

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
CENTRO DE AQUICULTURA DA UNESP
CÂMPUS DE JABOTICABAL**

**Caracterização estrutural do sistema reprodutor
masculino e do hepatopâncreas dos diferentes
morfotipos de *Macrobrachium amazonicum***

**Luciene Patrici Papa
Bióloga**

**Jaboticabal-SP
Agosto/2007**

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
CENTRO DE AQUICULTURA DA UNESP
CÂMPUS DE JABOTICABAL**

**Caracterização estrutural do sistema reprodutor
masculino e do hepatopâncreas dos diferentes
morfotipos de *Macrobrachium amazonicum***

Luciene Patrici Papa

Orientadora: Profa Dra Irene Bastos Franceschini Vicentini

Tese de Doutorado apresentada ao
Programa de Pós-graduação em
Aqüicultura, do Centro de
Aqüicultura da Unesp, Campus de
Jaboticabal, como parte das
exigências para a obtenção do título
de Doutor em Aqüicultura.

**Jaboticabal-SP
Agosto/2007**

Papa, Luciene Patrici
P213c Caracterização estrutural do sistema reprodutor masculino e do
hepatopâncreas dos diferentes morfotipos de *Macrobrachium
amazonicum* / Luciene Patrici Papa. -- Jaboticabal, 2007
xiii, 94 f. ; 28 cm

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista, Centro de
Aqüicultura da Unesp, 2007

Orientadora: Irene Bastos Franceschini Vicentini
Banca examinadora: Bruno César Shimming, Elizabeth
Romagosa, Máira Aparecida Stefanini, Sailvana Martinez Baraldi
Artoni

Bibliografia

1. morfotipo. 2. morfologia. 3. *Macrobrachium amazonicum*. I.
Título. II. Jaboticabal-Centro de Aqüicultura da Unesp.

CDU 639.512

Ficha catalográfica elaborada pela Seção Técnica de Aquisição e Tratamento da
Informação – Serviço Técnico de Biblioteca e Documentação - UNESP, Câmpus de
Jaboticabal.

lucienepapa@yahoo.com.br, lupapa@caunesp.unesp.br

Dedico:

Aos meus pais,
Mauro e Maria de Lourdes

Pai....

**“Saudade...
de voltar pra Botucatu e te ver me esperando no portão;
das conversas depois do almoço de domingo;
do seu arroz com batata, macarrão alho-e-óleo e do café a
tarde;
das suas histórias;
de escutar você cantando "franguinho na panela";
das nossas discussões;
da sua mão pesada nos meus cabelos;
das xingos por fechar a janela do banheiro;
dos infinitos "psius" a noite antes de dormir;
de ouvir o dia todo "Dinha...vem aqui!";
de te ver dormindo na sala;
do seu tique com as mãos;
da sua voz...
Saudade que dói e que traz felicidade ao mesmo tempo.
Dor, simplesmente por ser saudade...
E felicidade por lembrar tudo que aprendi, compreendi e
senti com sua existência.” (Helena Amália Papa)**

Mãe ...

Muitas vezes a vida nos prega algumas peças. Quero que saiba que sempre estaremos juntas. Obrigada por estar sempre presente em minha vida. Saiba que se venci mais uma etapa da minha vida é porque tenho a senhora como exemplo de amor, honestidade, força, inteligência, coragem e, acima de tudo, humildade. TE AMO!!!!

Ofereço:

À amiga,

Irene Bastos Franceschini Vicentini

Minha eterna gratidão pela confiança, amizade, compreensão e atenção em todas as horas. Agradeço ainda por me ensinar que a honestidade, o caráter e a vontade de mudar o mundo é o único caminho que devemos ter para sermos, acima de tudo, seres humanos.

A VOCÊ MESTRE

*“Paro...
Penso...
Num pequeno espaço de tempo
Sozinho e envolto em meus pensamentos
Fico cabisbaixo, calado a pensar.
Quanta coisa ...
Eu aprendi com você MESTRE
Quanto trabalho te dei...
Quando irritação lhe causei.
E você...
Numa luta infinita
Com aquela calma que Deus lhe deu
Sempre empunhando um giz na mão
Não medes esforços para me ensinar
Para que amanhã, eu seja alguém.
Perdes noites de sono.
Chora...
Ri...
Luta por nós
Por isso mestre, com lágrimas em meus olhos
Que levo até você, este meu pensamento
Estas palavras neste lindo dia
OBRIGADO MESTRE
Que a luz radiante do Mestre dos Mestres
Sempre, sempre te ilumine.
Com carinho e amor eu desejo
Num mais regurgitante ensejo
A você Mestre...” (Mauro Luiz Papa)*

Agradecimentos Especiais

Karina Ribeiro

Minha amiga, obrigada por estar sempre presente em todos os momentos da minha vida! Obrigada pelo exemplo de persistência, companheirismo e força. Amiga, somos morfologistas e não desistimos nunca!!!

“O valor das coisas não está no tempo que elas duram, mas na intensidade com que acontecem. Por isso existem momentos inesquecíveis, coisas inexplicáveis e pessoas incomparáveis.”

(Fernando Pessoa)

Marcos Camargo

Obrigada pela paciência, carinho, respeito, amor e por sempre acreditar em mim, mesmo até quando eu já não acreditava. Eu te amo.

“Talvez meio caminho andado seja a gente acreditar no que faz. Mas acima de tudo, o que mais nos incentiva, que mais nos valoriza e também mais nos torna conscientes de nossa responsabilidade, é saber que outros crêem em nós. E não há palavras que descrevam o que sentimos ao saber dos sacrifícios a que eles se impõem por crerem não apenas em nós, mas também no que cremos.”

(Albert Einstein)

Ana Valéria Papa, João Paulo Papa e Helena Amália Papa

Obrigada pela segurança e confiança que vocês sempre depositaram em mim. Obrigada por estarem sempre por perto, mesmo quando eu dizia que queria que estivessem longe. Obrigada pelas palavras de carinho, quando eu me sentia sozinha. Obrigada pelas horas no telefone, quando eu precisava desabafar. Obrigada por acreditarem em mim e, antes de qualquer coisa, torcerem por mim. Amo vocês incondicionalmente.

“Só existe dois dias no ano que nada pode ser feito. Um se chama ontem e o outro se chama amanhã, portanto hoje é o dia certo para amar, acreditar, fazer e principalmente viver.”

(Dalai Lama)

Ana Karina, Sandra e Raquel

Obrigada pela amizade, pelas palavras de amor e carinho, pelas vezes que ficaram do meu lado, pelas vezes em que era preciso e não ficaram do meu lado, por estarem sempre perto quando preciso, por me amarem como sou! Obrigada por sempre me passarem segurança e confiança, e quando eu pensava que as coisas estavam perdidas, aí estavam vocês!! Obrigada por vocês fazerem parte e existirem em minha vida. Amo vocês

"Amigos são aqueles que ajudam a nos colocar em pé, quando nossas asas esquecem como voar."

Janessa, Michelle, Vanessa e Laurindo

Obrigada pelo apoio incondicional, por estarem sempre presente na minha vida, mesmo quando a distância não nos permitiam um abraço. Obrigada por serem vocês mesmo, e me deixarem ser apenas eu! Obrigada pelos emails, que me confortam, e só me dão alegrias. E meu coração, é de vocês!! Obrigada por tudo que vocês representam para mim! Saibam que estarei sempre aqui pra vocês também!! Amo vocês!

"Amigo é quem te dá um pedacinho do chão, quando é de terra firme que você precisa, ou um pedacinho do céu, se é o sonho que te faz falta...."

Bruna, Vivian, Lígia, Ana e Thais

Obrigada a vocês que abriram seus corações, para uma intrusa. Abriram suas casas e me deixaram muito a vontade fazendo com que eu sempre me sentisse verdadeiramente em casa. Obrigada pelas conversas durante a noite, e pela força que vocês me deram quando precisei. Saibam que podem contar comigo pra sempre! Vocês têm lugar cativo em meu coração. Muito obrigada por acreditarem em mim, e por estarem sempre de portas e coração abertos!! Amo vocês!

"O verdadeiro amigo é aquele que aparece quando o resto do mundo desaparece."

AGRADECIMENTOS

Agradeço:

À Deus e a todas as minhas proteções, pela realização de mais um sonho e a obtenção de mais um objetivo...

Ao Prof. Dr. Carlos Alberto Vicentini, pela amizade e confiança, em mim depositada, desde os primeiros momentos de minha jornada pelo mundo científico;

"Mestre não é quem sempre ensina, mas quem de repente aprende". (Guimarães Rosa)

À Profa. Dra. Máira Aparecida Stefanini pela amizade incondicional, atenção em todos os momentos e por estar sempre disponível para ajudas científicas e não científicas;

"As grandes coisas são feitas por pessoas que tem grandes idéias e saem pelo mundo para fazer com que seus sonhos se tornem realidades". (Ernest Holmes)

À banca examinadora: Profa Dra Silvana Martinez Baraldi Artoni, Profa Dra Elizabeth Romagosa, Profa Dra Máira Aparecida Stefanini e Prof Dr. Bruno César Shimming, pelas valiosas e importantes considerações, mas acima de tudo pelo caráter, sinceridade e apoio na finalização desse trabalho;

À Profa. Dra. Maria Terezinha Siqueira Bombonato, pela amizade, atenção e pelas valiosas sugestões e contribuições científicas;

Ao Prof. Dr. Wagner Cotroni Valenti pelos incansáveis esforços para que o *Macrobrachium amazonicum* seja amplamente conhecido no mundo científico, e por nos permitir participar desta "empreitada";

Ao Centro de Aqüicultura da Unesp/CAUNESP, pela oportunidade de realização deste trabalho;

Ao Laboratório de Morfologia de Organismo Aquáticos – FC – Bauru, pela oportunidade de realização deste trabalho;

Ao Setor de Carcinicultura do Centro de Aqüicultura da UNESP, pela oportunidade de realização deste trabalho;

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - CAPES, pelo auxílio concedido em forma de Bolsa de Doutorado;

Aos amigos que me auxiliaram na execução da Tese: Karina Ribeiro, Patrícia Maria Contente Moraes Riodades, Camilo Mojica Prieto e Alessandra Guerra Messias. Muito obrigada pela preciosa ajuda e coragem nas horas mais difíceis;

Aos funcionários do CAUNESP, pelo convívio, prontidão e amizade.

Aos meus irmãos, Ana Valéria, Helen, João Paulo e Helena, e sobrinhos, Gustavo e Bárbara, que sofreram junto comigo nessa jornada. Saibam que este trabalho também é de vocês e obrigada por estarem todas as horas ao meu lado;

À TODOS os amigos do CAUNESP..., pela gratificante convivência!

À todos aquele que direta ou indiretamente me auxiliaram na realização deste trabalho, o meu Muito Obrigada!

SUMÁRIO

RESUMO	01
<i>ABSTRACT</i>	02
INTRODUÇÃO	03
OBJETIVO	05
LITERATURA	06
Morfologia do Sistema Reprodutor Masculino	06
Morfologia das Glândulas Androgênicas	11
Regulação da Diferenciação Sexual do Aparato Genital	20
Hepatopâncreas	24
<i>MATERIAL E MÉTODOS</i>	30
RESULTADOS	32
Estrutura Testicular Durante a Diferenciação Morfotípica	33
Estrutura dos Ductos Deferentes Durante a Diferenciação Morfotípica	34
Estrutura das Glândulas Androgênicas Durante a Diferenciação Morfotípica	36
Estrutura do Hepatopâncreas Durante a Diferenciação Morfotípica	37
Documentação Fotográfica	39
DISCUSSÃO	54
Estrutura Testicular Durante a Diferenciação	54
Morfotípica	
Estrutura dos Ductos Deferentes Durante a Diferenciação Morfotípica	59
Estrutura das Glândulas Androgênicas Durante a Diferenciação Morfotípica	62
Estrutura do Hepatopâncreas Durante a Diferenciação Morfotípica	65
CONCLUSÕES	66
REFERÊNCIAS	67

CARACTERIZAÇÃO ESTRUTURAL DO SISTEMA REPRODUTOR MASCULINO E DO HEPATOPÂNCREAS DOS DIFERENTES MORFOTIPOS DE *Macrobrachium amazonicum*

RESUMO

A carcinicultura de água doce tem sido reconhecida como uma forma para a produção de crustáceos com baixo impacto ambiental. O camarão *Macrobrachium amazonicum* apresenta grande potencial para a aqüicultura. Nos últimos anos, vários trabalhos sobre a biologia dessa espécie têm sido realizados com o intuito de desenvolver um pacote tecnológico sustentável para o cultivo de *Macrobrachium amazonicum*. Esse trabalho teve como objetivo descrever a estrutura microscópica do sistema reprodutor masculino (testículos, ductos deferentes e glândulas androgênicas) e do hepatopâncreas dos diferentes morfotipos de *Macrobrachium amazonicum*. Para tanto 40 machos adultos foram divididos em quatro grupos morfotípicos, sendo denominados de TC (Translucent Claw), CC (Cinnamon Claw), GC1 (Green Claw 1) e GC2 (Green Claw 2). Os animais foram pesados e foram realizadas medições do comprimento corpóreo total e do comprimento do segundo quelípodo direito. Após, os animais foram mortos e tiveram seus testículos, ductos deferentes, glândulas androgênicas e hepatopâncreas retirados e submetidos à rotina histológica de historesina. Foi observada a diferenciação de três morfotipos, segundo as análises realizadas, sendo eles, TC (Translucent Claw), CC (Cinnamon Claw) e GC (Green Claw). Entretanto estudos enfatizando o comportamento reprodutivo, assim como, a histoquímica e a ultraestrutura do sistema reprodutivo e do hepatopâncreas, durante a diferenciação morfotípica devem ser realizados para que se possa conhecer a dinâmica morfotípica dos machos adultos de *Macrobrachium amazonicum*.

Palavras-chave: *Macrobrachium amazonicum*, morfotipos, sistema reprodutor masculino, hepatopâncreas, morfologia.

STRUCTURAL CHARACTERIZATION OF THE MALE REPRODUCTIVE SYSTEM AND THE HEPATOPANCREAS OF THE DIFFERENTS MORPHOTYPES OF *Macrobrachium amazonicum*

ABSTRACT

The culture of the freshwater prawns has been recognized as a way to produce crustaceans with a low enviromental impact. *Macrobrachium amazonicum* is the South American prawn with the greatest potencial for aquaculture. Since 2001 a multidisciplinary and multi-institutional research program has been developed technology for *Macrobrachium amazonicum* culture in Brazil. Thus, this study attempted to characterize the light microscope structures of the reproductive system (testes, vas deferens and androgenic gland) and the hepatopancreas of the differents morphotypes of the *Macrobrachium amazonium*. Specimens were collected and classified in four morphotypical groups: TC, CC, GC1 and GC2. The specimens were weight, and the total length and the cheliped length were measured. Then the testes, vas deferens, androgenic gland and hepatopancreas were fixed for histological routine of histoeresin. Three distinct morphological morphotypes were identified, TC (Translucent Claw), CC (Cinnamon Claw) and GC (Green Claw) morphotypes. Therefore more studies concerning to the reproductive behavior and the histochemical and ultrastrucutral studies need to be accomplished to elucidate the morphotypic differentiation of the male adults of *Macrobrachium amazonicum*.

Key-words: *Macrobrachium amazonicum*, morphotypes, male reproductive system, hepatopancreas, morphology.

INTRODUÇÃO

A carcinicultura de água doce tem sido reconhecida como uma forma para a produção de crustáceos com baixo impacto ambiental (NEW et al., 2000), sendo um dos setores que mais cresce no mundo (VALENTI, 2002). Os dados da FAO (2002) indicam que o volume de *Macrobrachium rosenbergii* cultivado aumentou de 21.000 para 118.500 toneladas no período de 1990 a 2000. A produção de *Macrobrachium nipponense* alcançou 100.000 toneladas na China em 2000 (MIAO e GE, 2002). Estes dados indicam que o setor cresceu mais de 1000% na última década do milênio. Em 2001, a produção mundial de camarões de água doce ultrapassou 300.000 toneladas, movimentando mais de US\$ 1 bilhão (VALENTI, 2002). Já em 2002, somente a produção mundial de *Macrobrachium rosenbergii* foi estimada em 195.000 toneladas e movimentou aproximadamente US\$ 617 milhões (FAO, 2004).

Embora a produção mundial de camarões de água doce seja menor em relação à de marinhos, apresenta várias vantagens tais como maior resistência a doenças, maturação e larvicultura mais simples, independência da água salgada, sistema de produção compatível com pequenas propriedades e menor impacto ambiental (NEW, 1995; VALENTI, 1996; NEW, 2000), favorecendo o cultivo sustentável em empresas que utilizam mão de obra familiar (VALENTI, 1998; NEW et al., 2000). Até o presente, *Macrobrachium rosenbergii* é a única espécie cultivada no Brasil em escala comercial. O cultivo é realizado em pequenas propriedades, distribuídas em 16 estados brasileiros, tendo o Espírito Santo como o principal produtor, detendo 1/3 de toda a produção (MORAES-RIODADES, 2004). Atualmente, essa produção encontra-se estabilizada em 400 toneladas anuais (VALENTI, 2004).

A carcinicultura de água doce corre risco no Brasil por apresentar-se embasada em uma única espécie exótica, pois o aparecimento de qualquer intercorrência pode gerar o colapso da atividade produtiva. Além disso, *Macrobrachium rosenbergii* é uma espécie de origem asiática e não há estudos referentes ao impacto de sua liberação em ambientes naturais brasileiros. O escape de espécies exóticas cultivadas tem sido responsável por vários problemas ambientais, tais como a competição e/ou predação em relação às espécies nativas, alterações de habitats e disseminação de patógenos (BRIDGER e GARBER, 2002; MYRICK, 2002). O grande desenvolvimento da produção de *Macrobrachium nipponense* na China mostra a importância e a viabilidade

do uso das espécies nativas para o cultivo. No Brasil, ocorrem naturalmente três espécies de camarões de água doce com grande potencial para cultivo: *Macrobrachium acanthurus*, *Macrobrachium amazonicum* e *Macrobrachium carcinus* (VALENTI, 1993). Embora alguns aspectos da biologia dessas espécies já tenham sido estudados, faltam pesquisas direcionadas para o desenvolvimento de tecnologia de produção.

Entre os camarões nativos, *Macrobrachium amazonicum* merece destaque. Esta espécie é conhecida como camarão regional no estado do Pará (MORAES-RIODADES et al., 1999), camarão canela e camarão sossego (VALENTI, 1985) e, atualmente, vem sendo chamado de camarão-da-Amazônia (MORAES-RIODADES e VALENTI, 2004). Apresenta ampla distribuição geográfica, ocorrendo desde a Venezuela até o estado do Paraná, habitando as bacias do Amazonas, do Orenoco, do São Francisco, do Paraná, dos rios do Nordeste e do Centro-Oeste (HOLTHUIS, 1952; BIALETZKI et al., 1997). Supõe-se que tenha sido introduzido em algumas dessas regiões, mas está totalmente adaptado (GURGEL e MATOS, 1984; MAGALHÃES, 1999).

O *Macrobrachium amazonicum* apresenta grande potencial para aqüicultura. É um camarão pequeno, que pode alcançar até 16 cm e 30 g (VALENTI et al., 2003), e sua carne apresenta textura mais firme e sabor mais acentuado em relação à carne de *Macrobrachium rosenbergii* e, por isso, é mais bem aceita nos mercados consumidores (MORAES-RIODADES et al., 1999). É amplamente consumido pelas populações de baixa, média e alta renda na região amazônica (MORAES-RIODADES e VALENTI, 2001) e população rural da região Nordeste (GURGEL e MATOS, 1984). O *Macrobrachium amazonicum* ocorre em quase todo o território nacional e seu cultivo não oferece riscos à natureza por escape de viveiros de aqüicultura, como observado nas produções de espécies exóticas, apresentando-se como espécie com grande potencial para a Aqüicultura. Esta espécie vem sendo largamente utilizado em pesca artesanal na região Nordeste (GURGEL e MATOS, 1984) e, nos estados do Pará e Amapá (ODINETZ-COLLART, 1987; ODINETZ-COLLART e MOREIRA, 1993) como fonte de alimento e renda. Desta forma, fazem-se necessários estudos que gerem informações para subsidiar técnicas de produção, seja através dos sistemas de cultivo comercial, ou através de exploração racional dos estoques naturais, evitando-se os riscos do seu esgotamento. No entanto, testes de larvicultura e engorda desta espécie foram realizados no estado do Pará em 1996, mas não tiveram continuidade devido à falta de tecnologia adequada (MORAES-RIODADES et al., 1999).

Com o intuito de ampliar a produção da espécie *Macrobrachium amazonicum*, muitos estudos vem sendo realizado, principalmente em relação à ecologia e biologia pesqueira de populações naturais (ODINETZ-COLLART, 1987; 1991a; 1991b; ODINETZ-COLLART e MOREIRA, 1993; ODINETZ-COLLART e MAGALHÃES, 1994). Também foram investigados outros aspectos, tais como a fecundidade (LOBÃO et al., 1986; SCAICO, 1992; RIBEIRO, 2003; Da SILVA et al., 2004), o desenvolvimento gonadal (BRAGAGNOLI e GROTTA, 1995; RIBEIRO, 2003; PAPA et al., 2004; RIBEIRO, 2006), o desenvolvimento larval (GUEST, 1979; ROMERO, 1982; BARRETO e SOARES, 1982; MAGALHÃES, 1985; LOBÃO et al., 1987; ROJAS et al., 1990; CUTOLO e VALENTI, 2005), e a alimentação e manutenção dos animais tanto em laboratório (ALVES, 1986; ROVERSO et al., 1990; LOBÃO et al., 1994; RIBEIRO, 2003; PAPA, 2003; CUTOLO e VALENTI, 2005), como em tanques de cultivo (COELHO et al., 1982; MORAES-RIODADES e VALENTI, 2004).

Nos últimos anos, outros fatores vêm sendo investigados sobre a biologia do camarão *Macrobrachium amazonicum*, como por exemplo: testes de laboratório sobre técnicas de estocagem, alimentação, manutenção e crescimento de pós-larvas (BARRETO E SOARES, 1982; LOBÃO et al., 1987; 1994; 1996; ROJAS et al., 1990; ROVERSO et al., 1990; CUTOLO e VALENTI, 2005) e adultos (ALVES, 1986; RIBEIRO, 2003; PAPA, 2003). Desta forma, a avaliação do potencial das espécies de crustáceos para a produção, assim como, os aprimoramentos de técnicas que melhorem seu cultivo estão embasados na ampliação dos conhecimentos sobre ecologia e biologia das espécies. Estes dados referem-se a estudos envolvendo o crescimento e a reprodução dos animais. Assim, em 2000 foi implantado um programa multi-institucional e multidisciplinar iniciado sob a liderança do Centro de Aqüicultura da UNESP – CAUNESP, no qual esse estudo está inserido neste programa multi-institucional que visa desenvolver um pacote tecnológico de produção sustentável para o cultivo de *Macrobrachium amazonicum* (VALENTI et al., 2003).

OBJETIVO

Descrever a estrutura microscópica do sistema reprodutor masculino (testículos, ductos deferentes e glândulas androgênicas) e do hepatopâncreas nos diferentes morfotipos do camarão-da-Amazônia, *Macrobrachium amazonicum*, uma vez que essa

espécie apresenta grande importância econômica nas regiões Norte e Nordeste, além de modelo para estudos sobre possíveis impactos ambientais em seu ambiente natural, sendo que esta espécie é considerada um marcador biológico para o meio ambiente.

LITERATURA

Morfologia do Sistema Reprodutor Masculino

O conhecimento morfofisiológico e comportamental das gônadas de espécies do gênero *Macrobrachium* faz-se necessário para embasar estudos com relação às suas características reprodutivas. Porém a maioria dos trabalhos concernente à reprodução é realizada em fêmeas, existindo restrição na literatura especializada no que se refere à morfologia do aparelho reprodutor masculino neste gênero. Acresce-se a este fato a carência de estudos relacionando-se a estrutura do aparelho reprodutor masculino e os diferentes morfotipos existentes (SAGI et al., 1988).

Com relação aos morfotipos de camarões de água doce, pode-se evidenciar a diferenciação entre machos que compõem os indivíduos sexualmente maduros de uma população. Quando existe o polimorfismo dentre os machos maduros de uma população, os diferentes morfotipos podem adotar estratégias de cópula alternativas (SAGI et al., 1988). Este mecanismo de diferentes estratégias de acasalamento foi descrito para indivíduos machos, sexualmente maduros, da espécie *Macrobrachium rosenbergii*, onde os machos pequenos (SM) podem se transformar em machos dominantes com quelípodo azul (BC), após a passagem pela fase intermediária de machos com quelípodo de cor alaranjada (OC) (RA'ANAN e SAGI, 1985).

Para a espécie de camarão de água doce *Macrobrachium amazonicum* foram descritos quatro morfotipos de machos que compõem a população adulta, sendo denominados de Translucent Claw (TC), Ciannamon Claw (CC), Green Claw 1 (GC1) e Green Claw 2 (GC2). A diferenciação desses morfotipos machos está definida com base na cor, espinação do quelípodo e características do crescimento das diferentes partes do corpo (cefalotórax, abdômen e quelípodo - ísquio, mero, carpo, própodo e dátilo) (MORAES-RIODADES e VALENTI, 2004). Entretanto, estudos realizados na mesma espécie, baseados nos índices gonadossomático e hepatossomático,

evidenciaram apenas três morfotipos, sendo denominados de Quela Transparente (QT), Quela Canela (QC) e Quela Verde Intensa (QVI) (PAPA et al., 2004).

Existem alguns trabalhos referentes à morfologia do aparelho reprodutor masculino em camarões de água doce. Anatomicamente, os órgãos do sistema reprodutor masculino dos Malacostracas estão localizados no cefalotórax do animal. Em decápodos, o sistema reprodutor masculino consiste de um par de testículos e ductos genitais. Cada ducto genital está formado pelo ducto deferente, que apresenta diferentes regiões (KROL et al., 1992). Quando a espermatogênese está completa, as células sexuais são transportadas para os ductos deferentes, que as levam para o meio externo (HINSCH e WALKER, 1974).

Microscopicamente os testículos *Macrobrachium acanthurus* são providos de túbulos seminíferos enovelados, e estão revestidos por uma cápsula de tecido conjuntivo. Nos túbulos seminíferos evidenciam-se as células da linhagem germinativa, apresentando atividade espermatogênica apenas em algumas regiões, permanecendo o restante do epitélio composto por “espermatogônias em repouso”. A ampla luz tubular aparece sempre repleta de espermátides em fases avançadas da espermiogênese e/ou espermatozóides (CARVALHO, 1980).

SAGI et al. (1988) descreveram histologicamente o aparelho reprodutor masculino, dos diferentes morfotipos – SM (Small Male), WOC (Week Orange Claw), OC (Orange Claw), SOC (Strong Orange Claw), e BC (Blue Claw), da espécie exótica *Macrobrachium rosenbergii*. Microscopicamente os testículos destes animais apresentam lobos contendo cilindros compactados e unidos por tecido conjuntivo, existindo diferença neste compartimento entre os diferentes morfotipos. Os testículos dos morfotipos SM e OC estão envolvidos por epitélio pavimentoso. Parte desse epitélio apresenta-se estratificado e inclui células de vários tamanhos, formando a zona espermatogênica. Esta zona apresenta células germinativas tanto de atividade espermatogênica quanto de maturação de espermatozóides, que se situam no lúmen de cada cilindro. A transição para o morfotipo SOC está marcada por atividade espermatogênica dos testículos, caracterizada por espessa zona espermatogênica na parede lobular. Os cilindros testiculares contêm espermatócitos com aparência uniforme no tamanho, na forma e nas características histológicas. Cada cilindro apresenta espermatócitos no mesmo grau de desenvolvimento, porém esse grau pode variar entre os cilindros, provavelmente, correspondendo em um estágio espermatogênico. Nos

espécimes do morfotipo BC, os testículos contêm quase que exclusivamente espermatozoides maduros, sendo que não há atividade espermatogênica.

Na espécie *Macrobrachium lanchestri* os testículos apresentam-se recoberto por uma cápsula de tecido conjuntivo denso. Este órgão está constituído por numerosos lóbulos ramificados, que variam de tamanho e estão separados entre si por uma delgada membrana limitante. Cada lóbulo testicular apresenta células germinativas em diferentes estágios de desenvolvimento, dispostas ao acaso. Nesta espécie não há grandes variações nos testículos em relação ao tamanho dos camarões, sendo que todos os animais apresentam atividade espermatogênica (RAO et al., 1987).

Em *Macrobrachium borellii*, os testículos encontram-se limitados por uma fina camada de epitélio pavimentoso, composto por células de núcleo achatado. Abaixo deste epitélio encontra-se a zona germinativa, onde estão localizadas as células da linhagem espermatogênica, dispostas aleatoriamente no interior do órgão. A zona germinativa está localizada em posição periférica dentro dos testículos. Esta zona está formada pelas células germinativas imaturas, as espermatogônias primárias e secundárias, e pelas células germinativas maduras, os espermatozoides os quais encontram-se na luz dos túbulos seminíferos (VERDI e DELGADO, 1998).

Com relação à morfologia dos ductos deferentes, embora vários trabalhos tenham sido realizados em decápodos (HINSCH e WALKER, 1974; MALEK e BAWAB, 1974a; 1974b; BIZOT-ESPIARD, 1980; GUITART et al., 1985; KOODA-CISCO e TALBOLT, 1986; HINSCH e MCKNIGHT, 1988; SUBRAMONIAN, 1995; ARAKI e MATSUURA, 1997; GONZALES e CERISOLA, 1997; QIU et al., 1997; YILONG e QIKUN, 1997; ZIQIANG e YUNJIN, 1997; SAINTE-MARIE e SAINTE-MARIE, 1999; BENHALIMA e MORIAYSU, 2000; MANJON-CABEZA e RASO, 2000; SUDHA-DEVI e ADIYODI, 2001; DIAZ et al., 2002; LEITE, 2002; WANG et al., 2002; DING et al., 2005; GARCIA e SILVA, 2006; MA et al., 2006), existem poucos trabalhos realizados, referentes ao gênero *Macrobrachium* (VERDI e DELGADO, 1998; YILONG e QIKUN, 1997; KIM et al., 2002).

Os ductos deferentes possuem em seu interior as células espermáticas, sendo responsável por encaminhar os espermatozoides dos testículos para os gonóporos (KROL et al., 1992; DIAZ et al., 2002; GARCIA e SILVA, 2006). Ao passar pelo comprimento do ducto deferente, os espermatozoides são encapsulados e formam os espermatóforos (HINSCH e MCKNIGHT, 1988; SAINTE-MARIE e SAINTE-MARIE, 1999). A morfologia dos espermatóforos tem sido estudada devido à sua grande

importância filogenética e, também, devido ao desenvolvimento tecnológico para a inseminação artificial em crustáceos (SUBRAMONIAM, 1993; DIAZ et al., 2002).

Microscopicamente, a parede dos ductos estão formadas por um epitélio glandular (VERDI e DELGADO, 1998; DIAZ et al., 2002; MORIYASU et al., 2002; WANG et al., 2002; GARCIA e SILVA, 2006). Esse epitélio está revestido por um tecido conjuntivo (DIAZ et al., 2002; YILONG e QIKUN, 1997). Entretanto, em algumas espécies, esse epitélio está revestido por células musculares (VERDI e DELGADO, 1998). Em outras espécies de crustáceos, existe uma camada muscular, que pode estar localizada entre o epitélio e o tecido conjuntivo ou, ainda, após o tecido conjuntivo (YILONG e QIKUN, 1997; ADIYODI e ANILKUMAR, 2002; GARCIA e SILVA, 2006). O epitélio dos ductos deferentes apresentam várias funções tais como, o transporte e manutenção de um ambiente propício para os gametas, e a produção de uma capa protetora, formando o espermatóforo (DIAZ et al., 2002; GARCIA e SILVA, 2006).

Os ductos deferentes podem ser diferenciado em várias regiões, dependendo da espécie estudada (McLAUGHLIN, 1983). Para a espécie *Litopenaeus setiferus*, foram diferenciadas quatro regiões denominadas de I, II, III e IV, sendo que a região IV também é denominada de ampola terminal (KING, 1948). Já para a espécie *Penaeus kerathurus*, os ductos deferentes foram divididos em três regiões funcionalmente distintas, sendo elas média (ascendente e descendente), distal e ampola terminal (MALEK e BAWAB, 1974a). Em estudos realizados nas espécies *Macrobrachium nipponense* (QIU et al., 1997), *Metapenaeus ensis* (WANG et al., 2002), *Aristaeomorpha foliacea* (TUNESI, 1987) e *Aristeus foliacea* (ORSI-RELINI e TUNESI, 1987) os ductos deferentes estão constituídos por três regiões distintas, sendo denominadas de regiões anterior, media e posterior ou ampola. Para a espécie *Diogenes pugilator*, foram descritas mais de oito regiões distintas dos ductos deferentes (MANJON-CABEZA e RASO, 2000).

Nas espécies de crustáceos *Goniopsis cruentata* (GARCIA e SILVA, 2006) e *Cancer borealis* (MORIYASU et al., 2002) os ductos deferentes apresentam-se dividido em duas regiões distintas. Para a espécie *Goniopsis cruentata*, os ductos deferentes apresentam a primeira região, proximal, constituída por epitélio pavimentoso, e epitélios cilíndricos nas regiões média e distal. Na segunda região o epitélio glandular é cúbico simples e torna-se cilíndrico ao se aproximar do gonóporo. Nesta espécie o espermatóforo está totalmente maduro próximo ao gonóporo (GARCIA e SILVA,

2006). Já para a espécie *Cancer borealis*, a região proximal dos ductos deferentes são responsável pela formação e estocagem dos espermátóforos totalmente formados e pela formação do fluído seminal. A região distal é responsável pela formação do “plug” espermático. Ainda nessa última espécie, foram realizados estudos relacionando as diferentes fases fisiológicas dos animais com o desenvolvimento dos ductos deferentes. Desta forma, foram descritas três diferentes fases fisiológicas, denominadas de I, II e III. A fase I representa os animais imaturos, onde os ductos deferentes não apresentam espermátóforo. A fase II representa os animais jovens, onde os espermátóforos estão localizados nos ductos deferentes. Já a fase III representa os animais adultos, que apresentam ductos deferentes bem desenvolvido, com produção de todos os componentes para a formação do “plug” espermático (MORIYASU et al., 2002).

Outros estudos realizados na espécie *Macrobrachium nipponense* evidenciaram os ductos deferentes divididos em quatro regiões, sendo elas regiões proximal, enovelada, distal e dilatação distal. O epitélio secretor de todo os ductos deferentes apresenta-se cilíndrico simples, porém difere de altura dependendo da região em que se encontra. O lúmen dos ductos deferentes contém espermátóforos em vários estágios de desenvolvimento, sendo que os totalmente maduros encontram-se na região de dilatação distal (YILONG e QIKUN, 1997). Entretanto, estudos realizados na espécie *Macrobrachium borellii* não evidenciaram diferentes regiões nos ductos deferentes, sendo constituído por um túbulo largo circular, formado externamente por uma grossa capa muscular e internamente por epitélio colunar do tipo glandular. No lúmen desses ductos encontram-se os espermatozóides imersos em uma matriz de aspecto gelatinoso, com características basófila. Rodeando essa estrutura se diferencia outra matriz, com o mesmo aspecto gelatinoso, porém eosinófila (VERDI e DELGADO, 1998).

Na região proximal dos ductos deferentes, as células epiteliais secretam uma matriz que é responsável pelo empacotamento e direcionamento dos espermatozóides, dando início à formação do espermátóforo (GONZALEZ e CERISOLA, 1997; QIU et al., 1997; DIAZ et al., 2002; WANG et al., 2002). Estudos realizados em *Pleoticus muelleri* indicaram que o epitélio dessas regiões é cúbico simples e apresenta células que possuem núcleo grande e proeminente, e citoplasma com estruturas fibrosas (DIAZ et al., 2002). Já para a espécie *Metapenaeus ensis*, essa região apresenta epitélio cilíndrico simples (WANG et al., 2002). Essas células são responsáveis pela secreção da primeira camada do espermátóforo (GONZALEZ e CERISOLA, 1997; QIU et al., 1997; DIAZ et al., 2002; WANG et al., 2002). Para a espécie *Enopometopus*

occidentalis, a primeira porção dos ductos deferentes está de formato espiral, com epitélio cilíndrico simples. As células desse epitélio apresentam núcleo multilobado ou células multinucleares (HALEY, 1984).

A região média dos ductos deferentes ainda é responsável pela formação do espermatóforo. O epitélio secretor dessa região é cilíndrico simples. As células apresentam núcleo alongado e o citoplasma apical com região de borda em escova (RO et al., 1990; KROL et al., 1992; DIAZ et al., 2002; WANG et al., 2002).

Já a região distal, também denominada de ampola terminal e ducto ejaculatório, é o local onde ocorre a deposição e a organização dos componentes do espermatóforo, assim como a finalização da maturação. Nessa região o epitélio é cilíndrico simples, responsável pela secreção de muco e substâncias adesivas para facilitar a adesão do espermatóforo nas fêmeas (DIAZ et al., 2002; WANG et al., 2002). As células epiteliais apresentam núcleo basal e citoplasma apical com borda em escova. A estrutura do espermatóforo é altamente variável dentre os decápodos. Desta forma, é compreensível que a estrutura morfológica dos ductos deferentes também seja variável (DIAZ et al., 2002).

Morfologia das Glândulas Androgênicas

De acordo com a literatura especializada, a presença de um tecido glandular aderido aos ductos deferentes foi observada pela primeira vez em *Cambarus montanus* por FAXON (1884). Esse tecido também foi observado em *Callinectes sapidus* por CRONIN (1947). O envolvimento desse tecido glandular na regulação da diferenciação masculina e da espermatogênese foi estabelecido no anfípoda *Orchestia gammarellus*, sendo esse tecido denominado de glândula androgênica (CHARNIAUX-COTTON, 1954). LEGRAND (1955) confirmou o efeito androgênico da glândula no isópodo *Armadillidium vulgare*. Sabe-se que o controle da espermatogênese em crustáceos difere dos vertebrados, uma vez que as funções endócrinas e gaméticas estão claramente separadas em dois órgãos distintos, sendo estes, as glândulas androgênicas e os testículos, respectivamente (GINSBURGER-VOGEL e CHARNIAUX-COTTON, 1982; CHARNIAUX-COTTON e PAYEN, 1988). Desta forma, recentes estudos têm indicado que as glândulas androgênicas têm um papel fundamental no desenvolvimento e manutenção de características masculinas em vários crustáceos malacostracas

(CHANIAUX-COTTON e PAYEN, 1985; 1988; SAGI, 1988; OKUNO et al., 1997; 1999; KHALAILA et al., 2002; HASEGAWA et al., 2002).

Na maioria das espécies de malacostracas, as glândulas androgênicas estão localizadas, na porção terminal dos ductos deferentes (FOWLER e LEONARD, 1999, YE et al., 2003; MURAKAMI et al., 2004). Porém, em *Armadillidium vulgare* esta glândula está aderida na porção final da região cefálica dos testículos (HASEGAWA et al., 2002). Estudos histológicos de microscopia de luz evidenciaram que as glândulas androgênicas estão envoltas por tecido conjuntivo (VEITH e MALECHA, 1983; JOSHI e KHANNA, 1987; NINAGAWA et al., 1994; FOWLER e LEONARD, 1999; AWARI e DUBE, 1999; HASEGAWA et al., 2002). Desse tecido partem projeções que se fundem ao tecido conjuntivo que recobre os ductos deferentes, aderindo as glândulas androgênicas ao mesmo (JOSHI e KHANNA, 1987; NINAGAWA et al., 1994; FOWLER e LEONARD, 1999).

Ainda, estudos evidenciaram que o arranjo celular das glândulas androgênicas pode ser bem variado, dependendo do grupo de animais estudado. Foram descritos cordões celulares sinuosos, cordão simples de células alinhadas, cordões de células anastomosadas, células organizadas em lóbulos, e amontoados de células (CHARNIAUX-COTTON e PAYEN, 1985). O arranjo celular das glândulas androgênicas do camarão de água doce *Macrobrachium rosenbergii* é constituído por cordões celulares alinhados ou ainda formando um grupo celular piramidal (VEITH e MALECHA, 1983). Já para a espécie *Ocypode quadrata*, o arranjo celular dessas glândulas está constituído por cordões celulares enovelados ou anastomosados (CHARNIAUX-COTTON e PAYEN, 1985). Ainda, as glândulas androgênicas de *Armadillidium vulgare* estão formadas por uma massa celular enovelada (HASEGAWA et al., 2002). Entretanto, em *Cherax desdructor* foram evidenciadas variações estruturais nas glândulas androgênicas. O arranjo celular dessa glândula, nesta espécie, pode estar constituído por um cordão celular simples ou por cordões celulares múltiplos. Essas diferenças do arranjo celular podem ocorrer devido à diferença da idade ou da maturidade sexual dos espécimes estudados (FOWLER e LEONARD, 1999).

Estudos histológicos das glândulas androgênicas em crustáceos decápodos evidenciaram células epiteliais associadas a uma camada muscular. As células apresentaram-se ovais, com núcleo grande variando de arredondado a oval, e citoplasma bastante vacuolizado. Ainda foram evidenciadas junções celulares entre essas células epiteliais (FOWLER e LEONARD, 1999). Em alguns oniscóides, foi encontrado um

polimorfismo celular e nuclear, sendo que o diâmetro do núcleo numa mesma glândula pode variar de 6 a 35nm (LEGRAND e JUCHAULT, 1972).

Estudos realizados nas glândulas androgênicas da espécie *Macrobrachium rosenbergii* evidenciaram três grupos celulares, sendo diferenciados através do diâmetro celular. As células androgênicas apresentaram citoplasma escasso e denso, e núcleo intensamente basofílico. A histoquímica das células androgênicas mostrou resultados positivos para o teste de azul de mercúrio-bromofenol tanto para o citoplasma quanto para o núcleo, confirmando a natureza protéica do hormônio (AWARI e DUBE, 1999). Entretanto, considerando ainda a espécie *Macrobrachium rosenbergii*, estudos recentes demonstraram a presença de dois tipos celulares, os quais são denominados de células do tipo I e tipo II. As células do tipo I são relativamente menores, com citoplasma corado intensamente por hematoxilina. Já as células do tipo II são relativamente maiores, com citoplasma pouco corado pela hematoxilina (OKUMURA e HARA, 2004).

Ainda foram identificados dois tipos celulares nas glândulas androgênicas de *Scylla serrata*, sendo denominados de células tipo A e tipo B. As células do tipo A apresentaram núcleo arredondado com pouca heterocromatina e citoplasma corado fracamente. Já as células do tipo B apresentaram núcleo achatado rico em heterocromatina e citoplasma ou corado fortemente ou não evidenciado. As células do tipo B são formadas quando as células do tipo A iniciam sua atividade secretora (YE et al., 2003).

Estudos ultraestruturais das células das glândulas androgênicas de *Armadillidium vulgare* evidenciaram o citoplasma celular contendo grande número de organelas como retículo endoplasmático e complexo de Golgi, e também notaram a presença de estruturas organizadas entre as células. Essas estruturas conectam o espaço intercelular através de canalículos intercelulares para exportar o hormônio das glândulas androgênicas. A membrana plasmática das células das glândulas androgênicas próximo a esses canalículos intercelulares apresenta especializações formando junções celulares. Os grânulos secretores, supostamente contendo peptídeos do hormônio das glândulas androgênicas, estão distribuídos próximos aos canalículos intercelulares. Alguns desses grânulos fundem-se com a membrana plasmática das células androgênicas, sugerindo os grânulos secretores, contendo hormônio das glândulas androgênicas que são transferidos para o espaço extracelular através dos canalículos intercelular,

particularmente desenvolvido para exportar hormônios peptídicos (NEGISHI et al., 2001).

A ultraestrutura das células das glândulas androgênicas do camarão de água doce *Macrobrachium nipponense* revelou que durante a época não reprodutiva, as células androgênicas apresentaram citoplasma vacuolizado e núcleo picnótico. Células androgênicas presentes em animais que tiveram ablação unilateral do pedúnculo ocular apresentaram retículo endoplasmático rugoso bem desenvolvido. Já as células androgênicas presentes em animais com ablação bilateral apresentaram maior desenvolvimento do retículo endoplasmático rugoso e do complexo de Golgi. Essas últimas características também foram observadas em animais normais em época reprodutiva. As gônadas desse camarão em época reprodutiva estavam em processo espermatogênico ativo. A ablação do pedúnculo ocular estimulou o progresso da espermatogênese, particularmente nos animais com ablação bilateralmente. A performance reprodutiva induzida pela ablação bilateral do pedúnculo ocular é tão efetiva quanto em animais normais em época reprodutiva. Desta forma, as mudanças ocorridas nas células das glândulas androgênicas sugerem que a ablação do pedúnculo ocular parece induzir precocemente o desenvolvimento gonadal masculino (KIM et al., 2002).

O desenvolvimento das glândulas androgênicas na espécie *Scylla serrata* pode ser dividido em quatro estágios (YE et al., 2003). O estágio I está caracterizado por apresentar glândula pequena com células glandulares localizadas em pequenos amontoados. No estágio II a glândula está formada por um cordão celular distinto. O estágio III está caracterizado pelo aumento do volume glandular e por apresentar células com hiperplasia. Já o estágio IV está caracterizado pelo início da degeneração celular. Em *Porcellio scaber*, as células androgênicas em degeneração apresentaram núcleos picnóticos e um grande agregado de grânulos elétron-densos. Essa destruição das células cessa a atividade secretora das glândulas androgênicas (RADU e CRACIUM, 1976). A destruição do excesso de material secretor no lisossomo, sendo este fenômeno de crinofagia, foi observada nas células das glândulas androgênicas de *Armadillidium vulgare* (CHAIGNEAU e JUCHAULT, 1979).

MURAKAMI et al. (2004) observaram em *Procambarus clarkii* dois tipos de tecidos glandulares aderidos à região subterminal da porção ejacutória dos ductos deferente. Um desses tecidos estava localizado dentro da cavidade corpórea, enquanto o outro estava localizado dentro da coxa. As características celulares do primeiro tecido

assemelham-se as glândulas androgênicas dos demais malacostracas. Já as células do tecido localizado no interior da coxa apresentaram-se menores e mais basófilas devido ao menor volume e a maior densidade do seu citoplasma e núcleo. Ainda nessas células do tecido localizado no interior da coxa foram evidenciadas fibras coradas em negro, semelhante a fibras nervosas de gânglios, após uma coloração específica. A função dessas células foi sugerida como estando associada ao desenvolvimento das características sexuais secundárias.

O papel das glândulas androgênicas na determinação sexual

CHARNIAUX-COTTON (1954) foi o primeiro pesquisador a sugerir o papel regulador das glândulas androgênicas, mostrando que a ablação bilateral das glândulas androgênicas em *Orchestia gammarella* bloqueou a diferenciação das características masculinas primárias e secundárias e a diminuição da espermatogênese. Após esse achado, o papel das glândulas androgênicas na determinação sexual tem sido investigado em várias espécies de crustáceos malacostracas. Em fêmeas do isópodo *Armadillidium vulgare*, a implantação ou a injeção de extratos das glândulas androgênicas, nos primeiros estágios de diferenciação sexual, resultou na diferenciação de testículos e no aparecimento das características sexuais secundárias masculinas (LEGRAND, 1955; KATAKURA E HASEGAWA, 1983; SUZUKI e YAMASAKI, 1997; 1998). Similarmente, a implantação das glândulas androgênicas em fêmeas do decápoda de água doce *Macrobrachium rosenbergii* nos estágios iniciais de desenvolvimento, provocou a diferenciação de espécies geneticamente fêmeas em espécimes fenotipicamente machos (NAGAMINE et al., 1980b). A implantação das glândulas androgênicas em fêmeas de *Procambarus clarkii* induziu o desenvolvimento de apêndices abdominais masculinos (NAGAMINE e KNIGHT, 1987; TAKETOMI et al., 1990; TAKETOMI e NISHIKAWA, 1996). FOWLER e LEONARD (1999) evidenciaram que a injeção de extratos de glândulas androgênicas em fêmeas juvenis do lagostim de água doce *Cherax destructor* provocou o desenvolvimento da abertura genital masculina. Fêmeas do lagostim *Cherax quadricarinatus*, que tiveram a implantação das glândulas androgênicas exibiram o desenvolvimento de própodos, semelhantes aos masculinos, e também exibiram a inibição do desenvolvimento das características sexuais secundárias femininas (KHALAILA et al., 2002).

Estudos na maturação de machos de *Macrobrachium rosenbergii* andrectomizados no início dos estágios de desenvolvimento, exibiram um alto grau de feminilização, incluindo o início da oogênese e o desenvolvimento de oviductos e gonóporos femininos (NAGAMINE et al., 1980a). A reimplantação das glândulas androgênicas em camarões andrectomizados reverteu o efeito andrectômico. A implantação das glândulas androgênicas em fêmeas deu início ao processo de masculinização, manifestado pelo desenvolvimento do apêndice sexual masculino, do complexo do gonóporo masculino, dos quelípodos maduros masculinos e do início de espermatogênese nos ovários (NAGAMINE et al., 1980a; 1980b). Machos andrectomizados em estágios avançados de desenvolvimento se tornaram parcialmente feminilizados ou não feminilizados (NAGAMINE et al., 1980a).

Ainda, estudando a espécie *Macrobrachium rosenbergii*, machos imaturos submetidos a andrectomização bilateral não desenvolveram a quela azul (uma característica sexual secundária) e nem genitália normal. Evidencia-se ainda uma grande variedade de anormalidades gonadais, incluindo a redução do tamanho testicular, o desenvolvimento de órgãos metade ovário e metade testículo, sendo denominados de “ovotestículos” e de ovários lobulados anormalmente, assim como, a produção de ovos. Também se pode observar que o crescimento somático de machos andrectomizados é similar ao crescimento de fêmeas normais. Esses resultados mostram que uma completa reversão sexual funcional pode ocorrer após a andrectomização e que ocorreu um alto grau de feminilização utilizando-se os machos imaturos. Também pode ser observado que as glândulas androgênicas tem efeito direto e indireto no crescimento somático em Crustacea, em adição ao seu efeito na determinação sexual e crescimento do tecido reprodutivo (SAGI et al., 1995).

A reversão sexual em fêmeas de *Macrobrachium rosenbergii* foi realizada através da implantação das glândulas androgênicas de machos adultos (MALECHA et al., 1992). Observaram-se anormalidades e infertilidade do sistema reprodutivo em fêmeas implantadas que apresentavam comprimento de carapaça de 8.0 a 10.3 mm. Porém uma completa reversão da função sexual e uma completa reversão das características sexuais secundárias são observadas em fêmeas com comprimento de carapaça de 6.5 a 7.5 mm (aproximadamente 30 dias após a metamorfose da pós-larva). A implantação de glândulas androgênicas hipertrofiada em fêmeas imaturas da espécie *Cherax quadricaricatus* provocou a masculinização das características sexuais

secundárias, porém o processo de vitelogênese somente foi suprimido, não sendo eliminado totalmente (KHALAILA et al., 2001).

O efeito da andrectomização bilateral na diferenciação morfológica também foi realizado na espécie *Macrobrachium rosenbergii*. Observa-se que os machos do morfotipo SM ablados transformam-se no próximo morfotipo, o OC. Porém a transformação subsequente para o morfotipo dominante BC não foi observada. A andrectomização de machos OC não evita a transformação para o morfotipo BC. A andrectomização de machos tanto do morfotipo SM quanto OC provocou o desaparecimento da papila genital, e a atrofia dos ductos espermáticos e dos testículos desses morfotipos. Também se observou que a taxa de crescimento de machos com morfotipo SM e OC andrectomizados é significativamente menor que em machos não operados e em machos operados, mas que não tiveram suas glândulas retiradas (SAGI et al., 1990).

Existência de hormônio sexual em Crustacea

A primeira evidência da existência de hormônios sexuais em invertebrados foi obtida para *Orchestia gammarela* (CHARNIAUX-COTTON, 1952). O autor evidenciou que o controle endócrino do ovário ocorreu, através do desenvolvimento de oostegites. Esses oostegites são caracterizados por um crescimento lamelar pequeno na face interna da coxa dos 3, 4 e 5 pereópodos, responsável pela formação da bolsa reprodutiva (CHARNIAUX-COTTON, 1953). Os oostegites são considerados características sexuais secundárias, as quais desapareceram em fêmeas que tiveram seus ovários retirados e reapareceram com a reimplantação ovariana. Já a existência de hormônio masculino, responsável pela diferenciação testicular, com produção hormonal fora das gônadas, foi demonstrada na mesma espécie, seguindo a implantação de ovários em machos normais e castrados (CHARNIAUX-COTTON, 1953). A fonte provedora desse hormônio foi identificada como uma glândula, localizada aderida a cada um dos ductos deferentes, sendo denominada de glândulas androgênicas (JUCHAULT et al., 1984; KATAKURA, 1984; HASEGAWA et al., 1993, SAGI et al., 1997; OKUNO et al., 2002). As glândulas androgênicas foram identificadas em uma grande variedade de espécies de crustáceos (SAGI e KHALAILA, 2001). Ainda, tem sido demonstrado o papel das glândulas androgênicas na diferenciação masculina e na inibição da diferenciação feminina (SUN et al., 2000; SAGI e KHALAILA, 2001;

OKUNO et al., 2001). Desta forma, a diferenciação sexual pode ser manipulada através da remoção das glândulas androgênicas, sem danificar as gônadas (SAGI e AFLALO, 2005).

O primeiro resultado experimental sobre o controle da diferenciação do aparato genital masculino foi obtido em *Orchestia gammarella*. As glândulas androgênicas são os únicos órgãos ou tecidos no macho que, quando implantados em uma fêmea jovem provoca a masculinização dos ovários e dos ductos deferentes, simultaneamente às características sexuais secundárias (CHARNIAUX-COTTON, 1954). O hormônio das glândulas androgênicas é essencial para a espermatogênese sendo também importante no comportamento dos machos (NEGISHI e HASEGAWA, 1992; SAGI et al., 1997; OKUNO et al., 2002). Após completa remoção das glândulas androgênicas, a espermatogênese diminui e depois cessa, e alguns oócitos começam a se diferenciar (CHARNIAUX-COTTON, 1964). Os ovários transplantados em machos intactos ou castrados são transformados em testículos. Porém o ovário permanece normal quando transplantado em um macho desprovido de glândulas androgênicas. Desta forma as glândulas androgênicas são fontes exclusivas de hormônios responsáveis pela diferenciação do aparato genital masculino, sendo que os testículos não secretam hormônio androgênico (CHARNIAUX-COTTON e PAYEN, 1985).

A masculinização de fêmeas de *Orchestia gammarella* através da implantação de glândulas androgênicas foi objeto de vários estudos. Foi descrito que, por volta de duas a três semanas após a implantação de uma ou duas glândulas androgênicas, a zona germinativa dos ovários forma células germinativas que realizam espermatogênese, semelhante a um testículo normal. As células foliculares secundárias são transformadas em células de estoque e seus núcleos tornam-se poliplóide. A primeira espermiogênese é efetiva somente quando a transformação está totalizada. Os espermatozoides são férteis. Em fêmeas em maturação, a primeira ação da implantação das glândulas androgênicas é a inibição do início da vitelogênese secundária. Rudimentos dos ductos espermáticos se desenvolvem através da multiplicação celular (CHARNIAUX-COTTON, 1960; 1970; 1972). Em fêmeas jovens esses ductos crescem até o último esternito e a papila genital aparece, porém esses ductos não são funcionais devido à abertura da papila não ser contínua com o ductos (ZERBIB, 1964). A existência de machos perfeitos (XX) torna-se possível com a implantação das glândulas androgênicas em fêmeas antes da diferenciação sexual externa. Se a implantação ocorrer antes da 4ª muda pós-embriônica, as fêmeas são transformadas em “neomachos” funcionais. Cabe

ressaltar que esses “neomachos” apresentam suas glândulas androgênicas funcionais. O aparecimento de oostegites em fêmeas implantadas durante a 3ª ou 4ª intermuda prova que os ovários secretam hormônios antes de serem transformados em testículos (GINSBURGER-VOGEL, 1972; 1975).

Após a implantação das glândulas androgênicas em vários decápodes, a espermatogênese foi obtida também em fêmeas jovens do camarão de água doce *Macrobrachium rosenbergii*. Na implantação, os ovários dessas fêmeas somente apresentavam oogônias. No final do experimento, a espermatogênese foi observada nas regiões anterior e posterior dos ovários. A oogênese continuou ocorrendo na região central do órgão. Os ductos deferentes estavam formados completamente. Esses ductos estavam conectados com as gônadas e aos gonóporos masculino, que continha espermatozoides maduros (NAGAMINE et al., 1980b). Desta forma pode-se afirmar que o hormônio androgênico induz a diferenciação do trato genital masculino (NAGAMINE et al., 1980b; HASEGAWA et al., 2002).

MANOR et al. (2004) observaram que a implantação das glândulas androgênicas em fêmeas de *Cherax quadricarinatus* inibiu a vitelogênese promovendo o crescimento do animal. Com isso, atribuiu-se a implantação das glândulas androgênicas como um fator de crescimento direto, semelhante aos efeitos encontrados para os andrógenos em vertebrados. Esse crescimento, em combinação com um efeito indireto, através da inversão do investimento energético da reprodução e vitelogênese, promoveu o crescimento corpóreo.

Na maioria das espécies de crustáceos, o hormônio androgênico parece atuar através da difusão ao longo do trato genital. O desenvolvimento de rudimentos androgênicos depende diretamente da constituição genética do macho em estudo. O fato de que em fêmeas a circulação do hormônio androgênico induz uma nova e funcional glândula androgênica é de difícil explicação. Esses resultados demonstram que a genética das fêmeas possui genes que codificam o desenvolvimento das glândulas androgênicas, e que o hormônio androgênico exógeno poderia ativar esses genes (CHARNIAUX-COTTON e PAYEN, 1985).

HASEGAWA et al. (2002) estudaram a localização do hormônio das glândulas androgênicas no sistema reprodutor masculino de algumas espécies de isópodos terrestres, com auxílio de reações de imunohistoquímica. Os autores evidenciaram a existência do hormônio androgênico somente nas glândulas androgênicas, não sendo

evidenciado nos testículos e nem nos ductos deferentes em espécies das famílias Armadillidiidae, Porcellionidae, Scyphacidae e Oniscidea.

Regulação da Diferenciação Sexual do Aparato Genital

As glândulas androgênicas são consideradas como responsáveis pela diferenciação da gônia em espermatogônia e pelo processo da espermatogênese. No jovem macho de *Orchestia gammarella*, a espermatogênese se inicia quando as glândulas androgênicas não estão ainda totalmente separadas dos ductos espermáticos e o dimorfismo sexual externo ainda não é visível. Com isso o hormônio das glândulas androgênicas alcança a gônia por difusão ao longo do trato genital. Por outro lado, em decápodos, os testículos jovens não mostram atividade espermatogênica por várias intermudas. O início da atividade espermatogênica ocorre provavelmente através da circulação do hormônio das glândulas androgênicas (HGA). Em adição, a individualização das glândulas androgênicas em lagostins e siris europeus, através da indução da primeira espermatogênese, provocou o início da atividade glandular dos ductos espermáticos e o desenvolvimento dos gonóporos (CHARNIAUX-COTTON e PAYEN, 1985). A implantação de glândulas androgênicas suplementar em machos jovens de *Carcinus maenas* demonstrou muito bem o papel da circulação do HGA no aparato genital, que desde o início, evidenciou um desenvolvimento acelerado (PAYEN, 1973; 1974). No camarão de água doce *Macrobrachium rosenbergii*, o início da espermatogênese ocorreu depois da diferenciação dos ductos deferentes e a individualização das glândulas androgênicas (CHARNIUX-COTTON e PAYEN, 1985).

O término da atividade espermatogênica pode ser alcançado na presença contínua de HGA. Desta forma a espermatogênese em machos andrectomizados de algumas espécies de crustáceos, pode ocorrer da mesma maneira que em *Orchestia gammarella* (CHARNIUX-COTTON e PAYEN, 1985), *Cambarus bartonii bartonii* (PUCKETT, 1964), e *Macrobrachium rosenbergii* (NAGAMINE et al., 1980a). Em testículos isolados a atividade espermatogênica cessa. Quando os testículos estão associados com as glândulas androgênicas, a zona germinal produz espermatogônias e ocorre a espermatogênese (BERREUR-BONNENFANT, 1967). Porém em certas espécies, a presença contínua do HGA é necessária para que exista a atividade espermatogênica e também para a diferenciação da zona germinal. Na ausência do HGA

ou na presença de baixos níveis de hormônio, a zona germinal produz oogônia dando início a oogênese. Em algumas espécies, a atividade espermatogênica apenas é iniciada na presença do HGA, porém parece ser capaz de se manter na ausência deste hormônio (CHARNIAUX-COTTON e PAYEN, 1985). Os testículos de *Carcinus maenas* quando são transplantados em fêmeas, apresentam espermatogênese normal, assim como no siri europeu (AMATO e PAYEN, 1976; PAYEN e AMATO, 1978).

A intensidade da atividade espermatogênica é geralmente regulada pelo nível de HGA. Durante a época reprodutiva, as glândulas androgênicas estão bem desenvolvidas e a espermatogênese é intensa. Durante o repouso genital, as glândulas androgênicas estão pequenas assim como os testículos, que também ficam reduzidos. A existência dessa correlação foi observada em *Orchestia gammarella* (MEUSY, 1965), *Lysmata seti caudata* (TOUIR, 1973), *Orconectes narii* (CARPENTES e De ROOS, 1970; PAYEN, 1973), *Astacus leptodactylus* (CARPENTES e De ROOS, 1970; PAYEN, 1973), e *Scylla serrata* (YE et al., 2003).

O crescimento e a atividade das glândulas androgênicas são controladas por um hormônio moderador, sendo sua produção situada no pedúnculo ocular (CHARNIAUX-COTTON e PAYEN, 1985). Em crustáceos decápodos, o complexo Órgão X e glândula do seio, localizados no pedúnculo ocular, produzem o neurotransmissor que é responsável pela regulação de vários processos fisiológicos (KELLER, 1992; SAGI et al., 1997; WILDER et al., 1994). O efeito desse hormônio na reprodução masculina é menos conhecido em relação à feminina (KHALAILA et al., 2002). KHALAILA et al. (2002) estudando *Cherax quadricarinatus* evidenciaram que a ablação do pedúnculo ocular de machos maduros resultou na hipertrofia das glândulas androgênicas. A hipertrofia das glândulas androgênicas combinada com a hiperatividade e o aumento da síntese de RNA após a ablação do pedúnculo ocular também foi observado para os decápodos *Paratelsonia hydrodromous* (ADIYODI, 1984), *Pandalus platyceros* (BROCKENBROUGH-FOULKES e HOFFMAN, 1974), no camarão protandríaco (HOFFMAN, 1968), e *Parapenaeopsis hardwickii* (KULKARNI et al., 1984). O aumento da síntese protéica em machos devido à ablação do pedúnculo ocular, provavelmente proporcione o aumento da expressão de polipeptídios específicos, os quais representam fatores androgênicos (MARTIN e JUCHALT, 1999; OKUNO et al., 1999, SAGI e KHALAILA, 2001; KHALAILA et al., 2002).

A ablação do pedúnculo ocular também causa mudanças nas dinâmicas do sistema reprodutor de machos maduros. Após a ablação existe um aumento gradual e

significante no peso dos ductos espermáticos devido ao acúmulo de espermátóforos no interior dos ductos espermáticos, prontos para serem ejaculados. Esse acúmulo de espermátóforos é um indicador de aumento do potencial do processo de espermição, através da remoção do pedúnculo ocular. Foi evidenciado ainda que o número de lóbulos espermatogênicos contendo espermátócitos primários era bem menores em machos que tiveram a ablação de seus pedúnculos oculares. Esse fato indica que a ablação do pedúnculo ocular eleva o índice de meiose e diminui o índice de mitose nas células testiculares. Em adição, a diminuição tardia dos testículos pôde explicar o porquê dos ductos espermáticos tornarem-se cheios de espermátóforos, os quais provavelmente causem uma resposta de *feedback*, com a inibição da divisão mitótica das espermatogônias em espermátócitos primários. Todo esse processo dinâmico nos testículos, que está sendo induzido diretamente pela ablação do pedúnculo ocular ou através da atividade das glândulas androgênicas, ainda não está totalmente elucidado (KHALAILA et al., 2002).

Experimentos *in vitro* têm mostrado o efeito inibitório do fator das glândulas do seio no eixo endócrino de decápodos, assim como dos eixos formados pelo órgão Y-pedúnculo ocular (SEFIANI et al., 1996), e pelo órgão mandibular-pedúnculo ocular (LUI e LAUFER, 1996; WAINWRIGHT et al., 1996), e ainda, do efeito inibitório do extrato da glândula do seio na síntese de polipeptídios nas glândulas androgênicas (KHALAILA et al., 2002). O efeito inibitório do extrato das glândulas do seio foi evidenciado nas glândulas androgênicas, com conseqüente inibição da secreção destas glândulas. Esses efeitos não foram detectados nos testículos, porém existem mudanças significativas nesse órgão após a ablação do pedúnculo ocular *in vivo*. Assim, o efeito do eixo endócrino, mediado pelas glândulas androgênicas e pelos fatores do pedúnculo ocular, no sistema reprodutivo masculino, provavelmente apresenta como conseqüência a hipertrofia e a hiperatividade das glândulas androgênicas após a ablação do pedúnculo ocular (KHALAILA et al., 2002). Os fatores inibitórios das glândulas do seio sobre a síntese de ecdisone, no órgão Y e de metilfarnesoato no órgão mandibular, foram identificados e caracterizados por vários autores (LANDAU et al., 1989; LUI e LAUFER, 1996; SEFIANI et al., 1996; TANG et al., 1999; WAINWRIGHT et al., 1996). Sabe-se que as secreções, tanto do órgão Y como as do órgão mandibular, atuam no sistema reprodutivo masculino em decápodes (JO et al., 1999; SUBRAMONIAM, 2000; TANG et al., 1999). Assim, os fatores neuroendócrinos do pedúnculo ocular controlam o sistema reprodutivo masculino em decápodes através de um eixo endócrino

formado pelas glândulas do seio, pelas glândulas androgênicas e pelos testículos. O efeito inibitório dos órgãos do pedúnculo ocular no sistema reprodutivo masculino foi documentado para várias espécies, porém o modo de ação do fator responsável por essa inibição não é conhecido (KHALAILA et al., 2002).

KHALAILA et al. (2002) estudando *Cherax quadricarinatus* sugeriram que o fator neuroendócrino do pedúnculo ocular controla o sistema reprodutivo de crustáceos decápodos via um eixo endócrino formado pelas glândulas do seio, glândulas androgênicas e testículos. Embora os autores enfatizem que os efeitos das glândulas androgênicas na atividade testicular em crustáceos decápodos tenham sido amplamente estudados, os fatores inibitórios das glândulas androgênicas produzidos pela glândula do seio e o HGA ainda precisam ser caracterizados.

OKUMURA e HARA (2004) estudaram a correlação da estrutura celular das glândulas androgênicas na atividade espermatogênica e na diferenciação morfológica de *Macrobrachium rosenbergii*. Os autores enfatizaram que a diferenciação morfológica é controlada pela ação do hormônio androgênico, sendo este provavelmente de origem protéica. A atividade espermatogênica apresentou correlação com o ciclo de mudas nos machos de morfotipos SM e OC. A espermatogônia aumenta em número no estágio de pré-muda tardia, tornando-se espermátocitos no estágio de pós-muda, sendo que estes últimos se diferenciam em espermatozóides na intermuda e nos estágios iniciais de pré-muda. A ultraestrutura das células androgênicas foi comparado entre os estágios de mudas, mas não foram evidenciadas mudanças distintas, em relação à espermatogênese. Por outro lado, entre os 3 morfotipos existentes, as glândulas androgênicas apresentou-se maior nos machos do morfotipo BC, sendo que suas células apresentaram citoplasma com retículo endoplasmático rugoso bem desenvolvido. Desta forma, os autores concluíram que durante a espermatogênese, que está relacionada com o ciclo de muda, o hormônio androgênico apresenta-se em níveis constantes e tem importantes papéis na manutenção e na regulação da espermatogênese. Também evidenciaram que durante a diferenciação morfológica, as glândulas androgênicas estão mais ativa nos machos de morfotipo BC e que esta apresenta papel na regulação da atividade do período reprodutivo.

Hepatopâncreas

Em crustáceos, o hepatopâncreas desempenha função importante na assimilação de nutrientes e, provavelmente, represente a provisão de reserva de energia utilizada para o crescimento e metabolismo dos animais (DHALL e MORIATY, 1984). Estudos realizados em machos adultos da espécie de camarão de água doce *Macrobrachium rosenbergii*, indicaram que o peso do hepatopâncreas está diretamente correlacionado com o estágio morfotípico de desenvolvimento e o gasto de energia, direcionado para o crescimento e a atividade sexual (KURIS et al., 1987; SAGI e RA'ANAN, 1988; SURESHKUMAR e KURUP, 1999).

O hepatopâncreas recebe diferentes denominações como fígado, pâncreas, glândula do intestino médio, glândula gástrica, glândula digestiva, cecos anteriores, divertículo digestivo, órgão digestivo, glândula intestinal média e hepatopâncreas (GIBSON e BARKER, 1979). Este órgão, na maioria dos crustáceos, está associado ao intestino médio e apresenta diferentes níveis de complexidade dentre as espécies estudadas. Dentre os decápodos, o hepatopâncreas é particularmente bem desenvolvido e forma uma rede complexa de ductos e túbulos em fundo cego que ocupa a maior parte da cavidade cefalotorácica (GIBSON e BARKER, 1979; FRANCESCHINI-VICENTINI et al., 2007).

Esta glândula consiste de duas metades que se dispõem uma de cada lado da linha média do animal. Cada metade apresenta três lobos que são conectados separadamente ao estômago e intestino médio por um ducto primário que se divide em ductos secundários em cada lóbulo. Os ductos secundários se ramificam amplamente em dúctulos, sendo que cada um termina em um complexo de túbulos em fundo cego (FACTOR, 1981; FRANCESCHINI-VICENTINI et al., 2007). O hepatopâncreas é morfologicamente similar na maioria dos decápodos (GIBSON e BARKER, 1979), apesar do número de lobos pode variar nas diferentes espécies (ICELY e NOTT, 1992). *Penaeus* ssp (VOGT, 1985; LOVETT e FELDER, 1989) e *Caridina laevis* (PILLAI, 1960) apresentam apenas um lobo em cada metade do hepatopâncreas. Entretanto o hepatopâncreas do *Astacus astacus* não é um órgão compacto como nos demais decápodos. Este órgão está dividido em duas metades, que não se conectam (VOGT et al., 1989).

Os túbulos digestivos estão imersos e suportados por um tecido conjuntivo constituído de fibras colágenas bem definidas, que apresentam uma variedade de

estruturas características que incluem sinusóides hemolinfáticos, células circulantes da hemolinfa e fibroblastos (FACTOR e NAAR, 1985; 1990). Células contráteis contendo feixes de miofilamentos ocupam o espaço entre a membrana basal e a lâmina própria do túbulo hepatopancreático. Essas células apresentam processos que se dispõem circular e longitudinalmente ao túbulo formando uma malha de tecido contráctil ao redor da lâmina basal do mesmo (FACTOR e NAAR, 1985; ICELY e NOTT, 1992).

Os túbulos hepatopancreáticos em fundo cego podem estar divididos em regiões distal, média e proximal relativas ao trato digestório principal (VOGT et al., 1989). Internamente esses túbulos estão revestidos por um epitélio colunar simples (FACTOR e NAAR, 1985; ICELY e NOTT, 1992; BRUNET et al., 1994; CORREA Jr et al., 2002). Quatro tipos celulares têm sido identificados no epitélio de revestimento dos túbulos do hepatopâncreas em decápodos. Os tipos celulares são classificados em E (embrionária), R (reabsortiva), F (fibrilar) e B (vesicular), de acordo com o esquema proposto por JACOBS (1928) e HIRSCH e JACOBS (1928).

A localização destes tipos celulares varia ao longo do comprimento do túbulo hepatopancreático (ICELY e NOTT, 1992; CORREA Jr et al., 2002). As células E estão restritas à região distal em fundo cego. Já as células R ocorrem ao longo de todo o comprimento do tubo. As células F ocorrem principalmente na região distal, enquanto as células B localizam-se na região proximal do túbulo hepatopancreático. Apenas as células R revestem os ductos e os ductos secundários do hepatopâncreas (ICELY e NOTT, 1992). Em alguns decápodos foi identificado um quinto tipo celular denominado de células M (basal) (AL-MOHANNA et al., 1985b). Este tipo celular está disperso em todo o comprimento do túbulo e apóia-se na membrana basal do epitélio, porém não mantém contato com o lúmen do hepatopâncreas (ICELY e NOTT, 1992).

As células E são indiferenciadas e apresentam núcleo grande que ocupa a maior parte do volume citoplasmático (AL-MOHANNA et al., 1985b; ICELY e NOTT, 1992). O citoplasma apresenta pouco retículo endoplasmático rugoso e liso, mitocôndrias, vesículas limitadas por membranas e muito complexo de Golgi. Esse tipo celular é responsável pela renovação celular do epitélio dos túbulos hepatopancreáticos (ICELY e NOTT, 1992). Durante os estágios de pós-muda, o núcleo celular é proeminente e não apresenta sinais de divisão mitótica. Porém no estágio de intermuda estas células apresentam alta atividade mitótica após a alimentação (AL-MOHANNA et al., 1985a). Durante estágios iniciais da pré-muda, as células E apresentam mitose, sendo esta a

principal característica dessas células nesse período. A atividade mitótica diminui progressivamente e cessa antes da ecdise (AL-MOHANNA e NOTT, 1989). A divisão contínua da célula E parece estar relacionada com a extrusão da célula B do epitélio de revestimento do túbulo hepatopancreático e, desta forma, provavelmente poderia prover células adicionais uma vez que os túbulos crescem em comprimento a cada muda (AL-MOHANNA e NOTT, 1989).

As células F apresentam núcleo localizado próximo à região basal da célula. O citoplasma apresenta retículo endoplasmático rugoso extenso com numerosos ribossomos tanto aderidos à membrana quanto dispersos no citoplasma, e numerosas mitocôndrias distribuídas por toda a célula. Os complexos de Golgi são comuns e geralmente apresentam cisternas dilatadas (ICELY e NOTT, 1992; VOGT, 1992). A parte luminal dessas células apresenta microvilos que estão lineados por uma camada entérica. Estas células são especializadas em sintetizar e secretar enzimas digestivas durante algumas fases do ciclo alimentar (ICELY e NOTT, 1992). Após a ingestão de alimento estas células apresentam numerosos grânulos de zimogênio. Esses grânulos estão localizados na região apical do citoplasma e são aparentemente sintetizados pelo retículo endoplasmático rugoso e empacotados pelo complexo de Golgi. Desta forma, as células F sintetizam e secretam zimogênio para a digestão extracelular. Subseqüentemente, estas células captam material para a digestão intracelular e se diferenciam em células B (AL-MOHANNA et al., 1985a).

As células F apresentam ainda um grande vacúolo supranuclear, podendo formar um reservatório de atividade digestiva latente antes da alimentação (AL-MOHANNA et al., 1985a). Quando se inicia o estágio de intermuda, a freqüência das células F é marcadamente reduzida, particularmente nas regiões média e proximal dos túbulos hepatopancreáticos. Isso ocorre devido à diferenciação das células F em B. A freqüência das células F permanece reduzida ao longo do período de intermuda e presumivelmente continuarão a se diferenciar em células B. Além disso, no início do estágio de pré-muda essas células apresentam freqüência mínima dentre as células epiteliais e estão restritas à região imediatamente proximal à zona de divisão celular (AL-MOHANNA e NOTT, 1989).

As células B são diferenciadas a partir das células F e estão envolvidas com a digestão intracelular (AL-MOHANNA e NOTT, 1986). São os maiores tipos celulares do hepatopâncreas e apresentam um grande vacúolo envolto por uma fina camada de

citoplasma. O núcleo está restrito à região basal da célula. O citoplasma apresenta retículo endoplasmático rugoso, mitocôndrias e complexo de Golgi (ICELY e NOTT, 1992). Logo após a alimentação, a porção apical da membrana das células B desenvolve invaginações as quais se estendem como canais para dentro das células, produzindo as vesículas pinocíticas. Próximo a este complexo pinocítico está localizado um sistema de vacúolos subapicais que apresenta material granular. Esses vacúolos coalescem com os corpos digestivos, sendo que estes ocupam quase todo o volume celular. Com o progresso da pinocitose a camada entérica sobre os microvilos torna-se menos conspícua e o citoplasma é reduzido a uma fina camada marginal na célula. O núcleo está comprimido e localizado basal ou lateralmente, junto com o retículo endoplasmático rugoso e poucas mitocôndrias. Com o avanço do processo de digestão intracelular, pequenas regiões translúcidas aparecem na matriz dos corpos digestivos. Essas regiões aumentam em volume e são completamente substituídas por um material condensado nas inclusões digestivas. Essas inclusões formam grandes vacúolos contendo material amorfo envolto por corpos circulares e estruturas membranosas. As regiões translúcidas fundem-se para formar grandes vacúolos digestivos. No final do processo de digestão intracelular as células B estão caracterizadas por uma extensa vacuolização. Há uma tendência dos vacúolos aumentarem progressivamente de tamanho e moverem-se basalmente. Eventualmente há um único vacúolo grande contendo esferas densas (AL-MOHANNA e NOTT, 1986).

Após a digestão celular, as células B iniciam a fase de extrusão. Nessa fase as microvilosidades são reduzidas em número e o citoplasma apical está muito reduzido. Um único vacúolo é formado ocupando grande parte do volume celular. O citoplasma marginal contém, basalmente, poucas mitocôndrias envoltas por retículo endoplasmático rugoso e núcleo achatado (AL-MOHANNA e NOTT, 1986).

As células R são as mais abundantes nos túbulos hepatopancreáticos dos decápodos. O núcleo dessas células localiza-se na região basal, tendendo a ser pequeno e conter menos cromatina que os núcleos dos demais tipos celulares. O citoplasma apresenta retículo endoplasmático liso associado as invaginações da membrana basal celular, mas também pode ocorrer no citoplasma apical em um estágio específico do ciclo digestivo. Apresenta ainda pouco retículo endoplasmático rugoso, ribossomos livres, e numerosas mitocôndrias localizadas principalmente na região apical do citoplasma. O complexo de Golgi está ativo na região medial da célula e apresenta-se

associado ao retículo endoplasmático liso na região basal da célula. Esse complexo apresenta cisternas achatadas e produzem vesículas elétron-densa, as quais coalescem em corpos multivesiculares e são acumuladas em vacúolos supranucleares (ICELY e NOTT, 1992).

As células R absorvem nutrientes solúveis do lúmen do intestino e estocam lipídios e glicogênio (AL-MOHANNA e NOTT, 1989). Desta forma, as células R constituem o principal local de estocagem de lipídios e glicogênio (ICELY e NOTT, 1992). Essencialmente, a função das células R é absorver metabólitos difusíveis do lúmen, e ainda metabólitos difusíveis e pequenas partículas da hemolinfa. Esses metabólitos e partículas são estocados como lipídio e glicogênio no citoplasma (AL-MOHANNA e NOTT, 1987).

As células M são conhecidas pela acumulação contínua de material orgânico denso, o qual ocupa todo o volume celular. Os precursores da síntese desse material orgânico são, provavelmente, derivados da hemolinfa, ou das células B e R vizinhas, uma vez que não há associação direta das células M com o lúmen celular. Desta forma não há evidências de atividade pinocítica na membrana celular e o transporte deve ocorrer por difusão (AL-MOHANNA et al., 1985b). Essas células, ainda, não apresentam borda em microvilos (AL-MOHANNA e NOTT, 1987).

As células M também são responsáveis pelo material de origem protéica estocado no hepatopâncreas (AL-MOHANNA et al., 1985b). Essas células sofrem mudanças na frequência e na estrutura, durante o ciclo de muda do animal (AL-MOHANNA e NOTT, 1987). Cada célula acumula material de origem protéica dentro de um vacúolo maciço, durante o período de intermuda, sendo esse material utilizado durante o período de pré e pós-muda (AL-MOHANNA e NOTT, 1989). Esse corpo denso acumulado não é derivado de um sistema de digestão intracelular, uma vez que não há evidências de material membranoso ou particulado remanescente de um processo digestivo (AL-MOHANNA et al., 1985b).

As células M tendem a ser arredondadas, permanecendo em contato com a lâmina basal e, ocasionalmente, podem produzir extensões citoplasmáticas com ramificações entre as células vizinhas. As células localizadas imediatamente proximal exibem características de células em estágios iniciais de atividade celular. Nessas células jovens, o núcleo está rodeado por uma fina camada de citoplasma que apresenta retículo

endoplasmático reduzido e complexo de Golgi com pequenas cisternas, contendo material elétron-denso, e apenas alguns ribossomos, mitocôndrias e partículas semelhantes a glicogênio (AL-MOHANNA et al., 1985b).

As células localizadas na região medial-distal dos túbulos hepatopancreáticos apresentam complexo de Golgi proeminente e bem desenvolvido, com numerosas vesículas. Essas vesículas aparentemente representam estágios para a formação de grânulos grandes e densos, com acúmulo progressivo e formação de um aspecto diferenciado das células nesse estágio de desenvolvimento. Os grânulos densos também parecem emergir envoltos de membrana, com inclusões semidensas, contendo material granular. Esses grânulos parecem estar em estágio intermediário para a formação de grandes e imaturos corpos densos. O retículo endoplasmático rugoso torna-se mais conspicuo que nos estágios iniciais de atividade das células M. Ribossomos livres estão presentes no citoplasma, ocorrendo sozinhos ou como polirribossomos, juntamente com mitocôndrias. O complexo de Golgi produz vesículas, que estão aderidas diretamente aos corpos elétron-densos imaturos. Esses aspectos parecem ser um processo contínuo de amalgamação de todas as inclusões para formar um único corpo denso no citoplasma, durante a migração da célula M através dos túbulos hepatopancreáticos. Com o aumento do tamanho do corpo denso, o citoplasma está reduzido a uma fina camada e o núcleo vai tornando-se comprimido em um lado da célula. Ao mesmo tempo, longas lamelas de retículo endoplasmático rugoso desenvolvem-se e tornam-se mais conspicuos (AL-MOHANNA et al., 1985b).

Células M com um único e maturo corpo denso são sempre encontradas na região apical do túbulo hepatopancreático. Esses corpos densos estão envoltos por membrana e contém matriz homogênea com alta elétron-densidade. O citoplasma circundante contém retículo endoplasmático rugoso e um único e proeminente complexo de Golgi, juntamente com poucas mitocôndrias e partículas semelhantes a glicogênio. O complexo de Golgi apresenta cisternas achatadas que contém material de baixa elétron-densidade (AL-MOHANNA et al., 1985b).

MATERIAL E MÉTODOS

Para a presente investigação realizou-se arrasto com rede de malha de 6 mm, para a captura dos 40 machos adultos de camarão-da-Amazônia *Macrobrachium amazonicum* (Fig. 1), apresentando a mesma idade. Estes animais constituíam a segunda geração de animais provenientes do Pará que se encontravam nos viveiros do Setor de Carcinicultura do Centro de Aqüicultura da UNESP – CAUNESP, Jaboticabal, SP, Brasil. Os animais foram selecionados, em grupos de 10 espécimes de acordo com cada um dos quatro morfotipos: Translucent Claw (TC), Cinnamon Claw (CC), Green Claw 1 (GC1) e Green Claw 2 (GC2), descritos por MORAES-RIODADES e VALENTI (2004).

Avaliação Biométrica e dos Comprimentos do Corpo e do Quelípodo

Os animais foram mortos por choque térmico e realizaram-se as pesagens totais do corpo dos animais coletados, com auxílio de balança analítica, com precisão de 0,0001mg (Mettler Toledo AB204, Suíça). Posteriormente, foram medidos, com auxílio de paquímetro digital com precisão de 0,05 mm, o comprimento total (distância entre a margem distal do rostro até a extremidade distal do telson) e o comprimento do segundo quelípodo direito (distância entre a margem proximal do ísquio até extremidade distal do própodo) dos animais (MORAES-RIODADES e VALENTI, 2004).

Delineamento experimental

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado com 10 espécimes (machos) por morfotipos. A partir dos resultados, realizou-se Análise de Variância (GLM) e teste de Tukey a 5% ($p < 0,05$). Para a conformidade dos resultados utilizou-se o programa SAS (1995).

Avaliação morfológica dos órgãos reprodutores masculinos nos diferentes morfotipos

Após as pesagens e medições, os animais tiveram os testículos, ductos deferentes, glândulas androgênicas e hepatopâncreas coletados, sendo fixados por 24h em solução de Karnovsky (KARNOVSKY, 1965). Após foram realizados banhos em tampão fosfato a 10%, durante sete dias e procedeu-se a rotina de inclusão em Histoiresina (Leica Microsystems Nussloch, Alemanha). Em seguida, realizou-se a microtomia do material para obtenção de secções de 2 μ m, que posteriormente foram corados com Hematoxilina/Eosina e Tricrômio de Masson para análise das características estruturais dos órgãos nos diferentes morfotipos. A análise e a fotodocumentação foi realizada em fotomicroscópio Olympus B Max-50 (Olympus, Japão) no Laboratório de Morfologia de Organismos Aquáticos, associado ao Centro de Aqüicultura da Unesp, CAUNESP, da Faculdade de Ciências da Universidade Estadual Paulista, UNESP, Bauru, SP.

RESULTADOS

O sistema reprodutor masculino de *Macrobrachium amazonicum* está composto basicamente por testículos, ductos deferentes e glândulas androgênicas (Figs. 2a e 2b). Os testículos são pares, unidos nas regiões cranial e caudal (Fig. 2a), e estão localizados na região dorsal da carapaça. Os ductos deferentes, também são estruturas pares e tubuliformes divididos em três regiões: proximal, média e distal (Fig. 2a). Os ductos deferentes são responsáveis pela comunicação de cada testículo, com o meio externo. Essa comunicação ocorre através de uma papila que está localizada na base do quinto apêndice torácico do animal. As glândulas androgênicas são pares, e se localizam na região distal dos ductos deferentes, denominadas de ampola terminal (Fig. 2b).

Quanto à diferenciação morfológica de machos da espécie *Macrobrachium amazonicum* (Fig. 1), os machos TC são os menores dentre os morfotipos existentes, apresentando a menor média para o peso corpóreo ($p < 0,05$) (Tabela 1). Os animais desse morfotipo apresentam o menor tamanho de quelípodo, sendo este transparente. Os machos do morfotipo CC apresentam peso corpóreo maior que o morfotipo anterior, com quelípodo também maior, de coloração canela ($p < 0,05$) (Tabela 1). Os animais do morfotipo GC1 apresentam peso corpóreo e comprimento de quelípodos esverdeados maiores que os morfotipos anteriores ($p < 0,05$) (Tabela 1). O maior peso corpóreo e o comprimento de quelípodo verde intenso foi encontrado para os animais do morfotipo GC2 ($p < 0,05$) (Tabela 1). Com relação ao comprimento do corpo, nota-se que os quatro morfotipos se dividem em dois grupos significativamente diferentes, sendo o primeiro grupo formado pelos morfotipos TC e CC, e o segundo formado pelos morfotipos GC1 e GC2 ($p < 0,05$) (Tabela 1).

Tabela 1: Valores médios \pm DP das medidas morfométricas de machos de *Macrobrachium amazonicum* *

Morfotipos	Peso do Corpo (g)	Comprimento do Corpo (cm)	Comprimento da Quela (cm)
TC	3,12 \pm 0,28a	7,53 \pm 0,47a	3,22 \pm 0,22a
CC	5,55 \pm 0,59b	7,79 \pm 0,33a	4,47 \pm 0,33b
GC1	7,10 \pm 0,42c	9,79 \pm 0,25b	7,90 \pm 0,38c
GC2	8,47 \pm 0,33d	10,08 \pm 0,28b	9,51 \pm 0,19d

* TC = Quela translúcida; CC = Quela canela; GC1 = Quela esverdeada; GC2 = Quela verde intenso.

Estrutura testicular durante a diferenciação morfotípica

Os testículos dos diferentes morfotipos de *Macrobrachium amazonicum* são órgãos maciços, envoltos por tecido conjuntivo frouxo (Fig. 3). Desse tecido conjuntivo partem septos delicados para o interior do órgão que subdividem o parênquima testicular em regiões arredondadas (Fig. 4). Essas regiões estão preenchidas por um conjunto de células espermatogênicas e células de sustentação (Fig. 5). As regiões delimitadas pelos septos finos de tecido conjuntivo apresentam duas zonas distintas, ou seja, uma contendo espermatogônias, espermatócitos I e II, e células de sustentação, conhecida por zona espermatogênica (Figs. 3 e 5) e a outra, contendo espermátides em diferentes fases de diferenciação e espermatozóides, rodeadas por células de sustentação, denominada de zona espermiogênica (Figs. 3 e 5).

Na zona espermatogênica, as espermatogônias são responsáveis pela divisão mitótica e, conseqüentemente, pela formação das demais células da linhagem espermatogênica. As espermatogônias apresentam núcleo grande, de formato elipsóide, com um ou mais nucléolos proeminentes. O citoplasma é escasso e pouco evidente (Fig. 5). Os espermatócitos I e II encontram-se em diferentes fases da divisão celular. Os espermatócitos I apresentam núcleo redondo com cromatina em diferentes fases de condensação (Fig. 5). Já os espermatócitos II são de difícil visualização nessa região devido à rápida divisão meiótica. As células de sustentação, entremeadas às células germinativas, apresentam núcleo grande, de formato irregular, com nucléolos evidentes, sendo fácil sua identificação entre as células espermatogênicas (Figs. 3 e 5).

Na zona espermiogênica encontram-se espermátides em diferentes fases de diferenciação, e espermatozóides (Figs. 3 e 5). As espermátides em fases iniciais de diferenciação apresentam núcleo arredondado e citoplasma pouco evidente (Fig. 5). Já as células em fase final de diferenciação apresentam núcleo com formato tendendo a “meia lua” com cromatina condensada (Fig. 5). O citoplasma nessas espermátides é mais escasso e de difícil visualização (Fig. 5). Os espermatozóides apresentam formato de “guarda-chuva”, com núcleo altamente condensado em formato de “V” e citoplasma reduzido (Fig. 5). Essas células apresentam ainda uma região em formato de espícula, conhecida como acrossoma (Figs. 5 e 24). As células de sustentação que circundam a zona espermiogênica estão alinhadas em forma de cordão celular, lembrando um epitélio pavimentoso simples (Figs. 3 e 5). Esse cordão celular está situado entre o grupo de células formado por espermátides e espermatozóides, e o tecido conjuntivo que delimita a região testicular. As células de sustentação apresentam núcleo alongado,

de formato regular com nucléolos evidentes, e citoplasma apresentando fraca eosinofilia (Fig. 5).

Com relação à estrutura testicular nos diferentes morfotipos foram observadas diferenças na distribuição das células nas regiões testiculares. O morfotipo TC de *Macrobrachium amazonicum* apresenta duas zonas distintas em suas regiões testiculares. A zona espermatogênica está voltada para o eixo longitudinal central do testículo e contém células em maturação e de sustentação anteriormente citadas (Fig. 6). A zona espermiogênica está voltada para a periferia do testículo e contém as células mais maduras da linhagem espermatogênica, ou seja, espermátides e espermatozóides, rodeadas por células de sustentação (Fig. 6). Nesse morfotipo observa-se que cada uma dessas zonas ocupa aproximadamente metade de cada região testicular (Fig. 6). Desta forma o testículo do TC contém células em maturação e maduras em proporções aproximadamente iguais (Fig. 6).

Já o morfotipo CC de *Macrobrachium amazonicum* apresenta as regiões testiculares ocupadas totalmente pela zona espermatogênica (Fig. 7), apesar de serem observadas escassas e diminutas zonas espermiogênica (Fig. 7). Os morfotipos GC1 (Fig. 8) e GC2 (Fig. 9) de *Macrobrachium amazonicum* apresentam o mesmo padrão testicular. Nesses animais as regiões testiculares também estão formadas pela zona espermatogênica e pela zona espermiogênica (Figs. 8 e 9). Entretanto, a zona espermiogênica ocupa a maior parte das regiões testiculares, restando uma pequena concentração de zonas espermiogênicas voltadas para o eixo longitudinal central do testículo (Figs. 8 e 9). Assim, o testículo dos morfotipos GC1 e GC2 contém mais células em fases finais de maturação e maduras do que células em início de maturação (Figs. 8 e 9).

Estrutura dos ductos deferentes durante a diferenciação morfotípica

Os ductos deferentes de *Macrobrachium amazonicum* podem ser divididos macroscopicamente em três regiões distintas, sendo denominadas de regiões proximal, média e distal (Fig. 2a). A região proximal está localizada próximo aos testículos (Fig. 10) e encontra-se em formato de espiral (Fig. 2a). A região média é continuação da região proximal, porém apresenta-se como um ducto retilíneo e circular em secção transversal (Fig. 2a). Já a região distal é formada por uma dilatação na porção final dos

ductos deferentes, denominada ampola terminal, onde as glândulas androgênicas encontram-se aderidas (Fig. 2b).

Região Proximal

A região proximal dos ductos deferentes, nos diferentes morfotipos de *Macrobrachium amazonicum*, não apresenta diferenças em sua estrutura histológica (Figs. 11, 12, 13 e 14). Microscopicamente, a região proximal dos ductos deferentes de *Macrobrachium amazonicum* encontra-se revestida externamente por uma fina camada de tecido muscular (Figs. 12 e 13) cujas fibras apresentam orientação longitudinal e núcleo alongado com nucléolos não evidentes (Figs. 16 e 17). Internamente, os ductos deferentes apresentam-se revestidos por epitélio cúbico tendendo a cilíndrico simples (Figs. 15, 16 e 17). As células que compõem esse epitélio apresentam núcleo arredondado e basal, com nucléolos evidentes (Figs. 15, 16 e 17). O citoplasma dessas células apresenta eosinofilia intensa e vacúolos secretores (Figs. 15 e 16).

No lúmen dos ductos deferentes proximais, observa-se espermátides em fase final de diferenciação e espermatozóides (Figs. 15 e 16), reunidos por uma secreção basófila de aparência fluida (Figs. 15 e 17). O conjunto formado pelas células germinativas e a secreção basófila está envolto por secreção eosinófila, de aparência gelatinosa (Figs. 15, 16 e 17).

Região Média

A região média dos ductos deferentes, nos diferentes morfotipos de *Macrobrachium amazonicum*, não apresenta diferenças em sua estrutura histológica (Figs. 18, 19, 20 e 21). Microscopicamente a região média dos ductos deferentes apresenta ainda o revestimento externo de tecido muscular, com fibras de orientação longitudinal, núcleo alongado e nucléolos não evidentes (Figs. 18 e 20). Internamente, os ductos deferentes encontram-se revestidos também por um epitélio cúbico tendendo a cilíndrico simples (Figs. 18, 22 e 23). As células que compõem esse epitélio apresentam núcleo basal, com formato arredondado e com nucléolos evidentes (Figs. 22 e 23). O citoplasma é eosinófilo, porém não apresenta grandes vacúolos como os das células do epitélio da região proximal dos ductos deferentes (Figs. 22 e 23).

O lúmen da região medial dos ductos deferentes está composto por espermátides e espermatozoides (Fig. 24) reunidos por uma secreção basófila, semelhantes ao encontrado na região proximal (Figs. 19, 21, 23 e 24). Ainda, recobrando o conjunto formado pelas células germinativas e secreção basófila, encontra-se a secreção eosinófila (Figs. 18, 20, 21, 22 e 23). Porém na região medial dos ductos deferentes a secreção eosinófila emite projeções para o interior do conjunto de células germinativas (Figs. 18 e 21).

Região Distal

A região distal dos ductos deferentes, nos diferentes morfotipos de *Macrobrachium amazonicum*, não apresenta diferenças em sua estrutura histológica (Figs. 25, 26, 27 e 28). Microscopicamente a região distal dos ductos deferentes apresenta-se dilatada e é denominada de ampola terminal (Fig. 2b). A ampola terminal é constituída por uma espessa camada muscular (Figs. 25, 26, 27 e 28) revestida por tecido conjuntivo frouxo. Nesse tecido muscular encontra-se aderida às glândulas androgênicas (Fig. 31). A camada muscular apresenta fibras longitudinais internas e externas (Figs. 29, 30 e 31) e fibras circulares médias (Figs. 29 e 30) e ductos hemolinfáticos (Fig. 29).

A ampola terminal está revestida por epitélio cúbico simples (Figs. 27, 28 e 30) apoiado na fina camada de tecido conjuntivo. As células que compõem esse epitélio apresentam núcleo central e arredondado com nucléolos evidentes (Fig. 30). O citoplasma dessas células é eosinófilo e não apresenta vesículas de secreção (Fig. 30).

Estrutura das glândulas androgênicas durante a diferenciação morfotípica

As glândulas androgênicas estão aderidas à camada muscular da ampola terminal dos ductos deferentes (Figs. 31 e 32). Este órgão é formado por cordões celulares enovelados (Figs. 32 e 33) e vasos hemolinfáticos distribuídos no tecido conjuntivo frouxo que envolve a glândula (Figs. 33, 37 e 39). Os cordões celulares estão formados por dois tipos de células denominados tipo I e tipo II (Fig. 32). As células do tipo I são relativamente menores (Figs. 32 e 34), e apresentam núcleo arredondado, fortemente basófilo, com nucléolos evidentes, e citoplasma eosinófilo (Fig. 34). As

células do tipo II são relativamente maiores (Figs. 32 e 35), e apresentam núcleo relativamente maior e menos basófilo que o do tipo I, com formato arredondado e vários nucléolos (Fig. 35). O citoplasma desse tipo celular apresenta menos eosinofilia que o do tipo I (Fig. 35).

Durante o processo de diferenciação morfológica, as glândulas androgênicas de *Macrobrachium amazonicum* apresenta os dois tipos celulares nos morfotipos TC, CC, GC1 e GC2 (Figs. 36, 37, 38, e 39). O tamanho dessas glândulas é variável entre os morfotipos. No morfotipo TC, observa-se as menores glândulas androgênicas (Fig. 36). A partir do morfotipo CC (Fig. 37) nota-se um aumento gradual do tamanho glandular. Os maiores tamanhos glandulares foram observados nos morfotipos GC1 (Fig. 38) e GC2 (Fig. 39). Nesses morfotipos as glândulas androgênicas apresentam-se aparentemente do mesmo tamanho. Outra característica observada nas glândulas androgênicas é o arranjo celular dentre os diferentes morfotipos: em TC e CC as glândulas têm aspecto uniforme, aderida ao longo da ampola terminal (Figs. 36 e 37); em GC1 e GC2 as glândulas estão aderidas à ampola terminal, porém com projeções de cordões celulares (Figs. 38 e 39). Com relação aos tipos celulares nota-se que no morfotipo TC as glândulas androgênicas estão constituídas principalmente por células do tipo I sendo ocasionalmente observadas células do tipo II (Fig. 36). Nos demais morfotipos nota-se maior frequência das células do tipo II (Figs. 37, 38 e 39).

Estrutura do hepatopâncreas durante a diferenciação morfológica

O hepatopâncreas ocupa grande parte da cavidade cefalotorácica e está organizado em dois lobos, os quais são formados por uma série de túbulos secretores ou lóbulos hepatopancreáticos (Figs. 40, 41, 42 e 43) que se iniciam em fundo cego, cujos lúmens correm em direção à abertura do hepatopâncreas no estômago. Cada túbulo secretor está revestido por um epitélio pseudoestratificado que se apóia na membrana basal respectiva (Figs. 40, 41, 42 e 43). Dois túbulos secretores adjacentes apresentam entre si um discreto tecido conjuntivo frouxo com células mioepiteliais, que delimitam o espaço hemolinfático, por onde corre hemolinfa (Fig. 40, 42 e 43).

O epitélio de revestimento dos túbulos hepatopancreáticos consiste de cinco tipos celulares, sendo eles, célula E (indiferenciada) (Fig. 44), célula F (fibrilar) (Figs.

48 e 49), célula R (reabsortiva) (Figs. 45 e 46), célula B (vesicular) (Figs. 46 e 47) e células M (basal) (Fig. 48).

As células E são cubóides e apresentam núcleo arredondado com vários nucléolos e citoplasma basófilo (Fig. 44). Por se tratar de uma célula indiferenciada ela é responsável pela divisão mitótica para renovação do epitélio tubular (Fig. 44). As células F são cilíndricas ou em formato triangular com ápice arredondado (Figs. 48 e 49). Esta célula apresenta região conspícua de borda em escova com núcleo grande e arredondado, e citoplasma com intensa basofilia quando comparado aos demais tipos celulares (Figs. 48 e 49). As células R são cilíndricas e apresentam uma conspícua borda em escova (Figs. 45 e 46). Essas células apresentam núcleo arredondado predominantemente basal e citoplasma com vacúolos subapicais característicos (Figs. 45 e 46).

As células B apresentam formato globular com núcleo basal achatado (Figs. 46 e 47). Seu citoplasma apresenta vacúolos apicais pinocíticos e um grande vacúolo subapical. O vacúolo subapical ocupa a maior parte do citoplasma (Figs. 46 e 47). As células M apresentam formato triangular de ápice arredondado (Fig. 48). O núcleo basal apresenta vários nucléolos e o citoplasma apresenta intensa basofilia (Fig. 48). Essa célula apresenta sua base apoiada na membrana basal e seu ápice não alcança o lúmen do túbulo hepatopancreático (Fig. 48).

Com relação à diferenciação morfológica, o hepatopâncreas de *Macrobrachium amazonicum* apresenta diferenças na estrutura morfológica. Microscopicamente o hepatopâncreas dos diferentes morfotipos apresenta os cinco tipos celulares descritos anteriormente. Entretanto existe diferença na vacuolização das células do hepatopâncreas dos morfotipos TC, CC, GC1 e GC2. O hepatopâncreas do morfotipo CC (Fig. 41) apresenta células mais vacuolizadas que o do morfotipo TC (Fig. 40). Ainda as células hepatopancreáticas do morfotipo CC (Fig. 41) apresentam vacúolos maiores que as células dos morfotipos GC1 (Fig. 42) e GC2 (Fig. 43). Esses últimos morfotipos apresentam características celulares semelhantes entre si e maior intensidade de vacuolização quando comparados às células hepatopancreáticas do morfotipo CC (Fig. 41).

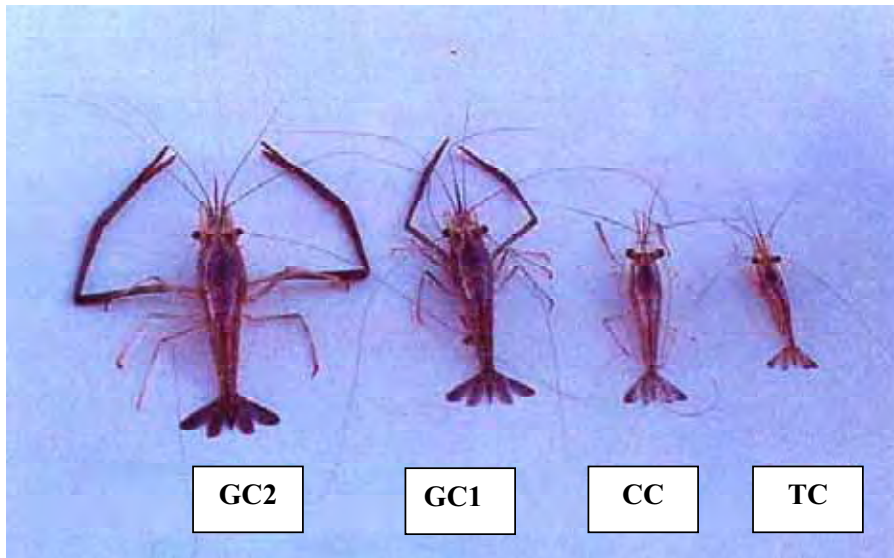


Figura 1: Comparação dos morfotipos adultos de *Macrobrachium amazonicum*: TC (Quelípo Transparente), CC (Quelípodo Canela), GC1 (Quelípodo esverdeado), GC2 (Quelípodo Verde Intenso) (MORAES-RIODADES, 2002).

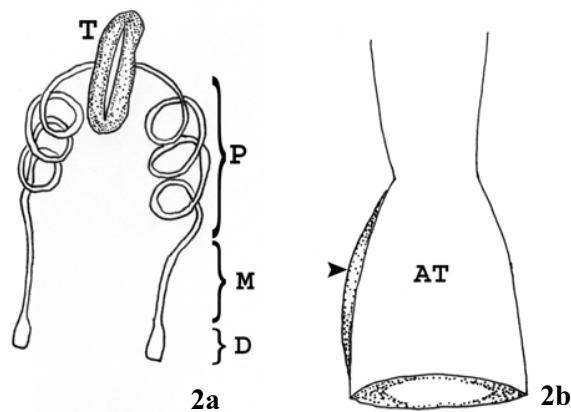
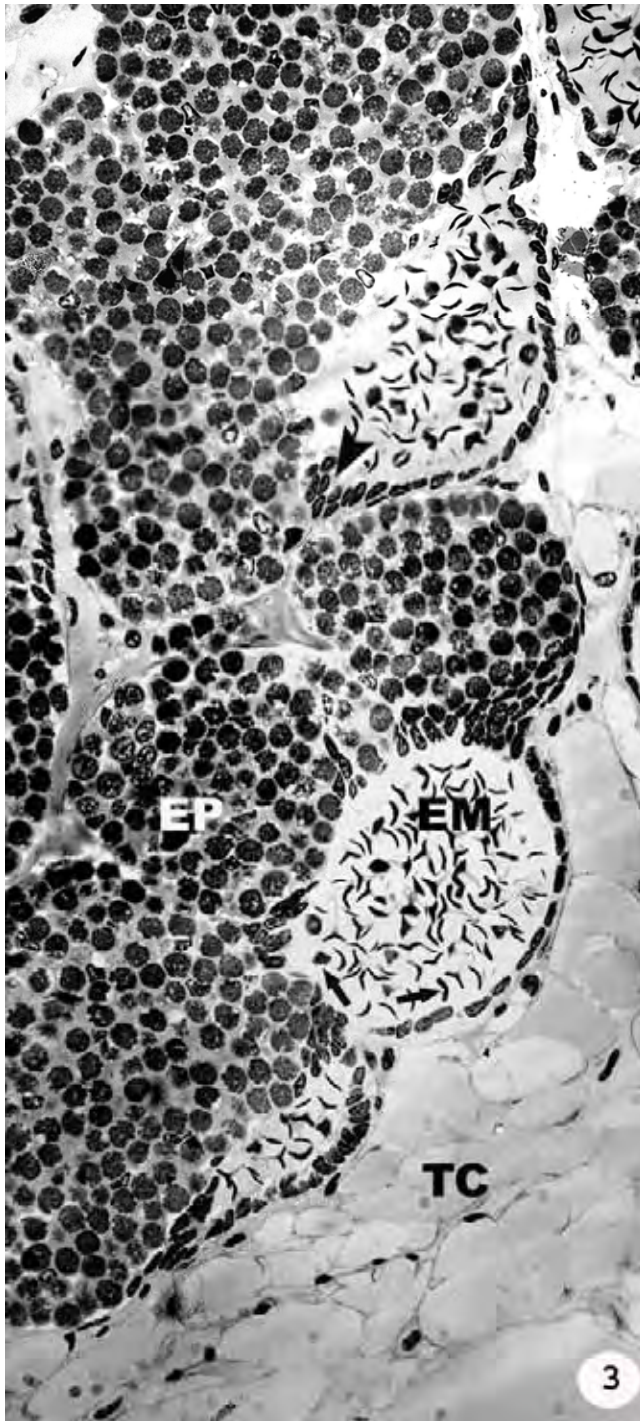
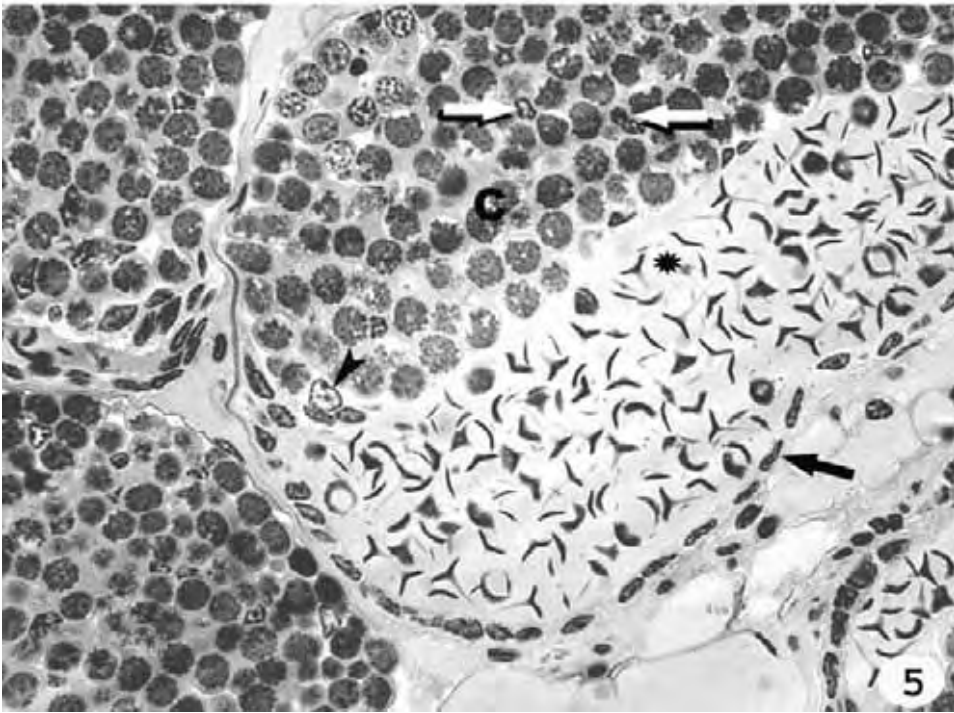
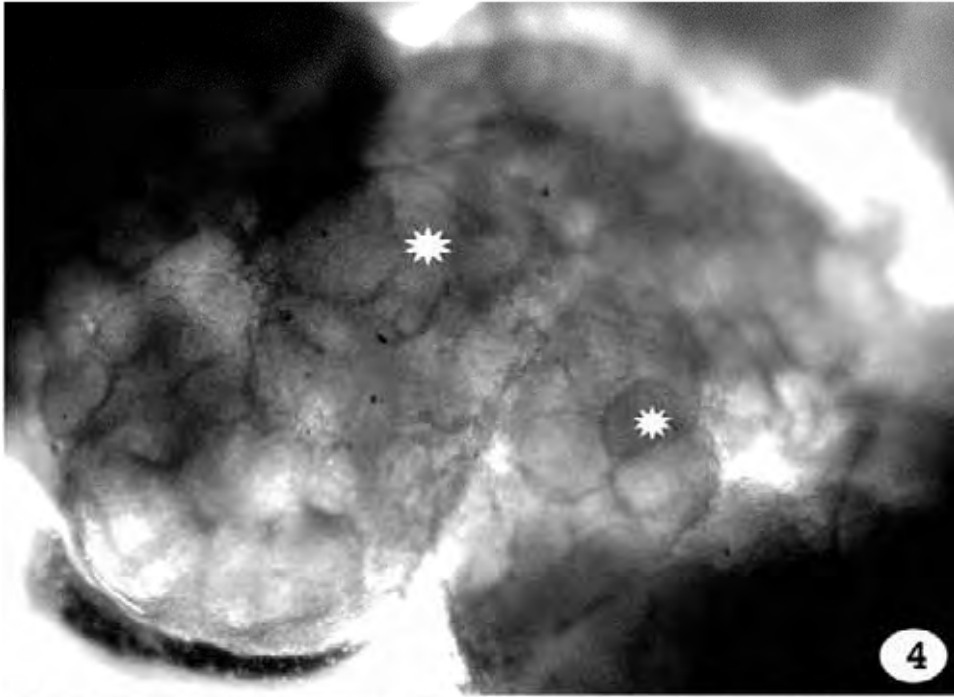
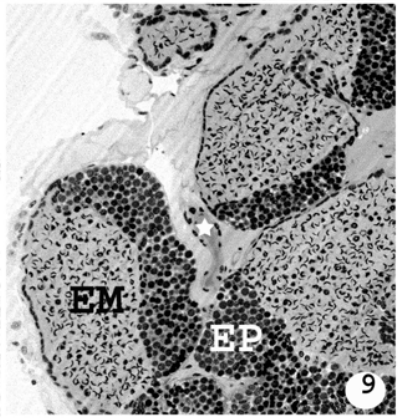
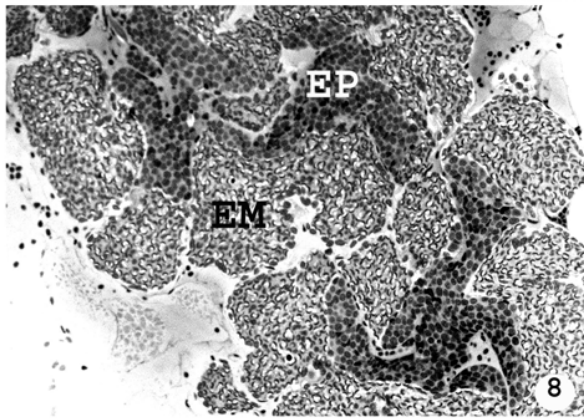
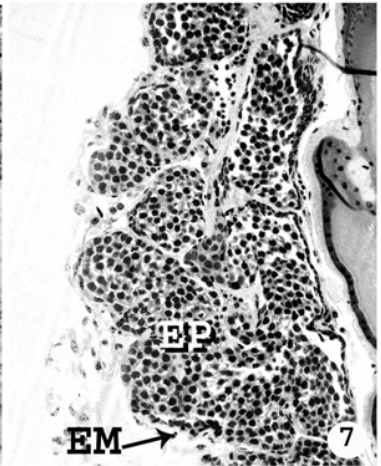
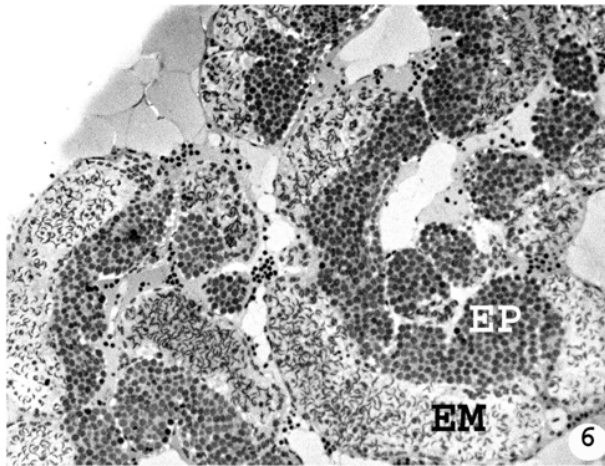
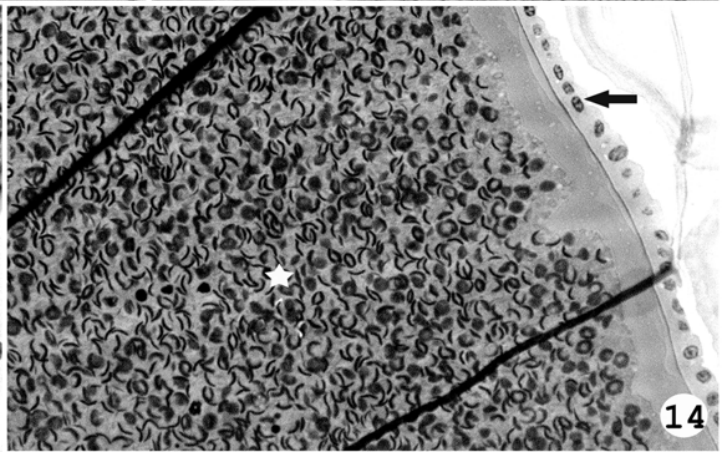
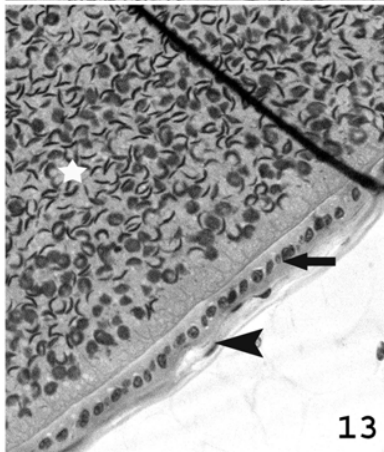
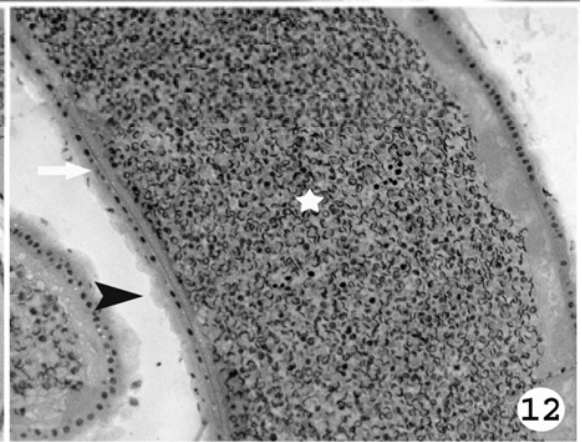
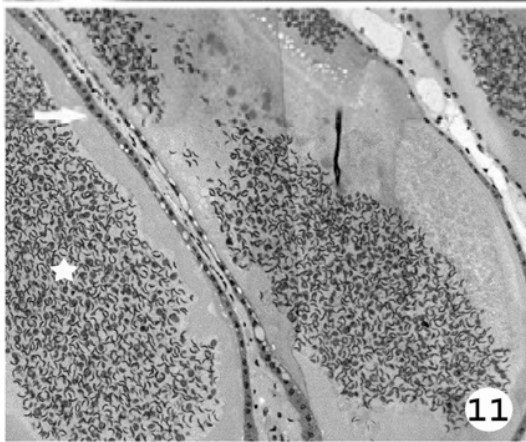
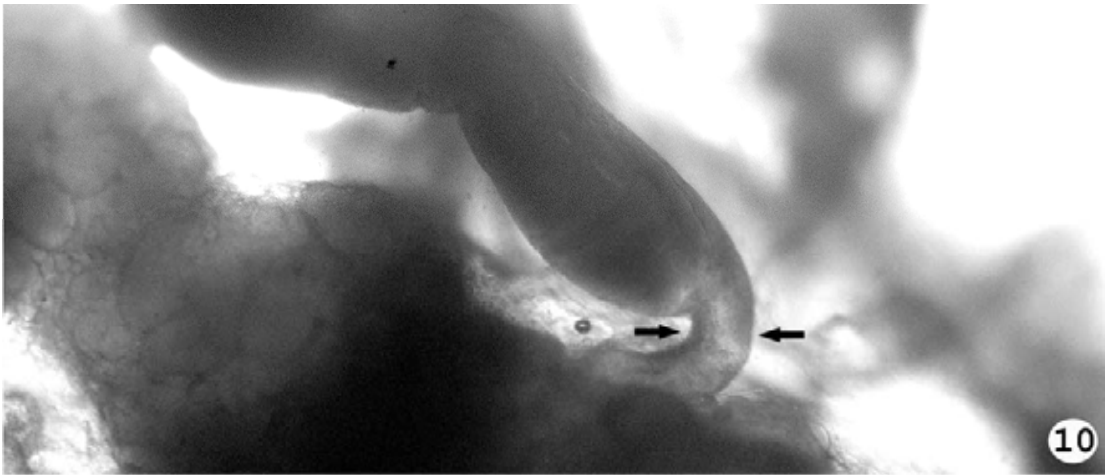


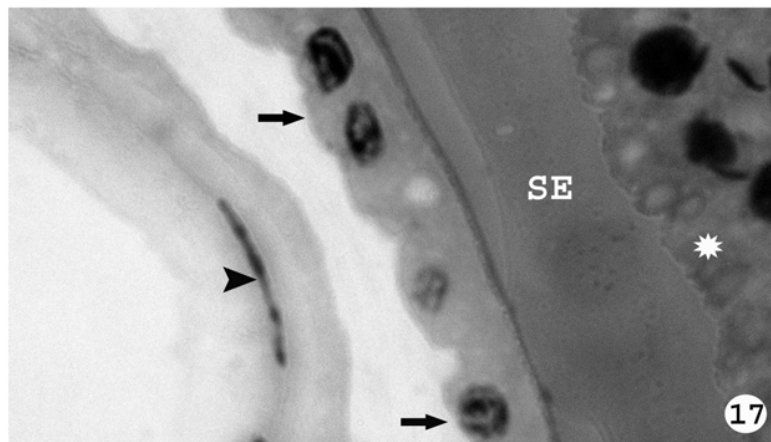
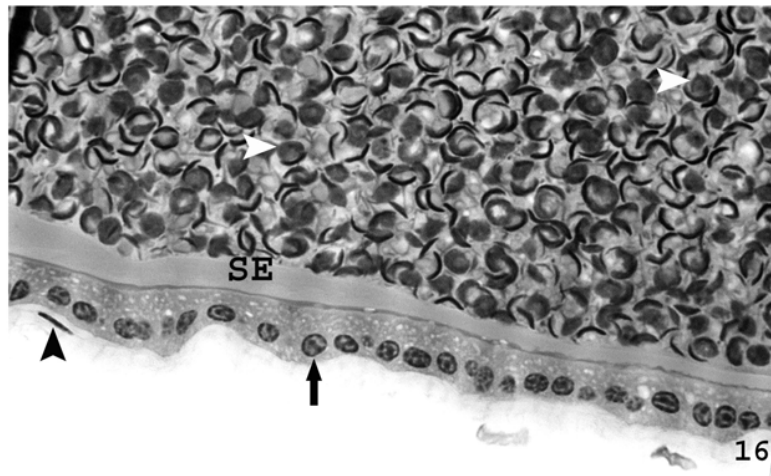
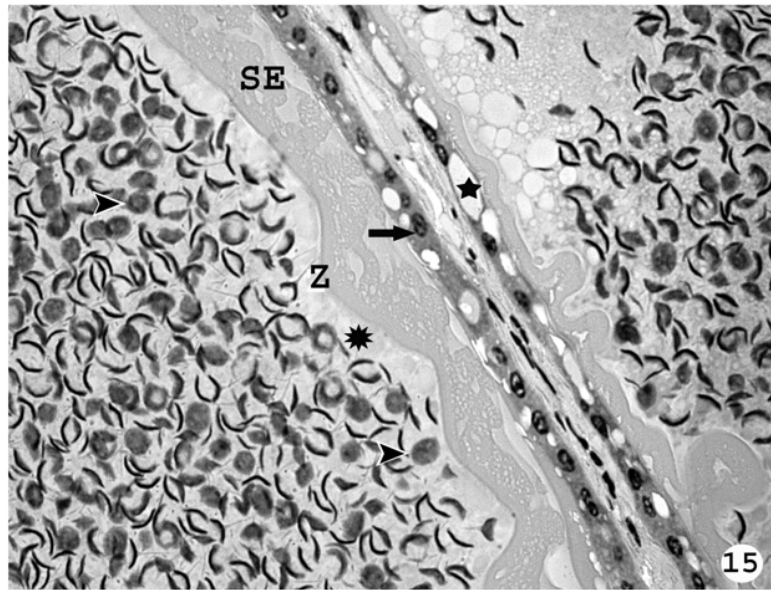
Figura 2: Em a: esquema do sistema reprodutor masculino de *Macrobrachium amazonicum* evidenciando os testículos (T), os ductos deferentes com suas regiões proximal (P), medial (M) e distal (D). Em b: esquema da região distal dos ductos deferentes de *Macrobrachium amazonicum* evidenciando a ampola terminal (AT) com a glândula androgênica (cabeça de seta) aderida.

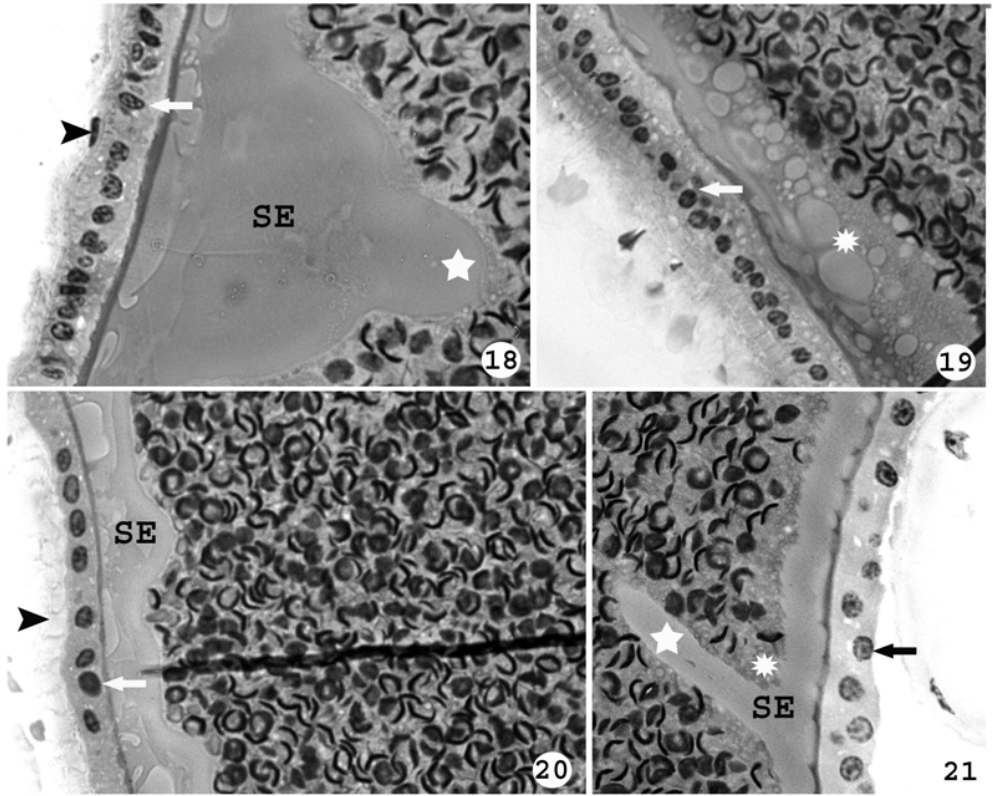


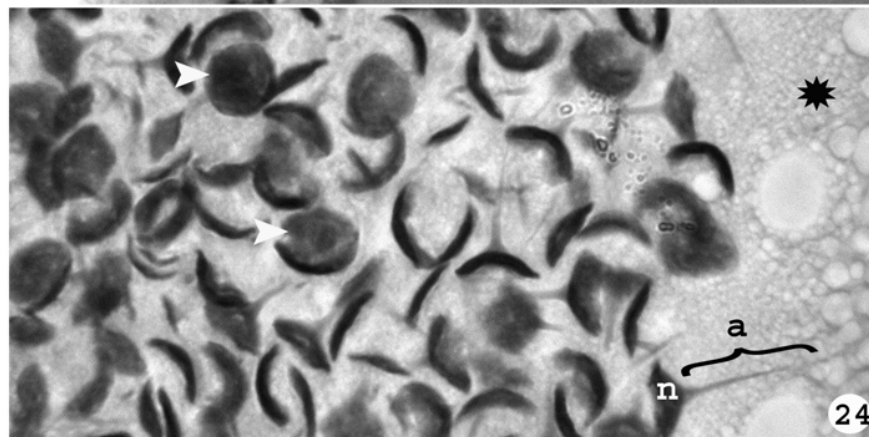
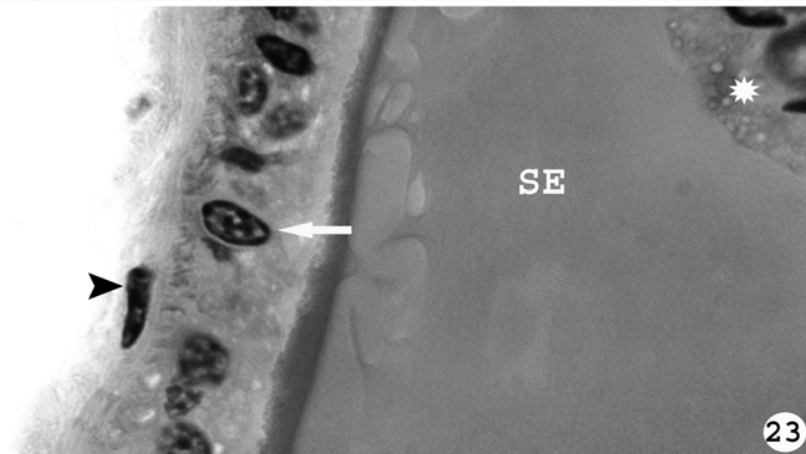
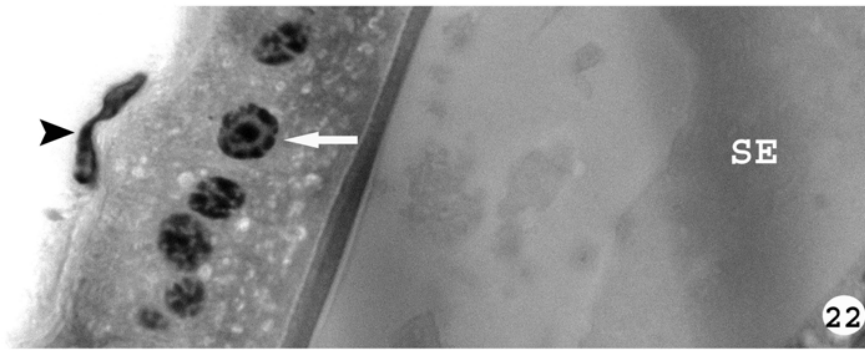


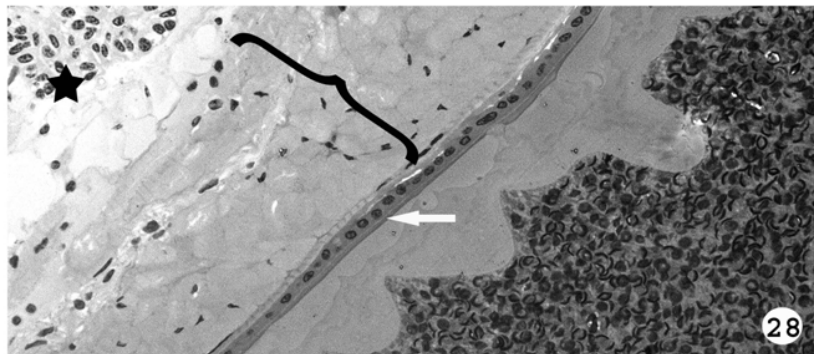
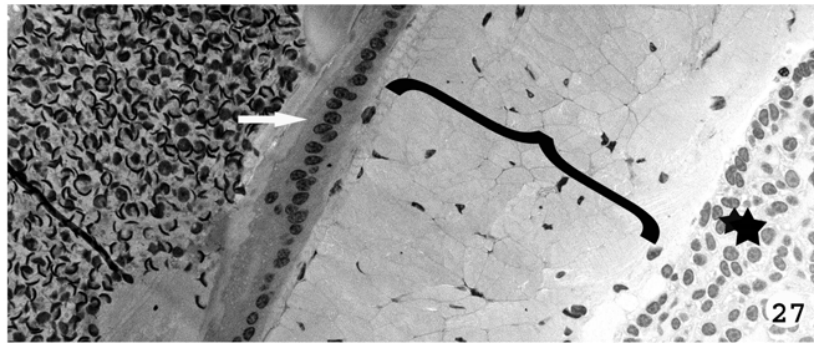
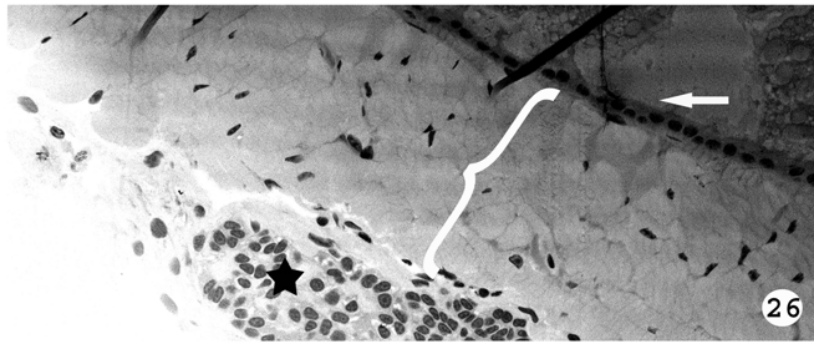
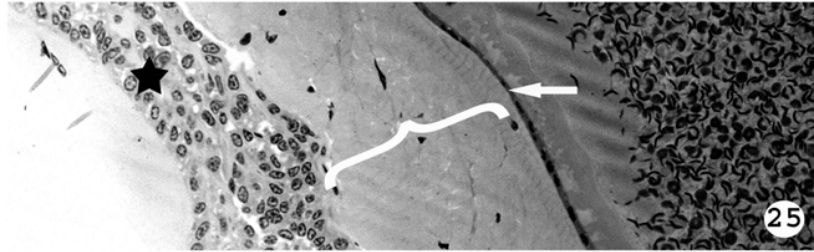


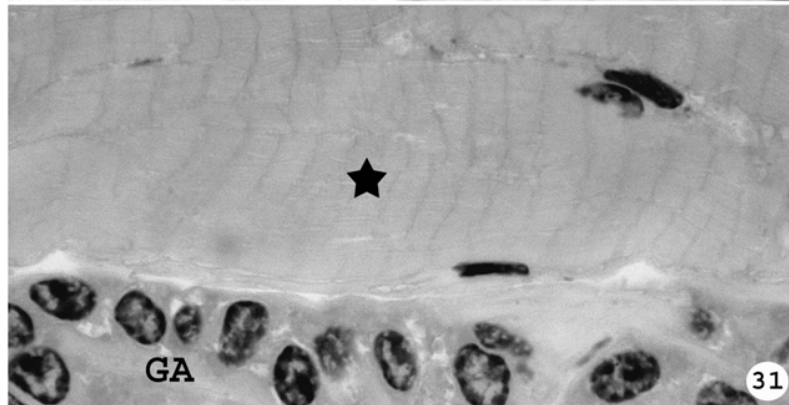
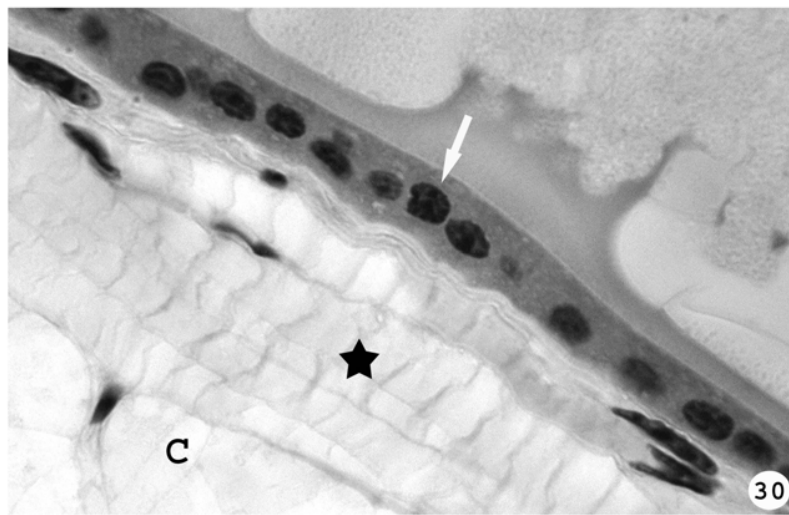
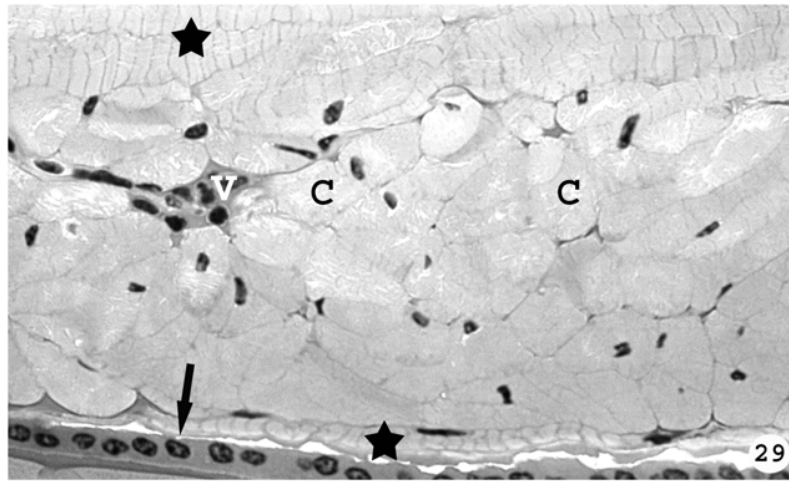


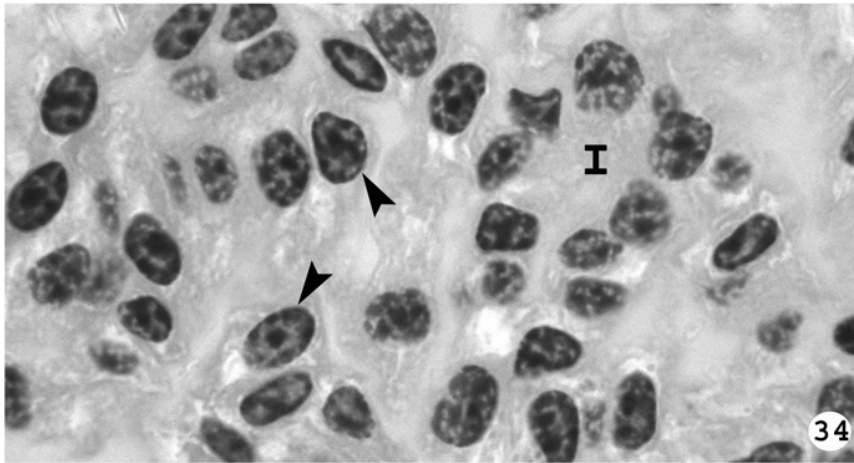
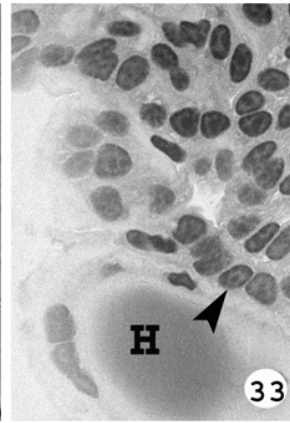
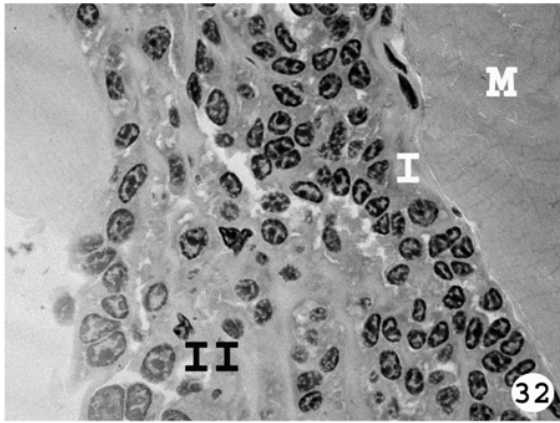


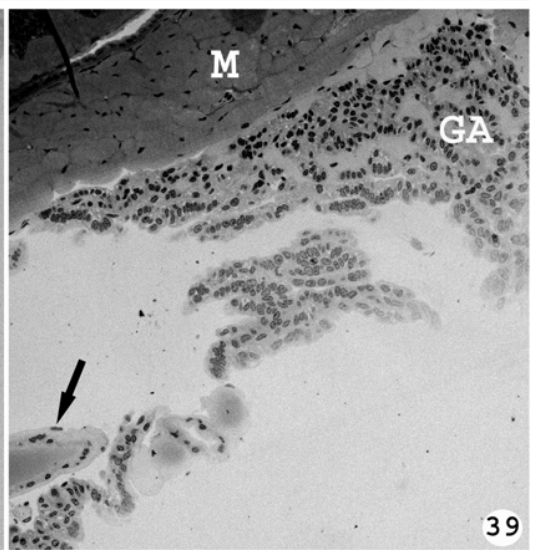
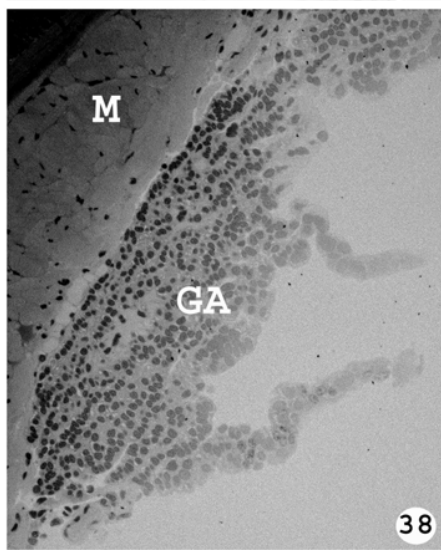
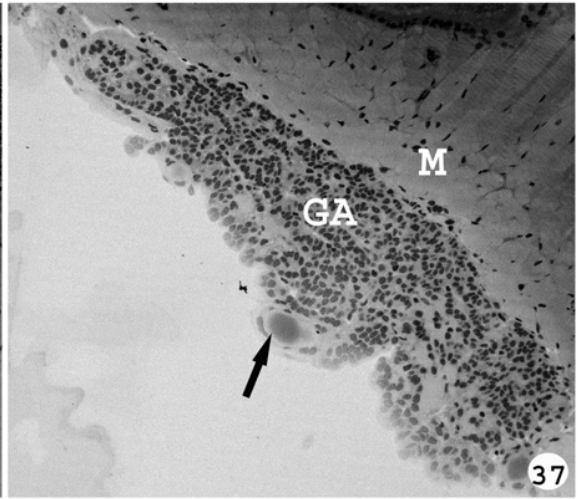
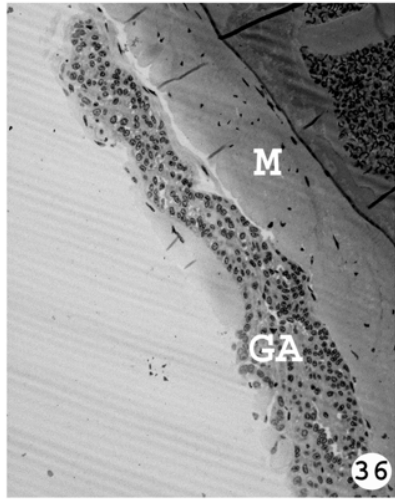


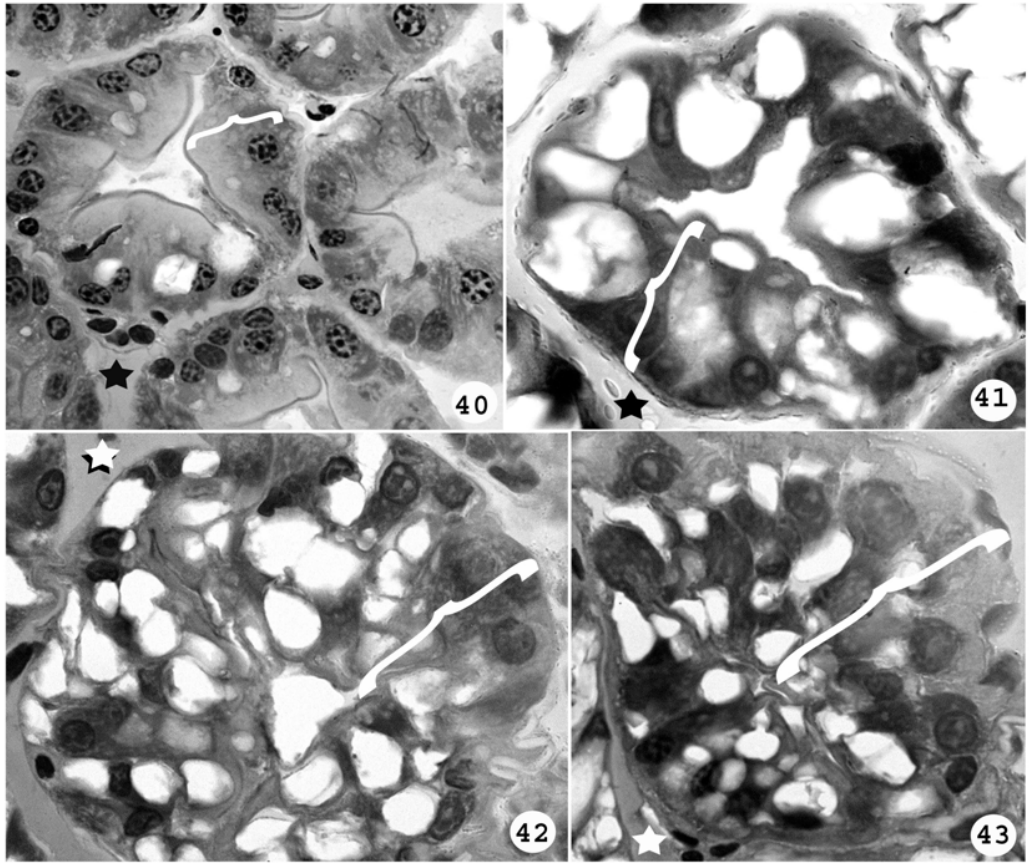


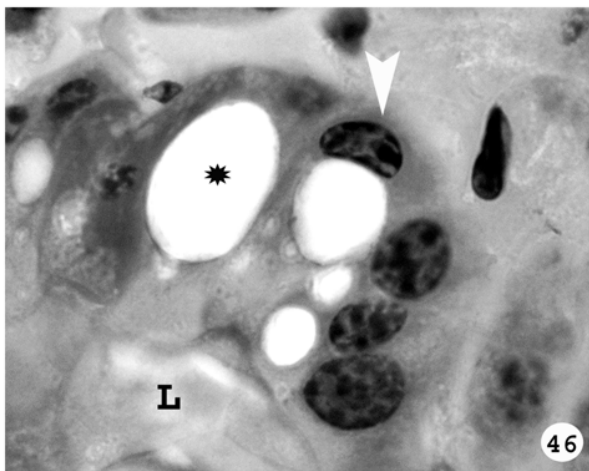
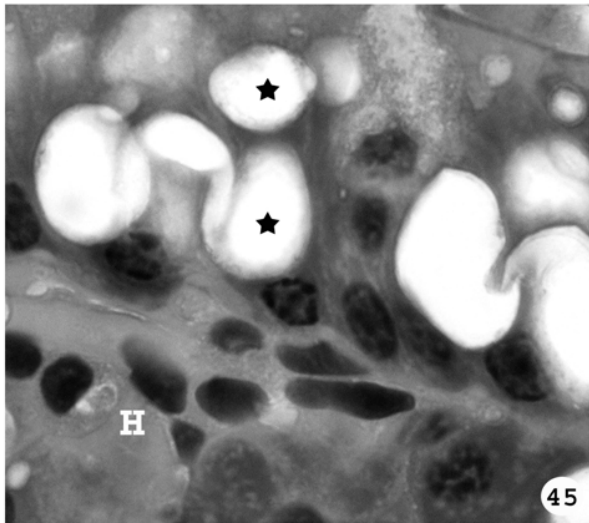
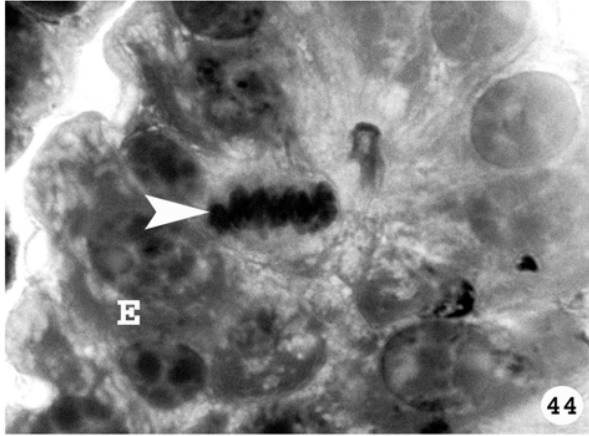












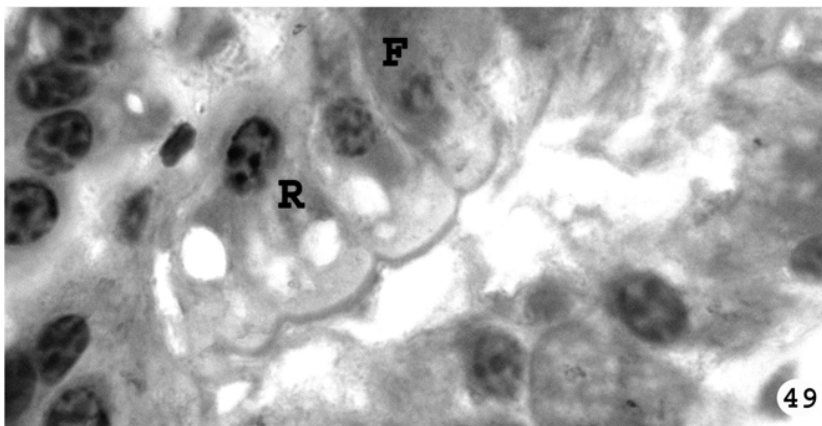
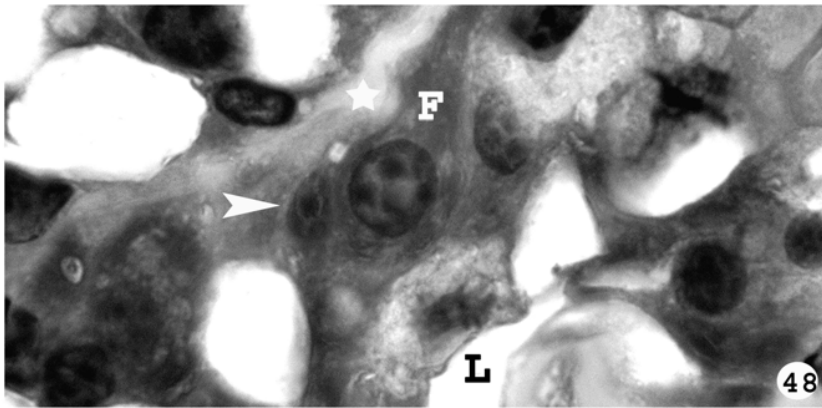
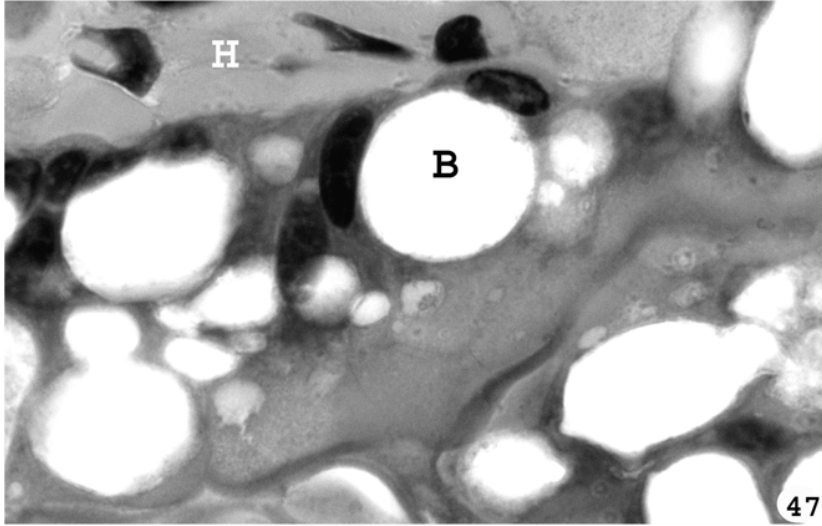


Figura 3. Fotomicrografia dos testículos do morfotipo TC de *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando as regiões testiculares, envolvidas por tecido conjuntivo frouxo (TC). Nota-se acúmulo de células de sustentação (cabeça de seta) situadas nas bordas das regiões testiculares no limite entre as zonas espermatogênica (EP) e espermiogênica (EM). Evidencia-se espermátides nas diferentes fases de diferenciação (setas). H/E (100X).

Figura 4. Fotomicrografia dos testículos do morfotipo TC de *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando a formação das regiões testiculares arredondadas (*). (20X).

Figura 5. Fotomicrografia dos testículos do morfotipo TC de *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando as regiões testiculares contendo espermatogônias (cabeça de seta), espermatócitos (C), células de sustentação (seta), e as espermátides e espermatozóides (*). H/E (200X).

Figura 6: Fotomicrografia dos testículos do morfotipo TC de *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando a zona espermatogênica (EP) e a zona espermiogênica (EM). H/E (50X).

Figura 7: Fotomicrografia dos testículos do morfotipo CC de *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando a zona espermatogênica (EP) e a zona espermiogênica (EM). H/E (50X).

Figura 8: Fotomicrografia dos testículos do morfotipo GC1 de *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando a zona espermatogênica (EP) e a zona espermiogênica (EM). H/E (50X).

Figura 9: Fotomicrografia dos testículos do morfotipo GC2 de *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando a zona espermiogênica (EP) e a zona espermiogênica (EM). H/E (50X).

Figura 10: Fotomicrografia da região proximal dos ductos deferentes (seta), emergindo diretamente do testículo *Macrobrachium amazonicum*. (20X).

Figura 11: Fotomicrografia da região proximal dos ductos deferentes do morfotipo TC de *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando epitélio (seta) e massa de células em espermiogênese (estrela). H/E (50X).

Figura 12: Fotomicrografia da região proximal dos ductos deferentes do morfotipo CC de *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando a camada muscular (cabeça de seta), epitélio (seta) e massa de células em espermiogênese (estrela). H/E (50X).

Figura 13: Fotomicrografia da região proximal dos ductos deferentes do morfotipo GC1 de *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando a camada muscular (cabeça de seta), epitélio (seta) e massa de células em espermiogênese (estrela). H/E (100X).

Figura 14: Fotomicrografia da região proximal dos ductos deferentes do morfotipo GC2 de *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando epitélio (seta) e massa de células em espermiogênese (estrela). H/E (100X).

Figura 15: Fotomicrografia da região proximal dos ductos deferentes do morfotipo GC de *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando epitélio com células de núcleo arredondado (seta) e citoplasma eosinófilo com vacúolos secretores (estrela). No interior dos ductos deferentes observam-se espermátocitos (cabeça de seta) e espermatozóides (Z) envoltos por secreção basófila (asterisco). Nota-se secreção eosinófila (SE). H/E (200X).

Figura 16: Fotomicrografia da região proximal dos ductos deferentes do morfotipo GC de *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando fina camada muscular com células de núcleo alongado (cabeça de seta), epitélio com células de núcleo arredondado (seta) e citoplasma eosinófilo. No interior dos ductos deferentes observam-se espermátocitos (cabeça de seta) e espermatozóides. Nota-se secreção eosinófila (SE). H/E (200X).

Figura 17: Fotomicrografia da região proximal dos ductos deferentes do morfotipo GC de *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando fina camada muscular com células de núcleo alongado (cabeça de seta), epitélio com células de núcleo arredondado (setas) e citoplasma eosinófilo. Nota-se secreção basófila (asterisco) e secreção eosinófila (SE). H/E (500X).

Figura 18: Fotomicrografia da região medial dos ductos deferentes do morfotipo TC de *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando fina camada muscular com células de núcleo alongado (cabeça de seta), epitélio com células de núcleo arredondado (seta) e citoplasma eosinófilo. Nota-se secreção eosinófila (SE), com projeções (estrela). H/E (200X).

Figura 19: Fotomicrografia da região medial dos ductos deferentes do morfotipo CC de *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando epitélio com células de núcleo arredondado (seta) e citoplasma eosinófilo. Nota-se secreção basófila (asterisco). H/E (200X).

Figura 20: Fotomicrografia da região medial dos ductos deferentes do morfotipo GC1 de *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando fina camada muscular com células de núcleo alongado (cabeça de seta), epitélio com células de núcleo arredondado (seta) e citoplasma eosinófilo. Nota-se secreção eosinófila (SE). H/E (200X).

Figura 21: Fotomicrografia da região medial dos ductos deferentes do morfotipo GC2 de *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando epitélio com células de núcleo arredondado (seta) e citoplasma eosinófilo. Nota-se secreção eosinófila (SE) com projeções (estrela) e secreção basófila (asterisco). H/E (200X)

Figura 22: Fotomicrografia da região medial dos ductos deferentes de do morfotipo CC *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando fina camada muscular com células de núcleo alongado (cabeça de seta), epitélio com células de núcleo arredondado (seta) e citoplasma eosinófilo. Nota-se secreção eosinófila (SE). H/E (500X).

Figura 23: Fotomicrografia da região medial dos ductos deferentes de do morfotipo CC *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando fina camada muscular com células de núcleo alongado (cabeça de seta), epitélio com células de núcleo arredondado (seta) e citoplasma eosinófilo. Nota-se secreção eosinófila (SE) e secreção basófila (asterisco). H/E (500X).

Figura 24: Fotomicrografia da região medial dos ductos deferentes do morfotipo CC de *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando espermatozóides com acrossoma (a) e núcleo (n), espermátides (cabeças de setas) em diferentes fases da espermiogênese envoltos pela secreção basófila (asterisco). H/E (500X).

Figura 25: Fotomicrografia da região distal dos ductos deferentes do morfotipo TC de *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando glândula androgênica (estrela), camada muscular (colchete) e epitélio (seta). H/E (100X).

Figura 26: Fotomicrografia da região distal dos ductos deferentes do morfotipo CC de *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando glândula androgênica (estrela), camada muscular (colchete) e epitélio (seta). H/E (100X).

Figura 27: Fotomicrografia da região distal dos ductos deferentes do morfotipo GC1 de *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando glândula androgênica (estrela), camada muscular (colchete) e epitélio (seta). H/E (100X).

Figura 28: Fotomicrografia da região distal dos ductos deferentes do morfotipo GC2 de *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando glândula androgênica (estrela), camada muscular (colchete) e epitélio (seta). H/E (100X).

Figura 29: Fotomicrografia da região distal dos ductos deferentes do morfotipo GC de *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando epitélio com células de núcleo arredondado (seta) e citoplasma eosinófilo. Nota-se a camada muscular com fibras longitudinais (estrelas) e fibras circulares (C), e vaso hemolinfático (V). H/E (200X).

Figura 30: Fotomicrografia da região distal dos ductos deferentes do morfotipo GC de *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando epitélio com células de núcleo arredondado (seta) e citoplasma eosinófilo. Nota-se a camada muscular com fibras longitudinais (estrela) e fibras circulares (C). H/E (500X).

Figura 31: Fotomicrografia da região distal dos ductos deferentes do morfotipo GC de *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando a glândula androgênica (GA) aderida à camada muscular com fibras longitudinais (estrela). H/E (500X).

Figura 32: Fotomicrografia das glândulas androgênicas do morfotipo GC de *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando células do tipo I (I) e do tipo II (II) aderidas à camada muscular (M) da ampola terminal. H/E (100X).

Figura 33: Fotomicrografia das glândulas androgênicas do morfotipo GC de *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando as células em formato de cordão enovelado (cabeça de seta) e vaso hemolinfático (H). H/E (200X).

Figura 34: Fotomicrografia das glândulas androgênicas do morfotipo GC de *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando células do tipo I (I) apresentando núcleos (cabeças de setas) com basofilia intensa e vários nucléolos evidentes. H/E (500X).

Figura 35: Fotomicrografia das glândulas androgênicas do morfotipo GC de *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando células do tipo II (II) apresentando núcleos basófilos (cabeças de setas) e vários nucléolos evidentes. H/E (500X).

Figura 36: Fotomicrografia das glândulas androgênicas (GA) do morfotipo TC de *Macrobrachium amazonicum* aderida à camada muscular (M). H/E (50X).

Figura 37: Fotomicrografia das glândulas androgênicas (GA) do morfotipo CC de *Macrobrachium amazonicum* aderida à camada muscular (M). Nota-se vaso hemolinfático (seta). H/E (50X).

Figura 38: Fotomicrografia das glândulas androgênicas (GA) do morfotipo GC1 de *Macrobrachium amazonicum* aderida à camada muscular (M). H/E (50X).

Figura 39: Fotomicrografia das glândulas androgênicas (GA) do morfotipo GC2 de *Macrobrachium amazonicum* aderida à camada muscular (M). Nota-se vaso hemolinfático (seta). H/E (50X).

Figura 40: Fotomicrografia do hepatopâncreas do morfotipo TC de *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando espaço hemolinfático (estrela) entre túbulos secretores formado por epitélio pseudo-estratificado (colchete). H/E (100X).

Figura 41: Fotomicrografia do hepatopâncreas do morfotipo CC de *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando espaço hemolinfático (estrela) entre túbulos secretores formado por epitélio pseudo-estratificado (colchete). H/E (100X).

Figura 42: Fotomicrografia do hepatopâncreas do morfotipo GC1 de *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando espaço hemolinfático (estrela) entre túbulos secretores formado por epitélio pseudo-estratificado (colchete). H/E (100X).

Figura 43: Fotomicrografia do hepatopâncreas do morfotipo GC2 de *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando espaço hemolinfático (estrela) entre túbulos secretores formado por epitélio pseudo-estratificado (colchete). H/E (100X).

Figura 44: Fotomicrografia do hepatopâncreas do morfotipo GC de *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando célula E (E). Nota-se divisão mitótica (cabeça de seta). H/E (500X).

Figura 45: Fotomicrografia do hepatopâncreas do morfotipo GC de *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando célula R com vacúolos característicos (estrelas). Nota-se espaço hemolinfático (H). H/E (500X).

Figura 46: Fotomicrografia do hepatopâncreas do morfotipo GC de *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando célula R, com núcleo basal (cabeça de seta) e citoplasma com vacúolos característicos e célula B, com vacúolo único (asterisco). Nota-se luz (L) do túbulo hepatopancreático. H/E (500X).

Figura 47: Fotomicrografia do hepatopâncreas do morfotipo GC de *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando célula B, com vacúolo único (B) no citoplasma e núcleo achatado. Nota-se espaço hemolinfático(H). H/E (500X).

Figura 48: Fotomicrografia do hepatopâncreas do morfotipo GC de *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando célula F (F), com núcleo central e citoplasma basófilo e célula M (cabeça de seta). Nota-se que a região basal da célula M encontra-se voltada para o espaço hemolinfático (estrela) e seu ápice não alcança a luz (L) do túbulo hepatopancreático. H/E (500X).

Figura 49: Fotomicrografia do hepatopâncreas do morfotipo GC de *Macrobrachium amazonicum*, evidenciando célula R (R), com núcleo basal e citoplasma com vacúolos característicos e célula F (F), com citoplasma basófilo. H/E (500X).

DISCUSSÃO

O conhecimento morfológico das estruturas reprodutivas, assim como estudos bioquímicos e fisiológicos são importantes para o conhecimento tanto do ciclo reprodutivo quanto dos mecanismos do processo reprodutivo dos crustáceos (KROL et al., 1992). Assim, o conhecimento da biologia reprodutiva auxilia no desenvolvimento de técnicas adequadas de manejo para a manutenção do plantel de reprodutores. O sistema reprodutor masculino de *Macrobrachium amazonicum* está localizado no cefalotórax, sendo composto por testículos, ductos deferentes e glândulas androgênicas, assim como o descrito para os demais decápodas (KROL et al., 1992; VERDI e DELGADO, 1998; DIAZ et al., 2002; GARCIA e SILVA, 2006). Ainda, os ductos deferentes de *Macrobrachium amazonicum* apresentam terminações em forma de ampola que se abre nos gonóporos localizados no quinto par de pereiópodos. Resultados semelhantes foram descritos para a espécie *Macrobrachium rosenbergii* (ISMAEL e NEW, 2000). Apesar de existir um padrão na localização e na constituição do sistema reprodutor masculino de decápodas, diferenças estruturais podem ser evidenciadas

dentre as espécies existentes (KROL et al., 1992; VERDI e DELGADO, 1998; DIAZ et al., 2002; GARCIA e SILVA, 2006).

Estrutura testicular durante a diferenciação morfológica

Macroscopicamente os testículos de *Macrobrachium amazonicum* são pares, e unidos na região cranial e caudal do órgão. Já os testículos de *Macrobrachium rosenbergii* foram observados unidos apenas na região anterior do órgão, adquirindo formato de “V” (CHOW et al., 1982). Trabalhos realizados com as espécies de caranguejo *Callinectes sapidus* (JOHNSON, 1980) e *Chionoectes opilio* (BENINGER et al., 1988) demonstraram que os testículos em formato de “H”, ou seja, os órgãos encontravam-se unidos apenas na região média. Ainda em *Penaeus setiferus*, os testículos apresentaram múltiplos lobos independentes, sendo cada lobo conectado ao ducto deferente por um pequeno túbulo coletor (RO et al., 1990).

Microscopicamente, os testículos de espécies do gênero *Macrobrachium* encontravam-se recobertos por uma cápsula de tecido conjuntivo (CARVALHO, 1980; SREEKUMAR et al., 1982; RAO et al., 1987). No presente estudo, os testículos de *Macrobrachium amazonicum* apresentaram esta cápsula constituída de tecido conjuntivo frouxo, diferindo dos testículos de *Macrobrachium lanchestri* que exibiram tecido conjuntivo denso (RAO et al., 1987). Os demais estudos realizados em espécies do gênero *Macrobrachium* não fazem referência quanto à constituição do tecido conjuntivo ser frouxa ou densa. Já os testículos de *Macrobrachium borellii* não apresentavam-se revestidos de tecido conjuntivo, mas estavam envolvidos por uma fina camada de epitélio pavimentoso (VERDI e DELGADO, 1998), lembrando a constituição da camada adventícia classicamente descrita para diferentes órgãos (GENESER, 2003; KIERSZEMBAUM, 2004).

Com relação à organização estrutural dos testículos, para a espécie *Macrobrachium acanthurus* foram descritos túbulos seminíferos enovelados, revestidos internamente por epitélio germinativo (CARVALHO, 1980). Já em *Macrobrachium rosenbergii*, os testículos apresentaram longos cilindros unidos por tecido conjuntivo, sem referência ao termo túbulo seminífero (SAGI et al., 1988). A espécie *Macrobrachium borellii* apresentou testículos formados por um conjunto de células germinativas disposta aleatoriamente no interior do órgão, sem citar a estrutura

morfológica que organiza essas células (VERDI E DELGADO, 1998). A espécie *Macrobrachium lanchestri* apresentou testículo com numerosos lóbulos ramificados (RAO et al., 1987). As organizações estruturais apresentadas anteriormente não coincidem com aquela evidenciada em *Macrobrachium amazonicum*. O presente estudo revelou que os testículos desta espécie estavam formados por regiões testiculares arredondadas, delimitadas por tecido conjuntivo frouxo, não exibindo padrão estrutural semelhante ao encontrado em outras espécies do gênero *Macrobrachium*. Ainda com referência às regiões testiculares arredondadas, estas também não se assemelham aos cistos espermatogênicos geralmente encontrados nos peixes teleósteos, uma vez que os cistos são delimitados por células de sustentação que, através de seus prolongamentos, envolvem as células germinativas (GRIER, 1981), sendo que as regiões testiculares são delimitadas por septos delicados de tecido conjuntivo frouxo.

Com relação à espermatogênese em *Macrobrachium rosenbergii* cilindros testiculares estavam preenchidos por epitélio constituído por células germinativas e de sustentação, formando a zona espermatogênica, e os espermatozóides foram observados no lúmen lobular (SAGI et al., 1988). Em *Macrobrachium borellii* observou-se a zona germinativa permanente, composta por espermatogônias I e II, localizadas na região periférica dos aglomerados celulares e os espermatozóides foram observados na região luminal dos testículos (VERDI e DELGADO, 1998). Entretanto em *Macrobrachium acanthurus*, a atividade espermatogênica foi observada apenas em algumas regiões do túbulo seminífero. As espermátides em fases avançadas de espermiogênese e os espermatozóides foram encontrados na luz tubular dos testículos (CARVALHO, 1980). Já em *Macrobrachium lanchestri*, cada lóbulo testicular apresentava células germinativas em diferentes estágios de desenvolvimento sem constituir um epitélio germinativo (RAO et al., 1987). Comparando-se a espermatogênese de *Macrobrachium amazonicum* com a das demais espécies anteriormente citadas, notou-se diferenças na forma em que as células estavam arranjadas dentro da região testicular delimitada pelos delicados septos de tecido conjuntivo. A zona espermatogênica e a zona espermiogênica ocupavam espaços adjacentes dentro da região testicular. A zona espermatogênica, com o avanço da diferenciação celular, diminuiu de tamanho e as células de sustentação se arranjaram periféricamente à região espermiogênica, onde se encontravam as espermátides e os espermatozóides. As células de sustentação, ou seja, as células somáticas dos testículos, são também denominadas de “nurse cells” ou células nutrientes em camarões, células intercalares nos répteis, ou ainda, em outros grupos

animais são conhecidas como células de Sertoli, células foliculares ou células acessórias (PILLAI, 1960; KROL et al., 1992). Ainda em *Macrobrachium rosenbergii* (SAGI et al., 1988) as células somáticas foram denominadas de células de sustentação, como proposto para *Macrobrachium amazonicum* no presente trabalho. A função dessas células de sustentação ainda não está totalmente definida pela literatura especializada. Em camarões peneídeos elas estão envolvidas na formação do lúmen dos túbulos seminíferos nos estágios finais da espermatogênese (CHOW et al., 1991). Outra proposta para a função dessas células somáticas é que elas funcionariam como um tipo de células acinar variando o aspecto estrutural e funcional, dependendo do estágio da espermatogênese (CHOW et al., 1991). As células de sustentação de *Macrobrachium amazonicum* se distribuem de diferentes formas, dependendo da zona que ocupa na região testicular. Essas células se arranjam em forma de cordão, delimitando um espaço onde as espermátides e os espermatozóides se dispõem, e estão dispostas aleatoriamente entre as espermatogônias e os espermátócitos I e II. Assim os espermátócitos I e II devem apresentar algum tipo de junção celular entre eles e as células de sustentação, de forma que se mantenham unidos até o final da divisão meiótica. Função semelhante para as células de sustentação foi estabelecida para mamíferos, onde as células de Sertoli emitem prolongamentos que apresentam especializações de membrana para sustentar as células da linhagem espermatogênica (GENESER, 2003; KURSZEMBAUM, 2004). Já em peixes teleósteos as células de sustentação apresentaram a função de reunir as células espermatogênicas formando cistos germinativos (GRIER, 1981). Em *Macrobrachium amazonicum* as espermátides oriundas da segunda divisão meiótica dos espermátócitos II, juntamente com os espermatozóides se dispõem aleatoriamente na zona espermiogênica. Aparentemente as espermátides e os espermatozóides estavam independentes uma das outras e não apresentam as junções celulares com as células de sustentação. Desta forma, essas últimas células se alinharam na forma de cordão, envolvendo o grupo de células diferenciadas e dispersas nas regiões testiculares. Arranjo celular semelhante não foi descrito para outras espécies do gênero *Macrobrachium*.

Quanto à diferenciação morfológica, existem poucos estudos na literatura especializada. Em *Macrobrachium amazonicum* observaram-se três padrões morfológicos. O morfotipo TC apresenta as regiões testiculares arredondadas compostas pelas zonas espermatogênica e espermiogênica, em proporções aproximadamente

iguais. Desta forma os testículos do morfotipo TC produzem espermatozóides e, assim, podem apresentar condições para promover a fecundação. Resultados semelhantes foram descritos para machos de *Macrobrachium rosenbergii*, nos quais os testículos do morfotipo SM apresentam cilindros tanto com células germinativas quanto com espermatozóides (SAGI et al., 1988). Devido à presença de espermatozóides nos testículos do morfotipo SM de *Macrobrachium rosenbergii*, foram realizados estudos sobre o comportamento reprodutivo na espécie. Esse morfotipo realiza a cópula sorrateira como estratégia reprodutiva, onde o morfotipo dominante, ou seja, o BC, faz a corte para a fêmea e o morfotipo SM realiza a cópula propriamente dita (TELECKEY, 1984). Além disso, os animais do morfotipo SM são pequenos e apresentam alto peso relativo do sistema reprodutor (SAGI e RA'ANAN, 1988). Esse morfotipo diminui seu crescimento somático, uma vez que investe uma grande parte de sua energia no comportamento de cópula sorrateira (TELECKEY, 1984) e, assim, apresentando intensa atividade sexual (SAGI e RA'ANAN, 1988). O morfotipo TC de *Macrobrachium amazonicum* também apresenta pequeno tamanho corporal e peso do sistema reprodutivo relativamente alto (PAPA et al., 2004) e produção de espermatozóides. A presença de espermatozóides e de espermatóforos no sistema reprodutor tem sido considerada como uma evidência de maturidade sexual e maturidade funcional em decápodos (MICHELI et al., 1990). Desta forma estudos sobre a formação e a presença de espermatóforos devem ser realizados em *Macrobrachium amazonicum*, pois somente a presença de espermatozóides não garante a fecundação. Estudos adicionais com relação ao comportamento reprodutivo de *Macrobrachium amazonicum* também são necessários para elucidar os mecanismos de reprodução do morfotipo TC.

No morfotipo CC de *Macrobrachium amazonicum*, as regiões testiculares são formadas predominantemente pela zona espermatogênica, apesar de serem observadas escassas regiões de zona espermiogênica. Essas características evidenciam baixa atividade espermiogênica e alta atividade espermatogênica. Resultados semelhantes foram observados em animais do morfotipo OC de *Macrobrachium rosenbergii*, embora não tenha sido evidenciada nenhuma atividade espermiogênica nesses animais (SAGI et al., 1988). O morfotipo OC de *Macrobrachium rosenbergii* possui baixa produção de espermatozóides e não apresenta atividade sexual (SAGI et al., 1988). Trata-se de uma fase caracterizada por rápido crescimento somático e baixo peso relativo do sistema reprodutor (SAGI e RA'ANAN, 1988). Em *Macrobrachium amazonicum*, o morfotipo

CC apresenta baixa produção de espermatozóides, porém seu crescimento somático não apresenta diferença significativa em relação ao morfotipo TC.

Os morfotipos GC1 e GC2 de *Macrobrachium amazonicum* apresentaram maior tamanho em relação aos demais morfotipos (PAPA et al., 2004). Os testículos, nestas fases de diferenciação morfotípica, apresentaram a zona espermiogênica ocupando a maior parte das regiões testiculares, indicando intensa produção de espermatozóides. Observou-se também nessas regiões testiculares a presença de espermatogônias, o que indica a capacidade testicular para produção de novas células da linhagem espermatogênica. A presença de produção contínua de espermatozóides durante todo o período reprodutivo também foram observados em *Macrobrachium borellii* (VERDI e DELGADO, 1998), *Macrobrachium lanchestri* (RAO et al., 1987), e *Macrobrachium acanthurus* (CARVALHO et al., 1980). Porém essas espécies não apresentaram diferenciação morfotípica. Em *Macrobrachium rosenbergii*, os testículos do morfotipo dominante BC, apresentaram apenas espermatozóides não exibindo capacidade de produção de novas células uma vez que não possuem espermatogônias (SAGI et al., 1988). Desta forma, os testículos do morfotipo BC são utilizados exclusivamente para a estocagem de espermatozóides, sendo que esta característica complementa o status de dominância reprodutiva desse morfotipo (RA'ANAN e SAGI, 1985). Tendo em vista que não existem estudos comportamentais em *Macrobrachium amazonicum* não é possível caracterizar o comportamento de dominância entre os morfotipos existentes

Estrutura dos ductos deferentes durante a diferenciação morfotípica

Estudos em decápodos relatam a existência de ductos deferentes que se iniciam a partir dos testículos (KROL et al., 1992). Os ductos deferentes apresentam diversas funções como o transporte de gametas, a manutenção de um ambiente apropriado para o trânsito dos gametas e a produção de uma capa protetora para o gameta, denominada de espermatóforo (SUBRAMONIAM, 1993; DIAZ et al., 2002). Em *Macrobrachium amazonicum* de cada testículo parte um ducto deferente, responsável pela comunicação dos testículos com o meio externo. Características semelhantes foram observadas *Macrobrachium nipponense* (YILONG e QIKUN, 1997), *Macrobrachium borellii* (VERDI e DELGADO, 1998) e no caranguejo *Goniopsis cruentata* (GARCIA e

SILVA, 2006). Em *Macrobrachium amazonicum*, as células sexuais maduras e/ou em maturação são transportadas dos testículos para os ductos deferentes. Fato semelhante foi descrito para outros decápodos, onde os ductos deferentes, além de transportar, empacotar as células sexuais formando os espermatóforos (KROL et al., 1992; YILONG e QIKUN, 1997; VERDI e DELGADO, 1998; GARCIA e SILVA, 2006). Esses espermatóforos são transportados para o receptáculo espermatofórico das fêmeas (PINHEIRO e HEBLING, 1998) no momento da cópula.

Macroscopicamente, os ductos deferentes podem ser divididos em várias regiões, sendo que o número de regiões é espécie-específica (McLAUGHLIN, 1983). Em *Macrobrachium borellii* não foram evidenciadas diferentes regiões nos ductos deferentes. Nesta espécie, os ductos estão constituídos por um tubo largo e circular sem nenhuma diferenciação macroscópica (VERDI e DELGADO, 1998). Nas espécies de crustáceos *Goniopsis cruentata* (GARCIA e SILVA, 2006) e *Cancer borealis* (MORIYASU et al., 2002) os ductos deferentes apresentaram somente duas regiões distintas, sendo denominadas proximal e distal. Na espécie *Macrobrachium nipponense*, foram observados quatro regiões distintas nos ductos deferentes, sendo denominados de proximal, enovelada, distal e dilatação distal (YILONG e QIKUN, 1997). Em *Litopenaus setiferus*, também foram descritas quatro regiões, porém denominadas de forma diferente, ou seja, I, II, III e IV ou ampola terminal (KING, 1948). Entretanto nas espécies *Penaeus kerathurus* (MALEK e BAWAB, 1974), *Metapenaeus ensis* (WANG et al., 2002), *Aristaemorpha foliácea* (TUNESI, 1987), e *Aristeus foliácea* (ORSI-RELINI e TUNESI, 1987) foram descritas três regiões denominadas de proximal, média e distal, semelhante ao descrito em *Macrobrachium amazonicum* no presente estudo.

Apesar das diversas descrições com relação as diferentes regiões dos ductos deferentes, não foi possível encontrar, na literatura especializada, nenhum estudo em crustáceos, relacionando a estrutura dos ductos deferentes e suas diferentes regiões, durante as fases de diferenciação morfotípica. Estudos realizados nas diferentes regiões dos ductos deferentes de *Macrobrachium amazonicum*, não revelaram diferenças morfológicas na estrutura celular entre os diferentes morfotipos.

Com relação à região proximal dos ductos deferentes, diferentes organizações estruturais foram descritas para decápodos. Em *Ligia exótica* essa região dos ductos deferentes apresentou-se revestida por uma camada de tecido muscular com fibras de orientação circular (KUMARI et al., 1988). A espécie *Homarus americanus* também

apresenta esta região dos ductos deferentes revestida por uma fina camada muscular com fibras de orientação circular acompanhada de seis a oito camadas de fibroblastos (KOOKA-CISCO e TALBOLT, 1986). Em *Macrobrachium borellii*, os ductos deferentes além de não apresentarem diferentes regiões, estão revestido externamente por uma grossa camada muscular (VERDI e DELGADO, 1998). Diferente do encontrado para os demais decápodos, em *Macrobrachium amazonicum*, esta região estava revestida externamente por uma fina camada de tecido muscular com fibras de orientação longitudinal. A camada muscular tem a função auxiliar na passagem do espermátóforo pelo lúmen dos ductos deferentes (KOOKA-CISCO e TALBOLT, 1986). Desta forma, o movimento produzido pelas fibras musculares longitudinais no transporte do espermátóforo no lúmen do ducto deferente de *Macrobrachium amazonicum* deve ser semelhante ao produzido pelas fibras musculares circulares nos decápodos estudadas.

Internamente a região proximal dos ductos deferentes apresenta um epitélio de revestimento responsável por secretar substâncias para o início da formação do espermátóforo (GONZALES e CERISOLA, 1997; QIU et al., 1997; DIAZ et al., 2002; WANG et al., 2002). Estudos realizados em *Pleoticus muelleri* indicaram a presença de epitélio cúbico simples nessa região (DIAZ et al., 2002). Já em *Goniopsi cruentata*, o epitélio da região proximal dos ductos deferentes é pavimentoso simples (GARCIA e SILVA, 2006). Entretanto, nas espécies de decápodos *Sicyonia ingentis* (SUBRAMONIAM, 1995), *Metapenaeus ensis* (WANG et al., 2002) e *Enopometopus occidentalis* (HALEY, 1984) o epitélio que delimita o lúmen é cilíndrico simples. Em *Macrobrachium amazonicum* este revestimento epitelial é constituído de epitélio cúbico tendendo a cilíndrico simples, cujas células apresentam intensa eosinofilia e vacúolos secretores. Características semelhantes foram encontradas em *Sicyonia ingentis* onde a síntese e a secreção de substâncias pelas células vacuolizadas contribuem para formar a parede do espermátóforo (SUBRAMONIAM, 1995).

No lúmen da região proximal dos ductos deferentes de *Macrobrachium amazonicum* observou-se espermátides em fase final de diferenciação e espermatozoides. Essas células estão reunidas por uma secreção basófila de aparência fluída. Envolvendo esse conjunto formado pelas células germinativas e a secreção basófila, encontra-se uma secreção eosinófila de aparência gelatinosa. Desta forma, a vacuolização observada nas células de revestimento do ducto deferente de

Macrobrachium amazonicum provavelmente contribua para a formação do espermatóforo a semelhança do descrito para *Sicyonia ingentis* por SUBRAMONIAM (1985) e por *Chionoecetes opilio* por SAINTE-MARIE e SAINTE-MARIE (1999).

Segundo a literatura especializada, a camada muscular que reveste a região média dos ductos deferentes de decápodos é semelhante à descrita para a região proximal (RO et al., 1990; KROL et al., 1992; DIAZ et al., 2002; WANG et al., 2002), coincidindo com o observado para *Macrobrachium amazonicum* nesse estudo. Com relação ao epitélio de revestimento interno da região média dos ductos deferentes, existem diferenças entre a literatura e o descrito para *Macrobrachium amazonicum*. Estudos referentes à análise estrutural da formação do espermatóforo devem ser realizados a fim de auxiliar na caracterização dos diferentes morfotipos de *Macrobrachium amazonicum*, uma vez que MINAGAWA e HIGUCHI (1997) postularam que a formação completa do espermatóforo presente nos ductos deferentes pode determinar a maturidade tanto sexual quanto funcional, caracterizando assim a capacidade fisiológica de promover a fecundação. Em *Penaeus setiferus* (RO et al., 1990), *Pleoticus muelleri* (DIAZ et al., 1990), *Metapenaeus ensis* (WANG et al., 1990) e *Goniopsis cruentata* (GARCIA e SILVA, 2006), o epitélio dessa região é cilíndrico simples, porém em *Macrobrachium amazonicum* esse epitélio apresenta-se de cúbico a cilíndrico sem características secretoras. A ausência de secreção também foi observada em *Sicyonia ingentis* por SUBRAMONIAM (1995).

A região distal dos ductos deferentes também é denominada de ampola terminal ou ductos ejaculatório. Trata-se do local onde ocorre a deposição e a organização dos componentes do espermatóforo, assim como a finalização da sua maturação (DIAZ et al., 2002; WANG et al., 2002). A ampola terminal pode apresentar ainda as funções de estocagem do espermatóforo e secreção de material amorfo (CHAMPION, 1987).

A constituição muscular da ampola terminal é muito variável. As espécies *Penaeus notialis* e *Penaeus schmitti* (GUITART et al., 1985) e *Homarus americanus* (KROL et al., 1992) apresentam externamente uma camada de tecido conjuntivo que envolve a camada muscular constituída por fibras longitudinais externas e circulares internas. Entretanto, nas espécies *Macrobrachium borellii* (VERDI e DELGADO, 1988), *Pleoticus muelleri* (DIAZ et al., 2002) e *Goniopsis cruentata* (GARCIA e SILVA, 2006) não se observa nenhuma dilatação na região posterior dos ductos deferentes, constituindo a ampola terminal, porém esta região está revestida por uma

única camada muscular espessa. Diferente do observado em outros decápodos, em *Macrobrachium amazonicum*, essa região dos ductos deferentes apresentou-se dilatada e constituída por uma espessa camada muscular com fibras longitudinais internas e externas e fibras circulares médias. Com relação ao revestimento epitelial interno da ampola terminal em *Sicyonia ingentis* a camada epitelial é conspícua e altamente vacuolizada, sugerindo alta atividade secretora de material diluente para que ocorra a transferência adequada do plasma seminal para o receptáculo das fêmeas (SUBRAMONIAM, 1995). Em *Pleoticus muelleri* a secreção presente no lúmen dos ductos assume ainda a função adesiva do espermatóforo no receptáculo da fêmea (DIAZ et al., 2002). Em *Macrobrachium amazonicum* não foram observadas células vacuolizadas em nível de microscopia de luz. Desta forma estudos ultraestruturais fazem-se necessários para auxiliar no esclarecimento da função das células epiteliais presentes nessa região do duto deferente.

Estrutura das glândulas androgênicas durante a diferenciação morfotípica

Estudos recentes tem evidenciado que as glândulas androgênicas apresentam papel fundamental no desenvolvimento e na manutenção das características sexuais masculinas em crustáceos (CHARNIAUX-COTTON e PAYEN, 1995; 1998; SAGI et al., 1990; SAGI, 1988; OKUNO et al., 1997; 1999; FOWLER E LEONARD, 1999; KHALAILA e al., 2002, HASEGAWA et al., 2002; OKUMURA E HARA, 2004). A localização das glândulas androgênicas varia dentre as espécies estudadas de crustáceos. Em *Armadillidium vulgare*, a glândula androgênica encontrou-se aderida à porção cefálica dos testículos (HASEGAWA et al., 2002). Entretanto, na maioria das espécies de decápodos estudadas, as glândulas androgênicas foram observadas aderidas à camada muscular da ampola terminal na porção distal dos ductos deferentes (FOWLER e LEONARD, 1999; YE et al., 2003; MURAKAMI et al., 2004; OKUMURA e HARA, 2004). Esta localização é semelhante ao encontrado para a espécie estudada *Macrobrachium amazonicum*.

OKUMURA e HARA (2004) enfatizaram que as observações morfológicas têm provido importantes informações sobre o funcionamento das glândulas androgênicas. O arranjo celular das glândulas androgênicas de decápodos pode variar entre as espécies estudadas e quando varia entre os espécimes, segundo FOWLER e LEONARD (1999),

é devido à diferença de idade ou de maturidade sexual dos animais. Em *Macrobrachium rosenbergii* as glândulas androgênicas estavam constituídas por cordões celulares alinhados ou ainda formando um grupo celular de formato piramidal (VEITH e MALECHA, 1983). Em *Armadillidium vulgare* a glândula estava formada por uma massa celular enovelada (HASEGAWA et al., 2002). Já em *Cherax desdructor*, o arranjo celular das glândulas androgênicas foi descrito como um único cordão celular simples ou por cordões celulares múltiplos (FOWLER e LEONARD, 1999). Em *Penaeus dayanus* as glândulas androgênicas estavam formadas por cordões celulares justapostos, empilhados e achatados (THAMPY e JOHN, 1972). Em *Ocypode quadrata* as glândulas androgênicas foram descritas formadas por cordões celulares enovelados (CHARNIAUX-COTTON e PAYEN, 1985). O arranjo celular em cordões enovelados também foi descrito nesse trabalho para *Macrobrachium amazonicum*. As diferenças no padrão morfológico do arranjo celular das glândulas androgênicas encontradas na literatura especializada sugere que esse arranjo seja espécie-específico.

Com relação às observações microscópicas, foram observados diferentes tipos celulares que constituem as glândulas androgênicas entre os decápodos. Em *Scylla serrata* foram descritos dois tipos celulares nas glândulas androgênicas, sendo denominados de células tipo A e tipo B, baseados nas diferentes características nucleares (SUBRAMONIAM, 1995). Em *Macrobrachium rosenbergii* foram descritos dois padrões diferentes de células nas glândulas androgênicas. O primeiro padrão foi descrito por AWARI e DUBE (1999) onde as glândulas androgênicas dessa espécie apresentou três tipos celulares, baseados no diâmetro celular. Já o segundo padrão celular foi descrito recentemente por OKUMURA e HARA (2004). Esses autores encontraram apenas dois tipos celulares, baseado nas características nucleares e foram denominadas de células tipo I e tipo II. Esse padrão celular também foi observado nas glândulas androgênicas de *Macrobrachium amazonicum*, no presente trabalho. A presença de diferentes tipos celulares nessa glândula deve ser alvo de investigações, uma vez que estas células, provavelmente, estejam envolvidas na formação do hormônio androgênico. O papel e a constituição química desse hormônio ainda não foram totalmente elucidados em decápodos. Desta forma, estudos ultraestruturais, histoquímicos e bioquímicos são necessários para auxiliar na elucidação da natureza química e da composição bioquímica desse hormônio. Com isso, algumas hipóteses

talvez possam ser confirmadas quanto ao papel regulador das glândulas androgênicas no sistema reprodutor de decápodos.

O funcionamento das glândulas androgênicas é a chave fundamental para o esclarecimento da diferenciação morfotípica em decápodos uma vez que o hormônio produzido por essa glândula atua diretamente na determinação dos diferentes morfotipos (OKUMURA e HARA, 2004). Sabe-se que o tamanho das glândulas androgênicas varia dentre os morfotipos de *Macrobrachium rosenbergii*. Nessa espécie o morfotipo SM, apresentou o menor tamanho de glândula, enquanto o morfotipo dominante BC, apresentou o maior tamanho glandular (OKUMURA e HARA, 2004). Resultados semelhantes foram observados no presente estudo para *Macrobrachium amazonicum*, onde o morfotipo TC, também apresentou o menor tamanho glandular e os morfotipos GC1 e GC2 apresentaram o maior tamanho das glândulas androgênicas. Nota-se que os morfotipos GC1 e GC2 apresentaram o mesmo padrão morfológico, semelhante à observação feita para os testículos nesse estudo, onde os morfotipos GC1 e GC2 não apresentaram diferenças morfológicas. Assim sugere-se que o morfotipo GC1 seja uma transição entre o morfotipo CC e GC2 corroborando o descrito anteriormente para *Macrobrachium amazonicum* (PAPA et al., 2004). Assim, as glândulas androgênicas parecem estar envolvidas na diferenciação morfotípica de *Macrobrachium amazonicum*. A atividade secretora dessas glândulas parece ser diretamente proporcional ao desenvolvimento e diferenciação das características sexuais masculinas e em mudanças na atividade reprodutiva de *Macrobrachium amazonicum*. OKUMURA e HARA (2004) enfatizaram ainda que em *Macrobrachium rosenbergii*, a atividade secretora das glândulas androgênicas parece estar relacionada com a atividade copulatória do morfotipo dominante, uma vez que essa secreção afeta diretamente o comportamento reprodutivo dos machos. O mesmo deve ocorrer em *Macrobrachium amazonicum*, porém estudos sobre o comportamento reprodutivo de machos desta espécie são necessários para auxiliar no esclarecimento da dinâmica de diferenciação morfotípica e no estabelecimento dos morfotipos.

Estrutura do hepatopâncreas durante a diferenciação morfotípica

O hepatopâncreas é uma glândula pertencente ao intestino médio que apresenta a função de estocar e metabolizar reservas energéticas. Dentre os decápodos, assim como na espécie estudada *Macrobrachium amazonicum*, o hepatopâncreas é bem desenvolvido formando uma rede complexa de ductos e túbulos em fundo cego que ocupa a maior parte da cavidade cefalotorácica (FRANCESCHINI – VICENTINI et al., 2007). Esses ductos e túbulos de *Macrobrachium amazonicum* estão revestidos internamente por um epitélio pseudoestratificado (FRANCESCHINI – VICENTINI et al., 2007). Existem cinco tipos celulares que compõe esse epitélio do túbulo hepatopancreático conforme descrito para os decápodos (AL-MOHANNA et al., 1985; AL-MOHANNA e NOTT, 1989; JOHNSTON et al., 1988; SOUZA e PETRIELLA, 2000; CORREA Jr et al., 2002) e para *Macrobrachium amazonicum* (FRANCESCHINI-VICENTINI et al., 2007).

O hepatopâncreas dos diferentes morfotipos de *Macrobrachium amazonicum* apresentou os cinco tipos celulares característicos da espécie. Entretanto entre os morfotipos observaram-se diferenças quanto a vacuolização das células. O morfotipo CC apresenta células hepatopancreáticas mais vacuolizadas que as células do morfotipo TC e, ainda, vacúolos maiores que as células dos morfotipos GC1 e GC2. Com relação aos morfotipos GC1 e GC2, cabe ressaltar que apresentaram características celulares semelhantes. Sabe-se que o número e as características morfológicas de cada tipo celular presente no epitélio de revestimento do túbulo hepatopancreático são influenciados pelo ciclo digestivo do animal (ICELY e NOTT, 1992). Em decápodos as células F e B participam da digestão de nutrientes nas diferentes fases do processo digestivo. Já as células R reabsorvem os nutrientes digeridos para estoque e/ou transporte para hemolinfa (AL-MOHANNA e NOTT, 1986; 1987; 1989; AL-MOHANNA e NOTT et al., 1985a; 1985b; ICELY e NOTT, 1992). Assim, nota-se que essas três células apresentam vacúolos no citoplasma e, dependendo do momento do ciclo digestivo, apresentam mais ou menos vacúolos. No entanto não existem estudos a respeito da dinâmica celular durante o ciclo digestivo em *Macrobrachium amazonicum*. Assim, tendo em vista que a vacuolização celular foi a única diferença encontrada no hepatopâncreas entre os diferentes morfotipos de *Macrobrachium amazonicum*, é necessário primeiro a padronização da dinâmica celular no ciclo digestivo, para então se estabelecer alguma correlação entre o aspecto morfológico das células hepatopancreáticas e os diferentes morfotipos.

CONCLUSÕES

Considerando-se o modelo biológico utilizado, a metodologia empregada e as condições experimentais descritas e, com base nos resultados obtidos neste trabalho a partir das análises das características morfológicas dos testículos, ductos deferentes, glândulas androgênicas e hepatopâncreas, aliados aos dados de índices hepatossomáticos e gonadossomáticos, anteriormente descritos, e ainda, baseados na caracterização externa e biométrica do *Macrobrachium amazonicum*, em diferentes fases, caracterizando os morfotipos TC, CC, GC1 E GC2, também já realizadas, este trabalho conclui e propõem a existência de apenas três morfotipos para a espécie de camarão de água doce, denominados TC, CC e GC. Sugere-se, com embasamento nas observações, anteriormente citadas que o morfotipo GC1 seja um estágio importante, porém transitório entre os morfotipos CC e GC. Ainda, em caráter conclusivo, é necessário reafirmar a necessidade de estudos comportamentais para a corroboração destas observações e para a elucidação da dinâmica da diferenciação morfotípica para o camarão da Amazônia, *Macrobrachium amazonicum*.

REFERÊNCIAS

ADIYODI, R.G. Seasonal changes and the role of eyestalks in the activity of the androgenic gland of the crab, *Paratelphusa hydrodromus* (Herbst). **Comparative Physiology and Ecology**, v. 9, p. 427-431, 1984.

ADIYODI, K.G.; ANILKUMAR, G. Arthropoda–Crustacea, 1988. IN: Diaz, A.C.; Fernandez-Gimenez, A.V.; Petriella, A. M.; Fenucci, J.P. Morphological and functional study of the male reproductive tract in the shrimp *Pelotocus muelleri* Bate (Decapoda, Panoeoidea). **Invertebrate Reproduction and Development**, v. 42, n. 1, p. 69-74, 2002.

AL-MOHANNA, S.Y.; NOTT, J.D. B-cells and ingestion in the hepatopancreas of *Penaeus semisulcatus* (Crustacea:Decapoda). **Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 66, p. 403-414, 1986.

AL-MOHANNA, S.Y.; NOTT, J.D. R-cells and the digestion cycle in *Penaeus semisulcatus* (Crustacea: Decapoda). **Marine Biological**, v. 95, p. 129-137, 1987.

AL-MOHANNA, S.Y.; NOTT, J.D. Function cytology of the hepatopancreas of *Penaeus semisulcatus* (Crustacea: Decapoda) during the moult cycle. **Marine Biological**, v. 101, p. 535-544, 1989.

AL-MOHANNA, S.Y.; NOTT, J.A.; LANE, D.J.W. Mitotic E- and secretory F-cells in the hepatopancreas of the shrimp *Penaeus semisulcatus* (Crustacea:Decapoda). **Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 65, p. 901-910, 1985a.

AL-MOHANNA, S.Y.; NOTT, J.A.; LANE, D.J.W. M-“midget” cells in the hepatopancreas of the shrimp *Penaeus semisulcatus* de Haan 1844 (Crustacea: Natantia). **Crustaceana**, v. 48, p. 260-268, 1985b.

ALVES, M.I.M. Alimentação de *Macrobrachium amazonicum* (Heller) em condições de laboratório. **Ciência Agrônômica**, v. 17, n. 2, p. 19-23, 1986.

AMATO G.D.; PAYEN, G.G. Transplantation homoplastiques de testicules d'Ecrevisse *Pontastacus Leptodactylus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823) en repos sexuel dans des mâles et des femelles normaux et épédonculés, resultants preliminaries. 1976. IN: CHANIAUX-COTTON, H.; PAYEN, G. Sexual Differentiation. BLISS, D.E.; MANTEL, L.H. **The Biology of Crustacea, Vol.9**. New York:Academic Press, 1985. P.147-216.

ARAKI, A.; MATSUURA, S. Seasonal changes in the testes and spermatogenesis of the freshwater crab *Geothelphusa dehaani*. **Journal of National Fisheries University**, v. 46, n. 1, p. 27-31, 1997.

AWARI, S.A.; DUBE, K. Histological and histochemical study of the androgenic gland of *Macrobrachium rosenbergii* (De Man). **Journal of Aquaculture in the Tropics**, v. 14, n. 2, p. 101-112, 1999.

BARRETO, A.V.; SOARES, C.M.A. Produção de pós-larvas de *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Decapoda, Palaemonidae), sob condições controladas de laboratório. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 1, n. 1, p. 51-53, 1982.

BENHALIMA, K.; MORIYASU, M. Structure and function of the posterior vas deferens of the snow crab, *Chionoecetes opilio* (Brachyura, Majidae). **Invertebrate Reproduction and Development**, v. 37, n. 1, p. 11-23, 2000.

BERREEUR-BONNENFANT, J. Action de la glande androgène et du cerveau sur la gamétogenese de Crustacés Peracárides. 1967. IN: CHANIAUX-COTTON, H.; PAYEN, G. Sexual Differentiation. BLISS, D.E.; MANTEL, L.H. **The Biology of Crustacea, Vol.9**. New York:Academic Press, 1985. p.147-216.

BENINGER, P.G.; ELNER, R.W.; FOYLE, T.P.; ODENESE, P.H. Functional anatomy of the male reproductive system and the female spermatheca in the snow crab *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius) (Decapoda: Majidae) and a hypothesis for the fertilization. **Journal of Crustacean Biology**, v. 8, p. 322-332, 1988.

BIALETZKI, A.; NAKATANI, K.; BAUMGARTNER, G.; BOND-BUCKUP. Occurrence of *M. amazonicum* (Heller) (Decapoda, Palaemonidae) In: Leopoldo's inlet (Ressaco do Leopoldo), upper Paraná river, Porto Rico, Paraná, Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 14, n. 2, p. 379-390, 1997.

BIZOT-ESPIARD, A. Croissance et reproduction de la crevette *Penaeus japonicus* (Bate) em elevage: Effects de l'eyenlontam histologie de l'appareil genital male. 1980 36p. Tese. IN: DIAZ, A.C.; FERNANDEZ-GIMENEZ, A.V.; PETRIELLA, A. M.; FENUCCI, J.P. Morphological and functional study of the male reproductive tract in the shrimp *Pelotiscus muelleri* Bate (Decapoda, Panoeoidea). **Invertebrate Reproduction and Development**, v. 42, n. 1, p. 69-74, 2002.

BRAGAGNOLI, G.; GROTTA, M. Reprodução do camarão de água doce *Macrobrachium amazonicum* do açude Epitácio Pessoa, Boqueirão (PB), Brazil: Parte 1 ciclo sexual. **Revista Nordestina de Biologia**, v. 10, n. 2, p. 141-154, 1995.

BRIDGER, C. J. & GARBER, A. F. Aquaculture escapement, implications and mitigation: the salmonid case study. 2002 In: COSTA-PIERCE, B. A. (ed) **Ecological Aquaculture The Evolution of The Blue Revolution**. Oxford:Blackwell Science, 2002. P. 77-102.

BROCKENBROUGH-FOULKS, N.; HOFFMAN, D.L. The effects of eyestalk ablation and β ecdysone on RNA synthesis in the androgenic gland of the protrandric shrimp, *Pandalus platyceros*. 1974. In: Khalaila, I.; Manor, R.; Weil, S.; Granot, Y.; Keller, R.; Sagi, A. The eyestalk-androgenic gland tissue-testes endocrine axis in the crayfish *Cherax quadricarinatus*. **General and Comparative Endocrinology**, v. 127, p. 147-156, 2002.

BRUNET, M.; ARNAUD, J.; MAZZA, J. Gut structure and digestive cellular processes in marine crustacea. **Oceanography and Marine Biology**, v. 32, p. 335-367, 1994.

CARPENTER, M.; De ROOS, R. Seasonal morphology and histology of the androgenic gland of the crayfish, *Orconectes nais*. 1970. In: NAGAMINE, C.; KNIGHT, A.W.; MAGGENTI, A.; PAXMAN, G. Masculinization of female *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) (Decapoda, Palaemonidae) by androgenic gland implantation. **General and Comparative Endocrinology**, v. 41, p. 442-457, 1980.

CARVALHO, H.A. Morfologia do aparelho reprodutor de *Macrobrachium acanthurus* (WIEGMANN, 1863) (CRUSTACEA, DECAPODA, PALAEMONIDAE). Parte I – Masculino: **Ciência e Cultura**, v.32, n.7, p. 73-79, 1980.

CHAIGNEAU, J.; JUCHAULT, P. Quelques aspects ultrastructuraux des glandes androgens hyperthophiées d'*Armadillidium vulgare* Latreille (Crustacé, Isopode, Oniscoide) dans defférents états de fonctionnement naturees on induits. 1979. In: CHANIAUX-COTTON, H.; PAYEN, G. Sexual Differentiation. Bliss, D.E.; Mantel,

L.H. (eds.) **The Biology of Crustacea, Vol.9**. New York:Academic Press, 1985. P.147-216.

CHARNIAUX-COTTON, H. Surgical castration in an amphipod crustacean (*Orchestia gammarella*) and determination of the secondary sexual characteristics: First results. **C. R. Acad. Sci. Paris**, v. 234, p. 2 570- 2 572, 1952.

CHARNIAUX-COTTON, H. Etude du déterminisme des caractères sexuels secondaires par castration chirurgicale et implantation diovarie chez un crustacé amphipode (*Orchestia gammarella*). 1953. In: SAGI, A.; AFLALO, E.D. The androgenic gland and monosex culture of freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* (De Man): a biotechnological perspective. **Aquaculture Research**, v. 36, p. 231-237, 2005.

CHARNIAUX-COTTON, H. Découverte chez un Crustacé Amphipode (*Orchestia gammarella*) d'une glande endocrine responsable de la différenciation des caractères sexuels primaires et secondaires mâles. 1954. In: SAGI, A.; AFLALO, E.D. The androgenic gland and monosex culture of freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* (De Man): a biotechnological perspective. **Aquaculture Research**, v. 36, p. 231-237, 2005.

CHARNIAUX-COTTON, H. Physiologie de l'inversion sexuelle chez la crevette à hermaphrodisme protrandrique fonctionnel, *Lysmata seticaudata*. 1960. In: SAGI, A.; AFLALO, E.D. The androgenic gland and monosex culture of freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* (De Man): a biotechnological perspective. **Aquaculture Research**, v. 36, p. 231-237, 2005.

CHARNIAUX-COTTON, H. Recherches récentes sur la différenciation sexuelle et l'activité génitale chez divers crustacés supérieurs. 1972. IN: CHARNIAUX-COTTON, H.; PAYEN, G. Sexual Differentiation. BLISS, D.E.; MANTEL, L.H. **The Biology of Crustacea, Vol.9**. New York:Academic Press, 1985. p.147-216.

CHARNIAUX-COTTON, H. Sexualité et activité génitale male chez les Crustacés Supérieurs. **Bulletin Society of Zoology**, v. 95, p. 565-594, 1970.

CHARNIAUX-COTTON, H.; PAYEN G. Sexual differentiation. 1985. In: BLISS, D.E.; MANTEL, L.H. **The Biology of Crustacea, Vol 9**. New York:Academic Press, 1985, P.217-299.

CHARNIAUX-COTTON, H.; PAYEN, G. Crustacen reproduction. 1988. In: LAUFER, H.; DOWER, R.G.H. **Endocrinology of selected invertebrates types**. New York:Alan R-Liss, 1988. P.279-303.

CHARNIUAX-COTTON, H. Endocrinologie et génétique du sexe chez les Crustacés Supérieurs. 1964. In: CHANIAUX-COTTON, H.; PAYEN, G. Sexual Differentiation. BLISS, D.E.; MANTEL, L.H. **The Biology of Crustacea, Vol.9**. New York:Academic Press, 1985. P.147-216.

CHOW, S.; OGASAWARA, Y.; TAKI, Y. Male reproductive system and fertilization of the palaemonid shrimp *Macrobrachium rosenbergii*. **Bulletin of the Japanese Society and Science Fishery**, v. 48, p. 177-1833, 1982.

CHOW, S. DOUGHERTY, W.J.; SANDIFER, P.A. Unusual testicular lobe system in the white shrimps, *Penaeus setiferus*, Linnaeus, 1761 and *P. vannamei*, Boone, 1931 (Decapoda: Crustacea). A new character for Dendrobranchiara. **Crustaceana**, v. 60, n. 3, p. 304-318, 1991.

COELHO, P.A.; RAMOS-PORTO, M.; B, ARRETO, A.V. Crescimento em viveiro de cultivo do camarão canela (*Macrobrachium amazonicum*) (Decapoda, Palaemonidae). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 1, n. 1, p. 45-53, 1982.

COHEN, D.; RA'ANAN, Z.; BRODY, T. Ppopulation profile development and morphotypic differentiation in the giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* (de Man). **Journal of the World Mariculture Society**, v. 12, p. 231-243, 1981.

CORREA JR., J.D.; FARINA, M.; ALLO I, S. Cytoarchitectural features of *Ucides cordatus* (Crustacea Decapoda) hepatopancreas: structure and elemental composition of electron-dense granules. **Tissue & Cell**, v. 34, n. 5, p. 315-325, 2002.

CUTOLO, M.A.; VALENTI, W.C. Manejo alimentar de pós-larvas do camarão da amazonia *Macrobrachium amazonicum*, em berçário 1. **Acta Scientiarum Animal Sciences**, v. 27, n. 1, p. 67-72, 2005.

CRONIN, L.E. Anatomy and histology of the male reproductive system of *Callinectes sapidus* Rathbun. **Journal of Morphology**, v. 81, p. 209-239, 1947.

DA SILVA, R.R.; SAMPAIO, C.M.S.; SANTOS, J.A. Fecundity and fertility of *Macrobrachium amazonicum* (Crustácea, Palaemonidae). **Brazilian Journal of Biology**, v. 64, n. 3, p. 489-500, 2004.

DAHLL, W.; MORIATY, D.J.W. Functional aspects of nutrition and digestion: The midgut. In: BLISS, D.E.; MANTEL L.H. (eds). **The biology of Crustacea, Vol. 5: International anatomy and physiological regulation**. Academic Press, p. 215-251. 1984.

DIAZ, A.C.; FERNANDEZ-GIMENEZ, A.V.; PETRIELLA, A. M.; FENUCCI, J.P. Morphological and functional study of the male reproductive tract in the shrimp *Peloticus muelleri* Bate (Decapoda, Panoeoidea). **Invertebrate Reproduction and Development**, v. 42, n. 1, p. 69-74, 2002.

DING, Y.D.; WANG, Q.; LI, K.; CHEN, D.H. Biochemical composition and sperm metabolism in male reproductive system of crayfish, *Cherax quadricarinatus*. **Journal of Fishery Sciences**, v. 12, n. 5, p. 562-568, 2005.

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

FACTOR, J.R.; NAAR, M. The digestive system of the lobsters, *Homarus americanus*: 1. Connective tissue of the digestive gland. **Journal of Morphology**, v. 184, p. 311-321, 1985.

FACTOR, J.R.; NAAR, M. The digestive system of the lobsters, *Homarus americanus*: 2. Terminal arterioles of the digestive gland. **Journal of Morphology**, v. 206, p. 283-291, 1990.

FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations). 2002. Yearbook of fishery statistics: summary tables. FAO, Roma (obtained by internet, <http://www.fao.org>).

FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations). 2004. Yearbook of fishery statistics: summary tables. FAO, Roma (obtained by internet, <http://www.fao.org>).

FAXON, W. Descriptions of a new species of *Cambarus*, to which is added a synonymical list of known species of *Cambarus* and *Astacus*. 1884. In: FOWLER, R.J.; LEONARD, B.V. The structure and function of the androgenic gland in *Cherax destructor* (Decapoda: Parastacidae). **Aquaculture**, v. 171, p. 135-148, 1999.

FOWLER, R.J.; LEONARD, B.V. The structure and function of the androgenic gland in *Cherax destructor* (Decapoda: Parastacidae). **Aquaculture**, v. 171, p. 135-148, 1999.

FRANCESCHINI-VICENTINI, I.B.; RIBEIRO, K.; PAPA, L. P., MARQUES JUNIOR, J.; VICENTINI, C.A. Histoarchitectural features of the hepatopancreas of the Amazon river prawn *Macrobrachium amazonicum*. **Anatomia, Histologia, Embryologia**, SUBMITTED, 2007.

GARCIA, T.M.; SILVA, J.R.F. Testis and vas deferens morphology of the red-clawed mangrove tree crab, *Goniopsis cruentata* (Latreille, 1803). **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 49, n. 2, p. 339-345, 2006.

GENESER, F. **Histologia com bases Biomoleculares. Terceira Edição**. Guanabara-Koogan, Rio de Janeiro, 616pp., 2003.

GIBSON, R. E BARKER, P.L. The decapod hepatopancreas. **Oceanographic Marine Biology Annual Revision**, v. 17, p. 285-346, 1979.

GINSBURGER-VOGEL, T. Détermination génétique du sexe monigénie et intersexualité chez *Orchestia gammarella* Pallas. III Etude des phénomènes de monogénie indépendants de l'intersexualité. 1975 IN: CHANIAUX-COTTON, H.; PAYEN, G. Sexual Differentiation. Bliss, D.E.; Mantel, L.H. (eds.) **The Biology of Crustacea, Vol.9**. New York:Academic Press, 1985. P.147-216.

GINSBURGER-VOGEL, T. Inversion des femelles a *Orchestia gammarella* Pallas (Crustacé Amphiode Talitridae) en néo-mâles fonctionnels par greffe de glandes androgènes avant la mue de première différenciation externe du sexe. 1972. In: CHANIAUX-COTTON, H.; PAYEN, G. Sexual Differentiation. BLISS, D.E.; MANTEL, L.H. **The Biology of Crustacea, Vol.9**. New York:Academic Press, 1985. P.147-216.

GINSBURGER-VOGEL, T.; CHARNIAUX-COTTON, H. Sex determination. 1982 In: ABELE, L.G. **The biology of Crustacean**. Orlando:Academic Press, 1982. P. 257-281.

GONZALEZ, M.; CERISOLA, H. Histological description of the male reproductive system and formation of the spermatophore in *Emérta análoga* (Stimpson, 1857) (Decapoda:Anomura). **Revista de Biología Marina y Oceanografía**, v. 32, n. 2, p. 215-225, 1997.

GRIER, H.J. Cellular organization of the testis and spermatogenesis in fishes. **American Zoological**, v. 21, p. 345-357, 1981.

GUEST, W.C. Laboratory life history of the palaemonid shrimp *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Decapoda, Palaemonidae). **Crustaceana Leiden**, v. 37, n. 2, p. 141-152, 1979.

GUITART, B.; GONZALEZ, E.; REYES, R.; FRAGA, I. Descripción del aparato reproductor masculino de *Penaeus notialis* y *Penaeus schmitti*. **Revista Cubana de Investimento Pesqueiro**, v. 10, n. 1-2, p. 45-58, 1985.

GURGEL, J. J. S.; MATOS, M. O. M. Sobre a criação extensiva do camarão-canela *M. amazonicum* (HELLER, 1862) nos açudes públicos do Nordeste brasileiro. In: 3º SIMPÓSIO BRASILEIRO DE AQUICULTURA, São Carlos. **Anais...** São Carlos: Associação Brasileira de Aquicultura, 1984. p.295-311.

HALEY, S.R. Spermatogenesis and spermatophore production in the Hawaiian red lobster *Enoplometopus occidentalis* (Randall) (Crustacea, Nephropidae). **Journal of Morphology**, v. 180, p. 181-193, 1984.

HASEGAWA, Y.; HIROSE, E.; KATAKURA, Y. Hormonal Control of Sexual Differentiation and Reproduction in Crustacea. **American Zoological**, v. 33, p. 403-411, 1993.

HASEGAWA, Y.; OKUNO, A.; NAGASAWA, H. Immunohistochemical study of androgenic gland hormone localization in the male reproductive system and species specificity in the terrestrial isopods. **General and Comparative Endocrinology**, v. 125, p. 218-225, 2002.

HINSCH, G.N.; MCKNIGHT, C.E. The vas deferens of the Spanish lobster, *Scyllarus chacei*. **International Journal of Invertebrate Reproduction and Development**, v. 13, n. 3, p. 267-280, 1988.

HINSCH, G.W.; WALKER, M.H. The vas deferens on the spider crab, *Libinia emarginata*. **Journal of Morphology**, v. 143, p. 1-20, 1974.

HIRSCH, G.C. AND JACOBS, W. Der Arbeitsrhythmus der Mitteldarmdrüse von *Astacus leptodactylus*. I. Teil: Methodik und Technik. 1928. In: ICELY, J.D. AND NOTT, J.A. Digestion and Absorption: digestive system and associated organs.

Microscopic Anatomy of Invertebrates Volume 10: Decapod Crustacea, 1992. P. 147-201.

HOFFMAN, D.L. Seasonal eyestalk inhibition on the androgenic gland of a protandriac shrimp. **Nature**, v. 218, p. 170-172, 1968.

HOLTHUIS, L. B. A general revision of the Palemonidae (Crustacea, Decapoda, Natantia) of the America. II. The subfamily palemonidae. **Allan Hancock Foundation**, v. 12, p. 1-396. 1952.

ICELY, J.D.; NOTT, J.A. Digestion and Absorption: digestive system and associated organs. **Microscopic Anatomy of Invertebrates Volume 10: Decapod Crustacea**. 1992. P. 147-201.

ISMAEL, D.; NEW, M.B. Biology. In: NEW, M.B.; VALENTI, W.C (eds). **Freshwater prawn farming: the farming of *Macrobrachium rosenbergii***. Oxford, 2000, P.19-40.

JACOBS, W. Untersuchungen über die Cytologie der Seretbildung in der mitteldarmdrüse von *Astacus leptodactylus*. 1928 In: ICELY, J.D.; NOTT, J.A. Digestion and Absorption: digestive system and associated organs. **Microscopic Anatomy of Invertebrates Volume 10: Decapod Crustacea**, 1992. P. 147-201.

JO, Q.T.; LAUFER, H.; RIGGERS, W.J. KANG, H.S. Methylfarnesoate induced ovarian maturation in the spider crab, *Libinia emarginata*. **Invertebrates Reproduction and Development**, v. 36, p. 79-85, 1999.

JOSHI, P.C.; KHANNA, S.S. Studies on the androgenic gland of the freshwater crab *Potamon koolooense* (Rathbun). **Zoological Mikrosk Anatomical Forsch**, v. 4, p. 699-713, 1987.

JOHNSON, P.T. **Histology of the blue crab *Callinectes sapidus*. A model for the decapoda**, 1980. P. 1-440.

JUCHALUT, P.; LEGRAND, J.J.; MAISSIAT, J. Presner state of knowledge on the chemical nature of the androgenic hormone in higher crustaceans, 1984. IN: Hasegawa, Y.; Okuno, A.; Nagasawa, H. Immunohistochemical study of the androgenic gland hormone: localization in the male reproductive system and species specificity in the terrestrial isopods. **General and Comparative Endocrinology**, v. 125, p. 218-225, 2002.

KARNOVSKY, M.J. A formaldehyde glutaraldehyde fixative of high osmolarity for use in electron microscopy. **Journal of Cell Biology**, v.27, p. 137-152, 1965.

KATAKURA, Y. Sex differentiation and androgenic gland hormone in the terrestrial isopod *Armadillidium vulgare*. **Symposium of Zoological Society London**, v.53, p. 127-142, 1984.

KATAKURA, Y.; HASEGAWA Y. Masculinization of females of the isopod crustacean *Armadillidium vulgare* following injections of an active extract of the androgenic gland. **General Comparative Endocrinology**, v. 48, p. 57-62, 1983.

KELLER, R. Crustacean neuropeptides structures, functions and comparative aspects. **Experientia**, v. 48, p. 439-448, 1992.

KHALAILA, I.; KATZ, T.; ABDU, U.; YEHEZKEL, G.; SAGI, A. Effects of implantation of hypertrophied androgenic glands on sexual characters and physiology of the reproductive system in the female red claw *Cherax quadricarinatus*. **General and Comparative Endocrinology**, v. 121, p. 242-249, 2001.

KHALAILA, I.; MANOR, R.; WEIL, S.; GRANOT, Y.; KELLER, R.; SAGI, A. The eyestalk-androgenic gland tissue-testes endocrine axis in the crayfish *Cherax quadricarinatus*. **General and Comparative Endocrinology**, v. 127, p. 147-156, 2002.

KIM, D.H.; JO, Q.; KIM, B.K.; HAN, C.H. Eyestalk ablation induced androgenic gland activity and gonad development in the freshwater prawn *Macrobrachium nipponense* (de Haan, 1849). **Invertebrate Reproduction and Development**, v. 42, p. 35-42, 2002.

KING, J.E. A study of the reproductive organs of the common marine shrimp *Penaeus setiferus* (Linnaeus). **Biological Bulletin**, v. 94, p. 244-262, 1948.

KOODA-CISCO, M.; TALBOLT, P. Ultrastructure and role of the lobster vas deferens in the spermatophore formation: the proximal segment. **Journal of Morphology**, v. 188, n. 1, p. 91-103, 1986.

KROL, R.M.; HAWKINS, W.E.; OVERSTREET, R.M. Reproductive components. 1992. In: HARRISON, F.W.; HUMES, A.G. **Microscopic Anatomy of Invertebrates, Volume 10: Decapod Crustacea**. New York: Wley-Liss Inc, 1992. p. 295-343.

KULKARNI, G.K.; NAGABHUSHANA, R.; JOSHI, P.K. Neuroendocrine control of reproduction in the male penaeid prawn *Parapenaeopsis hardwickii* (Miers) (Crustacea, Decapoda, Penaeidae). **Hydrobiology**, v. 108, p. 281-289, 1984.

KUMARI, C.J.; RAV, K.H.; DARI, K.S. Histological and histochemical studies of the male reproductive system of *Ligia exotica* Rouse (Crustacea: Isopoda). **Folia Morphologica**, v. 38, p. 107-112, 1988.

KURIS, A.M.; RA'ANAN, Z.; SAGI, A.; COHEN, D. Morphotypic differentiation of the male Malaysian giant prawns *Macrobrachium rosenbergii*. **Journal of Crustacean Biology**, v. 7, p. 219-237, 1987.

KURSZENBAUM, A.L. **Histologia e Biologia Celular – Uma Introdução a Patologia**, Elsevier Editora Ltda, 654 pp., 2004.

LANDAU, M.; LAUFER, H.; HOMOLA, E. Control of the methylfarnesoate synthesis in the mandibular organ of the crayfish *Procambarus clarkia*: evidence for peptide neurohormones with dual functions. **Invertebrates Reproduction and Development**, v. 16, p. 165-168, 1989.

LEGRAND, J.J. JUCHAULT, P. Le controle humoral e la sexualité chez les Crustacés Isopodes gonochoriques, 1972. IN: CHANIAUX-COTTON, H.; PAYEN, G. Sexual Differentiation. BLISS, D.E.; MANTEL, L.H. (eds.) **The Biology of Crustacea, Vol.9**. New York:Academic Press, 1985, P.147-216.

LEGRAND, J.J. Role endocrinien de l'ovarie dans la differenciation des oostegites chez les Crustacenas Isopodes terrestres. 1955. IN: SAGI, A.; AFLALO, E.D. The androgenic gland and monosex culture of freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* (De Man): a biotechnological perspective. **Aquaculture Research**, v. 36, p. 231-237, 2005.

LEITE, M.M.L. **Estudo morfológico do sistema reprodutor masculino do caranguejo-uça *Ucides cordatus* Linnaeus,1763 (Crustacea:Decapoda:Ocypodidae)**. 2002, 66p Monografia (Graduação em Biologia) - Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2002. In: DIAZ, A.C.; FERNANDEZ-GIMENEZ, A.V.; Petriella, A. M.; Fenucci, J.P. Morphological and functional study of the male reproductive tract in the shrimp *Pelotocus muelleri* Bate (Decapoda, Panoeoidea). **Invertebrate Reproduction and Development**, v. 42, n. 1, p. 69-74, 2002.

LOBÃO, V.L.; ROJAS, N.E.T.; BARROS, H.F.; LACE, M.; HORIKAWA, M.T.; LULA, L.M. Determinação de densidade adequada para larvicultura de *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae). **Boletim do Instituto de Pesca**, v. 14, n. 1, p. 45-49, 1987.

LOBÃO, V.L.; ROVERSO, E.A.; LOMBARDI, J.V. Influência da densidade inicial de estocagem no desenvolvimento de *Macrobrachium rosenbergii* (de Man, 1879) e *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Decapoda, Palaemonidae) em laboratório. **Boletim do Instituto de Pesca**, v. 21, p. 11-17, 1994.

LOBÃO, V.L.; ROVERSO, E.A.; LOMBARDI, J.V. Ciclo de muda e crescimento em *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) e *Macrobrachium rosenbergii* (de Man, 1879) e (Decapoda, Palaemonidae). **Boletim do Instituto de Pesca**, v. 23, p. 31-45, 1996.

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

LUI, L.; LAUFER, H. Isolation and characterization of sinus gland neuropeptides with both mandibular organ inhibiting and hyperglycemic effects from the spider crab *Libinia emarginata*. **Archives of Insect Biochemistry and Physiology**, v. 32, p. 375-385, 1996.

MA, D.D.; KANG, X.J.; DONG L.J.; UM, S.M.; WANG, Q. Histological observation of the developmental testis in chinês mitten crab, *Eriocheir sinensis*. **Fisheries Science**, v. 25, n. 6, p. 291-296, 2006.

MAGALHÃES, C. Desenvolvimento larval obtido em laboratório de palaemonídeos da região Amazônica. 1. *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Crustacea, Decapoda). **Amazoniana**, v. 9, n. 2, p. 247-274, 1985.

MAGALHÃES, C. **Filo Arthropoda, Subfilo Crustacea, Ordem Decápoda**. 1999. In: ISMAEL, D.; VALENTI, W.C.; ROCHA, O.; MATSUMURA-TUNDISI, T. (ed) 1999. Invertebrados Dulciaquícolas. São Paulo, FAPESP (volume 4 da coleção "Biodiversidade do Estado de São Paulo, Brasil: Síntese do conhecimento ao final do século XX", organizada por Joly, C. A. & Bicudo, C. E. M.), 1999. P. 125-134.

MALECHA, S.R.; NEVIN, P.A.; HA, P.; BARCK, L.E.; LAMADRED-ROSE, Y.; MASUNO, S.; HEDGECOCK, D. Sex-ratio and sex-determination in progeny from crosses of surgically sex-reversed freshwater prawns, *Macrobrachium rosenbergii*. **Aquaculture**, v. 105, p. 201-218, 1992.

MALEK, S.R.A.; BAWAB, F.M. The formation of the spermatophore in *Penaeus kerathurus* (Forsk., 1775) (Decápoda, Penaeidae). I. The initial formation of the sperm mass. **Crustaceana**, v. 26, p. 273-285, 1974a.

MALEK, S.R.A.; BAWAB, F.M. The formation of the spermatophore in *Penaeus kerathurus* (Forsk., 1775) (Decapoda, Penaeidae). II. The deposition of the male layers of the body and the wing. **Crustaceana**, v.27, p. 73-83, 1974b.

MANJON-CABEZA, M.E.; RASO, J.E.G. Morphological reproductive aspects of the males of *Diogenes pugilator* (Roux, 1829) (Crustacea, DECÁPODA, Anomura) from southern Spain. **Sarsia**, v. 85, n. 3, p. 195-202, 2000.

MANOR, R.; AFLALO, E.D.; SEGALL, C.; WEIL, S.; AZULAY, D.; VENTURA, T.; SAGI, A. Androgenic gland implantations promote growth and inhibit vitellogenesis in *Cherax quadricarinatus* females held in individual compartments. **Invertebrate Reproduction and Development**, v. 45, n. 2, p. 151-159, 2004.

MARTIN, G.; JUCHAULT, P. Androgenic hormone specificity in terrestrial isopods (Oniscidea): Systematic involvement. **Journal of Crustacean Biology**, v. 19, p. 684-689, 1999.

Mc LAUGHLIN, P.A. Internal anatomy. 1983. In: BLISS, D.E. (ed) **Biology of Crustacea, Volume 5**, New York:Academic Press, 1983. p.1-52.

MEUSY, J.J. contribution de la microscopie électronique à l'étude de la physiologie des glandes androgènes d' *Orcehstia gammarella* P. (Crustacé Amphipode) et de *Carcinus maenas* L. (Crustacé Décapode), 1965. In: CHANIAUX-COTTON, H.; PAYEN, G. Sexual Differentiation. BLISS, D.E.; MANTEL, L.H. (eds.) **The Biology of Crustacea, Vol.9**. New York:Academic Press, 1985. P.147-216.

MIAO, W.; GE, X. Freshwater prawn culture in China: an overview. **Aquaculture Ásia**, v. 7, p. 9-12, 2002.

MICHELI, F.; GHERARDI, F.; VANNINI, M. Growth and reproduction in the freshwater crab *Potamon fluviatile* (Decapoda, Brachyura). **Freshwater Biology**, v. 23, p. 491-503, 1990.

MINAGAWA, M.; HIGUCHI, S. Analysis of size, gonadal maturation and functional maturity in the spiny lobster *Panulirus japonicus* (Decapoda: Palinuridae). **Journal of Crustacean Biology**, v. 17, n. 1, p. 70-80, 1997.

MORAES-RIODADES, P.M.C. Diferenciação morfológica em machos de camarão de água doce *Macrobrachium amazonicum* (HLLER, 1862) (CRUSTACEA, DECAPODA, PALAEMONIDAE). Dissertação de Mestrado: Universidade Estadual Paulista, CAUNESP, p.56, 2002.

MORAES-RIODADES, P. M. C. 2004. Situação atual da criação de *M. amazonicum* no Brasil. In: I CONGRESSO DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE AQUICULTURA E BIOLOGIA AQUÁTICA, Vitória, **Anais...** Vitória, 2004. p. 61.

MORAES-RIODADES, P. M. C.; VALENTI, W. C. Freshwater Prawn Farming in Brazilian Amazonia Shows Potential for Economic and Social Development. **Global Aquaculture Advocate**, v. 4, n. 5, p. 73-74, 2001.

MORAES-RIODADES, P. M. C.; VALENTI, W. C.; PERALTA, A. S. & AMORIM, M. D. L. 1999. Carcinicultura de água doce no estado do Pará: situação atual e perspectivas. In: 9º CONGRESSO BRASILEIRO DE ENGENHARIA DE PESCA e 1º CONGRESSO LATINO-AMERICANO DE ENGENHARIA DE PESCA, 1999, Recife, **Anais...** Recife, Associação de Engenharia de Pesca e Associação Latino-Americano de Engenharia de Pesca, 1999. p. 598-604.

MORAES-RIODADES, P.M.C.; VALENTI, W.C, Morphotypes in male Amazon river prawn *Macrobrachium amazonicum*. **Aquaculture**, v. 236, p. 297-307, 2004.

MORIYASU, M.; BENHALIMA, K.; DUGGAN, D.; LAWTON, P.; ROBICHAUD, D. Reproductive biology of the male jonah crab, *Cancer borealis* Stimpson, 1859 (Decapoda, Cancridae) on the Scotian Shelf, north western Atlantic. **Crustaceana**, v. 75, n. 7, p. 891-913, 2002.

MURAKAMI, T.; LEE, T.H.; SUZUKI, K.; YAMAZAKI, F. An unidentified gland-like tissue near the androgenic gland of the red swamo crayfish, *Procambarus clarkii*. **Fisheries Science**, v. 70, n. 4, p. 561-568, 2004.

MYRICK, C. A. Ecological impact of escaped organisms. 2002. In: TOMASO, J. R. **Aquaculture and the Environment in the United States**. Baton Rouge:U.S. Aquaculture Society, 2002. P. 225-246.

NAGAMINE, C.; KNIGHT, A.W. Masculinization of female crayfish *Procambarus clarkia* (Giard). **International Journal of Invertebrate Reproduction**, v. 11, p. 77-87, 1987.

NAGAMINE, C.; KNIGHT, A.W.; MAGGENTI, A.; PAXMAN, G. Masculinization of the female *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) (Decapoda, Palaemonidae) by androgenic gland implantation. **General Comparative Endocrinology**, v. 41, p. 442-457, 1980b.

NAGAMINE, C.; KNIGHT, A.W.; MAGGENTI, A.; PAXMN, G. Effects of androgenic gland ablation on males primary and secondary sexual characteristics in the Mlaysiaian prawn *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) with first evidence of induced feminization in a non-hermaphroditic decapod. **General and Comparative Endocrinology**, v. 41, p. 423-441, 1980a.

NEGISHI, S.; HASEGAWA, Y. Alteration in the integument of *Armadillidium vulgare* masculinized by implantation of androgenic glands. **Invertebrate Reproduction and Development**, v. 21, n. 3, p. 179-186, 1992.

NEGISHI, S.; HASEGAWA, Y.; NAKAJIMA, Y. Novel structure in secreting the androgenic gland hormone. **Zoological Science**, v. 18, p. 1237-1243, 2001.

NEW, M. B. Status of freshwater prawn farming: a review. **Aquaculture Research**, v. 26, n. 1, p. 1-54, 1995.

NEW, M. B.. **History and global status of freshwater prawn farming**. 2000. In: NEW, M. B.; VALENTI, W. C. (ed.) *Freshwater Prawn Farming: The Farming of *M. rosenbergii**. Londres: Blackwells. 2000. p. 1-11.

NEW, M. B.; D'ABRAMO, L. R.; VALENTI, W. C.; SINGHOLKA, S. **Sustainability of freshwater prawn culture**. 2000. In: NEW, M. B.; VALENTI, W. C. (ed.) *Freshwater Prawn Farming: The Farming of *M. rosenbergii**. Londres: Blackwells. 2000. p. 429-443.

NINAGAWA, K.; MATSUKUMA, Y.; FUKUDA, T.; SATO, A.; HOSHINO, N.; NAKAGAWA, M.; YAMAMOTO, I.; WADA, T.; YAMASHITA, Y.; SEKIMOTO, K.; KOMURA, K. Thermoluminescence dating of a calcite shell, *Crassostrea gigas* (Thunberg) in the Ostreidae family. **Journal of Morphology**, v. 13, p. 589-593, 1994.

ODINETZ-COLLART, O. La pêche crevettière de *M. amazonicum* (Palaemonidae) dans le Bas-Tocantins après la fermeture du barrage de Tucuruí. **Revista del Hydrobiologia Tropical**, v. 20, n. 2, p. 131-144. 1987.

ODINETZ-COLLART, O. Tucuruí dam and the populations of the prawn *Macrabrachium amazonicum* in the lower Tocantins (Pa, Brazil): A four year study. **Archives Hydrobiologie**, v. 122, n. 2, p.213-227, 1991a.

ODINETZ-COLLART, O. Strategie de reproduction de *Macrabrachium amazonicum* em Amazonie centrali (Decapoda, Caridea, Palaemonidae). **Crustaceana Leiden**, v. 61, n. 3, p. 253-270, 1991b.

ODINETZ-COLLART, O.; MAGALHÃES, L. C. Ecological constraints and life history strategies of palaemonid prawn in Amazonia. **International V.T.A. Limnologie**, v. 25, n. 4, p. 2460-2467, 1994.

ODINETZ-COLLART, O.; MOREIRA, L. C. Potencial pesqueiro do camarão *M. amazonicum* na Amazônia Central (Ilha do Careiro). **Amazoniana**, v. 12, n. 3/4, p. 399-413, 1993.

OKUMURA, T.; HARA, M. Androgenic gland cell structure and spermatogenesis during the molt cycle and correlation to morphotipic differentiation in the giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii*. **Zoological Science**, v. 21, n. 6, p. 621-628, 2004.

OKUNO, A.; HASEGAWA, Y.; NAGASAWA, H. Purification and properties of androgenic gland hormone from the terrestrial isopod *Armadillidium vulgare*. **Zoological Science**, v. 14, p. 837-842, 1997.

OKUNO, A.; HASEGAWA, Y.; NISHIYAMA, M.; OHIRA, T.; KO, R.; KURIHANA, M.; MATSUMATE, S.; NAGASAWA, H. Preparation of an active recombinant peptide of crustacean androgenic gland hormone. **Peptides**, v. 23, p. 567-572, 2002.

OKUNO, A.; HASEGAWA, Y.; OHIRA, T.; KATAKURA, Y.; NAGASAWA, H. Characterization and cDNA cloning of androgenic gland hormone of the terrestrial isopod *Armadillidium vulgare*. **Biochemical and Biophysical Research Communications**, v. 264, p. 419-423, 1999.

OKUNO, A.; HASEGAWA, Y.; OHIRA, T.; NAGASAWA, H. Immunological identification of crustacean androgenic gland hormone, a glycopeptide. **Peptides**, v. 22, p. 175-181, 2001.

ORSI-RELINI, L.; TUNESI, L. The structure of the spermatophore in *Aristeus antennatus* (Risso, 1816). **Investigación Pesquera**, v. 51, n. 1, p.461-470, 1987.

PAPA, L.P. **Determinação dos índices gonadosomático e hepatossomático e análise estrutural dos testículos dos diferentes morfotipos de *Macrobrachium amazonicum***. 2003, 89 f. Dissertação (Mestrado em Aqüicultura) - Centro de Aqüicultura da Unesp, Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal, 2003.

PAPA, L.P.; FRANCESCHINI-VICENTINI, I.B.; RIBEIRO, K.; VICENTINI, C.A.; PEZZATO, L.E. Diferenciação morfotípica de machos do camarão de água doce *Macrobrachium amazonicum*, a partir das análises do hepatopâncreas e do sistema reprodutor. **Acta Scientiarum Animal Sciences**, v. 26, n. 4, p. 463-467, 2004.

PAYEN G. Morphogénese sexuelle de quelques Brachyours (Cyclométopes) au cours du développement embryonnaire, larvaire, et post larvaire. **Bull. Mus. Nat. Hist. Natur. Zool.**, v. 139, p. 201-262, 1974.

PAYEN, G.G. Etude descriptive des principales étapes de la morphogénese sexuelle chez un crustacé décapode à développement condensé, l'Écrevisse *Pontastacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823). **Anatomical and Embriological Morphology**, v. 6, p. 179-206, 1973.

PAYEN, G.G.; AMATO, G.D. Données actuelles sur le contrôle de la spermatogénèse chez les Crustacés Décapodes Reptantio. **Archives Zoologie Experimental General**, v. 119, p. 447-464, 1978.

PILLAI, R.S. Studies on the shrimp *Caridina laevis* (Heller). 1. The digestive system. 1960. In: ICELY, J.D. AND NOTT, J.A. Digestion and Absorption: digestive system and associated organs. **Microscopic Anatomy of Invertebrates Volume 10: Decapod Crustacea**, 1992, p. 147-201.

PINHEIRO, M.A.A.; HEBLING, N.J. Biologia de *Macrobrachium rosenbergii* (De Man, 1879). **Carcinicultura de Água Doce**. 1998. P. 21-46.

PUCKETT, D.H. **Experimental studies of the crayfish androgenic gland in relation to testicular function**. Tese (Doctor of Philosophy) - University of Virginia, 1964. IN: FOWLER, R.J.; LEONARD, B.V. The structure and function of the androgenic gland in *Cherax destructor* (Decapoda: Parastacidae). **Aquaculture**, v. 171, p. 135-148, 1999.

QIU, G.F.; DU, N.S.; LAI, W. Studies on the male reproductive system of the freshwater prawn *Macrobrachium nipponense* (Decapoda). III. Structure and formation of the spermatophores in vas deferens. **Acta Zoologica Sinica**, v. 43, n. 1, p. 68-73, 1997.

RA'ANAN, Z.; SAGI, A. Alternative mating strategies in male morphotypes of the freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* (de Man). **Biological Bulletin**, v. 169, p. 592-601, 1985.

RADU, V. G.; CRACIUM, C. The ultrastructure of the androgenic gland in *Porcellio scaber* Latr. (terrestrial isopods). **Cell and Tissue Research**, v. 175, p.245-263, 1976.

RAO, K.M.; SHAKUNTALA, K.; REDDY, S.R. Histology of the male reproductive system of the prawn *Macrobrachium lanchesteri* (Custacea: Decapoda). **J. Indian Inst. Sci.**, v. 67, p. 29-41, 1987.

RIBEIRO, K. **Efeito dos ácidos graxos poliinsaturados sobre o desempenho reprodutivo de fêmeas de *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862)**. 2003 Dissertação (Mestrado em Aqüicultura) - Centro de Aqüicultura da Unesp, Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal, 2003.

RIBEIRO, K. **Aspectos estruturais do hepatopâncreas, desenvolvimento ovocitário e caracterização hormonal de fêmeas de *Macrobrachium amazonicum* durante as fases de maturação gonadal**. 2006. 98f. Tese (Doutorado em Aqüicultura) - Centro de Aqüicultura da Unesp, Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal, 2006.

RO, S.; Talbot, P.; LEUNG-TRUJILLO, J.; LAWRENCE, A.L. Structure and functions of the vas deferens in the shrimp *Penaeus setiferus*: Segments 1-3. **Journal of Crustacean Biology**, v. 10, p. 455-468, 1990.

ROJAS, N.E.T.; LOBÃO, V.L., BARROS, H.P. Métodos de manutenção de larvas de *Macrobrachium amazonicum* Heller, 1862 (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae). **Boletim do Instituto de Pesca**, v. 17, p. 15-26, 1990.

ROMERO, M.E. Preliminary observations on the potential of culture of *Macrobrachium amazonicum* in Venezuela. **Developments in Aquaculture and Fisheries Science**, v. 10, p. 411-416, 1982.

ROVERSO, E.A. Arraçamento intensivo de pós-larvas de *Macrobrachium amazonicum* Heller e *Macrobrachium rosenbergii* de Man, até a fase juvenil. **Boletim do Instituto de Pesca**, v. 17, p. 91-98, 1990.

SAGI, A. The androgenic gland in crustacea with emphasis on the cultured freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii*: A review. **Israeli Journal Aquaculture**, v. 40, p. 9-16, 1988.

SAGI, A.; AFLALO, E.D. The androgenic gland and monosex culture of freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* (De Man): a biotechnological perspective. **Aquaculture Research**, v. 36, p. 231-237, 2005.

SAGI, A.; COHEN, D.; MILNER, Y. Effect of androgenic gland ablation on morphotipic differentiation and sexual characteristics of male freshwater prawn *Macrobrachium rosenbreggi*. **General and Comparative Endocrinology**, v. 77, p. 15-22, 1990.

SAGI, A.; KHALAILA, I. Crustacena androgen: A hormone in as isopod and androgenic activity in Decapods. **American Zoological**, v. 41, p. 477-484, 2001.

SAGI, A.; MILNER, Y.; COHEN, D. Spermatogenesis and sperm storage in the testes of the behaviorally distinctive male morphotypes of *Macrobrachium rosenbergii* (Decápoda, Palaemonidae). **Biological Bulletin**, v. 174, p. 330-336, 1988.

SAGI, A.; MILSTEIN, A.; ERAN, Y.; JOSEPH, D.; KHALAILA, I.; ABDU, U.; HARPAZ, S.; KARPLUS, I. Culture of the Australian redclaw crayfish (*Cherax quadricarinatus*) in Israel: Second grow out season of over wintered population. **Israeli journal Aquaculture**, v. 49, p. 222-229, 1997.

SAGI, A.; SNIR, E.; ZIMMERMANN, S. Effects of the androgenic gland ablation on somatic growth and sex reversal in male freshwater prawns (*Macrobrachium rosenbergii*). **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 24, n. 2, p. 300-309, 1995.

SAGI, A. & RA'ANAM Z. Morphotypic differentiation of males of the freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii*: changes in the midgut glands and the reproduction system. **Journal of Crustacean Biology**. v.8, n.1, p.43-47, 1988.

SAINTE-MARIE, G.; SAINTE-MARIE, B. Reproductive products in the adult snow crab (*Chionoecetes opilio*). I. Observations on spermiogenesis and spermatophore formation in the vas deferens. **Canadian Journal of Zoology**, v. 77, n. 3, p. 440-450, 1999.

SAS INSTITUTE. **The SAS System for Windows**, 1995.

SCAICO, M.A. Fecundidade e fertilidade de *Macrobrachium amazonicum* (Crustacea:Decapoda) de um açude do nordeste brasileiro. **Boletim do Instituto de Pesca**, v. 19, p. 89-96, 1992.

SEFIANI, M.; LE CAER, J.P.; SOYES, D. Characterization of hyperglycemic and molt-inhibiting activity from sinus glands of the penaeid shrimp *Penaeus vannamei*. **General and Comparative Endocrinology**, v. 103, p.41-53, 1996.

SOUZA, L.G.; PETRIELLA. A.M. Histology of the hepatopancreas of the freshwater prawn *Palaemonetes argentinus* (Crustacea, Caridea). **Biocell**, v. 24, n. 3, p. 189-195, 2000.

SREEKUMAR, S.; ADIYODI, R.G.; ADIYODI, K.G. Aspects of semen production of *Macrobrachium* sp. Giant prawn farming. **Elsevier Scientific Publication Company**, v.10, p. 83-89, 1982.

SUBRAMONIAM, T. Crustacean ecdysteroids in reproduction and embryogenesis. **Comparative Biochemistry and Physiology part C**, v. 125, p. 135-156, 2000.

SUBRAMONIAM, T. Light and electron microscopic studies on the seminal secretions and the vas deferens of the penaeidean shrimp, *Sicyonia ingentis*. **Journal of Biosciences**, v. 20, n. 5, p. 691-706, 1995.

SUBRAMONIAM, T. Spermatophores and sperm transfer in marine crustaceans. **Advances in Marine Biology**, v. 29, p. 129-214, 1993.

SUDHA-DEVI, A.R.; ADIYODI, R.G. Ultrastructure of the mature spermatozoa in the lumen of the spermatheca and middle vas deferens of *Paratelphusa hydrodromous* (Crustacea). **Tropical Freshwater Biology**, v.10, p.35-46, 2001.

SUN, P.S.; WEATHERBY, T.M.; DUNLAP, M.F.; ARAKAKI, K.L.; ZACARIAS, D.T.; MALECHA, S.R. Development changes in structure and polypeptide profile of the androgenic gland of the freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii*. **Aquaculture International**, v. 8, p. 327-334, 2000.

SURESHKUMAR, S. & KURUP, B.M. Variations in hepatosomatic index and biochemical profiles among the male morphotypes of *Macrobrachium rosenbergii*. **Aquaculture**, v.176, p.285-293, 1999.

SUZUKI, S.; YAMASAKI, K. Sex reversal by implantation of ethanol-treated androgenic glands of female isopods, *Armadillidium vulgare* (Malacostraca, Crustacea). **General of Comparative Endocrinology**, v. 111, p. 376-375, 1998.

SUZUKI, S.; YAMASAKI, K. Sexual bipotentiality of developing ovaries in the terrestrial isopod *Armadillidium vulgare* (Malacostraca, Crustacea). **General of Comparative Endocrinology**, v. 107, p. 136-146, 1997.

TAKETOMI, Y.; MURATA, M.; MIYAWAKI, M. Androgenic Gland and secondary sexual characters in the crayfish *Procambarus clarkii*. **Journal of Crustacean Biology**, v. 10, p. 492-497, 1990.

TAKETOMI, Y.; NISHIKAWA, S. Implantation of androgenic glands into immature female crayfish *Procambarus clarkia*, with masculinization of sexual characteristics. **Journal of Crustacean Biology**, v. 16, p. 232-239, 1996.

TANG, C.; LU, W.; WAINWRIGHT, G.; WEBSTER, S.G.; REES, H.H.; TURNER, P.C. Molecular characterization and expression of mandibular organ-inhibiting

hormonr, a recently discovered neuropeptide involves in the regulation of growth and reproduction in the crab *Cancer pagurus*. **Biochemical Journal**, v. 343, p, 355-360, 1999.

TELECKEY, M.T. Alternative male reproductive strategies in teh giant Malaysian prawns *Macrobrachium rosenbergii*. **Pacific Science**, v. 38, p. 372-373, 1984.

THAMPY, D.M.; JOHN, P.A. The androgenic gland of the shrimp *Palaemon dayanus*. **Marine Biological**, v. 12, p. 285-288, 1972.

TOUIR, A. Influence de l'ablation des pédoncules oculaires sur les glandes androgens, les gonafes, les caracteres sexuelles externs males et l'inversions sexuelle chez la crevette hirmaphodite *Lysmata seticaudata* Riss. CR Academic Science Paris, v., 277, p.2541-2544, 1973. In: BLISS, D.E.; MANTEL, L.H. (eds.) **The Biology of Crustacea, Vol.9**. New York: Academic Press, 1985. P. 147-216.

TUNESI, L. La formation du spermatophore chez *Aristaeomorpha foliacea* (Risso, 1827). **Investigacion Pesqueria**, v. 51, n.1, p. 471-476, 1987.

VALENTI, W. C. **Cultivo de Camarões em Água Doce**. São Paulo:Nobel, 1985. p. 82.

VALENTI, W.C. Freshwater prawn culture in Brazil. **Journal of Aquaculture Society**, v. 24, p. 29-34, 1993.

VALENTI, W. C. **Criação de Camarões em Águas Interiores**. São Paulo:FUNEP, 1996. 81p.

VALENTI, W. C. Carcinicultura de água doce no Brasil: mitos, realidade e perspectivas. In: CONGRESSO SUL-AMERICANO DE AQUICULTURA, 1º SIMPÓSIO BRASILEIRO DE AQUICULTURA, 10º SIMPÓSIO BRASILEIRO SOBRE CULTIVO DE CAMARÃO, Recife, **Anais...** Recife. ABRAQ, 1998. p. 199-206.

VALENTI, W. C. Situação atual, perspectivas e novas tecnologias para a produção de camarões de água doce. In: XII SIMPÓSIO BRASILEIRO DE AQUICULTURA, Goiânia. **Anais...** Goiânia. Associação Brasileira de Aquicultura, 2002. p. 99-106

VALENTI, W. C. 2004. Carcinicultura de água doce como agronegócio. In: I CONGRESSO DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE AQUICULTURA E BIOLOGIA AQUÁTICA, Vitória, **Anais...**, 2004. p. 52.

VALENTI, W. C.; FRANCESCHINI-VICENTINI, I. B.; PEZZATO, L. E. 2003. The potential for *M. amazonicum* culture. In: WORLD AQUACULTURE 2003 SALVADOR, BRAZIL, "REALIZING THE POTENTIAL: RESPONSABLE AQUACULTURE FOR A SECURE FUTURE", realizado no período de 19 a 23 de maio de 2003, Salvador. **Anais...**, 2003. p.804.

VEITH, W.J.; MALECHA, S.R. Histochemical study of the distribution of lipids, 3 alpha- and 3 beta- hydrosteroid dehydrogenase in the androgenic gland of the cultured prawn *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) (Crustacea; Decapoda). **South African Journal of Science**, v. 79, p. 84-85, 1983.

VERDI, A.; DELGADO, E. Histological structure of the reproductive tracts in males of *Macrobrachium borellii* (Nobili, 1896) (Crustácea, Caridae, Palaemonidae). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 58, n. 2, p.343-348, 1998.

VOGT, GG. Transformation of the anterior midgut and hepatopancreas cells by Monodon baculovirus (MBV) in *Penaeus monodon* postlarvae. **Aquaculture**, v. 107, p.239-248, 1992.

VOGT, G.G. Histologie und Cytologie der Mitteldarmrüse von *Penaeus monodon* (Decapoda). 1985. In: ICELY, J.D.; NOTT, J.A. Digestion and Absorption: digestive system and associated organs. **Microscopic Anatomy of Invertebrates Volume 10: Decapod Crustacea**, P. 147-201, 1992.

VOGT, G.; STOCKER, W.; ZWILLING, R. Biosynthesis of *Astacus* proteases, a digestive enzyme from crayfish. **Histochemistry**, v. 91, p. 373-381, 1989.

WAINWRIGHT, G.; WEBSTER, S.G.; WILKINSON, MACROBRACHIUMC.; CHUNG, J.S.; REES, H.H. Structure and significance of mandibular organ-inhibiting hormone in the crab *Cancer pagurus*. Involvement in multi hormonal regulation of growth and reproduction. **Journal of Biological Chemistry**, v. 271, p. 12749-12754, 1996.

WANG, Q.; ZHAO, X.; ZHAO, Y.; CHEN, L. Histology of vas deferens and formation of spermatophore in prawn *Metapenaeus ensis*. **Journal of Fishery Sciences**, v. 9, n. 2, p. 113-116, 2002.

WILDER, M.M.; OKAMURA, T.; SUZUKI, Y.; FUSEYAIN. N.; AIDA, K. Vitellogenin production induced by eyestalk ablation and triol methylfarnesoate administration. **Zoological Science**, v. 11, p. 45-53, 1994.

YE, H.; LI, S.; HUANG, H.; WANG, G.; LIN, Q. Histological study on development of androgenic gland in mud crab (*Scylla serrata*). **Journal of Fishery Science**, v. 10, n. 5, p. 376-379, 2003.

YILONG, X.; QIKUN, T. Studies on the ultrastructure and role of the vas deferens in spermatophore formation of *Macrobrachium nipponense*. **Acta Hydrobiologica Sinica**, v. 21, n. 2, p. 163-167, 1997.

ZERBIB, C. Evolution post-embryonnaire de la voie déférente chez de male et chez la femelle normale et masculinisée d' *Orchestia gammarella* Pallas (Crustacé Amphipode). **Bulletim Biologie**, v. 98, p. 391-408, 1964. In: Bliss, D.E.; Mantel, L.H. (eds.) **The Biology of Crustacea, Vol. 9**. New York:Academic Press, 1985. P.147-216.

ZIQIANG, H.; YUNJIN, H. Morphology and histology structure of the reproductive system on *Eriocheir sinensis* (Decápoda, Crustácea). **Acta Scientiarum Naturalium**, v. 20, n. 3, p. 71-76, 1997.