

## RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de 01/11/2019.

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA – UNESP  
CENTRO DE AQUICULTURA DA UNESP**

**Morfologia e ultraestrutura do sistema  
reprodutor masculino do camarão sete-  
barbas *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862):  
caracterização da maturidade morfológica e  
fisiológica**

**Guilherme Casemiro Andrioli**

Jaboticabal, São Paulo  
2017

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA – UNESP  
CENTRO DE AQUICULTURA DA UNESP**

**Morfologia e ultraestrutura do sistema  
reprodutor masculino do camarão sete-  
barbas *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862):  
caracterização da maturidade morfológica e  
fisiológica**

**Guilherme Casemiro Andrioli**

**Orientador: Dr. Fernando José Zara**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Aquicultura do Centro de Aquicultura da UNESP - CAUNESP, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Aquicultura.

Jaboticabal, São Paulo  
2017

A573m Andrioli, Guilherme Casemiro  
Morfologia e ultraestrutura do sistema reprodutor masculino do camarão sete-barbas *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862): caracterização da maturidade morfológica e fisiológica / Guilherme Casemiro Andrioli. – – Jaboticabal, 2017  
xi, 101 p. : il. ; 29 cm

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista, Centro de Aquicultura, 2017  
Orientador: Fernando José Zara  
Banca examinadora: Antonio Leão Castilho, João Alberto Farinelli  
Pantaleão  
Bibliografia

1. Camarão Marinho. 2. Morfologia. 3. Maturidade. I. Título. II. Jaboticabal-Centro de Aquicultura.

CDU 639.512

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

**CERTIFICADO DE APROVAÇÃO**

**TÍTULO DA DISSERTAÇÃO:** Morfologia e ultraestrutura do sistema reprodutor masculino do camarão sete-barbas *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862): caracterização da maturidade morfológica e fisiológica

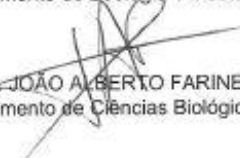
**AUTORA:** GUILHERME CASEMIRO ANDRIOLI

**ORIENTADOR:** FERNANDO JOSÉ ZARA

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Mestra em AQUICULTURA, pela Comissão Examinadora:

  
Prof. Dr. FERNANDO JOSÉ ZARA  
Departamento de Biologia Aplicada à Agropecuária / FCAV / UNESP - Jaboticabal

Prof. Dr. ANTONIO LEÃO CASTILHO  
Departamento de Zoologia / Instituto de Biociências de Botucatu/ UNESP

  
Prof. Dr. JOÃO ALBERTO FARINELLI PANTALEÃO  
Departamento de Ciências Biológicas / Universidade Federal do Triângulo Mineiro

Jaboticabal, 01 de novembro de 2017

*“A ciência atua na fronteira entre o conhecimento e a ignorância sem medo de admitir que não sabemos. Não há nenhuma vergonha nisso. A única vergonha é fingir que temos todas as respostas.”*

**Neil deGrasse Tyson**

Dedico este trabalho aos meus familiares,  
em especial a minha avó Zina, que não está  
mais entre nós.

## **Agradecimentos**

Ao programa de Pós-graduação em Aquicultura (CAUNESP) pela vaga e disponibilização de uma bolsa de mestrado do CNPq (158911/2015-6).

Aos fomentos cedidos pelas instituições CAPES Ciências do Mar (CIMAR) II (Proc. #1989/2014) e a Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) (Proc. #2010/50188-8 e 2016/25344-2) na obtenção dos espécimes e processamento das amostras.

Ao Prof. Dr. Fernando José Zara pela dedicação, orientação e importantes ensinamentos desde minha IC até o mestrado.

À Márcia Fiorese Mataqueiro que me auxiliou imensamente no laboratório desde 2013, sempre com muito carinho e paciência.

Às todos os amigos do laboratório Bárbara, Camila, Fernanda, Jean, Maria Alice e Tavani pela boa convivência, momentos felizes e auxílios que contribuíram direta ou indiretamente para a conclusão desta dissertação. Aos amigos Léo Jaime, Lucas e Timóteo pelo imenso apoio científico e emocional durante esta fase (trabalhando e relaxando!).

Aos funcionários do Departamento de Biologia Aplicada à Agropecuária (FCAV/UNESP – Jaboticabal), Márcia, Aracyara, Aldo e Lucinda, pelas conversas e auxílios em diversas situações do cotidiano.

Aos funcionários do CAUNESP, David Lorente e Veralice Cappatto pelos auxílios cedidos no cumprimento das burocracias da PG do CAUNESP.

Ao Laboratório de Microscopia Eletrônica da UNESP/FCAV, e todo suporte prestado pelas técnicas Claudinha e Cláudia, no microscópio eletrônico de transmissão e no microscópio eletrônico de varredura.

Aos meus pais, Luis Fernando e Heloisa, à minha irmã Ana Luisa, aos meus tios Plínio e Luciana, aos meus avós Fernando e Maria, e Plínio e Zina, os quais sempre me apoiaram e acreditaram em mim.

À minha noiva Gabriela, por seu amor e carinho, e em especial pelo fruto do nosso relacionamento: nosso filho-cachorro Miojo. Obrigado por me apoiar e estar sempre ao meu lado. Amo você!

Um agradecimento especial aos bons frutos que esta fase me proporcionou, uma amizade incondicional com a Adriany, Timóteo, Ayla, Léo Jaime, Aldenize e



Lucas. Uma parceria que se estendia para fora do trabalho. Prezo muito por vocês.

Muito obrigado!

## **Apoio financeiro**

CNPq – Bolsa modalidade GM (Mestrado) (#158911/2015-6)

Biota FAPESP (#2010/50188-8 e #2016/25344-2)

## Sumário

Resumo.....	1
Abstract.....	2
Introdução geral .....	3
Referências.....	6
<b>Capítulo 1.</b> Maturidade sexual morfológica X fisiológica: desenvolvimento do sistema reprodutor do camarão sete-barbas <i>Xiphopenaeus kroyeri</i> (Crustacea: Penaeidae).....	12
Resumo .....	13
Abstract.....	14
1. Introdução.....	15
2. Material e Métodos .....	17
2.1. Coleta dos animais .....	17
2.2. Determinação da maturidade sexual .....	17
2.3. Ultraestrutura do sistema reprodutor, endopoditos, petasma e télico.....	18
2.4. Histologia e histoquímica.....	18
2.5. Medidas dos espermatóforos .....	19
3. Resultados.....	19
4. Discussão .....	23
5. Conclusões .....	31
Referências.....	32
Tabela.....	40
Lista de Figuras .....	42
<b>Capítulo 2.</b> Ultraestrutura da espermatogênese e produção do fluido seminal do camarão sete barbas <i>Xiphopenaeus kroyeri</i> (Heller, 1862) .....	59
Resumo .....	60
Abstract.....	61
1. Introdução.....	62
2. Material e métodos .....	64
2.1. Coleta e identificação .....	64
2.2. Microscopia eletrônica .....	64
2.3. Histologia e mensuração das células germinativas .....	65
3. Resultados.....	65
3.1. Morfologia geral do sistema reprodutor .....	65

3.2. Testículo, espermatogênese e espermiogênese .....	66
3.3. Vaso deferente .....	69
4. Discussão .....	71
Referências.....	77
Lista de Figuras .....	86
<b>Considerações finais</b> .....	<b>101</b>

## Resumo

Esta dissertação visou estudar o sistema reprodutor masculino do camarão *Xiphopenaeus kroyeri* com o intuito de esclarecer a maturação dos machos e incluir mais informações sobre a morfologia e reprodução dos animais da tribo Trachypeneini. No primeiro capítulo foi testada a sincronia entre a maturidade morfológica, determinada pela presença de petasma, e a maturidade fisiológica, determinada pela observação microscópica de espermatozoides e espermatóforos no vaso deferente (VD). Para isso, o sistema reprodutor de indivíduos machos juvenis e adultos foi analisado histologicamente e descrito. A partir da classe de tamanho de 12 – 13 mm de comprimento de carapaça (CC) os indivíduos apresentam petasma, contudo a presença de espermatozoides e espermatóforos no sistema reprodutor deu-se somente a partir da classe de 14 – 15 mm de CC. O sistema reprodutor apresenta um par de testículos lobados fusionados, onde são produzidos os espermatozoides, os quais se mostram prontos ainda neste órgão. Os espermatozoides são direcionados aos VD, os quais são divididos em região proximal (PVD), onde os espermatóforos são montados, e regiões média (MVD) e distal (DVD), onde são produzidos os principais componentes do fluido seminal. Ao final do VD encontra-se a ampola, uma glândula adjacente ao VD que produz secreção ausente de espermatozoides e espermatóforos. No segundo capítulo, foram descritas ultraestruturalmente a espermatogênese e a produção de secreção pelo VD. No testículo, as células germinativas mostram três estágios da espermiogênese, tornado-se maduras com espinho acrossomal e prolongamento posterior na luz dos túbulos seminíferos. O VD mostra epitélio secretor, na qual a PVD produz secreções que empacotam os espermatozoides e formam a parede do espermatóforo. Ambas MVD e DVD apresentam várias camadas musculares e produzem somente um tipo de vesícula secretora, sendo a DVD responsável pela diluição do fluido seminal. A ampola apresenta epitélio estratificado e produz secreção por mecanismo holócrino. A morfologia do sistema reprodutor é semelhante à *Rimapenaeus similis*, na qual a ampola produz secreção para formação de plug espermático, podendo este ser o padrão para Trachypeneini.

**Palavras-chave:** Penaeidae, morfologia, maturidade, reprodução.

## Abstract

In this work, we analyzed the male reproductive system of the shrimp *Xiphopenaeus kroyeri* to clarify the male maturation and add more information about the morphology and reproduction of the tribe Trachypeneini. In the first chapter, we investigated the synchrony between the morphological maturity, determined by the presence of petasma, and the physiological maturity, determined by the macroscopic observation of spermatozoa and spermatophores in the vas deferens (VD). For this, the male reproductive system of juveniles and adult males was histologically analyzed and described. From the size class of 12 – 13 mm of carapace length (CL) the individuals presented petasma, however the presence of spermatozoa and spermatophores was detected in the male reproductive system from the size class of 14 – 15 mm of CL. The reproductive system presented a pair of fused lobed testes, where the spermatozoa are produced, which are fully matured in this organ. The spermatozoa are directed to the VD, which are divided in proximal region (PVD), where the spermatophores are packed, and medial (MVD) and distal (DVD) regions, where the main compounds of the seminal fluid are produced. At the end of the VD is located the ampoule, an adjacent glandule which produces secretion absent of spermatozoa and spermatophores. In the second chapter, the spermatogenesis and the seminal fluid production were ultrastructurally described. In the testis, the germ cells showed three stages of spermiogenesis, becoming mature with an acrossomal spike and the posterior region, in the lumen of the seminiferous tubules. The VD showed secretory epithelium, in which the PVD produces secretions that pack the spermatozoa and constitute the spermatophore wall. Both MVD and PVD presented many muscular layers and produced only one type of secretory vesicle, being the DVD responsible for the dilution of the seminal fluid. The ampoule presented stratified epithelium and showed holocrine secretion. The morphology of the reproductive system is similar to *Rimapenaeus similis*, in which the ampoule produces the secretion to the formation of sperm plug, being a possible pattern to Trachypeneini.

**Key-words:** Penaeidae, morphology, maturity, reproduction.

## Introdução geral

O camarão *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862), conhecido popularmente por camarão sete-barbas, pertence à tribo Trachypeneini, que juntamente com as tribos Peneini e Parapeneini, compõem a família Penaeidae Rafinesque, 1815. Esta espécie distribui-se amplamente no litoral leste do continente americano, com registros do Rio Grande do Sul (Brasil), até a Carolina do Norte (Estados Unidos da América) (D’Incao, 1999; Costa et al., 2007; Castilho et al., 2015). O hábitat desta espécie é preferencialmente de fundo arenoso, ocorrendo de 2 a 70 metros de profundidade (D’Incao, 1999; Costa et al., 2003). Entretanto, é capturada com maior frequência até 30 metros de profundidade (Branco et al., 2005; Costa et al., 2007). O camarão sete-barbas é considerado um recurso pesqueiro de grande importância econômica (Gillett, 2008; Lopes et al., 2017). No Brasil, a pesca de *X. kroyeri* apresenta valor comercial relevante para as regiões Sul e Sudeste (D’Incao et al., 2002; Costa et al., 2007, 2011). Devido a sua abundância em águas rasas, *X. kroyeri* é um importante recurso da pesca artesanal, podendo representar até 90% do total de camarões peneídeos capturados (Costa et al., 2000, 2007; Fransozo et al., 2002). Nas últimas décadas, *X. kroyeri* tem sido intensamente pescado no estado de São Paulo, sendo o camarão mais explorado em termos de biomassa (Rodrigues et al., 1993; Nakagaki e Negreiros-Fransozo, 1998; Castro et al., 2005).

Os camarões peneídeos possuem estruturas morfológicas relacionadas à transferência dos espermatozoides, como o petasma (Burkenroad, 1934; Bauer, 1991; Pérez-Farfante e Kensley, 1997). Esta estrutura é formada pela união dos endopoditos do primeiro par de pleópodos ao longo do desenvolvimento do animal (Pérez-Farfante e Kensley, 1997). Após esta união, o indivíduo pode ser considerado macho morfológicamente maduro (Bauer, 1986, 1991). Nas espécies de Trachypeneini, para o petasma é creditada a função de conduzir o fluido seminal até o interior do tético, estrutura responsável pelo armazenamento do material seminal dos machos, localizada sobre a superfície do esterno das fêmeas (Burkenroad, 1934; Bauer 1986, 1991; Pérez-Farfante e Kensley, 1997). Segundo Pérez-Farfante e Kensley (1997), o tético em *X. kroyeri* é formado por uma placa lisa do esternito XIV e o capuz anterolateral portando uma protuberância do esternito XIII. Nos machos, além do petasma, o *appendix*

*masculina* também é considerado um carácter sexual secundário, o qual é localizado na porção medial da base de cada endopodito do segundo par de pleópodos (Dall et al., 1990; Pérez-Farfante e Kensley, 1997; Fransozo et al., 2011).

O carácter sexual primário masculino nos peneídeos é composto por um par de testículos unidos por uma comissura central, os quais se abrem em um par de *vasa deferentia*. O vaso deferente é dividido em regiões proximal (PVD), média (MVD) e distal (DVD), sendo esta última região conectada à ampola terminal, formando o duto ejaculatório (Burkenroad, 1934; Tuma, 1967; Bauer, 1991; Bauer e Cash, 1991; Chow et al., 1991; Bauer e Lin, 1993; Fransozo et al., 2016).

A maturação do sistema reprodutor masculino, denominada de maturidade fisiológica, é muito utilizada em trabalhos de biologia populacional, sendo determinada macroscopicamente pela observação do desenvolvimento da ampola terminal, tornando-a evidente (Almeida et al., 2012; Heckler et al., 2013; Castilho et al., 2015). Segundo estes autores, o desenvolvimento da ampola trata-se da presença de espermatóforos no sistema reprodutor. Contudo, a identificação macroscópica da maturidade fisiológica não é um parâmetro seguro a ser utilizado, de modo que a maturação do sistema reprodutor só pode ser identificada pela presença de espermatozoides no lúmen do sistema reprodutor masculino por microscopia (Fransozo et al., 2011).

As maturidades morfológica e fisiológica em Decapoda não apresentam um padrão de ordenação claro, havendo exemplos onde uma é alcançada antes da outra (Hartnoll, 1982; Sastry, 1983; Jivoff et al., 2007; Nascimento e Zara, 2013). Na literatura existem poucos trabalhos tratando a sincronização das maturidades morfológica e fisiológica em peneídeos. Neste grupo, a maturidade morfológica antecedendo a fisiológica foi investigada em *Parapenaeus longirostris* (Lucas, 1846) por meio da observação macroscópica do sistema reprodutor evidente visualizado através da carapaça (Sobrino e García, 2007). Por outro lado, em *Fenneropenaeus merguensis* (de Man, 1888) como *Penaeus merguensis* em Tuma (1967), a maturidade fisiológica, comprovada por histologia, ocorre antes da maturidade morfológica. Desta forma, a existência ou não de padrão para a maturidade que ocorre primeiro (morfológica ou fisiológica) nesta família de interesse econômico ainda foi pouco estudada.



Machos sexualmente maduros devem apresentar espermatozoides e/ou espermatóforos prontos para a transferência, além de possuir estruturas morfológicas relacionadas a transferência espermática desenvolvidas (Hartnoll, 1982; Zara et al., 2012; Nascimento e Zara, 2013). Contudo, a maturação morfológica e fisiológica não é a garantia do sucesso reprodutivo, pois somente após a efetiva capacidade de transferência do material seminal, seguida de fertilização dos ovócitos, é que garante ao indivíduo estar maduro funcionalmente (Elner e Beninger, 1995; Minagawa e Higuchi, 1997; Pardo et al., 2009). A maturidade funcional sem dúvida é a mais difícil de ser avaliada dentro de estudos populacionais, principalmente em Penaeidae.

Existem poucos trabalhos sobre a ultraestrutura do sistema reprodutor e produção de fluido seminal em Penaeidae, quando comparado a grande diversidade de espécies (para revisão, ver De Grave e Fransen, 2011). A ultraestrutura da espermatogênese nos peneídeos foi somente realizada para o Trachypeneini *Metapenaeus monoceros* (Fabricius, 1798), contudo, a descrição ainda carece de detalhes de todo o processo (Abraham et al., 2007). Porém, as outras tribos foram mais estudadas como os Peneini *Litopenaeus schmitti* (Burkenroad, 1936) por Fransozo et al. (2016), *Litopenaeus vannamei* (Boone, 1931) como *Penaeus vannamei* desenvolvido por Alfaro-Montoya (2016), *Fenneropenaeus chinensis* (Osbeck, 1765) em Kang et al. (2008), para *Fenneropenaeus penicillatus* (Alcock, 1905) como *Penaeus penicillatus* em Hong et al. (1999) e para *Penaeus monodon* Fabricius, 1798 conduzido por Feng et al. (2017), e um só trabalho para a tribo Parapeneini com *P. longirostris* realizado por Medina (1994). Por outro lado, a ultraestrutura do vaso deferente foi somente estudada nos Peneini *L. vannamei* (como *P. vannamei* em Chow et al., 1991) e *Litopenaeus setiferus* (Linnaeus, 1767) descrito como *Penaeus setiferus* em Ro et al. (1990) e Chow et al. (1991). Em todos estes trabalhos, ocorre a produção do espermatóforo único e a secreção produzida pela ampola está relacionada à formação da “asa” do espermatóforo, estrutura com função de unir as massas espermáticas liberadas de ambos os lados do sistema reprodutor masculino. Contudo, estes trabalhos foram realizados com espécies em que a fêmea possui tético aberto (para revisão ver Pérez-Farfante e Kensley 1997), sendo a produção espermática pouco estudada em espécies onde a fêmea possui tético fechado.

Portanto, há uma lacuna de informações ultraestruturais do sistema reprodutor em camarões com tólico fechado, sendo ainda menos conhecido neste aspecto os integrantes da tribo Trachypeneini. Esta tribo tem estudos limitados a morfologia dos espermatozoides sob o microscópio eletrônico de varredura e transmissão e o sistema reprodutor em microscópio de luz (Bauer e Lin, 1993; Alfaro et al., 2003; Abraham et al., 2007; Camargo et al., 2017).

As características do sistema reprodutor masculino, associadas aos mecanismos de montagem dos espermatóforos que culminam nas estratégias de transferência espermática, são importantes ferramentas para a compreensão das relações evolutivas em peneídeos (King, 1948; Bauer, 1986, 1991; Bauer e Lin, 1993). Além disso, estas informações servem como ferramenta para estudos populacionais e reprodutivos, com o intuito de elaborar medidas que evitem a captura de indivíduos menores ao tamanho de maturação, a fim de preservar os estoques naturais (Fransozo et al., 2011).

Nesta dissertação, o objetivo foi testar a existência de sincronia entre as maturidades fisiológica e morfológica e, posteriormente mostrar como ocorre o desenvolvimento do sistema reprodutor masculino desde a fase juvenil em *X. kroyeri*, o que culminou com os dados organizados no capítulo 1. Assim, após a análise da maturidade morfológica e fisiológica, foi conduzido o capítulo 2 com a descrição detalhada do sistema reprodutor masculino sob o ponto de vista ultraestrutural deste camarão, tendo em vista a carência de estudos ao microscópio eletrônico de transmissão, focando a produção do fluido seminal e formação de espermatóforos em Penaeidae e, principalmente, Thrachypeneini.

## Referências

- Abraham, J., Manisseri, M.K. and Sanil, N.K., 2007. Spermatogenesis and spermatozoal ultrastructure in *Metapenaeus monoceros* (Fabricius, 1798). Indian J Fish 54, 1-9.
- Alfaro, J., Muñoz, N., Vargas, M. and Komen, J., 2003. Induction of sperm activation in open and closed thelycum penaeiod shrimps. Aquaculture 216, 371-381.
- Alfaro-Montoya, J., Braga, A., Vargas, M. and Umaña-Castro, R., 2016. Ultrastructural demonstration of the model of *Litopenaeus vannamei*

- (Crustacea, Penaeidae) male sexual maturation and spermatozoal capacitation. *Invertebr Reprod Dev* 61, 9-17.
- Almeida, A.C., Baeza, J.A., Fransozo, V., Castilho, A.L. and Fransozo, A., 2012. Reproductive biology and recruitment of *Xiphopenaeus kroyeri* in a marine protected area in the Western Atlantic: implications for resource management. *Aquat Biol* 17, 57-69.
- Bauer, R.T., 1986. Phylogenetic trends in sperm transfer and storage complexity in decapod crustaceans. *J Crust Biol* 6, 313-325.
- Bauer, R.T., 1991. Sperm transfer and storage structures in penaeoid shrimps: a functional and phylogenetic perspective. In: Bauer, R.T. and Martin, J.W. (Eds), *Crustacean Sexual Biology*. Columbia University Press, New York, pp. 183-207.
- Bauer, R.T. and Cash, C.E., 1991. Spermatophore structure and anatomy of the ejaculatory duct in *Penaeus setiferus*, *P. duorarum*, and *P. aztecus* (Crustacea: Decapoda): homologies and functional significance. *Trans Am Microsc Soc* 110, 144-162.
- Bauer, R.T. and Lin, M.J., 1993. Spermatophores and plug substance of the marine shrimp *Trachypenaeus similis* (Crustacea: Decapoda: Penaeidae): formation in the male reproductive tract and disposition in the inseminated female. *Biol Bull* 185, 174-185.
- Branco, J.O., 2005. Biologia e pesca do camarão sete-barbas *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller) (Crustacea, Penaeidae), na Armação de Itapocoroy, Penha, Santa Catarina, Brasil. *Rev Bras Zool* 22, 1050-1062.
- Burkenroad, M.D., 1934. The Penaeidea of Louisiana, with a discussion of their world relationships. *Bull Am Museum Nat Hist* 68, 61-143.
- Camargo, T.R., Rossi, N., Castilho, A.L., Costa, R.C., Mantelatto, F.L. and Zara, F.J., 2017. Sperm ultrastructure of shrimps from the family Penaeidae (Crustacea: Dendrobranchiata) in a phylogenetic context. *Arthropod Struct Dev* 46, 588-600.
- Castilho, A.L., Bauer, R.T., Freire, F.A.M., Fransozo, V., Costa, R.C., Grabowski, R.C. and Fransozo, A., 2015. Lifespan and reproductive dynamics of the commercially important sea bob shrimp *Xiphopenaeus kroyeri* (penaeoidea): synthesis of a 5-year study. *J Crust Biol* 35, 30-40.

- Castro, R.H., Costa, R.C., Fransozo, A., Mantelatto, F.L.M., 2005. Population structure of the seabob shrimp *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862) (Crustacea, Penaeoidea) in the littoral of São Paulo, Brazil. *Sci. Mar.* 69, 105-112, <http://dx.doi.org/10.3989/scimar.2005.69n1105>.
- Chow, S., Dougherty, M.M., Dougherty, W.J. and Sandifer, P.A., 1991. Spermatophore formation in the white shrimps *Penaeus setiferus* and *P. vannamei*. *J Crust Biol* 11, 201-216.
- Costa, R.C., Fransozo, A., Mantelatto, F.L.M. and Castro, R. H., 2000. Occurrence of shrimp species (Crustacea: Decapoda: Natantia: Penaeidea and Caridea) in Ubatuba Bay, Ubatuba, SP, Brazil. *Proc Biol Soc Washingt* 113, 776-781.
- Costa, R.C., Fransozo, A., Melo, G.A.S. and Freire, F.A.M., 2003. An illustrated key for Dendrobranchiata shrimps from the northern coast of São Paulo state, Brazil. *Biota Neotrop* 3, 1-12.
- Costa, R.C., Fransozo, A., Freire, F.A.M. and Castilho, A.L., 2007. Abundance and ecological distribution of the “sete-barbas” shrimp *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862) (Decapoda: Penaeoidea) in three bays of the Ubatuba region, South-eastern Brazil. *Gulf Caribb Res* 19, 33-41.
- Costa, R.C., Heckler, G.S., Simões, S.M., Lopes, M. and Castilho, A.L., 2011. Seasonal variation and environmental influences in abundance of juveniles of the seabob shrimp *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862) in southeastern Brazil. In: Pessani, D., Frogliá, C., Biaggi, E., Nurra, N., Basile, R., et al. (Eds), *Behaviour, Ecology, Fishery*. Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino, Turin, pp. 45-56.
- Dall, W., Hill, B.J., Rothlisberg, P.C. and Sharples, D.J., 1990. *The Biology of the Penaeidae*. Academic Press, San Diego.
- De Grave, S. and Fransén, C.H.J.M., 2011. Carideorum catalogus: the recent species of Dendrobranchiate, Stenopodidean, Procarididean and Caridean shrimps (Crustacea: Decapoda). *Zool Med Leiden* 85, 195-588.
- D’Incao, F., 1999. Subordem Dendrobranchiata (camarões marinhos). In: Backup, L. and Backup, G.B. (Eds), *Os Crustáceos do Rio Grande do Sul*. Ed. Universidade/UFRGS, Porto Alegre, pp. 275-299.

- D’Incao, F., Valentini, H. and Rodrigues, L.F., 2002. Avaliação da pesca de camarões nas regiões Sudeste e Sul do Brasil. 1965-1999. *Atlântica* 24, 103-116.
- Elnor, R.W. and Beninger, P.G., 1995. Multiple reproductive strategies in snow crab, *Chionoecetes opilio*: physiological pathways and behavioral plasticity. *J Exp Mar Biol Ecol* 193, 93-112.
- Feng, T., Patterson, B. and Johnston, S., 2017. New insights into the spermatogenesis of the black tiger prawn, *Penaeus monodon*. *J Morphol* 278, 689-703.
- Fransozo, A., Costa, R.C., Mantelatto, F.L.M., Pinheiro, M.A.A. and Santos, S., 2002. Composition and abundance of shrimp species (Penaeidea and Caridea) in Fortaleza Bay, Ubatuba, São Paulo, Brazil. In: Briones, E.E. and Alvarez, F. (Eds), *Modern Approaches to the Study of Crustacea*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 117-123.
- Fransozo, V., Santos, D.C., López-Greco, L.S. and Bolla Junior, E.A., 2011. Development of secondary sexual characters in the seabob shrimp *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller 1862) (Crustacea, Decapoda, Penaeidae): a scanning electron microscope study. *Invertebr Reprod Dev* 55, 6-15.
- Fransozo, V., Fernandes, A.B., López-Greco, L.S., Zara, F.J. and Santos, D.C., 2016. Functional morphology of the male reproductive system of the white shrimp *Litopenaeus schmitti* (Burkenroad, 1936) (Crustacea, Penaeidea) compared to other *Litopenaeus*. *Invertebr Repr Dev* 60, 161-174.
- Gillett, R., 2008. Global study of shrimp fisheries. In: *FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper*, No. 475. FAO, Rome.
- Hartnoll, R.G., 1982. Growth. In: Bliss, D. E. and Abele, L.G. (Eds), *The Biology of Crustacea*. Academic Press, New York, pp. 11-185.
- Heckler, G.S., Simões, S.M., Lopes, M., Zara, F.J. and Costa, R.C., 2013. Biologia populacional e reprodutiva do camarão sete-barbas na baía de Santos, São Paulo. *Bol Inst Pesca* 39(3), 283-297.
- Hong, S., Xia, C. and Wu, W., 1999. Spermatogenesis in the shrimp *Penaeus penicillatus*. *Oceano Limno Sinica* 30, 368-373.
- Jivoff, P., Hines, A.H. and Quaquerbush, L.S., 2007. Reproduction biology and embryonic development. In: Kennedy, V.S. and Cronin, L.E. (Eds), *The Blue*

- Crab *Callinectes sapidus*. Maryland Sea Grant College, Maryland, pp. 255-298.
- Kang, X., Ge, S., Guo, M., Liu, G., and Mu, S., 2008. A transmission electron microscopy investigation: The membrane complex in spermatogenesis of *Fenneropenaeus chinensis*. *Cytotechnology* 56, 113-121.
- King, J.E., 1948. A study of the reproductive organs of the common marine shrimp, *Penaeus setiferus* (Linnaeus). *Biol Bull* 94, 244-262.
- Lopes, D., Frédou, F.L., Silva, E., Calazans, N. and Peixoto, S., 2017. Reproductive cycle of seabob shrimp *Xiphopenaeus kroyeri* (Crustacea, Penaeidea) from the northeast coast of Brazil. *Invertebr Reprod* 61, 137-141.
- Medina, A., 1994. Spermiogenesis and sperm structure in the shrimp *Parapenaeus longirostris* (Crustacea: Dendrobranchiata): comparative aspects among decapods. *Mar Biol* 119, 449-460.
- Minagawa, M. and Higuchi, S., 1997. Analysis of size, gonadal maturation, and functional maturity in the spiny lobster *Panulirus japonicus* (Decapoda: Palinuridae). *J Crust Biol* 17, 70-80.
- Nakagaki, J.M. and Negreiros-Fransozo, M.L., 1998. Population biology of *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862) (Decapoda: Penaeidae) from Ubatuba Bay, São Paulo, Brazil. *J Shellfish Res* 17, 931-935.
- Nascimento, F.A. and Zara, F.J., 2013. Development of the male reproductive system in *Callinectes ornatus* Ordway, 1863 (Brachyura: Portunidae). *Nauplius* 21, 161-177.
- Pardo, L.M., Fuentes, J.P., Olguín, A. and Orensanz (Lobo), J.M., 2009. Reproductive maturity in the edible Chilean crab *Cancer edwardsii*: methodological and management considerations. *J Mar Biol Assoc UK* 89, 1627-1634.
- Pérez-Farfante, I., and Kensley, B., 1997. Penaeoid and Sergestoid Shrimps and Prawns of the World. Keys and Diagnoses for the Families and Genera. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*.
- Rodrigues, E.S., Pita, J.B., Graça-Lopes, R., Coelho, J.A. and Puzzi, A., 1993. Aspectos biológicos e pesqueiros do camarão sete-barbas (*Xiphopenaeus kroyeri*) capturados pela pesca artesanal no litoral do Estado de São Paulo. *Bol Inst Pesca* 19, 67-81.

- Sastry, A.N., 1983. Ecological aspects of reproduction. In: Vernberg, W.B. and Vernberg, F.J. (Eds), *The Biology of Crustacea: Environmental Adaptations*, Vol. 8. Academic Press, New York. pp. 179-270.
- Sobrino, I. and García, T., 2007. Reproductive aspects of the rose shrimp *Parapenaeus longirostris* (Lucas, 1846) in the Gulf of Cadiz (southwestern Iberian Peninsula). *Bol Inst Esp Oceanogr* 23, 57-71.
- Tuma, D.J., 1967. A description of the development of primary and secondary sexual characters in the banana prawn, *Penaeus merguensis* De Man (Crustacea: Decapoda: Penaeidae). *Aust J Mar Freshw Res* 18, 73-88.
- Zara, F.J., Toyama, M.H., Caetano, F.H. and López-Greco, L.S., 2012. Spermatogenesis, spermatophore, and seminal fluid production in the adult blue crab, *Callinectes danae* (Portunidae). *J Crust Biol* 32, 249-262.

# Lista de Figuras



**Fig. 1.** *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862). Esquema ilustrando o desenvolvimento do sistema reprodutor masculino durante o crescimento corporal, mensurado pelo comprimento do cefalotórax (CC em mm). Os comprimentos 12,5 e 12,7 mm apresentam o intervalo de tamanho entre o menor indivíduo apresentando petasma e o maior indivíduo que não apresenta petasma formado, respectivamente. O tamanho de 14,1 mm marca o menor comprimento de cefalotórax no qual o indivíduo apresenta espermatozoides empacotados em espermatóforos no vaso deferente. Legenda: Amp = ampola; DVD = região distal do vaso deferente; MVD = região média vaso deferente; PVD = região proximal do vaso deferente; T = testículo.

**Fig. 2.** *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862). Ultraestrutura do petasma de indivíduos juvenis e adultos. **A - C.** Endopoditos do primeiro par de pleópodes de indivíduos juvenis (< 12 mm de CC). **A.** Endopoditos do primeiro par de pleópodes modificados lembrando o petasma, porém não fusionados. **B.** Detalhete dos *cincinnuli* presentes na face interna de cada endopodito modificado, apresentando morfologia de pequenos ganchos. **C.** Porção distal do endopodito modificado com a morfologia semelhante ao corno lateral de um petasma. **D - F.** Petasma formado de um indivíduo na classe de menor tamanho de CC com animais adultos (12 – 13 mm de CC). **D.** Petasma formado apresentando um corpo principal formado por um par de lóbulos médios, um par de lóbulos laterais e um de cornos laterais. **E.** Detalhe dos *cincinnuli* juntando os lobulos médios apresentando a mesma morfologia observada nos indivíduos juvenis. **F.** Cornos laterais do petasma apresentando um sulco por toda sua extensão que estende-se até a estrutura distal em forma de pá. **G - I.** Petasma nos indivíduos nas maiores classes de tamanho (> 16 mm de CC). **G.** Petasma apresentando a mesma morfologia geral dos indivíduos adultos na menor classe de tamanho. **H.** Detalhe dos *cincinnuli* também com a mesma morfologia de pequenos ganchos. **I.** Cornos laterais apresentando as margem posterior completamente dobrada sobre a anterior, formando um duto totalmente fechado, restando somente a porção distal em forma de pá aberta. Legenda: CD = dutos fechados dos cornos laterais; CN = *cincinnuli*; End = endopoditos do petasma; LH = cornos laterais do petasma; LL = lóbulo lateral do petasma; ML = lóbulo médio do petasma; OD = dutos abertos dos cornos laterais; S = estrutura em forma de pá.

**Fig. 3.** *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862). Morfologia e histoquímica do sistema reprodutor masculino fisiologicamente imaturo. **A.** Testículo apresentando espermatogônias e espermatócitos [HE]. **B.** Detalhe da PVD apresentando epitélio colunar simples, delgada musculatura (cabeça de seta preta) e pouca secreção fibrilar acidófila no lúmen (cabeça de seta branca) [HE]. **C.** Detalhe da MVD mostrando epitélio colunar simples com núcleos basais, musculatura espessa contendo feixes circulares e oblíquos (cabeças de seta preta), e lúmen com ausência de espermatozoides e espermatóforos [HE]. **D.** Duto ejaculatório formado pela união da DVD e da ampola. A parede da DVD apresenta as mesmas características da MVD. A ampola apresenta epitélio estratificado secretor e o lúmen apresenta pequena quantidade de secreção acidófila [HE]. **E.** Detalhe do duto ejaculatório demonstrando a característica proteica da secreção da ampola [Xylidine ponceau]. **F.** Duto ejaculatório apresentando secreção luminal da ampola sem a presença de polissacarídeos neutros [PAS]. Legenda: Amp = ampola; DVD = região distal do vaso deferente; Ep = epitélio; HE = hematoxilina e eosina; MVD = região média do vaso deferente; PVD = região proximal do vaso deferente; S = secreção; SPC = espermatócitos; SPG = espermatogônias; T = testículo; TL = lóbulo testicular.

**Fig. 4.** *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862). Espermatogênese e espermiogênese. **A.** Testículo apresentando túbulos seminíferos contendo células germinativas no mesmo estágio ou em estágios subsequentes da espermatogênese ou espermiogênese circundadas pelas células acessórias (cabeça de seta branca) [HE]. **B.** Detalhe do túbulo seminífero apresentando região periférica com espermatogônias e uma zona central com células em maturação circundadas por células acessórias (cabeça de seta branca) apoiadas em tecido conjuntivo (asterisco). O citoplasma das células acessórias é arborescente e contém regiões basófilas (cabeça de seta preta) [HE]. **C.** Espermatogônias apresentando nucléolos e blocos dispersos de heterocromatina no núcleo (cabeça de seta preta) [PAS + hematoxilina]. **D.** Espermatócitos primários mostrando a organização dos cromossomos nas fases da prófase meiótica (cabeça de seta preta) [PAS + hematoxilina]. **E.** Espermatócitos secundários com o núcleo contendo fortes marcações de heterocromatina na periferia do envoltório (cabeça de seta preta) [PAS + hematoxilina]. **F.** Espermátides iniciais apresentando núcleo homogêneo com finos acúmulos de heterocromatina (cabeça de seta preta) [PAS + hematoxilina]. **G.** Espermátides intermediárias com núcleo apresentando heterocromatina delgada na periferia (cabeça de seta preta). O citoplasma apresenta uma região fracamente reativa ao PAS (cabeça de seta branca [PAS + hematoxilina]. **H.** Espermátides tardias apresentando o citoplasma alongado (cabeça de seta branca) e o espinho em formação no polo oposto (cabeça de seta preta) [PAS + hematoxilina]. **I.** Duto seminífero apresentando epitélio cúbico simples (asterisco) e espermatozoides livres no lúmen [PAS + hematoxilina]. **J.** Detalhe do espermatozoide apresentando prolongamento posterior fracamente reativo para polissacarídeos neutros (cabeça de seta branca) e espinho apical basófilo e curvo (cabeça de seta preta) [PAS + hematoxilina]. Legenda: EST = espermátides iniciais; LST = espermátides tardias; MST = espermátides intermediárias; SP = espermatozoides; SPC1 = espermatócitos primários; SPC2 = espermatócitos secundários; SPG = espermatogônias; ST = túbulo seminífero.

**Fig. 5.** *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862). Histologia e histoquímica das regiões proximal e média do vaso deferente de indivíduos maduros. **A.** Vista geral da PVD envolta por uma camada de tecido conjuntivo delgado (cabeça de seta branca), mostrando duas regiões distintas para formação do espermatóforo: a anterior (PVDa) e posterior (PVDp) [HE]. **B.** Detalhe da PVDa apresentando epitélio cúbico ou colunar simples, com espermatozoides livres e massas espermáticas compactados por secreção basófila homogênea (cabeça de seta preta) [HE]. **C.** Presença de secreção proteica no processo de compactação das massas espermáticas, demonstrado pela fraca reação para proteínas da secreção basófila (cabeça de seta preta) no lúmen da PVDa [Xylidine ponceau]. **D.** Fraca reação para polissacarídeos neutros da secreção basófila (cabeça de seta preta) na luz da PVDa [PAS]. **E.** Secreção acidófila na PVDa envolvendo as massas espermáticas para a formação dos espermatóforos (cabeça de seta branca) [HE]. **F.** Forte reação para proteínas na secreção acidófila que envolve as massas espermáticas (cabeça de seta branca) na luz da PVDa [Xylidine ponceau]. **G.** Fraca reação para polissacarídeos neutros na secreção acidófila (cabeça de seta branca) que deposita-se iniciando a formação dos espermatóforos no lúmen da PVDa [PAS]. **H.** Detalhe da PVDp apresentando epitélio pavimentoso e espermatóforos envoltos pela secreção acidófila (cabeça de seta branca) no lúmen e grumos de um segundo tipo de secreção acidófila e granular são liberada no lúmen (cabeça de seta preta) [HE]. **I.** Lúmen da PVD mostrando a forte reação para proteínas na secreção que compõe a parede do espermatóforo (cabeça de seta branca) e nos grumos do segundo tipo de secreção granular (cabeça de seta preta) [Xylidine ponceau]. **J.** Detalhe do lúmen da PVDp mostrando secreção que envolve os espermatóforos (cabeça de seta branca) e os grumos do segundo tipo de secreção que finaliza a parede do espermatóforo (cabeça de seta preta), ambos apresentando forte reação ao PAS [PAS]. **K.** Vista geral da MVD apresentando espermatóforos imersos em secreção basófila [HE]. **L.** Detalhe do epitélio da MVD apoiada em várias camadas musculares delgadas (cabeças de setas pretas) [HE]. Legenda: Ep = epitélio; FS = espermatozoides livres; HE = hematoxilina e eosina; MVD = região média do vaso deferente; PVD = região proximal do vaso deferente; PVDa = porção anterior da região proximal do vaso deferente; PVDp = porção posterior da região proximal do vaso deferente; SF = espermatóforos; SM = massas espermáticas.

**Fig. 6.** *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862). Histologia e histoquímica comparativa do ducto ejaculatório de um indivíduo completamente maduro (19,1 mm de CC; **A.** - **F.**) e do menor indivíduo com sistema reprodutor desenvolvido (14,1mm de CC; G-L). **A.** Duto ejaculatório formado pela DVD e Amp evidenciando forte musculatura. Indivíduos maduros apresentam espermatozoides formados na DVD e secreção na Amp [HE]. **B.** Detalhe do epitélio pavimentoso da DVD, apoiada em tecido conjuntivo e musculatura. O lúmen mostra espermatozoides imersos em secreção basófila (cabeça de seta branca) [HE]. **C.** Histoquímica para proteínas das secreções presentes na DVD, mostrando reação fortemente positiva dos espermatozoides e positiva para a secreção onde espermatozoides estão imersos (cabeça de seta branca) [Xylidine ponceau]. **D.** Região distal do vaso deferente demonstrando reação positiva para a secreção luminal (cabeça de seta branca) e forte reação dos espermatozoides e para polissacarídeos neutros [PAS]. **E.** Detalhe da ampola mostrando epitélio estratificado com secreção holócrina (cabeça de seta branca) [HE]. **F.** Ampola apresentando forte reação para proteínas na secreção luminal [Xylidine ponceau]. **G.** Ampola contendo secreção com fraca reação para polissacarídeos neutros [PAS]. **H-M.** Vaso deferente distal do menor indivíduo apresentando espermatozoides e espermatozoides (14,1mm de CC). **H.** Detalhe da DVD com espermatozoides imersos em secreção [HE]. **I.** Técnica para detecção de proteínas na DVD mostrando reação para proteínas na secreção do lúmen [Xylidine ponceau]. **J.** Técnica para detecção de polissacarídeos neutros na DVD evidenciando reação positiva para a secreção luminal [PAS]. **K.** Ampola com secreção homogênea e basófila [HE]. **L.** Ampola com a forte reação para proteínas da secreção no lúmen [Xylidine ponceau]. **M.** Ampola com fraca reação para polissacarídeos neutros na secreção luminal [PAS]. Legenda: Amp = ampola; DVD = região distal do vaso deferente; Ep = epitélio; Mc = musculatura; S = secreção; SF = espermatozoides.

**Fig. 7.** *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862). Anatomia interna e externa do tólico.

**A.** Vista ventral do tólico sob o estereomicroscópio, o qual é formado pela placa anterior ou capuz (AP) e a placa posterior (PP) a qual é mais ampla. Esta estrutura está localizada próximo aos gonóporos. Nota-se que entre as placas encontra-se a abertura do tólico. Nesta micrografia o tólico encontra-se esbraquiçado devido a presença de material seminal transferido na cópula. **B.** Tólico ao microscópio eletrônico de varredura, mostrando a abertura do tólico entre as placas anterior e posterior (seta branca). **C.** Detalhe da abertura do tólico, mostrando a discreta secreção do plug espermático. **D.** Vista dorsal da face celomática do tólico, mostrando as espermatecas inseminadas repletas de espermatóforos. Note um ducto na porção anterior repleto de secreção esbranquiçada. **E.** Detalhe de uma espermateca mostrando os espermatóforos e a secreção do plug junto a abertura do tólico (seta branca). Legenda: AP = placa anterior; Gp = gonóporo; PP = placa posterior do tólico; S = secreção; SF = espermatóforos; ST = espermateca; The = tólico.

**Fig. 8.** *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862).Relação entre o diâmetro médio dos espermatóforos e o comprimento de carapaça.



# **Lista de Figuras**

**Fig. 1.** *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862). Ultraestrutura do sistema reprodutor masculino maduro sob microscópio eletrônico de varredura. **A.** Vista geral do sistema reprodutor masculino apresentando testículo e vaso deferente, o qual apresenta regiões proximal (PVD), média (MVD) e distal (DVD). Esta última apresenta uma glândula adjacente, a ampola. **B.** Lóbulos testiculares e vaso deferente proximal detalhando a região apresentada em C e D. **C.** Túbulos seminíferos no interior dos lóbulos testiculares caracterizando o testículo lobular. **D.** Detalhes dos lóbulos testiculares com os túbulos seminíferos apresentando células germinativas. **E.** Detalhe da PVD recoberta do tecido conjuntivo (seta branca). **F.** Região média do vaso deferente envolta por musculatura circular (setas brancas) apontando um feixe do sistema nervoso adjacente ao vaso. **G.** Corte transversal da MVD apresentando fluido seminal no lúmen (seta branca), destacando os espermatozoides presentes. **H.** Espermatozoides do interior dos espermatozoides rompidos na MVD, apresentando corpo principal alongado (cabeça de seta preta) e espinho apical longo e curvo (cabeça de seta branca). **I.** Detalhe da DVD com um gânglio do sistema nervoso associado e musculatura circular envolvendo o vaso deferente. **J.** União entre DVD e Ampola, formando o ducto ejaculatório. Note a presença de feixes nervosos associados ao vaso deferente (cabeça de seta branca). **K.** Ampola apresentando uma camada muscular externa delgada (cabeça de seta preta) e uma camada muscular interna espessa e circular (cabeça seta branca). Legenda: Amp = ampola; EP = epitélio; GC = células germinativas; Mc = musculatura; NS = sistema nervoso; SP = espermatozoides; ST = túbulos seminíferos; T = testículo.

**Fig. 2.** *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862). Ultraestrutura do testículo e espermatogênese. **A.** Vista geral do túbulo seminífero mostrando a zona periférica contendo espermatogônias e zona central contendo células germinativas em maturação. **B.** Detalhe do citoplasma arborescente das células acessórias (Sertoli) associadas às espermatogônias, apresentando complexo de Golgi e retículo endoplasmático rugoso bem desenvolvidos, mitocôndrias e muitas vesículas de eletron densidades variadas (cabeça de seta branca). **C.** Vista geral das células de Sertoli associadas as espermátides, as quais apresentam muitos corpos residuais no citoplasma (cabeça de seta branca). **D.** Espermatogônia apresentando núcleo arredondado com nucléolo evidente. Mitocôndrias alongadas (cabeça de seta branca), polirribossomos (asterisco), retículo endoplasmático rugoso (cabeça de seta preta) e grânulos eletron densos periféricos ao núcleo (*Nuages*) são observados no citoplasma. **E.** Detalhe de uma *Nuage* próximo ao núcleo da espermatogônia. **F.** Espermatócito primário em zigóteno apresentando complexos sinaptonêmicos (cabeça de seta branca). O citoplasma apresenta mitocôndrias e polirribossomos (asterisco). **G.** Detalhe do complexo sinaptonêmico ancorado no envoltório nuclear (cabeça de seta branca). **H.** Espermatócito secundário apresentando cromatina condensada na periferia do núcleo. Poucas cisternas de retículo endoplasmático (asterisco), mitocôndrias com sinais de degeneração (cabeça de seta branca) e algumas gotas de lipídeos (cabeça de seta preta) são observadas no citoplasma espermatócito secundário. **I.** Detalhe das mitocôndrias com sinais de degeneração no citoplasma dos. Legenda: G = complexo de Golgi; M = mitocôndria; N = núcleo; NG = *Nuage*, Nu = nucléolo; RER = retículo endoplasmático rugoso; SC = célula de Sertoli; SG = espermatogônia; SPC1 = espermatócito primário; SPC2 = espermatócito secundário; ST = espermátide; Syn = complexo sinaptonêmico.

**Fig. 3.** *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862). Ultraestrutura das células germinativas em espermiogênese. **A.** Espermátides iniciais mostrando cromatina principalmente condensada na periferia do núcleo, com alguns grumos centrais. Complexos de Golgi (seta branca), retículo endoplasmático rugoso, muitas vesículas (cabeça de seta branca), gotas de lipídeos (cabeça de seta preta) e mitocôndrias são presentes no citoplasma. Note os corpos residuais nas células de Sertoli adjacentes. **B.** Detalhe das mitocôndrias de aspecto degenerado presentes no citoplasma das espermátides iniciais. **C.** Espermátides iniciais mostrando a formação da vesícula proacrossomal (PaV) de material finamente granular. **D.** Detalhe de vesículas liberadas pelo complexo de Golgi fundindo-se a membrana da PaV (cabeça de seta preta). **E.** Estágio avançado da espermátide inicial demonstrando desaparecimento do envoltório nuclear e a cromatina descondensada de aspecto granular. Note a formação de uma vesícula eletrólúcida recobrimdo todo o pólo da PaV (asterisco). **F.** Espermátide intermediária com cromatina granular e grumos heterocromáticos centrais com ausência de envoltório nuclear. Nota-se o início de deposição de um material eletrondenso fino (cabeça de seta preta) e outro eletrondenso granular (cabeça de seta branca) compondo a vesícula acrossomal (AV) em forma de domo. A vesícula eletrólúcida torna-se mais espessa (asterisco). **G.** Estágio avançado da espermátide intermediária evidenciando o reaparecimento do envoltório nuclear, e a AV tornando-se mais espessa recobrimdo o núcleo (cabeça de seta preta), formando o capuz acrossomal. Nota-se o início da formação de uma placa eletrondensa em contato com o envoltório nuclear e o capuz acrossomal (cabeça de seta branca). **H.** Detalhe da espermátide intermediária mostrando o material eletrondenso granular da AV, iniciando a formação do espinho (cabeça de seta preta) e a formação da placa eletrondensa sob o capuz acrossomal (cabeça de seta branca). **I.** Espermátide tardia apresentando uma região citoplasmática alongada contendo membranas paralelas (cabeça de seta preta), mitocôndrias e grânulos de glicogênio. Nota-se o surgimento de um grânulo heterocromático no núcleo (cabeça de seta branca). **J.** Espermátides tardias associadas as células de Sertoli, com a formação da vesícula eletrólúcida começando pela região da AV e podendo se estender por todo o entorno da espermátide tardia (asterisco). **K.** Detalhe da AV de uma espermátide tardia mostrando a formação do espinho eletrondenso. **L.** Detalhe do citoplasma das células de Sertoli apresentando

complexo de Golgi liberando pequenas vesículas (cabeça de seta branca) as quais irão se fundir com a vesícula de material eletrôn-lúcido. **M.** Espermatozoide imerso em secreção apresentando prolongamento posterior e espinho apical e curvo. **N.** Grânulo heterocromático central ao núcleo dos espermatozoides mostrando reação positiva para DNA (seta branca) [Feulgen]. Legenda: EST = espermátide inicial; G = complexo de Golgi; GI = grânulos de glicogênio; HE = hematoxilina e eosina; Li = gota de lipídio; LST = espermátide final; M = mitocôndria; MST = espermátide intermediária; N = núcleo; PaV = vesícula proacrossomal; PR = prolongamento posterior; RER = retículo endoplasmático rugoso; S = espinho; SP = espermatozoide.

**Fig. 4.** *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862). Ultraestrutura da região proximal vaso deferente. **A - I.** Porção anterior da região proximal do vaso deferente (PVDa). **A.** Vista geral da PVDa apresentando epitélio simples e basófilo com núcleos basais, envolto por uma delgada camada muscular (cabeça de seta branca) e espermatozoides livres imersos em secreção no lúmen [HE]. **B.** Vista geral do epitélio da PVDa mostrando núcleo com nucléolo evidente e citoplasma contendo complexo de Golgi vesiculares. **C.** Pólo basal das células epiteliais da PVDa contendo mitocôndrias e camada muscular recobrando o vaso. **D.** Detalhe do pólo basal evidenciando lâmina basal delgada, invaginações da membrana plasmática (cabeça de seta branca), onde encontram-se mitocôndrias. **E.** Citoplasma das células epiteliais contendo complexo de Golgi e retículo endoplasmático rugoso organizado em cisternas paralelas ou vesículas (cabeças de seta brancas). **F.** Pólo apical com pequenas vesículas de material menos eletrondenso e mais abundante (cabeça de seta preta) e vesículas maiores e menos abundantes de material mais eletrondenso (cabeça de seta branca). **G.** Membrana plasmática apical mostrando mecanismo exocítico (cabeça de seta branca) entre as microvilosidades. **H.** Detalhe do lúmen da PVDa mostrando espermatozoides imersos em secreção I proveniente do testículo (asterisco) e liberação por exocitose das secreções II menos eletrondensa (cabeça de seta preta) e III mais eletrondensa (cabeça de seta branca). **I.** Detalhe das secreções luminiais mostrando a secreção II (cabeça de seta preta) separando os espermatozoides em massas espermáticas e a secreção III (cabeça de seta branca) acumulando-se entre as secreções I (asterisco) e II. **J - P.** Porção posterior da região proximal do vaso deferente (PVDp). **J.** Vista geral da PVDp com epitélio pavimentoso e espermatóforos imersos em secreção no lúmen [HE]. **K.** Camada muscular da PVDp, sobre a qual apoiam-se células epiteliais com mitocôndrias no pólo basal e pequenas vesículas de secreção no pólo apical. **L.** Polo apical do epitélio demonstrando liberação das secreções II (cabeça de seta preta) e III (cabeça de seta branca). **M.** Detalhe das secreções II com aspecto finamente granular (cabeça de seta preta), e secreção III eletrondensa com aspecto granular (cabeça de seta branca). **N.** Lúmen da PVDp mostrando grumos de secreção tipo III imersos em secreção do tipo II. **O.** Espermatóforo formado revestido por parede acelular. **P.** Detalhe da secreção do tipo III como principal componente da parede do espermatóforo, eletrondensa e granular. Legenda: BL =

lamina basal; Ep = epitélio; FS = espermatozoides livres; G = complexo de Golgi; HE = hematoxilina e eosina; M = mitocôndria; Mc = camada muscular; MV = microvilosidades; N = núcleo; Nu = nucléolo; S = secreção; SF = espermatóforo; SII = secreção do tipo II; SIII = secreção do tipo III; SM = massa espermática; Sp = espermatozoides; SW = parede do espermatóforo; Ve = vesículas.

**Fig. 5.** *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862). Ultraestrutura da região média do vaso deferente (MVD). **A.** Vista geral da MVD, com epitélio colunar simples e espermátóforos imersos em secreção acidófila no lúmen [HE]. **B.** Detalhe de uma célula epitelial de MVD com núcleos irregulares no pólo basal e nucléolo evidente. O pólo apical da célula é bem desenvolvido **C.** Detalhe das camadas musculares da MVD, sendo a interna oblíqua (cabeça de seta branca) e a mais externa longitudinal em relação ao vaso (cabeça de seta preta). **D.** Pólo basal das células epiteliais com delgada lamina basal e mitocôndrias entre as invaginações da membrana plasmática (cabeça de seta branca). **E.** Células epiteliais unidas lateralmente por acentuadas interdigitações (cabeça de seta preta). **F.** Detalhe das interdigitações mostrando junções septadas (cabeça de seta branca). **G.** Pólo apical das células epiteliais apresentando somente vesículas de secreção do tipo I. Legenda: Ep = epitélio; HE = hematoxilina e eosina; N= núcleo; Nu = nucléolo; M = mitocôndria; Mc = camada muscular; MV = microvilosidades; SF = espermátóforo; Sp = espermatozoide;.



**Fig. 6.** *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862). Ultraestrutura da região distal do vaso deferente e da ampola. **A - F.** Região distal do vaso deferente. **A.** Vista geral do ducto ejaculatório formado pela união da região distal do vaso deferente (DVD) e ampola [HE]. **B.** Vista geral do epitélio pavimentoso delgado da DVD apresentando núcleo achatado, e envolto por uma camada muscular mais espessa. **C.** Detalhe do pólo basal das células epiteliais contendo muitas mitocôndrias entre as invaginações da membrana plasmática (cabeça de seta branca). **D.** Pólo apical das células epiteliais mostrando complexos de Golgi e pequenas vesículas de secreção de baixa eletrondensidade (cabeça de seta branca). **E.** Detalhe do citoplasma apical demonstrando vesículas de secreção tipo I com materiais de eletrondensidades variadas. Note que tais vesículas estão associadas a microtúbulos (cabeça de seta branca) **F.** Detalhe do mecanismo merócrino (cabeça de seta branca), liberando secreções entre as microvilosidades. **A, G - N.** Ampola. **G.** Região periférica da ampola com muitos pacotes de fibras musculares e tecido conjuntivo entre eles. **H.** O tecido conjuntivo é rico em fibras colágenas. **I.** Detalhe das delgadas fibras colágenas características do tipo III. **J.** As fibras musculares são conectadas entre si por um padrão ultraestrutural semelhante ao disco intercalar. **K.** Detalhes das conexões entre as fibras musculares apresentando desmossomos (cabeça de seta branca). **L.** Vista geral do epitélio estratificado secretor da ampola. **M.** Célula epitelial com complexos de Golgi lamelares. **N.** Detalhe do mecanismo holócrino de secreção e lúmen da ampola contendo secreção eletrondensa. Legenda: Amp = ampola; CIII = colágeno tipo III; CT = tecido conjuntivo; DVD = região distal do vaso deferente; Ep = epitélio; FB = fibroblasto; G = complexo de Golgi; HE = hematoxilina e eosina; HL = secreção holócrina; M = mitocôndria; Mc = camadas musculares; MV = microvilosidades; N = núcleo; Nu = nucléolo; S = secreção; SF = espermátóforo; Ve = vesículas.

## Considerações finais

Esta dissertação abordou aspectos reprodutivos do camarão *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862) e sua relação com a maturidade morfológica e a fisiológica. Desta forma, trouxe informações mais detalhadas destes importantes parâmetros, os quais são essenciais para elaboração de medidas que preservem esta espécie que é um importante recurso pesqueiro. Como ferramenta principal, o sistema reprodutor de *X. kroyeri* foi descrito em seu aspecto histológico e ultraestrutural, bem como os processos de espermatogênese e espermiogênese. Foi concluído neste trabalho que a maturidade morfológica, identificada pela presença de petasma, ocorre antes da maturidade fisiológica, determinada pela observação de espermatozoides e espermatóforos no lúmen do sistema reprodutor masculino. A ampola produz secreção voltada à formação de plug espermático e não contém espermatóforos, portanto a observação macroscópica da ampola pela carapaça mostra-se um parâmetro não seguro para a identificação da maturidade sexual fisiológica desta espécie. Adicionalmente, a morfologia do sistema reprodutor masculino e a produção de espermatóforos são semelhante à *Rimapenaeus similis* (Smith, 1885), o único integrante de sua tribo com sistema reprodutor descrito histologicamente.

A espermiogênese de *X. kroyeri* descrita em seu aspecto ultraestrutural mostrou-se ímpar entre os Penaidae Rafinesque, 1815 e que os espermatozoides não sofrem modificações dentro do sistema reprodutor masculino após a espermiogênese nos túbulos seminíferos. O epitélio do vaso deferente é tipicamente secretor, com a região proximal do vaso deferente com três tipos de componentes durante a montagem dos espermatóforos, e a as regiões média e posterior do vaso deferente produzem somente um tipo de componente. Estas últimas regiões do vaso deferente estocam os espermatóforos, sendo que a região distal do vaso deferente é responsável por diluir o fluido seminal. As informações obtidas nesta dissertação complementam o conhecimento acerca da biologia reprodutiva dos camarões peneídeos, servindo de base para estudo futuros de biologia reprodutiva, pesca e carcinicultura desta espécie.