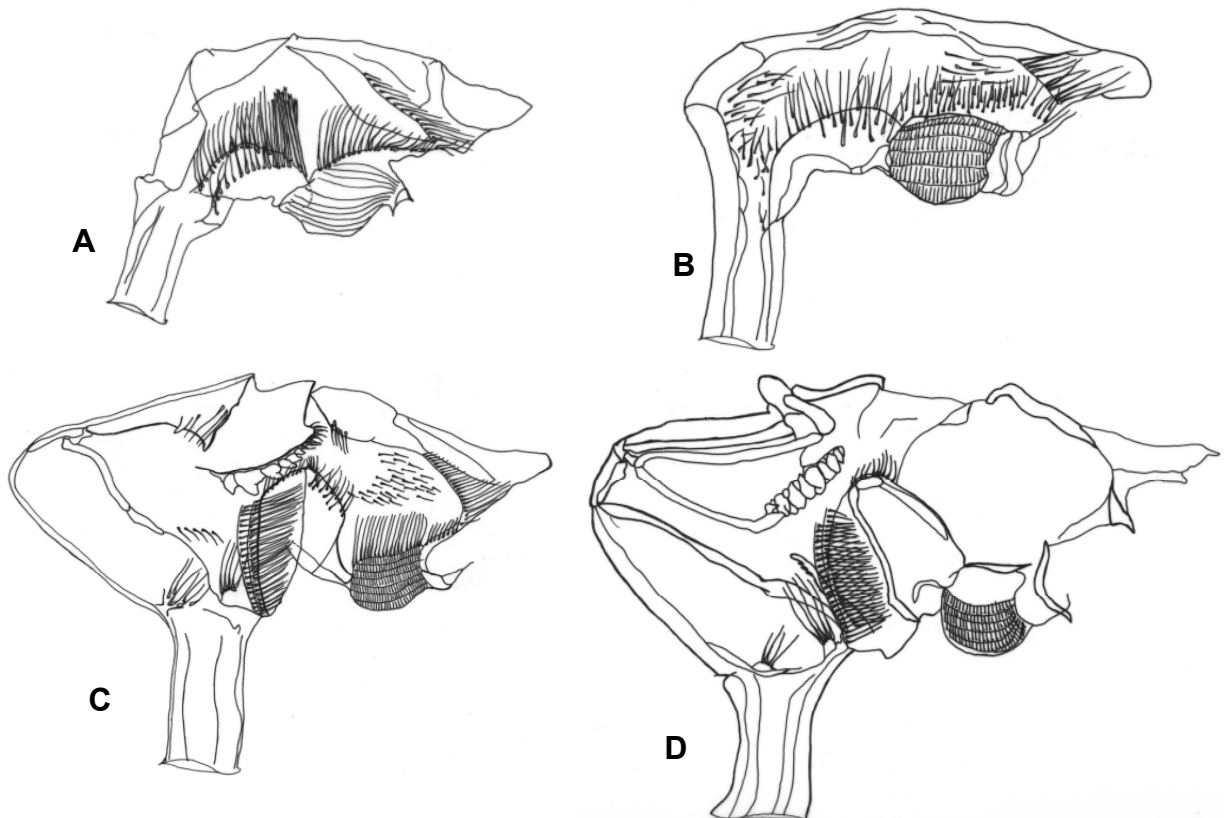
Observações similares àquelas de lagostas palinurídeas e scilarídeas foram verificadas por ABRUNHOSA (1997) e ABRUNHOSA; KITAKA (1997a) (Figura 9), no estômago de caranguejos do gênero *Paralithodes* (importante recurso pesqueiro pertencente à infra-ordem Anomura). Estes pesquisadores relataram a ausência de cerdas e do moinho gástrico no estômago do estágio transitório (glaucothoe) e sugeriram que neste estágio, os indivíduos também se abstêm de alimentação. Estes resultados contribuíram para o aumento da produção de juvenis cultivados, com baixas taxas de mortalidade sob condições laboratoriais (ABRUNHOSA; KITAKA, 1997b).



Fonte: Adaptado de ABRUNHOSA; KITAKA (1997a).

Figura 9. Diagrama da vista lateral do estômago das espécies do gênero *Paralithodes* (Anomura): **A** = último estágio larval; **B** = glaucothoe; **C** = primeiro juvenil.

Fato contraditório aos trabalhos anteriormente mencionados ocorre no estômago do estágio transitório (megalopa) dos caranguejos *Menippe mercenaria* (FACTOR, 1982), *Ranina ranina* (MINAGAWA; TAKASHIMA, 1994), *Ucides cordatus* (ABRUNHOSA et al., 2003) (Figura 10) e do siri *Portunus pelagicus* (SHINKARENKO, 1979), todos pertencentes à infra-ordem Brachyura. O estômago destas espécies sofre drástica mudança morfológica após a metamorfose de larva para megalopa, com o aparecimento do moinho gástrico equipado com dentes laterais e dente medial calcificados. Estes autores concluíram que o megalopa necessita de alimento para alcançar o primeiro juvenil.



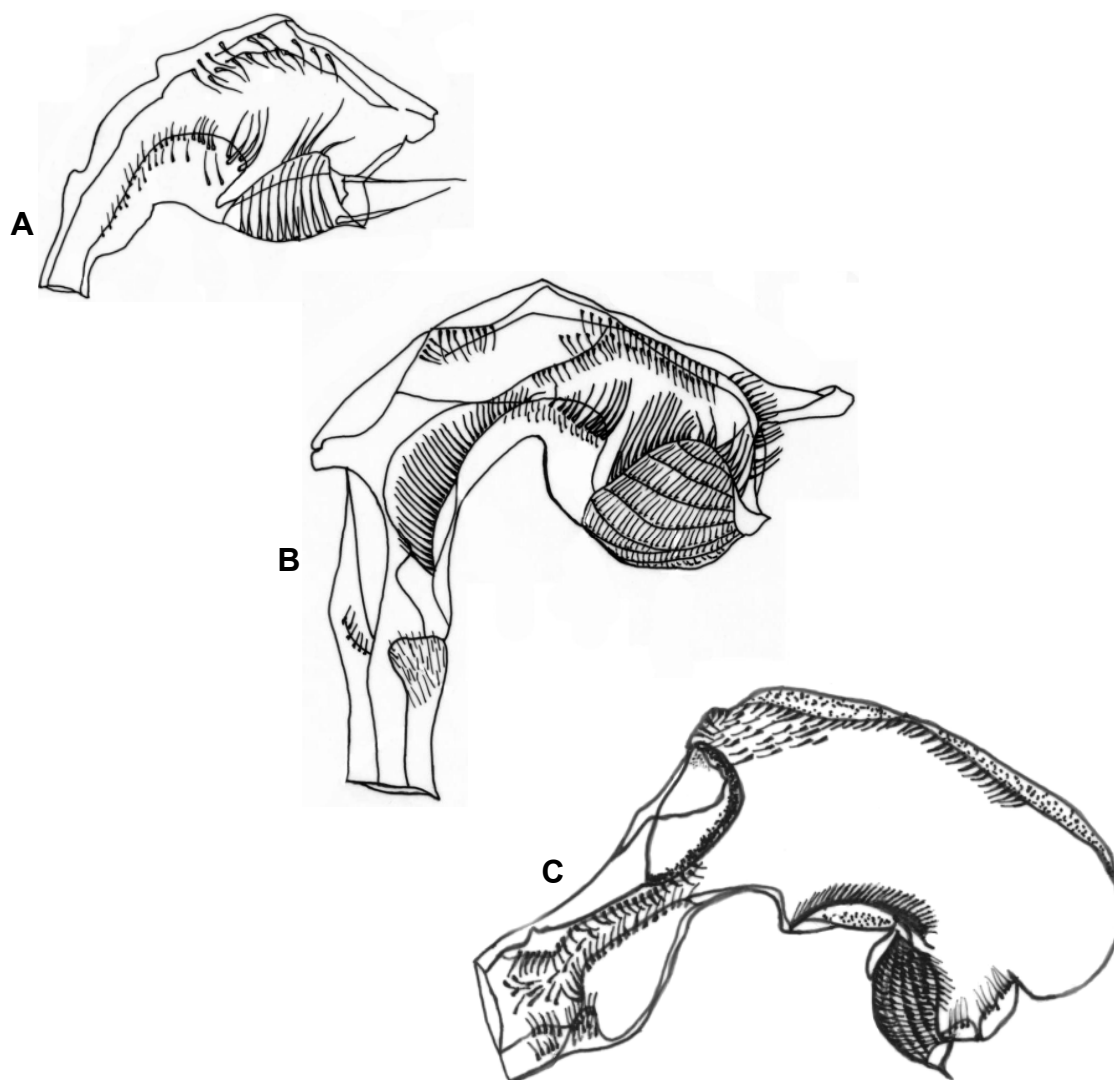
Fonte: Adaptado de ABRUNHOSA et al. (2003).

Figura 10. Diagrama da vista lateral do estômago da espécie *Ucides cordatus* (Brachyura): **A** = zoea I; **B** = zoea VI; **C** = megalopa; **D** = primeiro juvenil.

Das espécies braquiúras estudadas, *Ranina ranina* mostra-se como a mais especializada em relação à armadura do estômago de suas larvas. MINAGAWA; TAKASHIMA (1994) demonstraram, a partir de cortes sagitais e transversais em larvas desidratadas, que estruturas rígidas como o dente medial e os dentes laterais estão presentes ainda nos estágios zoeae, tornando-se mais complexos no estágio megalopa.

Características morfológicas similares às supracitadas são observadas também em larvas de lagostas da família Nephropidae (infra-ordem Astacidea). FACTOR (1981) verificou que a primeira e segunda larvas da espécie *Homarus americanus* não apresentam moinho gástrico, porém os dentes laterais e medial aparecem pela primeira vez no terceiro estágio larval e são bem desenvolvidos no estágio seguinte (pós-larva).

Pesquisas sobre morfologia funcional de estômagos foram realizadas para larvas e pós-larvas de três camarões pertencentes à infra-ordem Caridea, *Palaemonetes varians* (LE ROUX, 1971), *Crangon septemspinosa* (REGNAULT, 1972) e *Macrobrachium rosenbergii* (ABRUNHOSA; MELO, 2002). Todas as larvas e pós-larvas das três espécies estudadas apresentaram padrão morfológico semelhante. As alterações morfológicas incluem a expansão da câmara cardíaca, principalmente no juvenil de *M. rosenbergii*, aumento da válvula cárdio-pilórica, indicando uma separação de funções entre as duas câmaras do estômago, bem como o aumento da complexidade do filtro pilórico. Outra observação válida é a ausência do moinho gástrico, mesmo nas formas juvenis (Figura 11).

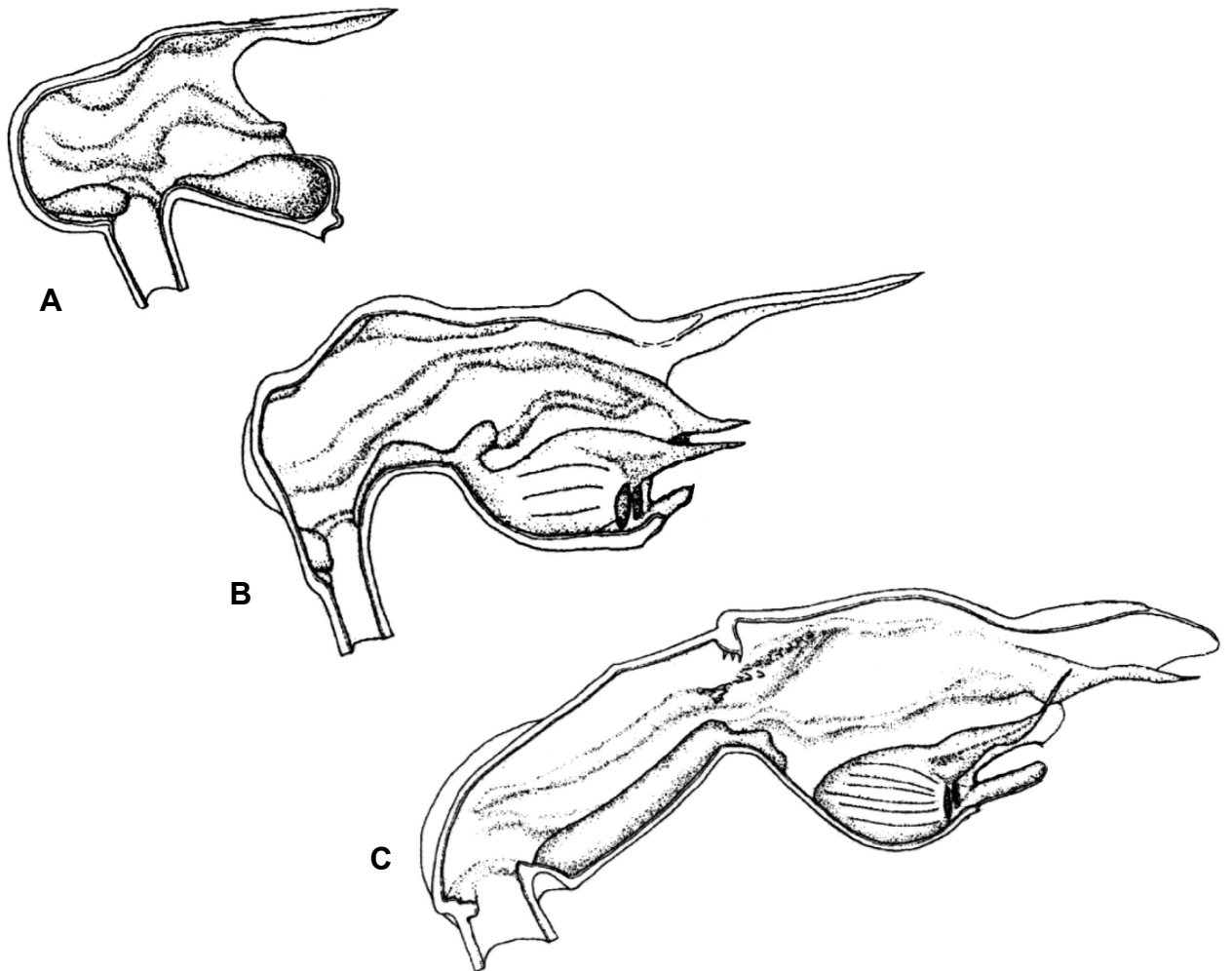


Fonte: Adaptado de ABRUNHOSA; MELO (2002).

Figura 11. Vista lateral do estômago da espécie *Macrobrachium rosenbergii* (Caridea): **A** = zoea I; **B** = zoea XI; **C** = primeiro juvenil.

Em relação aos camarões da infra-ordem Penaeidea, um importante estudo sobre a ontogenia do aparelho digestivo de larvas e pós-larvas foi realizado para a espécie *Litopenaeus setiferus* (LOVETT; FELDER, 1989). Estes autores reportaram a incapacidade de comportamento alimentar nos estágios de náuplios

destes camarões, já que os mesmos não apresentavam lúmen no estômago, no entanto afirmaram que a partir dos estágios protozoeeas estas larvas já começam a se alimentar e a estrutura do estômago torna-se ainda mais especializada nos estágios de misis e juvenil (Figura 12).



Fonte: Adaptado de LOVETT; FELDER (1989).

Figura 12. Diagrama da vista lateral do estômago da espécie *Litopenaeus setiferus* (Penaeidea): **A** = protozoaea III; **B** = misis III; **C** = juvenil XIV (as cerdas não foram mostradas).

A morfologia do estômago de todas as larvas estudadas até o presente momento indica que estas são capazes de se alimentar apenas de alimento flexível ou gelatinoso (i.e., náuplio de *Artemia* recém-eclodidos, rotíferos, microalgas etc), exceto para aquelas em estágios mais avançados das espécies *H. americanus* (Astacidea) e *R. ranina* (Brachyura), as quais parecem estar habilitadas a fazer uso de dietas um pouco mais complexas. O grau de complexidade dos estômagos de larvas se dá, geralmente, pelo maior ou menor número de cerdas presentes na válvula cárdio-pilórica, no filtro pilórico e nas paredes do estômago (Figuras 10 e 11).

FACTOR (1989) também relatou a importância das mandíbulas no processo de mastigação dos alimentos para larvas e pós-larvas de diferentes infra-ordens dos decápodes. Dentre eles, Caridea é o único grupo no qual a ação mastigatória das mandíbulas se conserva após a metamorfose, possivelmente devido à ausência de moinho gástrico. Astacidea, Thalassinidea e Palinuridea não possuem mandíbulas aptas para triturar alimento durante os estágios larvais. Em Penaeidea, Anomura e Brachyura a função mastigadora das mandíbulas muda para o moinho gástrico após a metamorfose.

Verifica-se, na literatura científica, um número razoável de trabalhos sobre morfologia funcional de estômagos de larvas e pós-larvas de importantes espécies decápodes. No entanto, há uma grande carência de pesquisas com este fim para espécies menos relevantes, sob o ponto de vista econômico, e que apresentam comportamentos alimentares bastante conspícuos, como aquelas pertencentes às famílias Callinassidae e Grapsidae (ANGER, 1995; THESSALOU-LEGAKI et al., 1999; NATES; MCKENNEYJR, 2000).

### 3. MATERIAL E MÉTODOS

As espécies estudadas foram selecionadas de acordo com a ocorrência e disponibilidade de fêmeas ovígeras, em sua maioria capturadas na Região Bragantina, Nordeste do estado do Pará. Exceto a espécie *L. vannamei*, obtida no município de Acaraú, litoral Oeste do estado do Ceará.

Primeiramente, cada espécie foi identificada e catalogada taxonomicamente conforme as seguintes bibliografias especializadas: *L. vannamei*, de acordo com BOWMAN; ABLLE (1982); *L. siriboia*, *C. major* e *P. armatus*, segundo MELO (1999); *S. rectum*, segundo MELO (1996) e *S. curacaoense* a partir de análise de DNA, pois não existem referências precisas quanto a sua ocorrência no Brasil.

Para confirmar a identificação da espécie *S. curacaoense* a partir da análise de DNA, foram coletados no estuário do rio Caeté, região Nordeste do estado do Pará, duas fêmeas e três machos adicionais. O DNA total foi extraído do músculo do primeiro pereiópodo, usando-se protocolo convencional de fenol-clorofórmio. Um fragmento de quatrocentos pares de bases do gene mitocondrial 16S foi isolado por PCR e seqüenciado em seqüenciador automático ABI 377, de acordo com SANTOS et al. (2003).

As seqüências de DNA mitocondrial 16S dessa espécie foram alinhadas com seqüências recuperadas do GenBank para onze espécies de *Sesarma* e duas de *Armasis*, previamente analisadas por SCHUBART et al. (1998). Foi construída uma matriz de divergência nucleotídica com o programa MEGA versão 2.0 (Tabela 1) (KUMAR et al., 2001). A seqüência de DNA mitocondrial

16S das cinco espécies do estuário do rio Caeté foram depositadas no GenBank sob o número de acesso: AY656664-AY656668. Desta forma, foi possível classificar as espécies citadas na seguinte taxonomia:

**Reino** Animalia

**Filo** Arthropoda

**Subfilo** Crustacea

**Classe** Malacostraca

**Subclasse** Eumalacostraca

**Superordem** Eucarida

**Ordem** Decapoda

**Subordem** Dendrobranchiata

<b>Infraordem</b>	<b>Superfamília</b>	<b>Família</b>	<b>Gênero</b>	<b>Espécie</b>
Penaeidea	Penaeoidea	Penaeidae	<i>Litopenaeus</i>	<i>L. vannamei</i>

**Subordem** Pleocyemata

<b>Infraordem</b>	<b>Superfamília</b>	<b>Família</b>	<b>Gênero</b>	<b>Espécie</b>
Thalassinidea	Callianassoidea	Callianassidae	<i>Lepidophthalmus</i>	<i>L. siriboia</i>
Thalassinidea	Callianassoidea	Callianassidae	<i>Callichirus</i>	<i>C. major</i>
Anomura	Galattheoidea	Porcellanidae	<i>Petrolisthes</i>	<i>P. armatus</i>
Brachyura	Brachyrhyncha	Grapsidae	<i>Sesarma</i>	<i>S. curacaoense</i>
Brachyura	Brachyrhyncha	Grapsidae	<i>Sesarma</i>	<i>S. rectum</i>

Tabela 1. Número de diferenças nucleotídicas entre espécies dos gêneros *Sesarma* e *Armases* para um fragmento de 400 pares de bases do gene mitocondrial 16S.

Espécies	Diferenças nucleotídicas																	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	
1 <i>Sesarma_curacaoense</i> _Trinidad																		
2 <i>Sesarma_curacaoense</i> M1_Brazil	0																	
3 <i>Sesarma_curacaoense</i> M2_Brazil	0	0																
4 <i>Sesarma_curacaoense</i> M3_Brazil	0	0	0															
5 <i>Sesarma_curacaoense</i> F1_Brazil	0	0	0	0														
6 <i>Sesarma_curacaoense</i> F2_Brazil	0	0	0	0	0													
7 <i>Sesarma_reticulatum</i>	5	5	5	5	5	5												
8 <i>Sesarma_aequatoriale</i>	13	13	13	13	13	13	15											
9 <i>Sesarma_ayatum</i>	15	15	15	15	15	15	17	20										
10 <i>Sesarma_dolphinum</i>	18	18	18	18	18	18	17	20	15									
11 <i>Sesarma_fossarum</i>	15	15	15	15	15	15	13	13	14	15								
12 <i>Sesarma_jarvisi</i>	21	21	21	21	21	21	22	21	17	17	17							
13 <i>Sesarma_bidentatum</i>	17	17	17	17	17	17	18	20	8	17	16	19						
14 <i>Sesarma_rectum</i>	26	26	26	26	26	26	26	20	23	27	26	26	26					
15 <i>Sesarma_crassipes</i>	20	20	20	20	20	20	24	14	21	21	22	22	22	20				
16 <i>Sesarma_cookei</i>	29	29	29	29	29	29	28	28	20	22	23	23	24	30	27			
17 <i>Armases_occidentale</i>	35	35	35	35	35	35	37	37	42	43	42	44	40	35	32	44		
18 <i>Armases_ricordi</i>	37	37	37	37	37	37	38	33	39	39	42	39	38	33	33	43	18	

### **3.1. Obtenção das larvas e pós-larvas das espécies estudadas**

#### **3.1.1. *Litopenaeus vannamei***

Todos os estágios larvais (náuplios I–V, protozoa I–III e misis I–III) e juvenis I (primeira pós-larva), fixados em solução aquosa de formalina 10% (v/v), foram obtidos através de doação pelo laboratório de larvicultura de camarão da empresa Aquacrusta Marinha Ltda, localizada no estado do Ceará, em maio de 2004.

#### **3.1.2. *Lepidophthalmus siriboia***

Fêmeas ovígeras foram coletadas na Ilha Canela, Nordeste do estado do Pará, em março de 2004, e transportadas para o laboratório, onde foram lavadas em água corrente e acondicionadas em aquários de 10 L, contendo água marinha com 30‰ de salinidade, sob aeração constante. Após a eclosão, as larvas foram submetidas à larvicultura quando foram obtidos três estágios zoeae, um megalopa e o juvenil I, como citado por ABRUNHOSA et al. (2005).

#### **3.1.3. *Callichirus major***

As larvas e pós-larvas foram obtidas no laboratório de larvicultura de crustáceos da Universidade Federal do Pará, Campus de Bragança, já fixadas em solução aquosa de formol 10%. Os estágios larvais e pós-larvais foram identificados de acordo com RODRIGUES (1976); STRASSER; FELDER (1999).

#### 3.1.4. *Petrolisthes armatus*

Seis fêmeas ovígeras foram coletadas manualmente em área de manguezal próximo da cidade de Bragança, Nordeste do estado do Pará em janeiro de 2003. Os indivíduos foram transportados para o laboratório, e acondicionados em aquário de 10 L, contendo água marinha com 35‰ de salinidade e sem suprimento de aeração. Após a eclosão, as larvas foram submetidas à larvicultura, quando foram obtidos dois estágios zoeae, um megalopa e o juvenil I, como citado por GORE (1970; 1972).

#### 3.1.5. *Sesarma curacaoense*

Duas fêmeas ovígeras foram coletadas manualmente no estuário do rio Caeté, Nordeste do estado do Pará, em março de 2004, transportadas para o laboratório e acondicionadas em aquários de 10 L, contendo água marinha com 38‰ de salinidade e sem suprimento de aeração. Após a eclosão, as larvas foram submetidas à larvicultura, quando foram obtidos dois estágios zoeae, um megalopa e o juvenil I, como citado por ANGER et al. (1995). As larvas foram ainda submetidas a dois tratamentos alimentares para observar o comportamento alimentar dos megalopas: 1) alimentadas com náuplio de *Artemia*, e 2) sem alimento.

#### 3.1.6. *Sesarma rectum*

Uma fêmea ovígera foi coletada manualmente no mesmo local e época da espécie *S. curacaoense*, e o mesmo procedimento foi aplicado até a eclosão das larvas. Após a eclosão, as larvas foram submetidas à larvicultura,

quando foram obtidos três estágios zoeae, um megalopa e o juvenil I, como citado por FRANSOZO; HEBLING (1986).

### 3.2. Preparação das larvas e pós-larvas para dissecação

#### 3.2.1. Amostras

Para dissecação dos estômagos, foram utilizados indivíduos correspondentes ao primeiro e último estágios larvais, estágio transitório e juvenil I, de acordo com cada espécie como mostra a Tabela 2. Este procedimento foi utilizado por ABRUNHOSA et al. (2003).

Tabela 2: Espécies, número de indivíduos e estágios correspondentes utilizados para obtenção dos estômagos.

Espécies	Nº. ind./estágio	Estágios
<i>Litopenaeus vannamei</i>	10	protozoa I e III, mysis I e III e juvenil I
<i>Lepidophthalmus siriboia</i>	10	zoea I e III, megalopa e juvenil I
<i>Callichirus major</i>	10	zoea I e IV, megalopa* e juvenil I
<i>Petrolistes armatus</i>	10	zoea I e II, megalopa e juvenil I
<i>Sesarma curacaoense</i>	10	zoea I e II, megalopa e juvenil I
<i>Sesarma rectum</i>	10	zoea I e III, megalopa e juvenil I

\* apenas um exemplar foi obtido.

Os náuplios de *L. vannamei* não foram investigados nesta pesquisa, pois se considerou que, nesta fase, os indivíduos não possuem um estômago formado (LOVETT; FELDER, 1989).

#### 3.2.2. Tratamento para dissecação

As amostras descritas na Tabela 2, anteriormente fixadas em solução aquosa de formalina a 10% (v/v), foram imersas em solução aquosa de

hidróxido de potássio (KOH) a 5% (p/v) e aquecidas em estufa a 80°C por intervalos de tempo variados, como visto na Tabela 3. Em seguida, foram lavadas em água destilada e imersas em solução de álcool etílico 70% + glicerol (1:1).

Tabela 03: Intervalo de tempo (em minutos) decorrido durante o tratamento com hidróxido de potássio (KOH) a 5%, a 80°C, para cada estágio utilizado na dissecação dos estômagos.

Estágios	Espécies					
	<i>L. vannamei</i>	<i>L. siriboia</i>	<i>C. major</i>	<i>P. armatus</i>	<i>S. curacaoense</i>	<i>S. rectum</i>
protozoa I	80	*	*	*	*	*
protozoa III	90	*	*	*	*	*
zoea I	*	90	30	30	30	30
zoea II	*	**	**	30	30	**
zoea III	*	90	**	*	*	30
zoea IV	*	*	30	*	*	*
mysis I	60	*	*	*	*	*
mysis III	60	*	*	*	*	*
megalopa	*	50	60	45	60	60
juvenil I	60	60	60	45	60	60

\* estágio inexistente para a espécie.

\*\* estágio existente para a espécie, mas não foi utilizado na dissecação do estômago.

### 3.3. Dissecação, ilustração e descrição dos estômagos

Após o tratamento citado anteriormente, os indivíduos foram colocados em lâminas contendo álcool etílico 70% + glicerol (1:1). A dissecação foi realizada em microscópio óptico binocular Zeiss com auxílio de agulhas finas (BD Ultra-Fine®, 12,7 x 0,33mm). Os estômagos foram extraídos e transferidos para outras lâminas, onde foram corados com solução aquosa de azul de metileno a 1%, objetivando facilitar a visualização das estruturas internas, como cerdas e ossículos.

Os estômagos foram observados em vista lateral, dorsal e ventral e, posteriormente, ilustrados em vista lateral direita através de desenho manual com auxílio de um disco micrômetro e régua. A descrição foi feita de acordo com os procedimentos utilizados por MEISS; NORMAN (1977), NISHIDA et al. (1990), ABRUNHOSA; KITAKA (1997a) e ABRUNHOSA et al. (2003).

## ABREVIações UTILIZADAS NAS DESCRições DOS ESTôMAGOS

**acp** = ossículo anterior da válvula cárdio-pilórica (um),

**aip** = ossículo inferior pilórico anterior (um),

**amp** = ossículo mesopilórico anterior (um par),

**app** = ossículo pleuropilórico anterior (um par),

**asa** = ossículo supra-ampulário anterior (um par),

**c** = câmara cardíaca,

**cf** = assoalho da câmara cardíaca,

**cpv** = válvula cárdio-pilórica,

**exp** = ossículo exopilórico (um par),

**fp** = filtro pilórico,

**ilc** = ossículo lateral cardíaco inferior (um par),

**ia** = ossículo ampulário inferior (um par),

**ir** = crista interampulária,

**lcp** = ossículo lateral da válvula cárdio-pilórica (um par),

**lcpl** = placa cardíaca lateral (um par),

**lpv** = válvula pilórica lateral,

**lt** = dentes laterais (um par),

**mb** = escova principal (um par),

**mp** = ossículo pleuropilórico mediano (um par),

**msc** = ossículo mesocardiaco (um),

**oes** = esôfago,

**ov** = válvula esofagal,

**p** = câmara pilórica,

**pam** = ossículo pré-ampulário (um par),

**pec** = ossículo pectinal (um par),

**pip** = ossículo inferior pilórico posterior (um),

**piv** = válvula pilórica intestinal,

**pmp** = ossículo mesopilórico posterior (um par),

**pop** = ossículo pós-pectinal (um par),

**pp** = ossículo pleuropilórico posterior (um par),

**ppc** = ossículo pré-pectinal (um par),

**prp** = ossículo propilórico (um),

**ptc** = ossículo pterocardiaco (um par),

**py** = ossículo pilórico (um),

**qpop** = pena do ossículo pós-pectinal (um par),

**sd** = ossículo subdentado (um par),

**ucg** = calha cardíaca superior,

**up** = ossículo uropilórico (um, as vezes dois fundidos),

**urc** = ossículo urocardiaco (um),

**zyc** = ossículo zigocardiaco (um par).

## 4. RESULTADOS E DISCUSSÕES

### 4.1. Morfologia geral dos estômagos das larvas e pós-larvas

A forma geral do estômago das larvas e pós-larvas se mostra relativamente diferente entre os representantes das infra-ordens Penaeidea, Thalassinidea Anomura e Brachyura. Os estômagos das larvas do camarão peneídeo estudado possuem forma mais estreita que os das outras espécies, enquanto que nos talassinídeos eles são alargados e nota-se uma grande diferença morfológica entre as espécies. Por outro lado, os caranguejos braquiúros e anomuros pesquisados apresentaram estruturas levemente mais similares durante os estágios larvais.

O primeiro e o último estágios larvais das espécies *P. armatus*, *S. curacaoense*, *S. rectum* e *C. major* apresentaram nos estômagos: válvula cárdio-pilórica proeminente, separando a câmara cardíaca da câmara pilórica; e o filtro pilórico, o qual se torna visivelmente especializado durante o desenvolvimento das larvas. Já em *L. vannamei* e *L. siriboia* observa-se a válvula cárdio-pilórica pobremente desenvolvida e desprovida de cerdas.

Percebe-se, todavia, um grau de especialização dos estômagos ao longo do desenvolvimento larval de todas as espécies investigadas, quando ocorre incremento no número de cerdas, tamanho e conformação dos mesmos. Além disso, durante a metamorfose de larva para pós-larva, os estômagos sofrem uma grande alteração morfológica, havendo ainda o aparecimento de ossículos e

dentes do moinho gástrico. Em *L. vannamei*, as estruturas rígidas são ainda rudimentares ou vestigiais.

A morfologia funcional dos estômagos dos estágios larvais e pós-larvais das espécies citadas, as principais mudanças ontogenéticas e a análise comparativa com outros decápodes são discutidas a seguir.

#### **4.2. Estômagos das larvas e da pós-larva de *Litopenaeus vannamei***

##### 4.2.1. Protozoa I

O estômago neste estágio não foi descrito, devido à impossibilidade de ser observado em microscópio óptico, após a dissecação da larva.

##### 4.2.2. Protozoa III (Figura 13A)

Estômago simples, quitinoso, desprovido de estruturas rígidas e medindo cerca de 0,24 mm.

Câmara cardíaca: estreita e alongada; numerosas cerdas finas e curtas preenchem a parede da câmara e a base do assoalho; válvula cárdio-pilórica vestigial e desarmada de cerdas.

Câmara pilórica: estreita, com várias cerdas pequenas no teto e na parede; válvula pilórica intestinal bastante alongada; filtro pilórico não forma uma rede filtradora, mas sim duas ampolas ocupando toda a porção inferior da câmara contendo algumas cerdas na parte posterior; a crista interampulária possui uma fileira de pequenas cerdas na parte superior.

#### 4.2.3. Misis I (Figura 13B)

Estômago simples, quitinoso, desprovido de estruturas rígidas e de comprimento equivalente ao estágio protozoa III.

Câmara cardíaca: estreita e alongada como no estágio anterior, com micro-cerdas preenchendo a parede da câmara anteriormente; assoalho desprovido de cerdas e escovas; válvula cárdio-pilórica quase vestigial e desarmada de cerdas.

Câmara pilórica: apresentando micro-cerdas no teto; válvula pilórica intestinal alongada como no protozoa III; filtro pilórico largo, ocupando toda a porção inferior da câmara e visivelmente mais desenvolvido que o estágio anterior; ausência de cerdas na crista interampulária.

#### 4.2.4. Misis III (Figura 14A)

Estômago mais especializado que no misis I, mas sem estruturas rígidas e medindo cerca de 0,30 mm.

Câmara cardíaca: estreita, alongada e inclinada; pequenas cerdas preenchem a parede da câmara anteriormente; assoalho munido de escova ventral; válvula cárdio-pilórica proeminente, mas desarmada de cerdas.

Câmara pilórica: desprovida de cerdas na parede e no teto; válvula pilórica intestinal alongada; filtro pilórico visivelmente mais desenvolvido que o de misis I; crista interampulária com uma fileira de cerdas.

#### 4.2.5. Juvenil I (Figura 14B)

Estômago mais complexo que o dos estágios anteriores, apresentando calhas e alguns ossículos ainda não claramente distintos, medindo cerca de 0,32 mm.

Câmara cardíaca: curvada e estreita, com calhas ao longo da câmara; assoalho com fileiras de cerdas; algumas estruturas rígidas são dificilmente identificáveis como os dentes laterais do moinho gástrico em forma de espinhos; válvula cárdio-pilórica arredondada, desprovida de cerdas e apoiada por um ossículo curvado não identificado.

Câmara pilórica: mais larga que a câmara cardíaca, com algumas cerdas médias na parede; válvula pilórica intestinal alongada; válvula pilórica lateral maior que a dos estágios anteriores; filtro pilórico largo e complexo, preenchendo toda porção inferior da câmara; cerdas enfileiradas na crista interampulária.

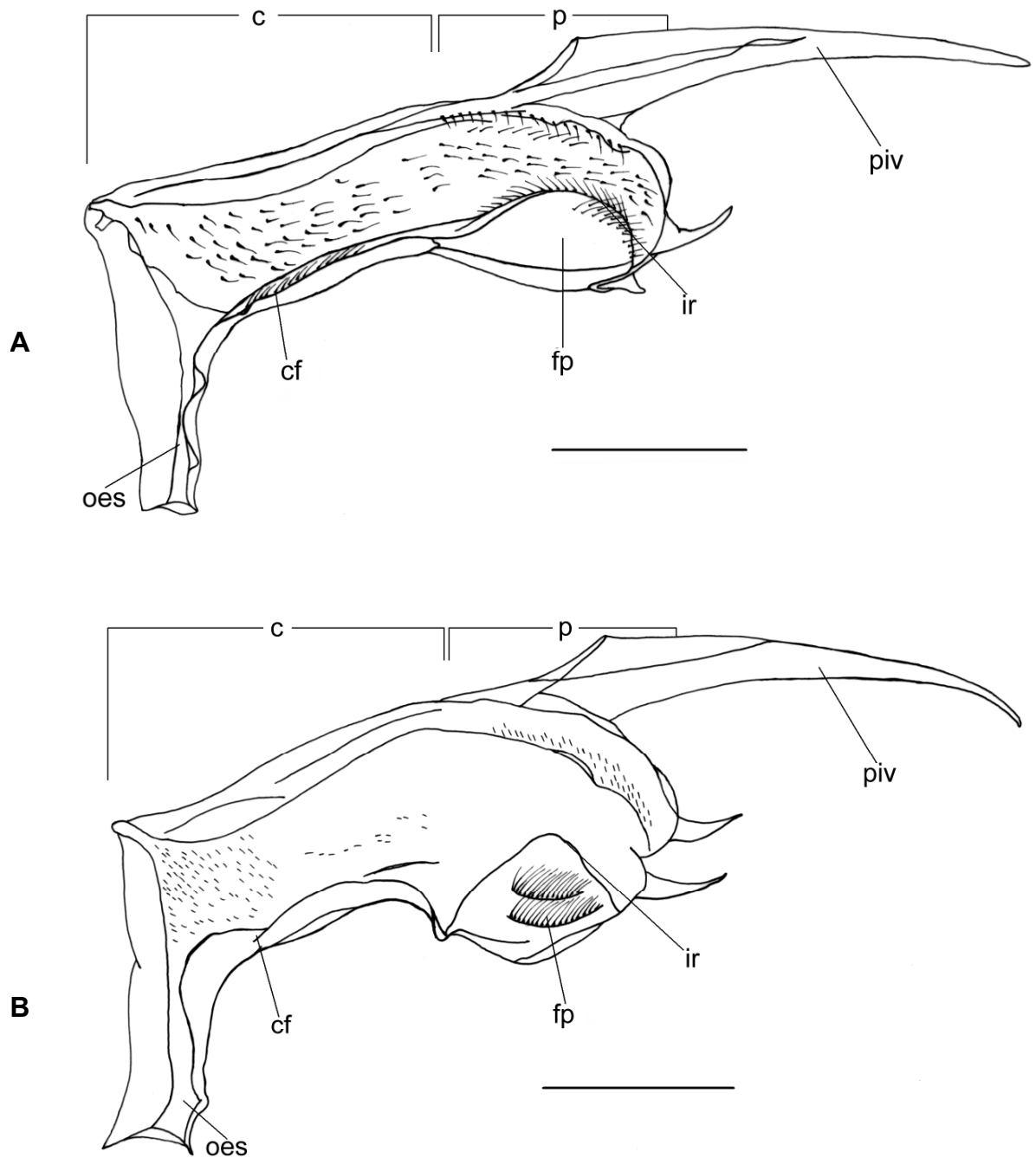


Figura 13. *Litopenaeus vannamei*, estômagos das larvas em vista lateral (direita).

**A** = protozoa III; **B** = mysis I; barras de escala = 0,05mm.

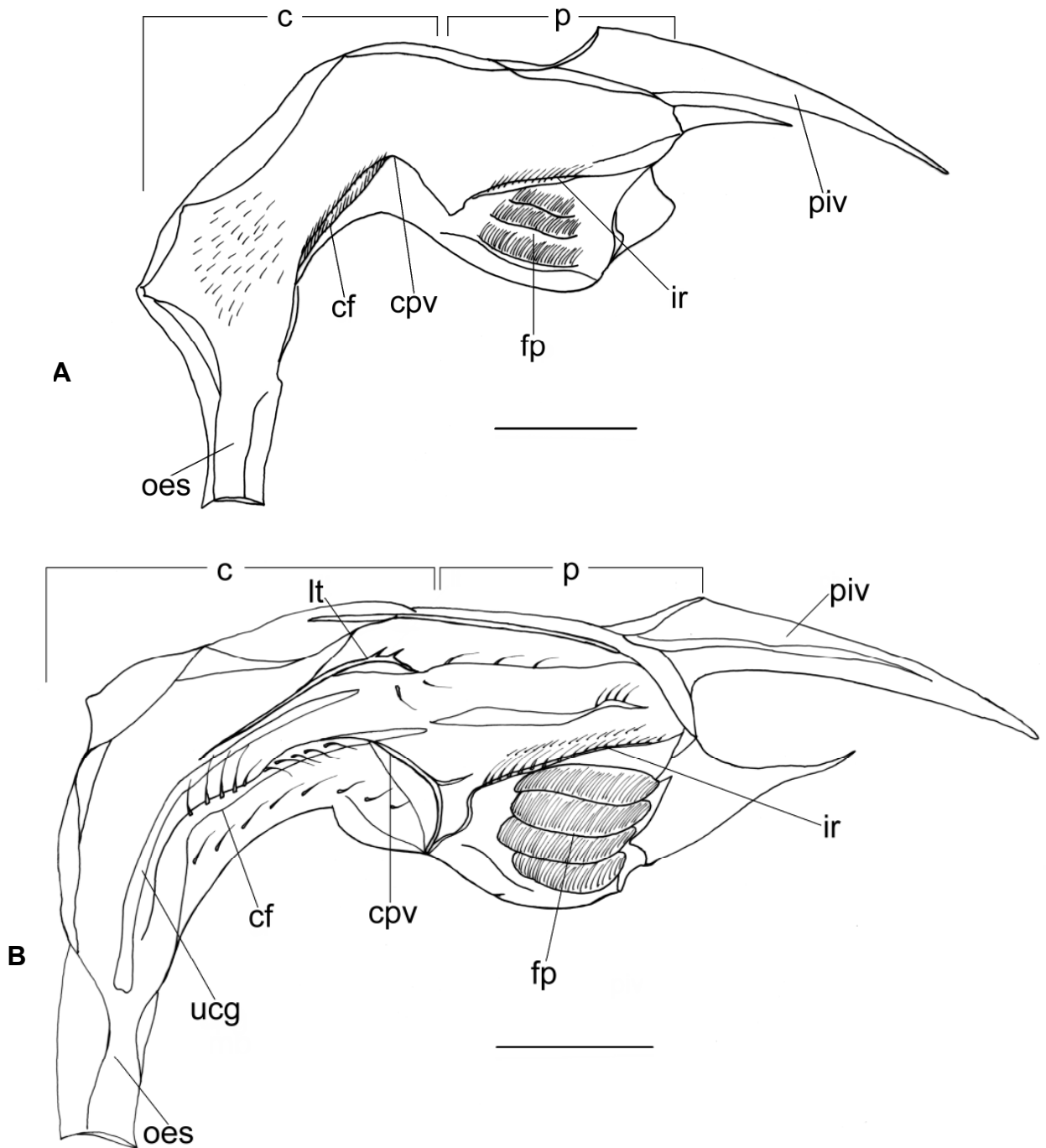


Figura 14. *Litopenaeus vannamei*, estômagos do misis e pós-larva em vista lateral (direita). **A** = misis III (último estágio larval); **B** = juvenil I; barras de escala = 0,05mm.

As larvas de camarões peneídeos eclodem como náuplios ( $N_I$ – $N_V$ ) e estes são considerados estágios larvais que não necessitam de fontes externas de alimento para se desenvolver. Em *L. setiferus*, as paredes do estômago do quinto subestágio naupliar ( $N_V$ ) são tão comprimidas que não existe lúmen, fato que não possibilita a ingestão de partículas alimentares pelo organismo, porém nos estágios seguintes de protozoae (herbívoros) este órgão se apresenta funcional (LOVETT; FELDER, 1989).

Outras pesquisas têm mostrado que os estágios protozoae destes camarões se alimentam predominantemente de microalgas, podendo alterar para uma dieta a base de zooplâncton no protozoa III (JONES, 1998; KUMLU, 1999; LE VAY et al., 2001). Nos estágios iniciais destes indivíduos, a primeira digestão parece depender mais da alta atividade de enzimas digestivas específicas do que da própria ação de processos mecânicos como nos adultos (JONES, 1998; LE VAY et al., 2001).

A morfologia do estômago do protozoa III de *L. vannamei* se mostra muito simples, com válvula cárdio-pilórica vestigial e filtro pilórico pobremente desenvolvido (Figura 13A). Assemelhando-se quase a um tubo reto, o estômago praticamente não possui divisão entre as câmaras cardíaca e pilórica, porém estas exibem estruturas distintas nas regiões ventrais, indicando funções diferenciadas. Além disso, notam-se inúmeras cerdas nas paredes das duas câmaras. Estes fatos indicam que as partículas alimentares mais apropriadas para este estágio devam ser realmente microalgas ou similares em flexibilidade e tamanho.

Após a muda para os estágios misis, o comportamento alimentar herbívoro transforma-se em carnívoro e continua assim nas pós-larvas e adultos (JONES et al., 1993; LE VAY et al., 2001). A estrutura observada nos estômagos do misis I e III de *L. vannamei* mostra-se simples e desprovida de estruturas rígidas, porém nota-se o grau de especialização deste órgão pelo aparecimento da válvula cárdio-pilórica e a estrutura do filtro pilórico visivelmente funcional (Figuras 13B e 14A). Estas características morfológicas sugerem que os estágios misis de *L. vannamei* estão aptos a se alimentarem de partículas flexíveis mais diversificadas como náuplios de *Artemia*, rotíferos etc.

Por outro lado, KUMLU (1999) relatou que os dentes do moinho gástrico encontram-se completamente desenvolvidos no estômago dos estágios misis de camarões peneídeos e que estas estruturas aumentam a capacidade carnívora da larva, bem como a retenção de alimento e a assimilação de energia proveniente de suas presas. Contudo, se pode notar que estas observações não estão de acordo com as estruturas morfológicas encontradas nesta pesquisa (Figuras 13B e 14A), nem com aquelas reportadas para *L. setiferus*, por LOVETT; FELDER (1989) (Figura 12B).

O estômago do juvenil I (primeira pós-larva) de *L. vannamei* se mostrou visivelmente mais complexo e especializado após a metamorfose, apresentando algumas estruturas rígidas dificilmente reconhecíveis por microscopia óptica, e filtro pilórico bem desenvolvido. Nota-se que este estômago não sofre alteração estrutural tão abrupta quanto aquela que ocorre em outros decápodes como lagostas e caranguejos (NISHIDA et al., 1990; ABRUNHOSA et al., 2003).

LOVETT; FELDER (1989) afirmaram que os ossículos do estômago dos juvenis de peneídeos se formam gradualmente após o estabelecimento da vida bentônica. Este fato está de acordo com as investigações realizadas nesta pesquisa, quando se verificam ossículos ainda fragilmente calcificados no estômago do primeiro estágio juvenil. No entanto, não se elimina a possibilidade de que os juvenis de *L. vannamei* sejam capazes de processar grandes quantidades de diversos tipos de alimentos que são naturalmente encontrados no ambiente bentônico.

### **4.3. Estômagos das larvas e da pós-larva de *Lepidophthalmus siriboia***

#### **4.3.1. Zoea I (Figura 15A)**

Estômago bastante simples, quitinoso, desprovido de estruturas rígidas e cerca de 0,30 mm de comprimento.

Câmara cardíaca: com comprimento similar ao da câmara pilórica; assoalho desprovido de cerdas; parede contendo cerdas minúsculas; válvula cárdio-pilórica arredondada e desarmada.

Câmara pilórica: com minúsculas cerdas no teto; filtro pilórico largo, ocupando toda porção inferior da câmara, porém extremamente simples; crista interampulária sem cerdas; rede ampulária pobremente desenvolvida.

#### **4.3.2. Zoea III (Figura 15B)**

Estômago mais desenvolvido que o do estágio zoea I, no entanto não apresenta estruturas rígidas; medindo cerca de 0,35 mm.

Câmara cardíaca: parede com diminutas cerdas espalhadas dorsalmente; assoalho desprovido de cerdas; escova principal pouco desenvolvida; válvula cárdio-pilórica arredondada e desarmada de cerdas.

Câmara pilórica: com minúsculas cerdas no teto e na porção posterior da câmara; filtro pilórico mais complexo que no estágio anterior; crista interampulária sem cerdas, rede ampulária desenvolvida.

#### 4.3.3. Megalopa (Figura 16A)

Estômago substancialmente modificado e complexo, com aparecimento do moinho gástrico, válvula esofagal e outros ossículos do estômago, medindo cerca de 0,40 mm.

Câmara cardíaca: alargada dorsolateralmente pelos ossículos do moinho gástrico; escova principal desenvolvida; ossículos do moinho gástrico presentes, tais como: mesocardiaco, pterocardiaco, zigocardiaco (sustentando os dentes laterais), urocardiaco (suportando o dente medial), propilórico, exopilórico e pilórico; outros ossículos de suporte lateral também aparecem, como pré-pectinal, pectinal, pós-pectinal, lateral da válvula cárdio-pilórica e supra-ampulário anterior; a válvula cárdio-pilórica mostra-se forte, especializada e contendo cerdas na porção superior e posterior.

Câmara pilórica: comprimida lateralmente; com várias cerdas no teto e nas porções anterior e posterior da parede da câmara; alguns ossículos importantes estão presentes, isto é, pleuropilórico anterior, pleuropilórico mediano, pleuropilórico posterior, uropilórico e pré-ampulário; filtro pilórico mais complexo

que no estágio anterior; crista interampulária com uma fileira de cerdas longas, rede ampulária bem desenvolvida.

#### 4.3.4. Juvenil I (Figura 16B)

Estômago mais complexo que o do estágio megalopa, apresenta moinho gástrico, válvula esofagal e outros ossículos do estômago, medindo cerca de 0,65 mm.

Câmara cardíaca: com forma similar ao estágio anterior; escova principal desenvolvida; moinho gástrico mais desenvolvido com ossículos articulados entre si como, zigocárdico (suportando os dentes laterais), urocárdico (suportando o dente medial), mesocárdico, pterocárdico, propilórico, exopilórico e pilórico; outros ossículos de suporte lateral estão presentes como pré-pectinal, pectinal (armado com os dentes acessórios), pós-pectinal, lateral da válvula cárdio-pilórica, supra-ampulário anterior, placa cardíaca lateral e outros ainda não distintos; válvula cárdio-pilórica forte e ainda mais especializada contendo várias cerdas específicas em forma de ganchos plumosos na porção superior.

Câmara pilórica: comprimida lateralmente; com inúmeras cerdas no teto e nas porções anterior e posterior da câmara; apresenta os ossículos pleuropilórico anterior, pleuropilórico mediano, pleuropilórico posterior, uropilórico, mesopilórico posterior, pré-ampulário e inferior pilórico anterior; filtro pilórico bem desenvolvido; crista interampulária com uma fileira de cerdas longas, rede ampulária bem complexa.

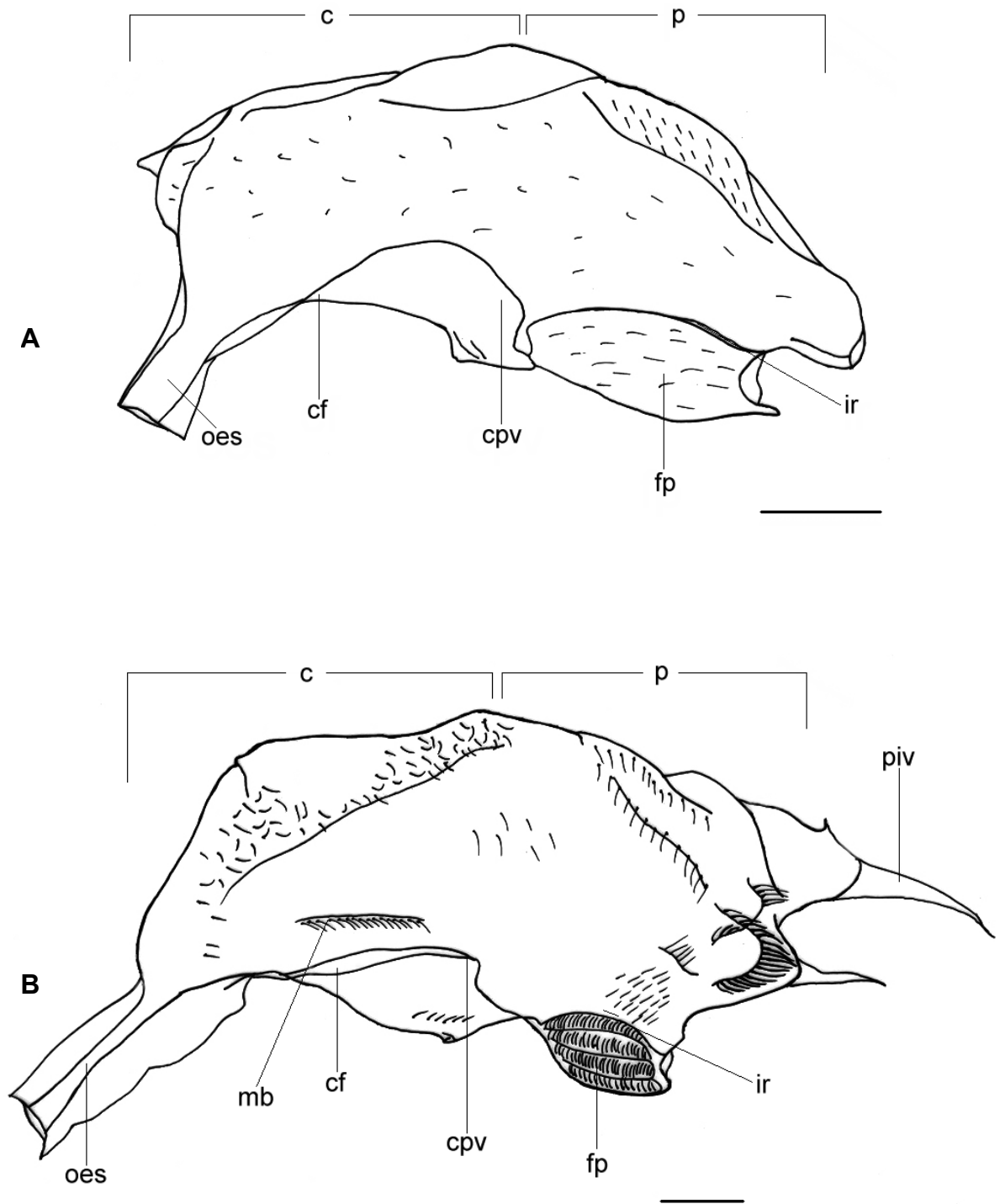


Figura 15. *Lepidophthalmus siriboia*, estômagos das larvas em vista lateral (direita). **A** = zoea I; **B** = zoea III; barras de escala = 0,05mm.

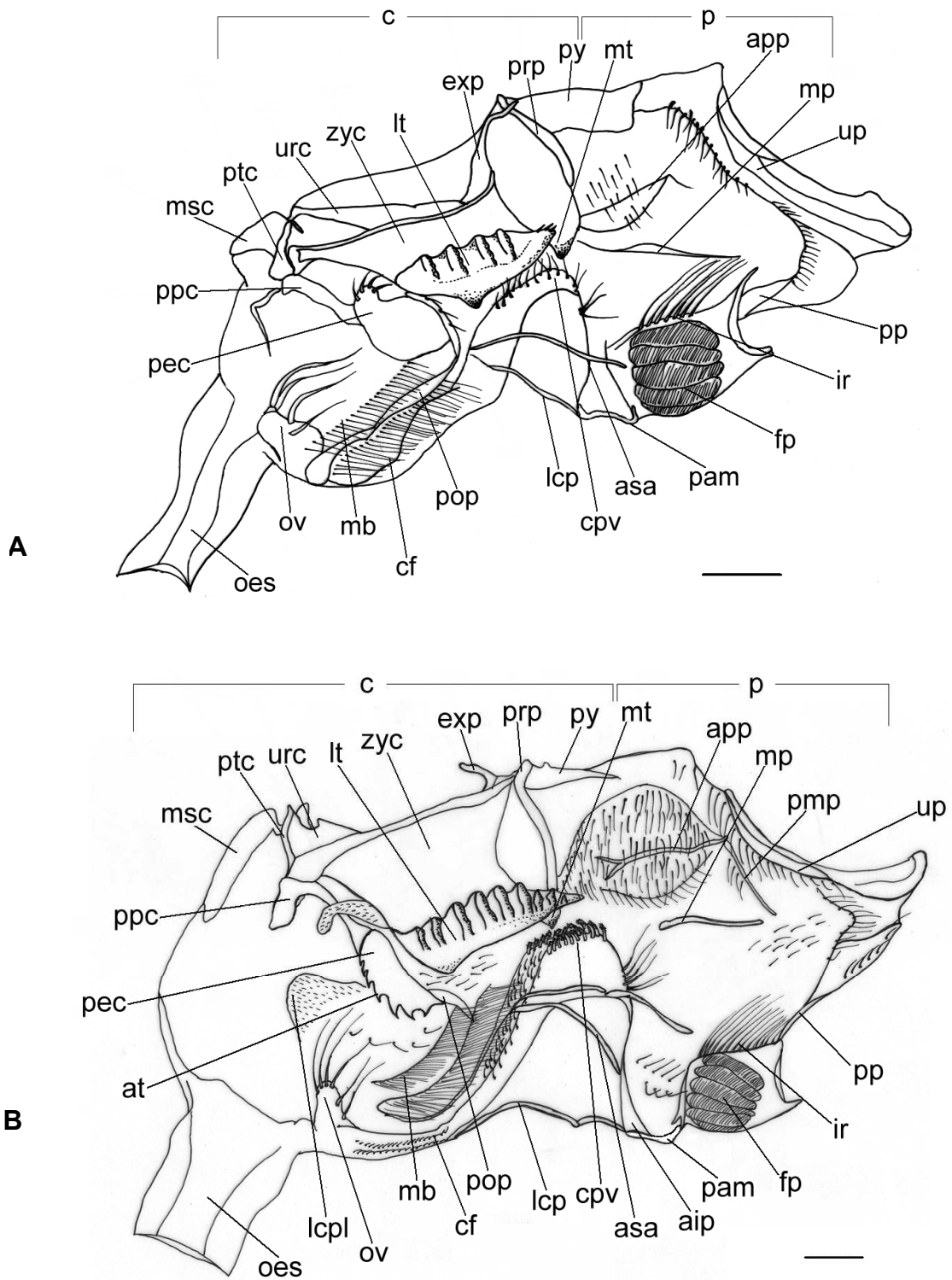


Figura 16. *Lepidophthalmus siriboia*, estômagos do megalopa e pós-larva em vista lateral (direita). **A** = megalopa; **B** = juvenil I; barras de escala = 0,05mm.

Observa-se no estômago dos estágios larvais de *L. siriboia*, um reduzido número de cerdas nas paredes do estômago e ausência destas na válvula cárdio-pilórica (Figura 15). Também se verificam poucas mudanças morfológicas importantes, quando comparado com aqueles estágios zoeae de outros decápodes relatados na literatura (MINAGAWA; TAKASHIMA; 1994; ABRUNHOSA; MELO, 2002; ABRUNHOSA et al., 2003).

Em adição, ABRUNHOSA et al. (2005) informaram que os apêndices bucais dos estágios zoeae de *L. siriboia* não possuem cerdas nem espinhos nos endópodos das maxílulas e maxilas e um reduzido número de cerdas nos maxilípedes. Estes fatos indicam a possível falta de funcionalidade das estruturas alimentares externas (apêndices bucais) e internas (estômago) durante o desenvolvimento larval desta espécie. Conseqüentemente, a partir das morfologias relatadas, sugere-se que as larvas de *L. siriboia* apresentam comportamento lecitotrófico.

Pesquisa realizada com larvas do calianassídeo, *Callianassa tyrrhena*, usando diferentes combinações entre densidades de alimento e temperatura, mostrou que quase 80% destas larvas foram capazes de atingir o estágio megalopa sob completa ausência de alimento externo (THESSALOU-LEGAKI et al., 1999). Outro trabalho, envolvendo composição bioquímica das larvas de outro calianassídeo, *L. louisianensis*, revelou que os estágios zoeae desta espécie possuem grandes quantidades de reservas nutritivas, como uma adaptação para a vida lecitotrófica (NATES; MCKENNEYJR, 2000).

Segundo ABRUNHOSA et al. (2005), uma importante alteração morfológica ocorre nos apêndices bucais após a metamorfose para o estágio

megalopa. Os apêndices bucais tornam-se substancialmente especializados com a presença de cerdas e fortes espinhos nos seus endópodos. Fato semelhante também é observado no estômago do megalopa, quando o mesmo torna-se bastante complexo com a visível estrutura do moinho gástrico exibindo os dentes laterais e medial bem desenvolvidos (Figura 16A), indicando que o alimento é necessário durante este estágio e que os megalopas estão adaptados para ingerir uma grande variedade de alimentos.

A morfologia das estruturas alimentares mostrou-se mais desenvolvida no primeiro juvenil comparadas com aquela do megalopa. Os apêndices bucais apresentaram incremento no número de cerdas e espinhos (ABRUNHOSA et al., 2005) e o estômago tornou-se mais calcificado e complexo (Figura 16B), com características similares às aquelas encontradas em calianassídeos adultos (PINN et al. 1999). Estes atributos indicam que os juvenis de *L. siriboia* tornam-se mais ágeis na captura de alimento e são capazes de processar grandes quantidades de alimentos sólidos disponíveis no ambiente bentônico.

#### **4.4. Estômagos das larvas e da pós-larva de *Callichirus major***

##### **4.4.1. Zoea I (Figura 17A)**

Estômago mais desenvolvido que o dos estágios zoea I das outras espécies estudadas, apresentando algumas estruturas rígidas e medindo 0,46mm.

Câmara cardíaca: com inúmeras cerdas finas preenchendo as paredes, o teto e a base do assoalho da câmara; válvula cárdio-pilórica proeminente, com

estruturas rígidas na região inferior e armada com inúmeras cerdas finas na porção posterior e superior.

Câmara pilórica: desenvolvida com cerdas reduzidas no teto e na parede; válvula pilórica intestinal alongada; alguns ossículos são facilmente visualizados como: anterior pleuropilórico e inferior pilórico posterior; filtro pilórico largo e complexo, preenchendo a porção inferior da câmara; crista interampulária desprovida de cerdas; rede ampulária complexa e funcional.

#### 4.4.2. Zoea IV (Figura 17B)

Estômago ainda mais desenvolvido comparado ao estágio anterior, com algumas estruturas rígidas e medindo 0,62mm.

Câmara cardíaca: bastante setosa, principalmente na parede e no teto; escova principal bem desenvolvida; válvula cárdio-pilórica proeminente, contendo estruturas rígidas ainda mais distintas na região inferior e equipada com cerdas médias na porção posterior e superior.

Câmara pilórica: com numerosas cerdas no teto e na parede, principalmente na porção inferior e posterior; válvula pilórica intestinal alongada; filtro pilórico largo, visivelmente especializado e complexo, ocupando toda porção inferior da câmara; várias cerdas enfileiradas na crista interampulária; rede ampulária funcional.

#### 4.4.3. Megalopa (Figura 18)

Não foi possível descrever o estômago deste estágio com mais detalhes, pois o único espécime obtido estava em processo de muda quando foi fixado. No

entanto, é possível verificar (Figura 18) a estrutura do moinho gástrico do megalopa dentro da nova cobertura do estômago do juvenil I.

#### 4.4.4. Juvenil I (Figura 19)

O estômago similar, em complexidade, ao do juvenil I de *L. siriboia*, com os ossículos do moinho gástrico totalmente formados e visivelmente calcificados; medindo cerca de 0,45mm.

Câmara cardíaca: distendida lateralmente; escova principal desenvolvida; ossículos do moinho gástrico completamente desenvolvidos e calcificados, assim como: zigocárdico (suportando os dentes laterais), urocárdico (suportando o forte dente medial), mesocárdico, pterocárdico, propilórico, exopilórico e pilórico; outros ossículos de suporte lateral estão presentes como pré-pectinal, pectinal (contendo os dentes acessórios), pós-pectinal, pena do pós-pectinal, lateral da válvula cárdio-pilórica e outros não tão distintos; válvula cárdio-pilórica forte e especializada contendo várias cerdas específicas em forma de ganchos plumosos na porção superior.

Câmara pilórica: comprimida lateralmente; com inúmeras cerdas no teto e nas porções anterior e posterior da câmara; válvula pilórica intestinal alongada; apresenta os ossículos pleuropilórico anterior, pleuropilórico mediano, pleuropilórico posterior, uropilórico, pré-ampulário, ampulário inferior e inferior pilórico anterior; filtro pilórico bem desenvolvido; crista interampulária com uma fileira de cerdas, rede ampulária bem complexa.

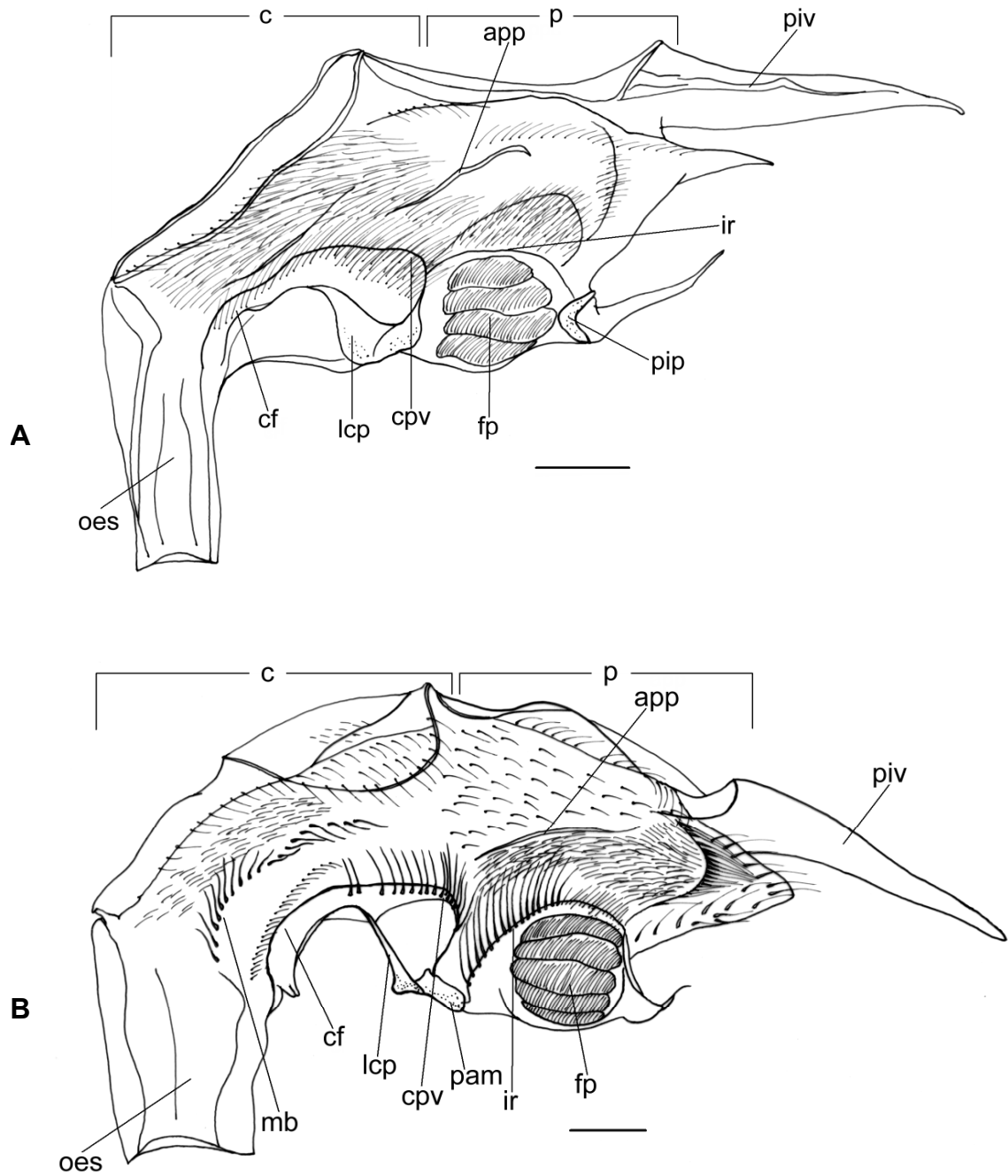


Figura 17. *Callichirus major*, estômagos das larvas em vista lateral (direita). **A** = zoea I; **B** = zoea IV (último estágio larval); barras de escala = 0,05mm.

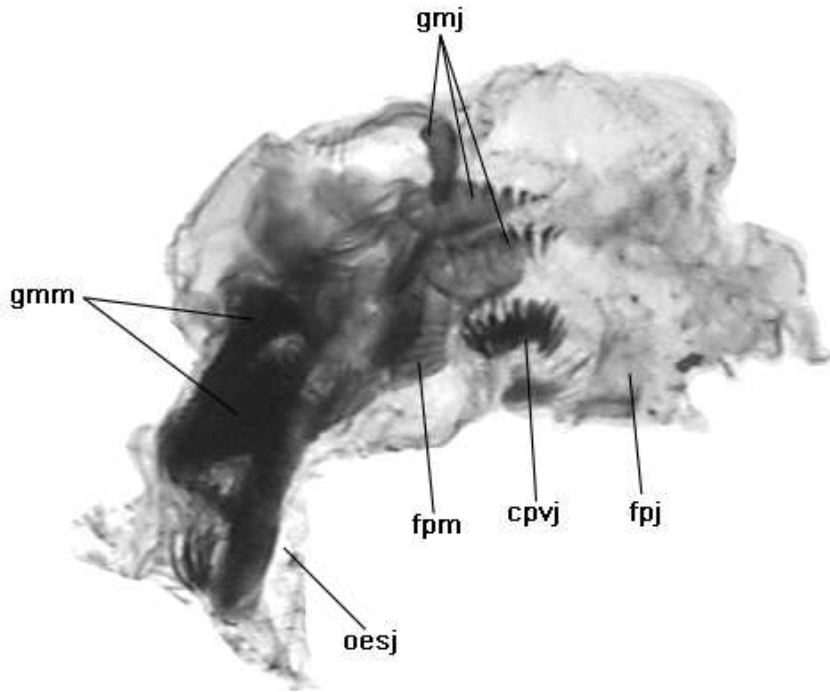


Figura 18. *Callichirus major*, fotomicrografia do estômago do megalopa em processo de muda. (cpvj = válvula cárdio pilórica do juvenil; fpj = filtro pilórico do juvenil; fpm = filtro pilórico do megalopa; gmj = moinho gástrico do juvenil; gmm = moinho gástrico do megalopa; oesj = esôfago do juvenil).

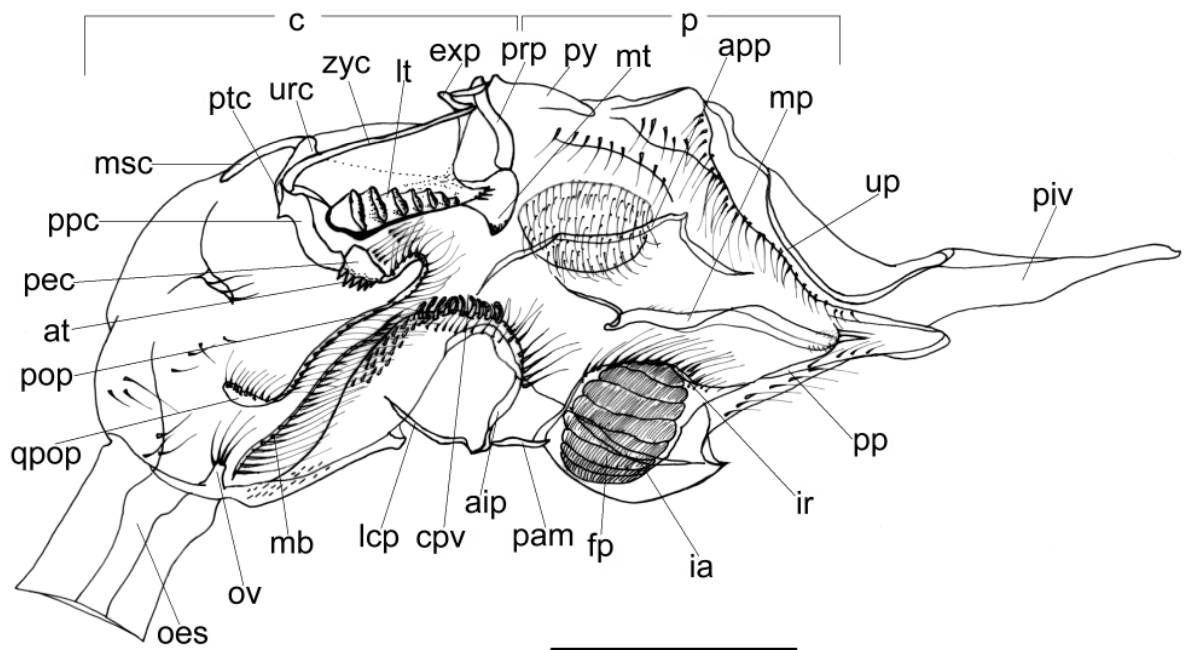


Figura 19. *Callichirus major*, estômago da pós-larva em vista lateral (direita); barra de escala = 0,2mm.

Os estômagos das larvas de *C. major* são morfologicamente muito mais especializados e funcionais quando comparados com aqueles das larvas do outro representante calianassídeo estudado (*L. siriboia*). No estágio zoea I, nota-se um excessivo número de cerdas e algumas estruturas rígidas, além do filtro pilórico completamente desenvolvido (Figura 17A). Estas características não são comumente encontradas em larvas de decápodes.

Verifica-se também que a estrutura do estômago se especializa ao longo do desenvolvimento larval, com o incremento de cerdas mais fortes na válvula cárdio-pilórica, na escova principal e na crista inter-ampulária (Figura 17B). O moinho gástrico não está presente nestas formas pelágicas.

O aparato alimentar externo dos três primeiros estágios larvais de *C. major* foram descritos por RODRIGUES (1976). Este autor relata que os apêndices bucais possuem cerdas e espinhos nos endópodos das maxímulas e maxilas e um grande número de cerdas nos maxilípedes. Estas estruturas funcionais também não são encontradas nos zoeae de *L. siriboia* (ABRUNHOSA et al., 2005). Portanto, sugere-se que exista uma grande diferença no comportamento alimentar entre as larvas dos camarões escavadores *C. major* e *L. siriboia*.

O grau de complexidade das estruturas alimentares externas (apêndices bucais) e internas (estômago) durante o desenvolvimento larval de *C. major* indica claramente que estas larvas estão aptas a processar alimento planctônico mais diversificado e que, provavelmente, não são capazes de ultrapassar o período larval sem comer.

O estômago do megalopa encontrava-se em processo de muda e, portanto, as estruturas internas tornaram-se difíceis de ser visualizadas. No entanto, é possível notar que após a metamorfose de larva para megalopa o estômago possui moinho gástrico (Figura 18). Isto indica que o megalopa de *C. major* é capaz de processar partículas duras de alimento no tubo digestivo.

Após a muda para o estágio juvenil I, o estômago do *C. major* (Figura 19) apresenta-se morfologicamente similar ao do *L. siriboia*. Este fato sugere que o tipo de alimentação e o comportamento alimentar destas espécies sejam possivelmente os mesmos, já que a partir desta fase eles se tornam predominantemente bentônicos e devem compartilhar o mesmo substrato composto por sedimento arenoso.

#### **4.5. Estômagos das larvas e da pós-larva de *Petrolisthes armatus***

##### 4.5.1. Zoea I (Figura 20A)

Estômago simples, quitinoso, desprovido de estruturas rígidas e mede cerca de 0,22 mm.

Câmara cardíaca: mais estreita e longa que a câmara pilórica; numerosas cerdas finas e curtas na base do assoalho; parede apresentando várias cerdas médias ao longo da câmara; válvula cárdio-pilórica pouco proeminente e armada com fortes cerdas cilíndricas na porção posterior.

Câmara pilórica: com cerdas reduzidas ao longo da parede pilórica; apresenta muitas cerdas longas na porção posterior do teto; filtro pilórico largo,

desenvolvido e ocupando toda a porção inferior da câmara; numerosas cerdas na crista interampulária; rede ampulária complexa e funcional.

#### 4.5.2. Zoea II (Figura 20B)

Estômago com incremento de cerdas comparado ao estágio anterior, porém similar em grau de complexidade; nenhuma estrutura rígida foi verificada e mede aproximadamente 0,30 mm.

Câmara cardíaca: alargando-se em direção à câmara pilórica; apresenta disposição das cerdas similar ao estágio anterior; válvula cárdio-pilórica um pouco mais armada de cerdas na porção posterior.

Câmara pilórica: larga, apresentando cerdas alongadas e médias no teto e na porção posterior; filtro pilórico largo, visivelmente especializado e ocupando toda porção inferior da câmara; várias cerdas enfileiradas na crista interampulária; rede ampulária complexa e funcional.

#### 4.5.3. Megalopa (Figura 21A)

Medindo 0,26 mm, este estômago possui moinho gástrico, válvula esofagal e outros ossículos. Alguns destes não estão completamente formados, mas os dentes laterais e medial são bem desenvolvidos.

Câmara cardíaca: alargada lateralmente (cerca de duas vezes mais larga que a câmara pilórica); quase inclinada verticalmente; parede com poucas cerdas; válvula cárdio-pilórica robusta, com cerdas pequenas e firmes na porção superior; ossículos do moinho gástrico presentes, tais como: mesocardíaco, pterocardíaco, zigocardíaco (sustentando os dentes laterais), uocardíaco (suportando o dente

medial), propilórico, exopilórico e pilórico; outros ossículos de suporte lateral também aparecem, como pré-pectinal, pectinal (exibindo os dentes acessórios em forma de espinhos), anterior da válvula cárdio-pilórica e subdentado.

Câmara pilórica: com cerdas pequenas e finas preenchendo o teto pilórico; parede quase desprovida de cerdas; apresenta os ossículos mesopilórico posterior, pleuropilórico anterior, pleuropilórico mediano, inferior pilórico posterior e uropilórico; filtro pilórico bem desenvolvido; crista interampulária com um tufo de cerdas, rede ampulária bem complexa.

#### 4.5.4. Juvenil I (Figura 21B)

O estômago apresenta forma similar ao do estágio anterior, com os ossículos do moinho gástrico mais calcificados e medindo cerca de 0,33 mm.

Câmara cardíaca: alargada lateralmente (cerca de duas vezes mais larga que a câmara pilórica); válvula cárdio-pilórica especializada possuindo cerdas firmes na porção superior. Os ossículos zigocárdico e urocárdico suportam dentes ainda mais distintos e aptos aos processos mastigatórios. Os demais ossículos são similares àqueles encontrados no megalopa.

Câmara pilórica: com cerdas finas preenchendo a porção posterior; filtro pilórico desenvolvido e funcional; crista interampulária com um tufo de cerdas anteriormente. Os ossículos inferior pilórico anterior e pleuropilórico posterior estão presentes, e o ossículo inferior pilórico posterior encontra-se modificado; os demais ossículos não sofreram grandes modificações.

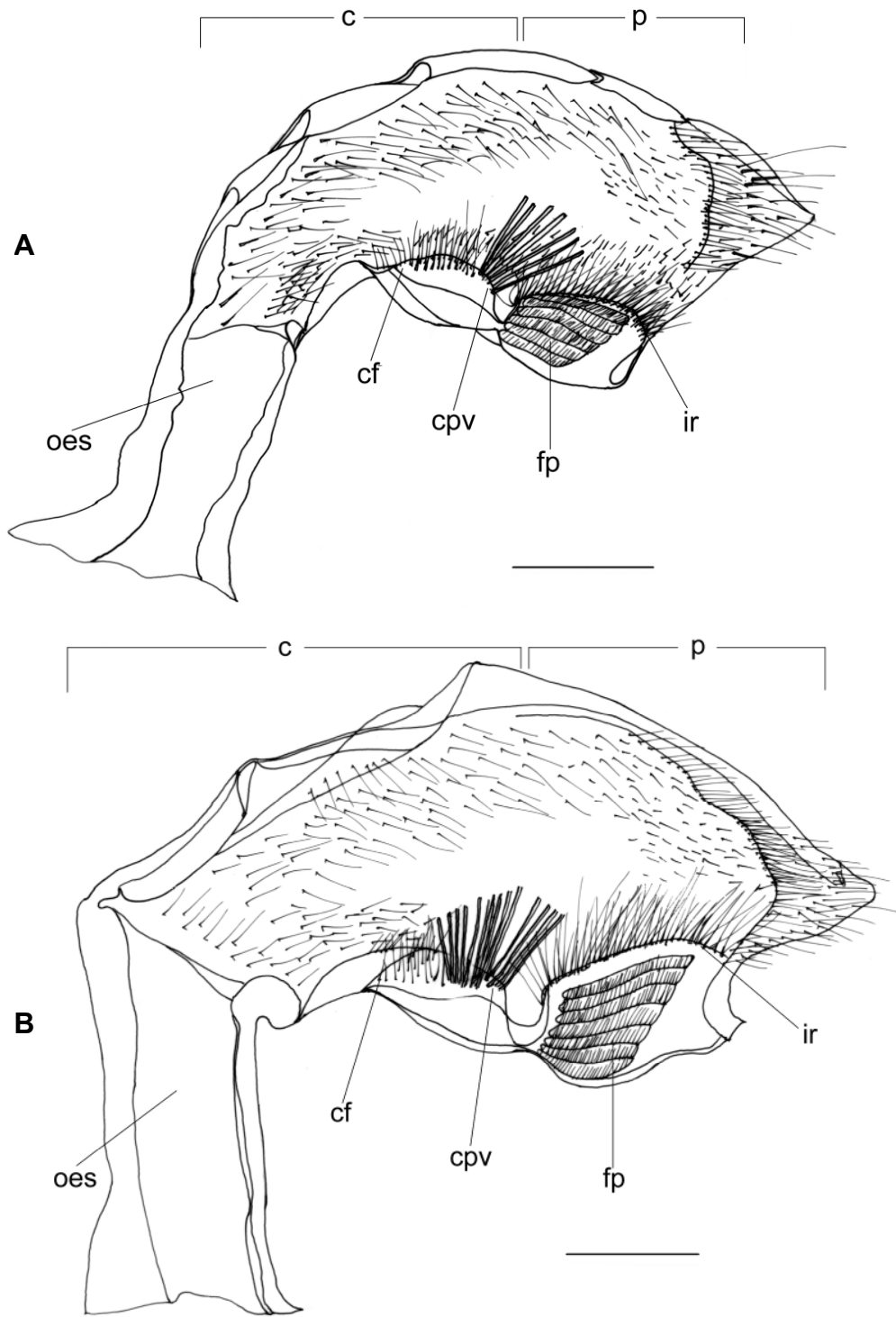


Figura 20. *Petrolisthes armatus*, estômagos das larvas em vista lateral (direita). **A** = zoea I; **B** = zoea II (último estágio larval); barras de escala = 0,05mm.

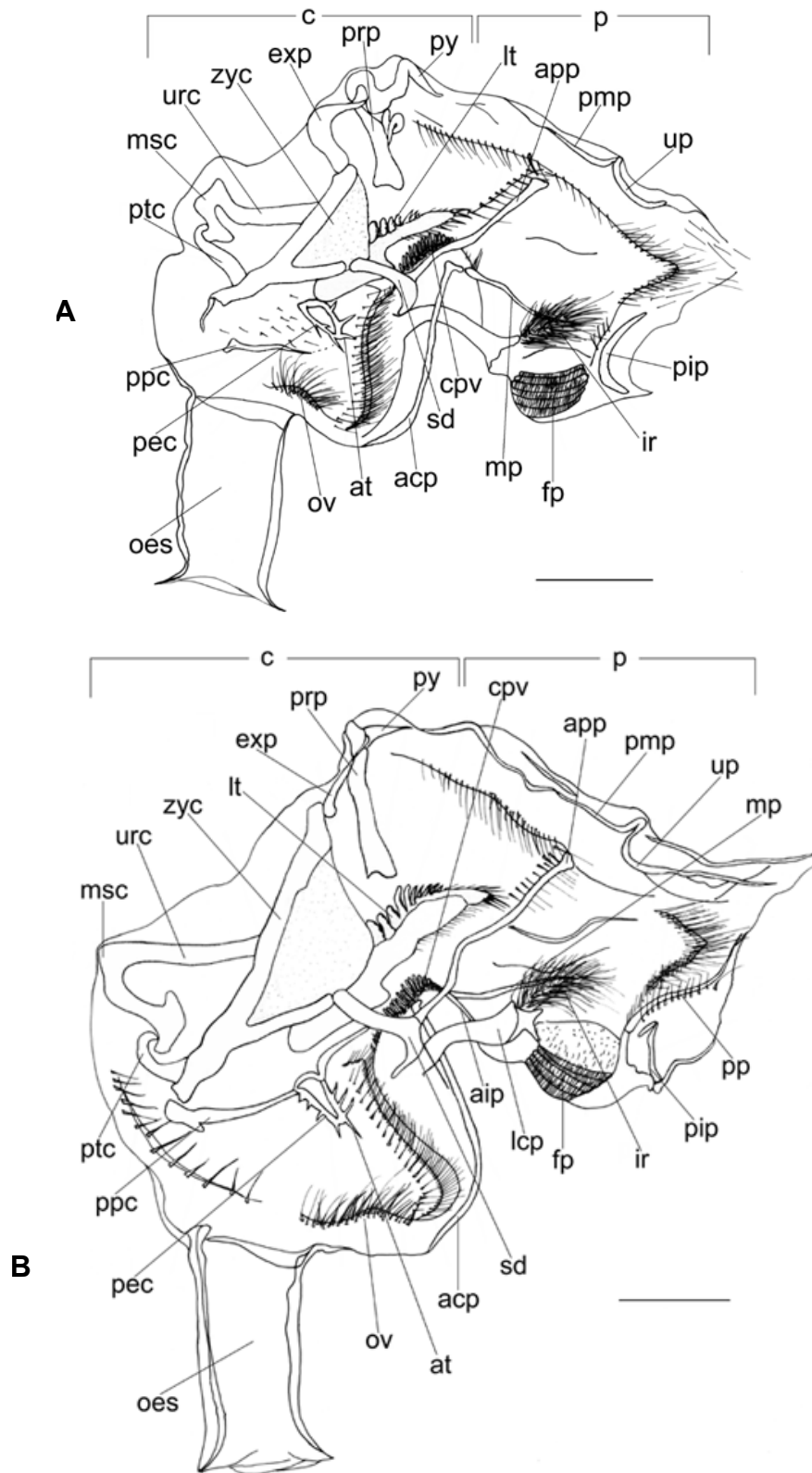


Figura 21. *Petrolisthes armatus*, estômagos do megalopa e pós-larva em vista lateral (direita). **A** = megalopa; **B** = juvenil I; barras de escala = 0,05mm.

As características morfológicas encontradas nos estômagos do zoea I e II de *P. armatus* mostram que há pouca mudança estrutural ao longo do desenvolvimento larval (Figura 20). No entanto, a disposição e a quantidade de cerdas nas paredes e na válvula cárdio-pilórica, bem como um filtro pilórico desenvolvido, evidenciam o alto grau de funcionalidade destes estômagos.

GORE (1970; 1972) descreveu e ilustrou os apêndices bucais de *P. armatus*, sendo possível notar, em seus trabalhos, que estas estruturas são claramente funcionais com numerosas cerdas em cada apêndice. Estas informações complementam as da presente pesquisa e indicam que as larvas de *P. armatus* estão aptas a se alimentar de partículas flexíveis, como náuplio de *Artemia*, rotíferos ou microalgas. Isso coincide com aqueles trabalhos realizados para larvas de outros decápodes (FACTOR, 1989; NISHIDA et al., 1990; ABRUNHOSA; KITAKA, 1997a, b; ABRUNHOSA; MELO, 2002; ABRUNHOSA et al., 2003).

Após a metamorfose para o estágio megalopa ocorre uma grande alteração na morfologia do estômago, quando aparecem os ossículos do moinho gástrico exibindo os dentes laterais e medial bastante funcionais (Figura 21A). Segundo GORE (1970; 1972), este estágio também apresenta os apêndices bucais bem desenvolvidos e habilitados para a captura e apreensão de presas mais complexas. Estes fatos sugerem que o estágio megalopa pode variar sua dieta em busca de partículas alimentares maiores e mais apropriadas para o seu desenvolvimento.

Além destes caracteres estruturais, no cultivo, os megalopas manifestaram comportamento canibalístico no início deste estágio. Logo, todas estas

informações revelam que o megalopa de *P. armatus* necessita de fontes externas de alimento para suprir seus requerimentos nutricionais e conseqüentemente realizar a muda para o estágio juvenil.

Por outro lado, evidência de estágio transitório lecitotrófico tem sido relatado para caranguejos anomuros pertencentes ao gênero *Paralithodes* (ABRUNHOSA, 1997; ABRUNHOSA; KITAKA, 1997a, b). Estes autores descreveram e ilustraram mandíbulas reduzidas e descalcificadas, redução do número de cerdas nos apêndices bucais e um estômago pobremente desenvolvido e sem moinho gástrico. Assim, sugeriu-se que este estágio se abstém de alimentação, o que foi confirmado em larvicultura experimental, onde os estágios juvenis foram obtidos com baixas taxas de mortalidade, quando os estágios transitórios não foram alimentados.

A abstenção de comportamento alimentar apresentada pelos caranguejos anomuros pode estar associada a estratégias de vida de alguns estágios dentro de diferentes grupos ou espécies. Infelizmente, informações precisas sobre o hábito alimentar das larvas de crustáceos anomuros são muito escassas e mais estudos sobre morfologia funcional destes animais precisam ser feitos.

O estômago do primeiro estágio juvenil de *P. armatus* se mostrou completamente calcificado e especializado, com moinho gástrico mais complexo que o do estágio anterior e câmara pilórica com diversos ossículos (Figura 21B). Nota-se que neste estágio o estômago apresenta formato bastante similar ao do juvenil I dos caranguejos rei do Pacífico Norte *Paralithodes camtschaticus*, *P. brevipes* e *P. platypus*, descritos por ABRUNHOSA (1997); ABRUNHOSA; KITAKA (1997a).

Estes fatos indicam que os juvenis de *P. armatus* são certamente capazes de processar grandes quantidades de diversos tipos de alimentos os quais são encontrados no ambiente bentônico, como poliquetas, moluscos etc.

#### **4.6. Estômagos das larvas e da pós-larva de *Sesarma curacaoense***

##### **4.6.1. Zoea I (Figura 22A)**

Estômago simples, quitinoso, desprovido de estruturas rígidas e medindo cerca de 0,15 mm.

Câmara cardíaca: comprimento equivalente à câmara pilórica; numerosas cerdas finas na base do assoalho; parede quase desprovida de cerdas; válvula cárdio-pilórica arredondada e robusta, com fortes cerdas cilíndricas na porção posterior.

Câmara pilórica: com finas cerdas na porção posterior do teto; filtro pilórico em forma de colméia, ocupando toda porção inferior da câmara, rede ampulária incompletamente desenvolvida, crista interampulária com fileira de cerdas alongadas.

##### **4.6.2. Zoea II (Figura 22B)**

Estômago mais complexo que o do estágio anterior, desprovido de estruturas rígidas e medindo cerca de 0,25 mm.

Câmara cardíaca: assoalho com fileira de cerdas alongadas e finas; parede levemente enrugada e com poucas cerdas na porção anterior; válvula cárdio-

pilórica arredondada, larga e armada com fortes cerdas cilíndricas na porção posterior.

Câmara pilórica: cerca de 2/3 do comprimento da câmara cardíaca; com finas cerdas na porção posterior do teto; filtro pilórico especializado, ocupando toda a porção inferior da câmara; rede ampulária visivelmente desenvolvida e funcional, crista interampulária com fileiras de cerdas alongadas e médias.

#### 4.6.3. Megalopa (Figura 23A)

Estômago com moinho gástrico desenvolvido, válvula esofagal e outras estruturas rígidas, e medindo aproximadamente 0,38 mm.

Câmara cardíaca: alargada dorso-lateralmente pelos ossículos do moinho gástrico; o assoalho apresenta-se verticalmente; válvula cárdio-pilórica especializada possuindo muitas cerdas na porção superior. Todos os ossículos do moinho gástrico estão presentes, tais como: mesocardíaco, pterocardíaco, zigocardíaco (sustentando os dentes laterais), urocardíaco (suportando o dente medial), propilórico, exopilórico e pilórico. Outros ossículos também são encontrados como: pré-pectinal, pectinal, pós-pectinal, subdentado, lateral cardíaco inferior e lateral da válvula cárdio-pilórica.

Câmara pilórica: comprimida lateralmente; com finas cerdas na porção posterior do teto logo abaixo do ossículo uropilórico; filtro pilórico especializado com a rede ampulária bem desenvolvida e funcional; crista interampulária com fileiras de cerdas alongadas. Alguns ossículos importantes estão presentes, tais como: pleuropilórico anterior, pleuropilórico posterior; pleuropilórico mediano;

inferior pilórico anterior, pré-ampulário, ampulário inferior e inferior pilórico posterior.

#### 4.6.4. Juvenil I (Figura 23B)

Estômago ainda mais especializado que o do estágio megalopa, medindo cerca de 0,60 mm.

Câmara cardíaca: forma similar à do estágio anterior; moinho gástrico mostrando ossículos completamente desenvolvidos e articulados entre si; válvula cárdio-pilórica especializada possuindo várias cerdas na porção superior. Os ossículos zigocárdico e urocárdico suportam dentes ainda mais distintos e aptos aos processos mastigatórios. Os ossículos pré-pectinal e pectinal exibem dentes acessórios em forma de espinhos; os demais ossículos são similares àqueles encontrados no megalopa.

Câmara pilórica: similar ao estágio anterior; com mais cerdas na porção posterior do teto logo abaixo do ossículo uropilórico; filtro pilórico com a rede ampulária bem desenvolvida e funcional; crista interampulária com fileiras de cerdas alongadas. Os ossículos pleuropilórico anterior, pleuropilórico posterior, pleuropilórico mediano e supra-ampulário anterior encontram-se mais distintos; os demais ossículos não sofreram modificações.

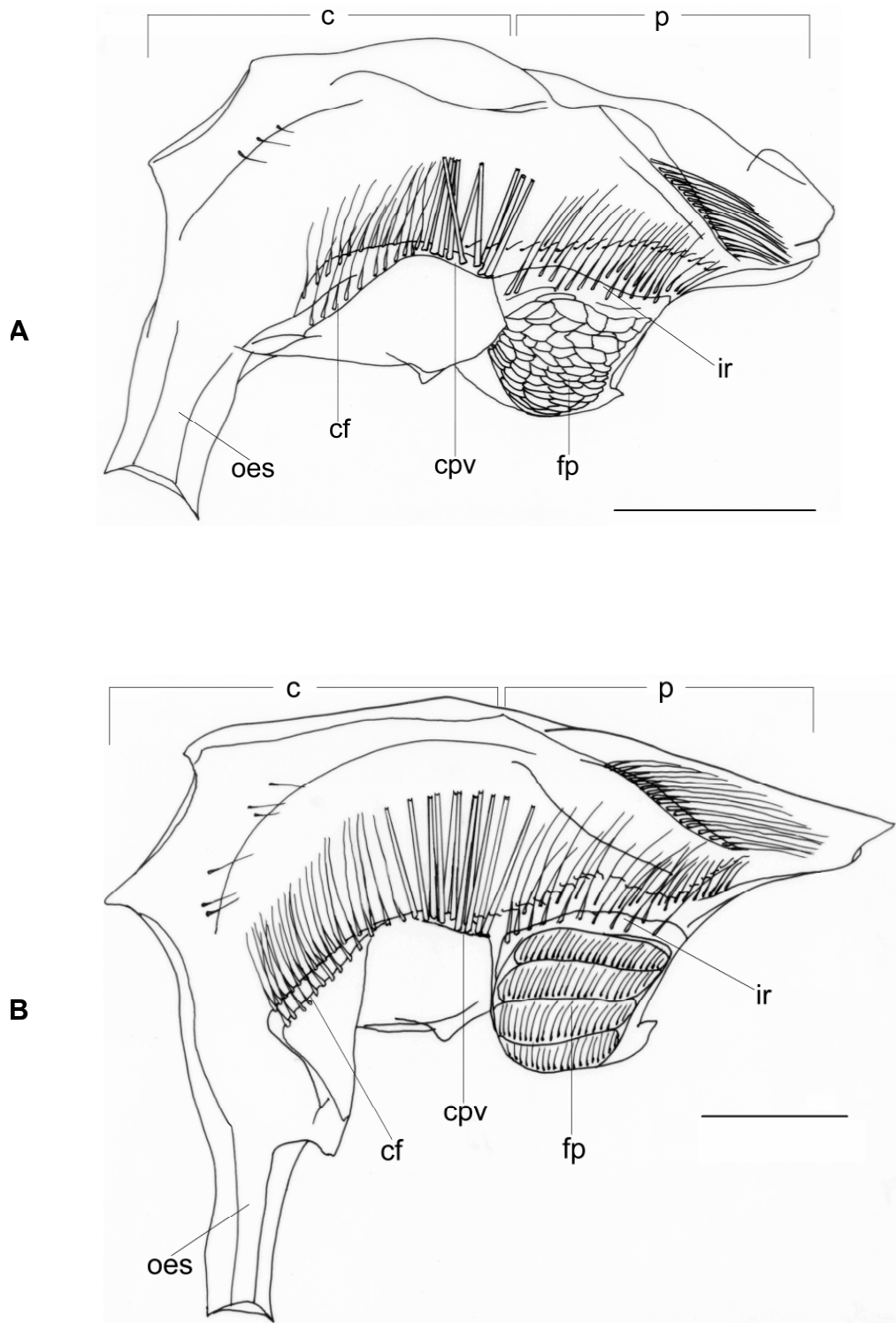


Figura 22. *Sesarma curacaoense*, estômagos das larvas em vista lateral (direita).

**A** = zoea I; **B** = zoea II; barras de escala = 0,05mm.

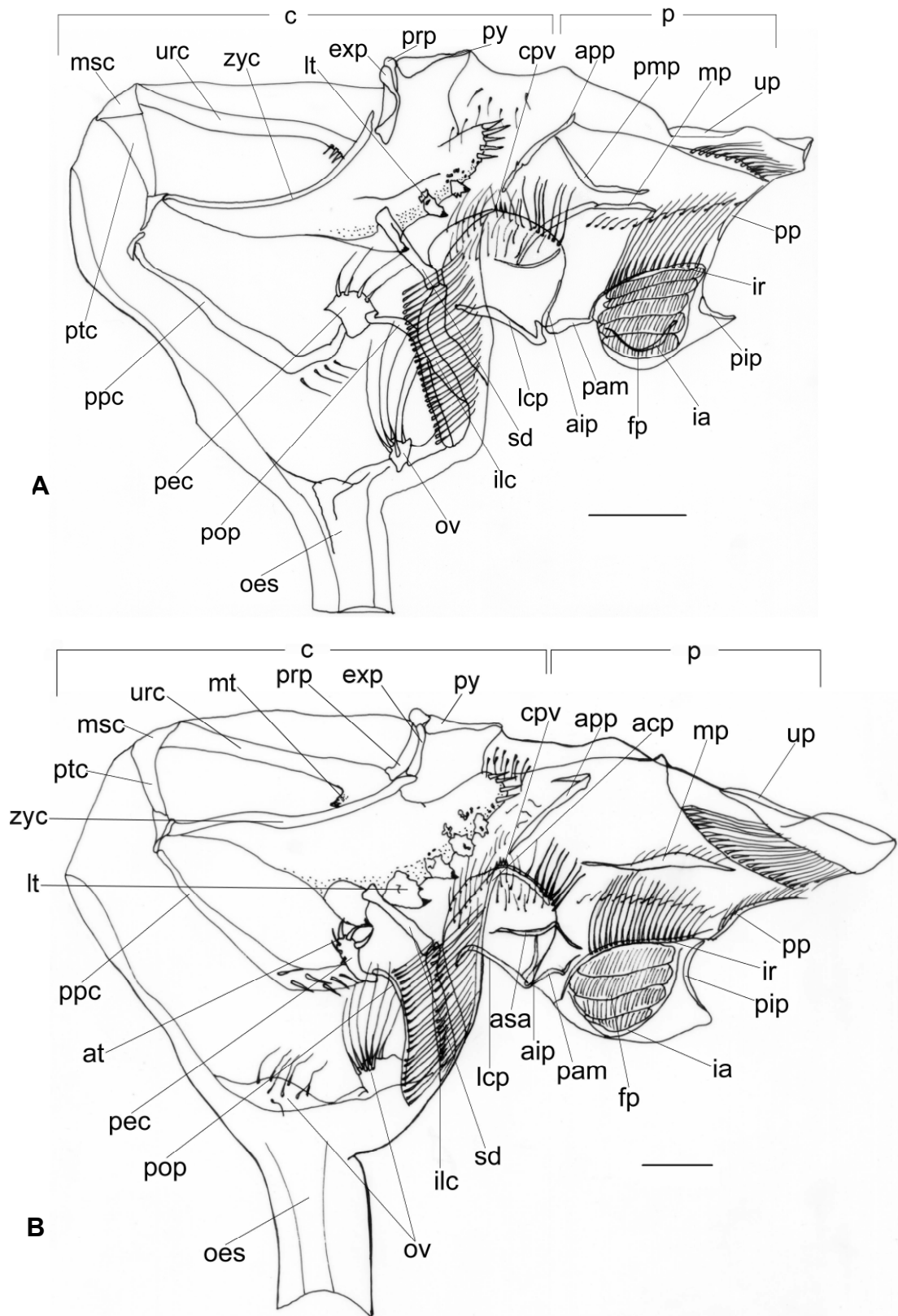


Figura 23. *Sesarma curacaoense*, estômagos do megalopa e pós-larva em vista lateral (direita). **A** = megalopa; **B** = juvenil I; barras de escala = 0,05mm.

A morfologia observada no estômago do zoea I de *S. curacaoense* é simples, mas provida de cerdas específicas e um filtro pilórico aparentemente funcional (Figura 22A). De acordo com ANGER et al. (1995), estas larvas também possuem apêndices bucais desenvolvidos e funcionais (exceto o terceiro maxilípede).

Isto sugere que a primeira larva está adaptada a comer partículas de alimento mole como náuplios recém eclodidos de *Artemia*, rotíferos, microalgas etc. Por outro lado, o zoea I de *S. curacaoense* alcança o segundo e o último estágios larvais sem comer. Este fato pode ser explicado devido à grande quantidade de reserva de gordura localizada no hepatopâncreas, a qual é suficiente para suprir as necessidades energéticas durante o primeiro estágio larval (ANGER, 1995).

O estômago do zoea II não possui moinho gástrico. No entanto o grau de especialização é observado pelo incremento de cerdas, principalmente na válvula cárdio-pilórica e na complexidade do filtro pilórico (Figura 22B). Assim, fortemente sugere que o estômago dos zoeae não possui a função de moer, mas de misturar alimento com enzimas. Este fato coincide com aqueles trabalhos publicados para larvas de Palinuridae e outros decápodes (FACTOR, 1989; NISHIDA et al., 1990; ABRUNHOSA; KITAKA, 1997a, b; ABRUNHOSA; MELO, 2002; ABRUNHOSA et al., 2003). Portanto não é recomendado o uso de partículas duras de alimento durante o cultivo larval de *S. curacaoense*.

ANGER (1995) observou uma resistência à inanição durante o período larval de *S. curacaoense* e afirmou que estas larvas apresentam comportamento lecitotrófico facultativo. Os estômagos funcionais encontrados nos estágios zoea I

e II de *S. curacaoense* ajudam a corroborar essas observações, uma vez que, quando o alimento estiver disponível estas larvas deverão comer e acumular reservas energéticas adicionais para garantir o sucesso na metamorfose, bem como para se precaver de condições de baixa produção de alimento no ambiente durante a transição para a vida bentônica.

Após a metamorfose para o megalopa, não ocorrem grandes mudanças morfológicas nos apêndices bucais de *S. curacaoense* (ANGER et al., 1995), porém a morfologia do estômago torna-se substancialmente complexa, com o aparecimento do moinho gástrico exibindo dentes laterais e medial bem desenvolvidos (Figura 23A). A presença destas estruturas indica que o estágio megalopa está habilitado a diversificar sua dieta e incorporar partículas mais duras de alimento. Observações similares foram reportadas para outros caranguejos braquiúros (SHINKARENKO, 1979; FACTOR, 1982; MINAGAWA; TAKASHIMA, 1994; ABRUNHOSA et al., 2003).

O grupo daqueles indivíduos submetidos à inanição apresentou comportamento canibalístico durante o início do estágio megalopa. Estes resultados coincidem com as observações de ANGER (1995), já que nenhum megalopa conseguiu atingir a muda para o estágio juvenil sem alimentação. Isto indica que o megalopa de *S. curacaoense* é um estágio transitório que precisa comer para se desenvolver.

O estômago do primeiro estágio juvenil possui os dentes laterais e medial do moinho gástrico mais especializados que os do estágio anterior (Figura 23B) e exibe uma conformação similar àquelas dos estômagos dos caranguejos braquiúros adultos descritos na literatura (MEISS; NORMAN, 1977; SKILLETER;

ANDERSON, 1986; MARTIN et al., 1998; BRÖSING et al., 2002). Desta maneira, é possível acreditar que o primeiro juvenil de *S. curacaoense* é capaz de processar uma grande quantidade de alimentos moles e duros, os quais são encontrados no ambiente bentônico.

#### **4.7. Estômagos das larvas e da pós-larva de *Sesarma rectum***

##### 4.7.1. Zoea I (Figura 24A)

Estômago simples, quitinoso, morfologicamente semelhante ao do estágio correspondente para *S. curacaoense*, porém maior, medindo cerca de 0,25 mm.

Câmara cardíaca: com numerosas cerdas finas na base do assoalho; parede desprovida de cerdas; válvula cárdio-pilórica arredondada e robusta, com fortes cerdas cilíndricas na porção posterior.

Câmara pilórica: com finas cerdas na porção posterior do teto; filtro pilórico em forma de colméia, ocupando toda a porção inferior da câmara, rede ampulária incompletamente desenvolvida, crista interampulária com fileira de cerdas alongadas.

##### 4.7.2. Zoea III (Figura 24B)

Estômago mais desenvolvido que o do estágio zoea I, mas de tamanho quase similar com 0,26 mm e desprovido de estruturas rígidas.

Câmara cardíaca: assoalho com fileira de cerdas alongadas e finas; parede levemente enrugada e com algumas cerdas na porção anterior; válvula cárdio-

pilórica arredondada, larga e armada com fortes cerdas cilíndricas na porção posterior.

Câmara pilórica: com finas cerdas na porção posterior do teto; filtro pilórico especializado e complexo, ocupando toda porção inferior da câmara; rede ampulária visivelmente desenvolvida e funcional, crista interampulária com fileiras de cerdas alongadas e médias.

#### 4.7.3. Megalopa (Figura 25A)

Estômago com os ossículos do moinho gástrico, válvula esofagal e outras estruturas rígidas. Apresenta morfologia semelhante a do estágio correspondente para *S. curacaoense*, porém mede aproximadamente 0,42 mm.

Câmara cardíaca: alargada dorso-lateralmente pelos ossículos do moinho gástrico; o assoalho apresenta-se verticalmente; válvula cárdio-pilórica especializada e robusta. Os ossículos do moinho gástrico estão presentes, assim como: mesocardíaco, pterocardíaco, zigocardíaco (sustentando os dentes laterais), urocardíaco (suportando o dente medial), propilórico, exopilórico e pilórico. Outros ossículos também são encontrados como: pré-pectinal, pectinal, pós-pectinal, subdentado, lateral cardíaco inferior, lateral da válvula cárdio-pilórica e supra-ampulário anterior.

Câmara pilórica: comprimida lateralmente; com finas cerdas na porção posterior do teto; filtro pilórico especializado com a rede ampulária bem desenvolvida e funcional; crista interampulária com fileiras de cerdas alongadas. Alguns ossículos importantes estão presentes, tais como: pleuropilórico anterior,

pleuropilórico posterior, pleuropilórico mediano, pré-ampulário e inferior pilórico posterior.

#### 4.7.4. Juvenil I (Figura 25B)

Estômago ainda mais especializado que o do estágio megalopa, medindo cerca de 0,54 mm.

Câmara cardíaca: com moinho gástrico exibindo um conjunto de ossículos completamente desenvolvidos e articulados entre si; válvula cárdio-pilórica especializada possuindo alguns dentículos e várias cerdas na porção superior. Os ossículos zigocárdico e urocárdico suportam dentes ainda mais distintos e aptos aos processos mastigatórios. Os ossículos pré-pectinal e pectinal exibem os dentes acessórios em forma de espinhos; a pena do ossículo pós-pectinal está presente; os demais ossículos são similares àqueles encontrados no megalopa.

Câmara pilórica: similar ao estágio anterior; com cerdas na porção posterior do teto; filtro pilórico com a rede ampulária bem desenvolvida e funcional; crista interampulária com uma fileira de cerdas. O ossículo inferior pilórico anterior e uropilórico estão presentes; os demais ossículos não sofreram grandes alterações morfológicas.

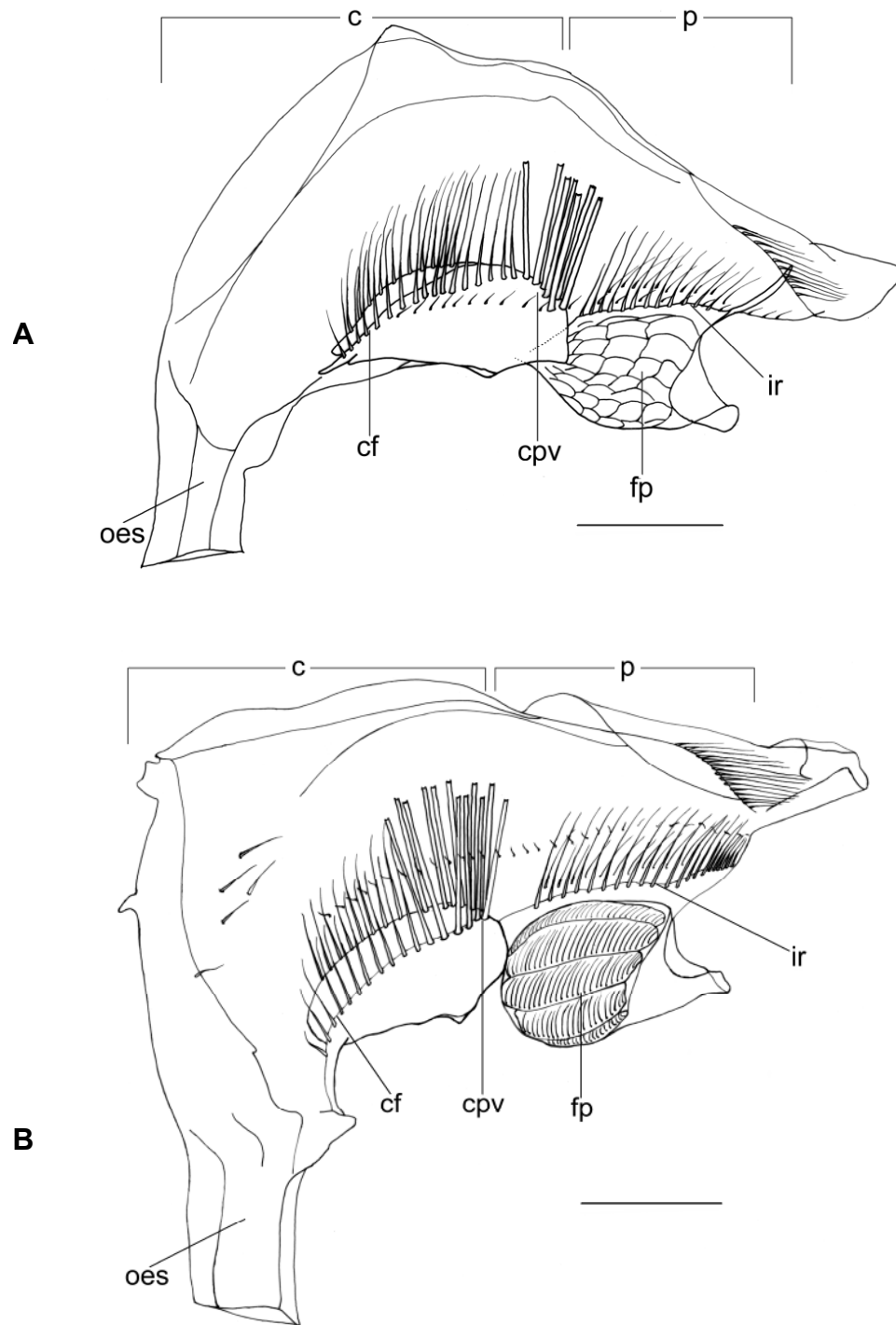


Figura 24. *Sesarma rectum*, estômagos das larvas em vista lateral (direita). **A** = zoea I; **B** = zoea III (último estágio larval); barras de escala = 0,05mm.

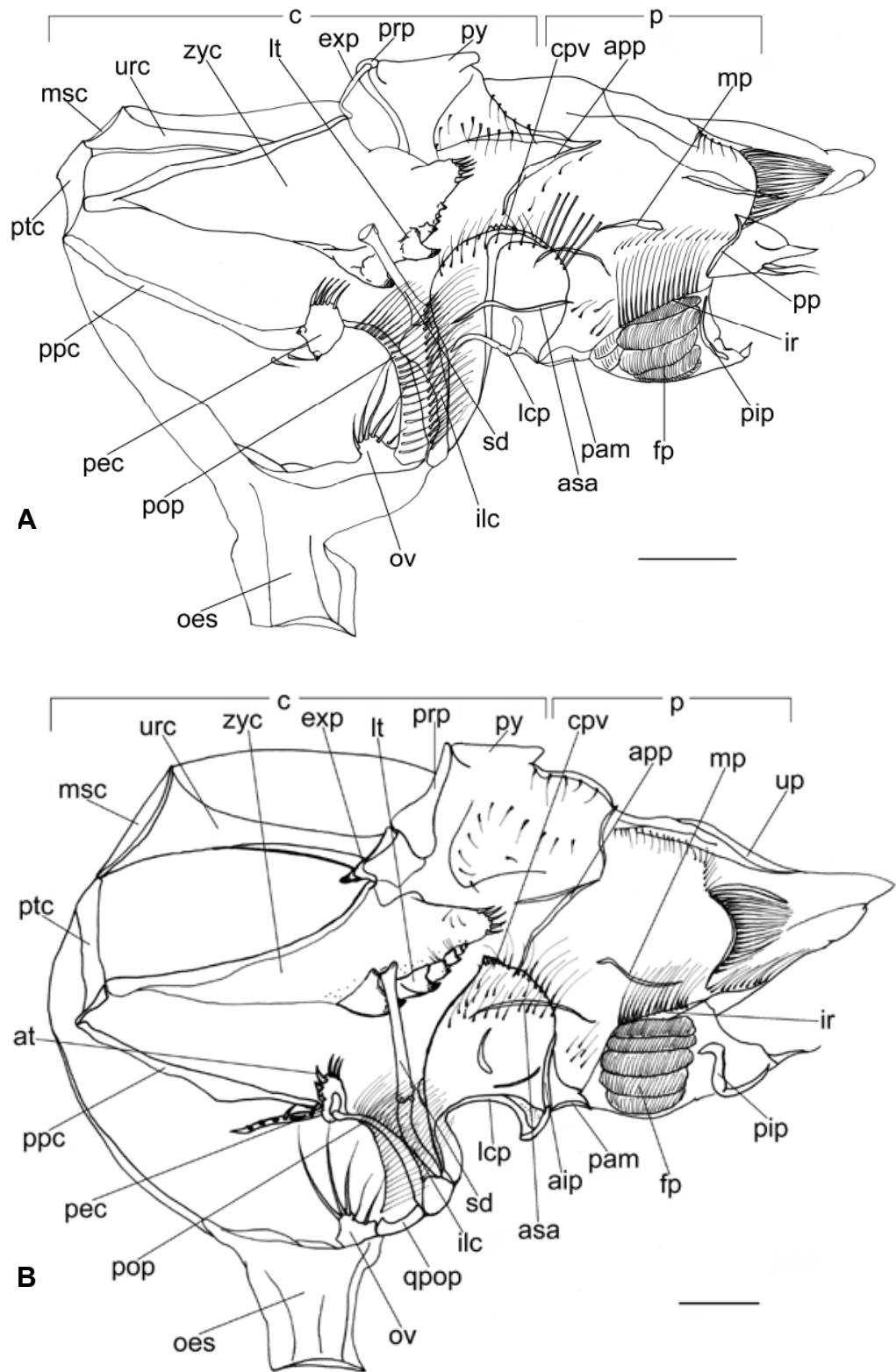


Figura 25. *Sesarma rectum*, estômagos do megalopa e pós-larva em vista lateral (direita). **A** = megalopa; **B** = juvenil I; barras de escala = 0,05mm.

As larvas de *S. rectum* parecem estar aptas a se alimentar desde o primeiro até o último estágio larval, pois apesar da simplicidade do filtro pilórico, a morfologia do estômago do zoea I revela estruturas funcionais para tal fim (Figura 24A). No último estágio larval (zoea III), a habilidade de processar pequenas partículas de alimento deve aumentar, pois se nota um incremento no tamanho do estômago e no número de cerdas (Figura 24B). Estes fatos coincidem com os trabalhos realizados para larvas de caranguejos *Brachyura* (SHINKARENKO, 1979; FACTOR, 1982; MINAGAWA; TAKASHIMA, 1994; ABRUNHOSA et al., 2003).

FRANSOZO; HEBLING (1986), em estudo morfológico-descritivo das larvas de *S. rectum*, verificaram que ocorre aumento e especialização na estrutura dos apêndices bucais destas larvas ao longo de seu desenvolvimento, quando se nota a presença de cerdas e espinhos nos endópodos das maxilas e maxilípedes. Estes fatos juntamente com os dados da presente pesquisa mostram que a estrutura e função dos apêndices bucais e do estômago sugerem que pequenas partículas de matéria orgânica suspensas, as quais não precisem ser mastigadas nem moídas, sejam o alimento mais apropriado para os zoeae de *S. rectum*.

O estômago do megalopa de *S. rectum* sofre uma mudança morfológica abrupta após a metamorfose. É possível notar a grande e complexa estrutura do moinho gástrico com os dentes laterais e medial fortes e calcificados, assim como outros ossículos importantes do estômago (Figura 25A). A presença destas estruturas indica que eles podem se alimentar de partículas duras de alimento. Observações similares foram relatadas por ABRUNHOSA et al. (2003) para a espécie *Ucides cordatus*.

FRANSOZO; HEBLING (1986) também verificaram que as mandíbulas dos megalopas são providas de uma lâmina cortante bem quitinizada, assim como maxilas e maxilípedes bem setosos e desenvolvidos. A capacidade de cortar das mandíbulas e de mastigar do estômago indica que pequenos organismos bentônicos, como moluscos e pequenos crustáceos, podem ser provavelmente comidos pelos megalopas de *S. rectum* usando as fortes mandíbulas e os dentes bem desenvolvidos do estômago.

O estômago do juvenil I de *S. rectum* possui os dentes laterais e medial do moinho gástrico ainda mais especializados que os do megalopa (Figura 25B) e assemelha-se aos dos caranguejos braquiúros adultos descritos na literatura (MEISS; NORMAN, 1977; SKILLETER; ANDERSON, 1986; MARTIN et al., 1998; BRÖSING et al., 2002). Isto sugere que os primeiros juvenis destes caranguejos devem habitar os mesmos substratos que os dos seus pais, sendo capazes de se alimentarem de uma rica dieta compreendendo alimentos moles e duros, os quais são comumente encontrados no ambiente bentônico.

#### **4.8. Análise comparativa dos estômagos das larvas e pós-larvas dos Decapoda**

O estômago das larvas dos crustáceos decápodes tem a função de misturar partículas de alimento bem pequenas e flexíveis com enzimas digestivas (NISHIDA et al., 1990). No entanto, a armação estrutural deste importante órgão se mostra bastante diversificada entre as larvas das mais diferentes espécies deste grupo.

FACTOR (1989) sugeriu, através de evidências limitadas, que o desenvolvimento das estruturas internas dos decápodes seguiu uma tendência morfológica para cada infra-ordem. Este estudo resultou em várias conclusões preliminares a respeito da ontogênese das estruturas alimentares dos Decapoda.

Trabalhos descritivos posteriores a FACTOR (1989), incluindo a presente pesquisa, admitiram novas revelações acerca da morfologia do estômago nos diferentes estágios larvais e pós-larvais dos crustáceos decápodes. Estas investigações têm mostrado que de fato existem padrões estruturais distintos para determinados níveis taxonômicos, porém esses padrões são encontrados em níveis mais inferiores como gênero ou espécies.

A ontogenia comparativa da estrutura do estômago será discutida a seguir para as diversas larvas e pós-larvas dos crustáceos decápodes, descritos até a presente data, dentro de cada infra-ordem de acordo com FACTOR (1989).

#### 4.8.1. Penaeidea

Informações sobre estes camarões compreendem as espécies *L. setiferus* (LOVETT; FELDER, 1989) e *L. vannamei*, as quais apresentam similaridades morfológicas bem evidentes nos estômagos ao longo dos estágios misis e juvenil. No entanto, nos protozoeae de *L. vannamei* existe maior concentração de cerdas funcionais, enquanto que estas são ausentes no estômago de *L. setiferus*. Contudo, ambas espécies apresentam moinho gástrico pouco desenvolvido no primeiro estágio juvenil.

#### 4.8.2. Caridea

*Palaemonetes varians* e *Crangon septemspinosa* possuem estômagos aparentemente iguais nos últimos estágios zoeae e juvenil I (LE ROUX, 1971; REGNAULT, 1972), porém em *Macrobrachium rosenbergii* as estruturas correspondentes são ainda mais setosas e especializadas no juvenil I (ABRUNHOSA; MELO, 2002). No entanto, as três espécies não apresentam moinho gástrico, mesmo após a metamorfose para o juvenil.

#### 4.8.3. Palinuridea

As lagostas dos gêneros *Jasus* e *Panulirus* (Palinuridae) e *Ibacus* (Scyllaridae) apresentam morfologias similares nos estômagos dos primeiros filosomas (filtro pilórico e válvula cárdio-pilórica ausentes; cerdas e escovas presentes). No entanto, nos últimos estágios larvais de *J. edwardsii* e *J. verreauxi*, os estômagos exibem filtro pilórico e válvula cárdio-pilórica mais desenvolvidas, quando comparadas com as demais lagostas palinurídeas (NISHIDA et al., 1990; WOLFE; FELGENHAUER, 1991; MIKAMI et al., 1994; MIKAMI; TAKASHIMA, 1993, 1994; LEMMENS; KNOTT, 1994; MACMILLAN et al., 1997; JOHNSTON; RITAR, 2001; COX; JOHNSTON, 2004).

Por outro lado, tem sido relatado que os estágios transitórios (puerulus/nisto) de lagostas palinurídeas e cilarídeas possuem estômagos similares, pobremente desenvolvidos e sem moinho gástrico. Após a muda para o estágio juvenil estes estômagos se tornam tão complexos quanto aqueles dos adultos (NISHIDA et al., 1990; WOLFE; FELGENHAUER, 1991; MIKAMI; TAKASHIMA, 1993; LEMMENS; KNOTT, 1994).

#### 4.8.4. Astacidea

FACTOR (1981) verificou que a primeira e a segunda larvas da lagosta *Homarus americanus* não apresentam moinho gástrico, porém os dentes laterais e medial aparecem pela primeira vez no terceiro estágio larval e são bem desenvolvidos no estágio seguinte (pós-larva). Estes fatos se mostram conspícuos para este grupo de indivíduos.

#### 4.8.5. Thalassinidea

*L. siriboia* e *C. major* (Callinassidae) possuem estômagos completamente diferentes durante os estágios larvais. *C. major* apresenta estômago desenvolvido, munido de cerdas e alguns ossículos, enquanto que em *L. siriboia* estas estruturas estão ausentes. Porém, após a metamorfose para o estágio megalopa e juvenil os estômagos destas espécies se tornam muito semelhantes em forma e com presença do moinho gástrico.

#### 4.8.6. Anomura

Não há variação morfológica entre os estômagos das larvas e pós-larvas dos caranguejos do Pacífico Norte *Paralithodes camtschaticus*, *P. brevipes* e *P. platypus* (ABRUNHOSA, 1997; ABRUNHOSA; KITAKA, 1997a). Os zoeae das três espécies não possuem moinho gástrico. No entanto, as paredes do estômago, válvula cárdio-pilórica e filtro pilórico possuem muitas cerdas. O estômago do glaucothoe é rudimentar e também não possui moinho gástrico. Já nos juvenis estes são equipados com os ossículos do moinho gástrico como nos adultos de decápodes.

Por outro lado, esses fatos diferem de outros Anomura estudados, *Emerita brasiliensis* (MELO, 2002) e *P. armatus*. A principal diferença se dá nos estômagos dos estágios transitórios (glaucothoe/megalopa), os quais exibem um moinho gástrico consideravelmente complexo. As demais características das estruturas internas se mantêm similares.

#### 4.8.7. Brachyura

Verifica-se que *S. curacaoense* e *S. rectum* (Grapsidae) possuem a maior similaridade morfológica nos estômagos desde os estágios larvais até o juvenil. Os estômagos dos zoeae são munidos de cerdas específicas na válvula cárdio-pilórica e filtro pilórico característico nos zoea I. Os megalopas e juvenis possuem o moinho gástrico bem evidente e desenvolvido. Estas características também são encontradas em *Ucides cordatus* (Ocypodidae) (ABRUNHOSA et al., 2003), *Portunus pelagicus* (Portunidae) (SHINKARENKO, 1979) e *Menippe mercenaria* (Xanthidae) (FACTOR, 1982).

Por outro lado, estruturas rígidas como o dente medial e os dentes laterais já estão presentes nos estágios zoeae do caranguejo braquiúro *R. ranina* (Raninidae) (MINAGAWA; TAKASHIMA, 1994). Estas estruturas se tornam ainda mais complexas nos estágios megalopa e juvenil.

#### 4.8.8. Síntese dos dados

Verifica-se que, entre as larvas de decápodes, não existem caracteres idênticos na morfologia do estômago que possam conduzir à distinção de grupos larvais correspondentes às infra-ordens atualmente estabelecidas. Este fato

também não ocorre em nível de família, como se pode observar com os representantes da família Callianassidae. Similaridade estrutural do estômago parece estar evidente apenas em congêneres, como visto em *Sesarma* neste estudo e *Paralithodes* (ABRUNHOSA, 1997; ABRUNHOSA; KITAKA, 1997a).

Estes fatos indicam que a estrutura morfológica dos estômagos das larvas e pós-larvas dos decápodes poderia ser utilizada como mais uma ferramenta para se trabalhar na filogenia deste grupo, o que merece ser mais investigado.

## 5. CONCLUSÕES

De acordo com os dados analisados neste trabalho, pode-se concluir que:

- A morfologia do estômago do protozoa III de *L. vannamei* indica que as partículas alimentares mais apropriadas para este estágio sejam realmente microalgas ou similares em flexibilidade e tamanho.

- Em *L. vannamei*, a estrutura do filtro pilórico se torna funcional apenas a partir dos estágios misis I. Esta característica morfológica sugere que os estágios misis estão aptos a se alimentarem de partículas flexíveis mais diversificadas como náuplios de *Artemia*, rotíferos ou outro zooplâncton similar.

- O estômago do juvenil I (primeira pós-larva) de *L. vannamei* é mais complexo e especializado que os dos estágios larvais. No entanto, verifica-se que a formação do moinho gástrico não se realiza completamente após a metamorfose, como ocorre em outros crustáceos decápodes (caranguejos, lagostas). Todavia, a morfologia do estômago sugere que estes juvenis são capazes de processar alimentos maiores e mais diversos.

- A morfologia encontrada nos estômagos dos zoeae de *L. siriboa* (principalmente em zoea I) indica que estas larvas não estão preparadas para processar alimento no tubo digestivo. Esta espécie, provavelmente, ultrapassa o curto período larval utilizando reservas nutritivas provenientes do vitelo

embrionário.

- O estômago do estágio megalopa de *L. siriboia* torna-se bastante complexo e contém o moinho gástrico exibindo os dentes laterais e medial bem desenvolvidos, sugerindo que o alimento é necessário durante este estágio e que os megalopas estão adaptados para ingerir uma grande variedade de alimentos.

- O primeiro juvenil de *L. siriboia* apresenta incremento no moinho gástrico e no número de cerdas e espinhos, tornando-se mais especializado e conseqüentemente, mais habilitado ao processamento de grandes quantidades de alimentos sólidos.

- Os estômagos das larvas de *C. major* são muito mais especializados e funcionais que em *L. siriboia*. Isto indica claramente que as larvas de *C. major* estão aptas à alimentação e que, provavelmente, não sejam capazes de resistir à inanição. Recomenda-se o uso de náuplio de *Artemia* como alimento durante a larvicultura desta espécie.

- Após a metamorfose para a fase de vida bentônica (megalopa e juvenil), *C. major* e *L. siriboia* apresentam estômagos funcionais muito semelhantes. Este fato sugere que o tipo de alimentação e o comportamento alimentar destas espécies deva ser possivelmente o mesmo.

- As características morfológicas encontradas nos estômagos do zoea I e II de

*P. armatus* revelam pequena mudança estrutural ao longo do desenvolvimento larval. No entanto, a disposição e a quantidade de cerdas nas paredes e na válvula cárdio-pilórica, bem como um filtro pilórico desenvolvido evidenciam o alto grau de funcionalidade destes estômagos.

- Após a metamorfose para o estágio transitório (megalopa), o estômago de *P. armatus* sofre grande alteração morfológica e exhibe os ossículos do moinho gástrico bastante funcionais. Estes fatos sugerem que o estágio megalopa pode variar sua dieta em busca de partículas alimentares maiores e mais apropriadas para o seu desenvolvimento.

- No estágio juvenil I de *P. armatus*, o moinho gástrico se torna mais desenvolvido e, conseqüentemente, mais habilitado ao processamento de grandes quantidades de alimentos sólidos.

- A morfologia observada nos estômagos dos zoeae de *S. curacaoense* e *S. rectum* se mostram semelhantes e funcionais, sugerindo que estas larvas estão aptas a ingerir e processar alimentos moles. No entanto, a lecitotrofia facultativa apresentada por *S. curacaoense* se deve, provavelmente, a outros fatores peculiares da própria biologia larval desta espécie.

- Após a metamorfose para megalopa e juvenil, *S. curacaoense* e *S. rectum* apresentam estômagos morfológicamente semelhantes e funcionais, contendo o moinho gástrico. Este fato sugere que o tipo de alimentação e o comportamento alimentar destas espécies seja possivelmente o mesmo, já que

os indivíduos adultos foram observados compartilhando os mesmos habitats.

- Similaridades estruturais entre os estômagos das larvas dos decápodes parecem estar evidentes apenas em congêneres, o que merece ser mais investigado.

## 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABRUNHOSA, F. A. Developmental morphology of digestive system and mouthparts in the King Crabs with particular referênce to biological significance on non-feeding metamorphosed stage. 1997. 138p. Thesis (PhD in Aqüaculture) – Faculty of Biology Engineer, The Science University of Tokyo, Noda, 1997.

ABRUNHOSA, F. A.; KITAKA, J. Functional morphology of mouthparts and foregut of the last zoea, glaucothoe and first juvenile of the king crabs *Paralithodes camtschaticus*, *P. brevipes* and *P. platypus*. **Fisheries Science**, Tóquio, v. 63, n. 6, p. 923-930, 1997a.

\_\_\_\_\_. Morphological changes in the midgut, midgut gland and hindgut during the larval and postlarval development of the red king crab *Paralithodes camtschaticus*. **Fisheries Science**, Tóquio, v. 63, n. 5, p. 746-754, 1997b.

\_\_\_\_\_. Effect of starvation on the first larvae of *Homarus americanus* (Decapoda, Nephropidae) and phyllosomas of *Jasus verreauxi* and *J. edwardsii* (Decapoda, Palinuridae). **Bulletin of Marine Science**, Miami, v. 61, n. 1, p. 73-80, 1997c.

ABRUNHOSA, F. A.; MELO, M. A. Morfologia comparativa do estômago do primeiro e último estágios zoea e juvenil I de *Macrobrachium rosenbergii* (De Man, 1879) (Decapoda: Palaemonidae). **Revista Ciência Agronômica**, Fortaleza, v. 33, n. 2, p. 65-68, 2002.

ABRUNHOSA, F. A.; MELO, M. A.; ABRUNHOSA, J. P. Development and functional morphology of the foregut of larvae and postlarva of *Ucides cordatus* (Decapoda, Ocypodidae). **Nauplius**, Rio Grande, v. 11, n. 1, p. 37-43, 2003.

ABRUNHOSA, F. A. et al. Larval development of *Lepidophthalmus siriboia* Felder & Rodrigues, 1993 (Decapoda: Thalassinidea) from the Amazon region, reared in the laboratory. **Acta amazônica**, Manaus, 2005. No prelo.

ANGER, K. Starvation resistance in larvae of a semiterrestrial crab, *Sesarma curacaoense* (Decapoda: Grapsidae). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, Amsterdam, v. 187, p. 161-174, 1995.

ANGER, K. **The biology of Decapod Crustacean Larvae**. In: VONK, R. Crustacean Issues 14. Lisse: A.A. Balkema Publishers, 2001. p. 109-144.

ANGER, K.; SCHREIBER, D.; MONTÚ, M. Abbreviated larval development of *Sesarma curacaoense* (Rathbun, 1897) (Decapoda: Grapsidae) reared in the laboratory. **Nauplius**, Rio Grande, v. 3, p. 127-154, 1995.

BOWMAN, T. E.; ABLE, L. G. Classification of recent crustacea. In: ABLE, L.G. **The biology of crustacea: systematics the fossil record and biogeography**. v. 1. New York: Academic Press, 1982. p. 1-25.

BRÖSING, A.; RICHTER, S.; SCHOLTZ, G. The foregut-ossicle system of *Dromia wilsoni*, *Dromia personata* and *Lauridromia intermedia* (Decapoda, Brachyura, Dromiidae), studied with a new staining method. **Arthropod Structure & Development**, [S. l.], v. 30, p. 329-338, 2002.

CASTRO, T. S.; BOND-BUCKUP, G. The morphology of cardiac and pyloric foregut of *Aegla platensis* Schmitt (Crustacea: Anomura: Aeglidae). **Memoirs of Museum Victoria**, Melbourne, v. 60, n. 1, p. 53-57, 2003.

CHISAKA, H.; KOSAWA, Y. Fine structure and mineralization of the gastric mill in the crayfish *Procambarus clarkia* during intermolt stage. **Journal of Crustacean Biology**, Lawrence, v. 23, n. 2, p. 371-379, 2003.

COX, S. L.; JOHNSTON, D. J. Developmental changes in foregut functioning of packhorse lobster, *Jasus* (*Sagmariasus*) *verreauxi* (Decapoda: Palinuridae), phyllosoma larvae. **Marine and Freshwater Research**, Collingwood, v. 55, n. 2, p. 145-153, 2004.

DALL, W.; MORIARTY, D. J. W. Functional aspects of nutrition and digestion. In: MANTEL, L. H. **The biology of Crustacea: Internal Anatomy and Physiological Regulation**. v. 5. New York: Academic Press, 1983. p. 215-261.

FACTOR, J. R. Development and metamorphosis of the digestive system of larval lobsters, *Homarus americanus* (Decapoda: Nephropidae). **Journal of Morphology**, Hoboken, v. 169, p. 225-242, 1981.

FACTOR, J. R. Development and metamorphosis of the feeding apparatus of the stone crab, *Menippe mercenaria* (Brachyura, Xanthidae). **Journal of Morphology**, Hoboken, v. 172, p. 299-312, 1982.

FACTOR, J. R. Development of the feeding apparatus in decapod crustaceans. In: FELGENHAUER, B. E.; WATLING, L.; THISTLE, A. B. **Crustacean issues**. v. 6. Balkema: Rotterdam, 1989. p. 185-203.

FRANSOZO, A.; HEBLING, N. J. Desenvolvimento larval de *Sesarma (Holometopus) rectum* Randall, 1840 (Decapoda, Grapsidae), em laboratório. **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, v. 46, n. 2, p. 353-364, 1986.

GORE, R. H. *Petrolisthes armatus*: A redescription of larval development under laboratory conditions. (Decapoda, Porcellanidae). **Crustaceana**, Leiden, v. 18, n. 1, p. 75-89, 1970.

GORE, R. H. *Petrolisthes armatus* (Gibbes, 1850): The development under laboratory conditions of larvae from a Pacific specimen (Decapoda, Porcellanidae). **Crustaceana**, Leiden, v. 22, p. 67-83, 1972.

JHA, A.; HOMECHAUDHURI, S. Understanding the gastric mill structure of a macrophagous shrimp *Metapenaeus monoceros* (Fabricius). **Current Science**, Bangalore, v. 80, n. 5, p. 620-622, 2001.

JONES, D. A. Crustacean larval microparticulate diets. **Reviews in Fishery Science**, Tóquio, v. 6, p. 41-54, 1998.

JONES, D.A.; KAMARUDIN, M. S.; LE VAY, L. The potential for replacement of live feeds in larval culture. **Journal of World Aquaculture Society**, [S. l.], v. 24, n. 2, p. 199-210, 1993.

JOHNSTON, D. J.; RITAR, A. Mouthpart and foregut ontogeny in phyllosoma larvae of the spiny lobster *Jasus edwardsii* (Decapoda: Palinuridae). **Marine and Freshwater Research**, Collingwood, v. 52, n. 8, p. 1375-1386, 2001.

KITAKA, J. Larval rearing. In: PHILLIPS, B. F.; COBB, J. S.; KITAKA, J. **Spiny lobster management**. Oxford: Fishing News Books, 1994. p. 402-423.

KUMAR, S. et al. Mega2: molecular evolutionary genetics analysis software. **Bioinformatics**, Oxford, v. 17, p. 1244-1245, 2001.

KUMLU, M. Feeding and digestion in larval decapod crustaceans. **Turkish Journal of Biology**, Ankara, v. 23, p. 215-229, 1999.

KUNZE, J.; ANDERSON, D. T. Functional morphology of the mouthparts and gastric mill in the hermit crab *Clibanarius taeniatus* (Milne Edwards), *Clibanarius virescens* (Krauss), *Paguristes squamosus* McCulloch and *Dardanus setifer* (Milne Edwards) (Anomura: Paguridae). **Australian Journal of Marine and Freshwater Research**, [S. l.], v. 30, p. 683-722, 1979.

LEMMENS, J. W. T. J.; KNOTT, B. Morphological changes in external and internal feeding structures during the transition phyllosoma-puerulus-juvenile in the western rock lobster (*Panulirus cygnus*, Decapoda: Palinuridae). **Journal of Morphology**, Hoboken, v. 220, p. 271-280, 1994.

LE ROUX, A. A. Etude anatomique et fonctionnelle du proventricule des larves et des juvéniles du premier stade de *Palaemonetes varians* (Leach) (Décapode, Natantia). I. Données anatomiques. **Bulletin de la Societe Zoologique de France**, Paris, v. 96, p. 127-140, 1971.

LE VAY, L. et al. Digestion in relation to feeding strategies exhibited by crustacean larvae. **Comparative Biochemistry and Physiology part A: molecular and integrative physiology**, Vancouver, v. 128, p. 623-630, 2001.

LIN, F.-Y. Scanning electron microscopic observations on the gland filters of the pyloric stomach of *Penaeus monodon* and *Metapenaeus ensis* (Decapoda, Penaeidae). **Crustaceana**, Leiden, v. 73, n. 2, p. 163-174, 2000.

LOVETT, D. L.; FELDER, D. L. Ontogeny of gut morphology in the white shrimp *Penaeus setiferus* (Decapoda: Penaeidae). **Journal of Morphology**, Hoboken, v. 201, p. 253-272, 1989.

MACMILLAN, D. L. et al. Feeding activity and the morphology of the digestive tract in stage-I phyllosoma larvae of the rock lobster *Jasus edwardsii*. **Marine and Freshwater Research**, Collingwood, v. 48, n. 1, p. 19-26, 1997.

MARTIN, J. W.; JOURHARZADEH, P.; FITTERER, P. H. Description and comparison of major foregut ossicles in hydrothermal vent crabs. **Marine Biology**, Berlin, v. 131, p. 259-267, 1998.

MEISS, D. E.; NORMAN, R. S. Comparative study of the stomatogastric system of several decapod Crustacea. **Journal of Morphology**, Hoboken, v. 152, p. 21-54, 1977.

MELO, G.A.S. Manual de identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do litoral brasileiro. São Paulo: Plêiade/FAPESP, 1996. 604p.

\_\_\_\_\_. Manual de identificação dos Crustacea Decapoda do litoral brasileiro: Anomura, Thalassinidea, Palinuridea, Astacidea. São Paulo: Plêiade/FAPESP, 1999. 551p.

MELO, M. A. Desenvolvimento e morfologia funcional de estômagos de larvas e pós-larvas de crustáceos decápodos. 2002. 24p. Monografia (Bacharel em Engenharia de Pesca) - Faculdade de Engenharia de Pesca, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2002.

MIKAMI, S.; TAKASHIMA, F. Development of the proventriculus in larvae of the slipper lobster, *Ibacus ciliatus* (Decapoda, Scyllaridae). **Aquaculture**, Asheville, v. 116, p. 199-217, 1993.

\_\_\_\_\_. Functional morphology of the digestive system. In: PHILLIPS, B. F.; COBB, J. S.; KITAKA, J. **Spiny lobster management**. Oxford: Fishing News Books, 1994. p. 473-482.

MIKAMI, S.; GREENWOOD, J. G.; TAKASHIMA, F. Functional morphology and cytology of the phyllosomal digestive system of *Ibacus ciliatus* and *Panulirus japonicus* (Decapoda, Scyllaridae and Palinuridae). **Crustaceana**, Leiden, v. 67, n. 2, p. 212-225, 1994.

MINAGAWA, M.; TAKASHIMA, F. Developmental changes in larval mouthparts and foregut in the red frog crab, *Ranina ranina* (Decapoda: Raninidae). **Aquaculture**, Asheville, v. 126, p. 61-71, 1994.

NATES, S. F.; MCKENNEYJR, C. L. Ontogenetic changes in biochemical composition during larval and early postlarval development of *Lepidophthalmus louisianensis*, a ghost shrimp with abbreviated development. **Comparative Biochemistry and Physiology** part B: biochemistry and molecular biology, Vancouver, v. 127, n. 4, p. 459-468, 2000.

NISHIDA, S. et al. Comparative morphology of the mouthparts and foregut of the final stage phyllosoma, puerulus, and postpuerulus of the rock lobster *Jasus edwardsii* (Decapoda: Palinuridae). **Journal of Crustacean Biology**, Lawrence, v. 10, n. 2, p. 293-305, 1990.

PHYLUM Arthropoda – Crustacea. **Digital zoology lab manual** © Houseman. [S.l.: s.n.], [19-]. Disponível em:<[http://salinella.bio.uottawa.ca/BIO3324/Labs/PDF04/DZLab\\_rus\\_new04.pdf](http://salinella.bio.uottawa.ca/BIO3324/Labs/PDF04/DZLab_rus_new04.pdf)>. Acesso em: 10 dez. 2004.

PINN, E. H. et al. Comparison of gut morphology and gut microflora of seven species of mud shrimp (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea). **Marine Biology**, Berlin, v. 133, p. 103-114, 1999.

REGNAULT, M. Développement de l'estomac chez les larves de *Crangon septemspinosus* Say (Crustacea, Decapoda, Craongonidae); son influence sur le mode de nutrition. **Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle**, Paris, v. 67, p. 841-856, 1972.

RODRIGUES, S. A. Sobre a reprodução, embriologia e desenvolvimento larval de *Callinectes major* Say, 1818 (Crustacea, Decapoda, Thalassinidea). **Boletim de Zoologia**, São Paulo, v. 1, p. 85-104, 1976.

SANTOS, S.; SCHNEIDER, H.; SAMPAIO, I. Genetics differentiation of *Macrodon ancylodon* (Sciaenidae: Perciformes) populations in Atlantic coastal waters of South America as revealed by mtDNA analysis. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 26, n. 2, p. 151-161, 2003.

SCHUBART, C.D.; DIESEL, R.; HEDGES, S.B. Rapid evolution to terrestrial life in Jamaican crabs. **Nature**, Peterborough, v. 393, p. 363-365, 1998.

SHINKARENKO, L. Development of the larval stages of the blue swimming crab *Portunus pelagicus* L. (Portunidae: Decapoda: Crustacea). **Australian Journal of Marine and Freshwater Research**, [S. l.], v. 30, p. 485-503, 1979.

SKILLETER, G. A.; ANDERSON, D. T. Functional morphology of the chelipeds, mouthparts and gastric mill of *Ozius truncates* (Milne Edwards) (Xanthidae) and *Leptograpsus variegatus* (Fabricius) (Grapsidae) (Brachyura). **Australian Journal of Marine and Freshwater Research**, [S. l.], v. 37, p. 67-79, 1986.

STRASSER, K. M.; FELDER, D. L. Larval development in two populations of the ghost shrimp *Callinectes major* (Decapoda: Thalassinidea) under laboratory conditions. **Journal of Crustacean Biology**, Lawrence, v. 19, n.4, p. 844-878, 1999.

SUTHERS, I. M. Functional morphology of the mouthparts and gastric mill in *Penaeus plebejus* Hess (Decapoda: Penaeidea). **Australian Journal of Marine and Freshwater Research**, [S. l.], v. 35, p. 785-792, 1984.

SUTHERS, I. M.; ANDERSON, D. T. Functional morphology of mouthparts and gastric mill of *Ibacus peronii* (Leach) (Palinura: Scyllaridae). **Australian Journal of Marine and Freshwater Research**, [S. l.], v. 32, p. 931-944, 1981.

THESSALOU-LEGAKI, M.; PEPPA, A.; ZACHARAKI, M. Facultative lecithotrophy during larval development of the burrowing shrimp *Callinassa tyrrhena* (Decapoda: Callianassidae). **Marine Biology**, Berlin, v. 133, p. 635-642, 1999.

VONK, H. J. Digestion and metabolism. In: WATERMAN, T. H. **The physiology of Crustacea**. v. 1. New York: Academic Press, 1960. p. 291-316.

WOLFE, S. H.; FELGENHAUER, B. E. Mouthpart and foregut ontogeny in larval, postlarval, and juvenile spiny lobster *Panulirus argus* Latreille (Decapoda: Palinuridae). **Zoologica Scripta**, [S. l.], v. 20, n. 1, p. 57-75, 1991.