

# RESSALVA

Atendendo solicitação do(a)  
autor(a), o texto completo desta tese  
será disponibilizado somente a partir  
de 21/08/2019.

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA  
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”  
Campus de Botucatu  
Instituto de Biociências  
Pós-Graduação em Ciências Biológicas – AC: Zoologia



**TESE DE DOUTORADO**

**REPRODUÇÃO EM PENAEOIDEA:  
MORFOLOGIA E TENDÊNCIAS EVOLUTIVAS**

Joyce Rocha Garcia  
Orientador: Prof. Dr. Antonio Leão Castilho

**BOTUCATU  
2019**

**REPRODUÇÃO EM PENAEOIDEA: MORFOLOGIA E  
TENDÊNCIAS EVOLUTIVAS**

**JOYCE ROCHA GARCIA**

**Orientador: Prof. Dr. Antonio Leão Castilho**

**Tese apresentada ao curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas – Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” – UNESP – campus de Botucatu, como parte dos requisitos para obtenção do título de doutor em Ciências Biológicas (Zoologia).**

**BOTUCATU – SP**

**2019**

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.  
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP

BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: LUCIANA PIZZANI-CRB 8/6772

Garcia, Joyce.

Reprodução em Penaeoidea : morfologia e tendências evolutivas / Joyce Garcia. - Botucatu, 2019

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de Botucatu

Orientador: Antonio Leão Castilho

Capes: 20402007

1. Camarão. 2. Ultraestrutura (Biologia). 3. Alometria.

Palavras-chave: Genital evolution; *Penaeoidea crustaceans*; Species isolation; Static allometry; Ultrastructure.

**“Conheça todas as teorias, domine todas as técnicas, mas ao tocar uma alma humana seja apenas outra alma humana”.**

**Carl G. Jung**

**Dedico esta tese aos meus queridos  
pais, Neusa e Antonio e ao meu  
companheiro, sempre amado,  
Hedem.**

## Agradecimentos

Agradeço primeiramente a Deus por tudo o que tem providenciado em minha vida.

Ao professor Antonio, por toda a orientação desde a iniciação científica. Agradeço ainda por ter “aberto as portas” do seu laboratório e me recebido para que eu pudesse ingressar na carcinologia e por todos os ensinamentos a mim concedidos até hoje.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), agência de fomento que me concedeu a bolsa de estudos durante o período de doutorado.

Ao Programa Primeiros Projetos (2010-2011) e FUNDUNESP (nº. 1214/2010-DFP), pelo financiamento das coletas, das quais foram obtidos os dados de São Francisco do Sul (SC), analisados no presente estudo.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo – FAPESP, pelos recursos financeiros concedidos que possibilitaram a coleta dos animais deste estudo nas regiões de São Vicente (SP), Ubatuba (SP) e Cananéia (SP) (JP: #2004/07309-8; AR: #2009/54672-4 e Programa BIOTA: #2010/50188-8). Agradeço ainda as bolsas de estudos concedidas na época das coletas nas diversas regiões (GHS: #2007/57316-9, SMS: #2008/53999-7, ML: #2008/54991-0, RAP: #2013/12136-4, JRG: #2013/14174-0), além do auxílio concedido pelo CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) - Edital Universal (processo # 479541/2007-8) e Bolsa Produtividade PQ2 (processo # 304784/2011-7).

Ao Ministério do Meio Ambiente – MMA, ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade – ICMBio e ao Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade – SISBIO pela concessão da licença de coleta do material biológico nas regiões estudadas.

A todos os pescadores que tornaram possível a realização das coletas em cada uma das áreas de estudo. Agradeço a responsabilidade e o cuidado com que conduziram cada saída para o mar.

A todos os técnicos e funcionários do departamento de Zoologia da Unesp – Botucatu, em especial à amiga dona Maria, e aos funcionários da seção de Pós-Graduação do Instituto de Biociências de Botucatu – IBB pelo profissionalismo e pronto auxílio sempre que precisei.

A todos os docentes e discentes dos laboratórios/ grupos de pesquisa: Núcleo de Estudos em Biologia, Ecologia e Cultivo de Crustáceos (NEBECC), Laboratório de Biologia de Camarões Marinhos e de Água Doce (LABCAM), Laboratório de Morfologia de Invertebrados (LMI) e ao Laboratório de Bioecologia e Sistemática de Crustáceos (LBSC) por todo o auxílio e conhecimento compartilhado. Agradeço ainda a todos os que participaram das coletas disponibilizando seu tempo para que estudos como este, e tantos outros, pudessem ser realizados.

Ao professor Fernando José Zara por me receber em seu laboratório e auxiliar durante a realização do estudo de ultraestrutura, além de contribuir com significativas discussões a respeito do estudo alométrico desenvolvido na presente tese. Agradeço ainda a todos os técnicos e alunos da Unesp de Jaboticabal e do Laboratório de Microscopia Eletrônica (LME) que prontamente me auxiliaram, em especial à pós-graduanda e amiga Fernanda Salti e à funcionária Cláudia Fiorillo.

Ao professor William G. Eberhard pela disponibilidade em me auxiliar em minhas dúvidas sobre o tema evolução genital e aos professores Raymond T. Bauer e Carolina Tavares por me auxiliarem no esclarecimento da nomenclatura utilizada para designar certas regiões do aparato genital dos camarões de estudo.

Aos pós-graduandos e docentes do bloco II do departamento de Zoologia, Unesp – Botucatu por todo exemplo de bom profissionalismo, pela receptividade e disponibilidade em me aceitar em projetos paralelos e estágios de docência que muito contribuíram para a minha formação docente, em especial aos docentes Marcos Gomes Nogueira e Raoul Henry.

Aos companheiros de laboratório, orientados pelo professor Antonio: Ana Elisa, Ana Clara, Milena, Geslaine, Raphael, Gilson, Alexandre e Isabela por todos esses anos de convivência, companheirismo e muito aprendizado. Levo uma pequena parte de vocês comigo para onde quer que eu vá.

A toda a minha família, que sempre me incentiva e me apoia na minha caminhada pessoal e profissional. Em especial, aos meus pais, Neusa e Antonio aos quais eu dedico profunda admiração e respeito pelas pessoas que são e ao meu marido Hedem por todo o amor e companheirismo a mim dedicados desde o início.

Todos vocês fizeram diferença em minha caminhada e eu só tenho a agradecer.

Meu muito obrigada!



## Sumário

<b>Considerações iniciais .....</b>	<b>1</b>
Ideia-chave do estudo .....	1
Objetivos gerais e organização do estudo.....	2
<b>Referências .....</b>	<b>2</b>

### Capítulo 1: Genital morphology of Penaeoidean shrimps: an overview

<b>Abstract .....</b>	<b>5</b>
<b>Introduction .....</b>	<b>6</b>
<b>Material and methods .....</b>	<b>6</b>
Sampling .....	6
Ultrastructure of petasma and thelycum .....	7
Literature review .....	7
<b>Results .....</b>	<b>7</b>
Petasma description.....	7
Thelycum description.....	8
Petasma and thelycum morphology review .....	11
<b>Discussion .....</b>	<b>17</b>
The perspectives for the genital morphology in the five shrimp species studied.....	17
The evolution of the study on genital morphology in penaeoidean shrimps .....	20
<b>Conclusions.....</b>	<b>23</b>
<b>Acknowledgements .....</b>	<b>23</b>
<b>References .....</b>	<b>24</b>

### Capítulo 2: Evidence for lock-and-key in penaeoideans shrimps

<b>Abstract .....</b>	<b>31</b>
<b>Introduction .....</b>	<b>32</b>
<b>Material and methods .....</b>	<b>34</b>
Sampling .....	34
Lock-and-key hypothesis .....	35

---

Relative growth .....	38
Morphological genital differences .....	38
<b>Results .....</b>	<b>39</b>
<b>Discussion .....</b>	<b>43</b>
<b>Conclusions.....</b>	<b>47</b>
<b>Acknowledgments .....</b>	<b>48</b>
<b>References .....</b>	<b>48</b>
<b>Considerações finais.....</b>	<b>54</b>
<b>Referências.....</b>	<b>55</b>
<b>Anexo.....</b>	<b>57</b>

---

---

# **Considerações iniciais**

## Considerações iniciais

### Ideia-chave do estudo

Os camarões da superfamília Penaeoidea Rafinesque-Schmaltz, 1815 apresentam uma grande variabilidade morfológica do téllico e do petasma (Burkenroad, 1934; Kubo, 1949; Pérez-Farfante, 1969; Bauer, 1991). Bauer (1991) observou ainda uma tendência evolutiva na constituição morfológica destas estruturas.

Téllico é a área de contato genital da fêmea com o macho durante a cópula e transferência do espermatóforo, sendo esta estrutura oriunda de modificações dos esternitos torácicos 6 (em alguns casos), 7 e 8. Em alguns peneóideos, as fêmeas apresentam, além do téllico, invaginações que adentram o cefalotórax com capacidade de armazenamento do espermatóforo, a esta estrutura dá-se o nome de receptáculo seminal ou espermateca (Bauer, 1994).

Segundo Bauer (1991), é possível identificar uma progressiva internalização do espermatóforo dentre os peneóideos associada à modificações estruturais do petasma e do téllico. Espécies de téllico aberto possuem espermatóforo estruturalmente complexo (várias asas, placas e material adesivo) e completamente externo ao corpo da fêmea, sendo que os machos da mesma espécie apresentam petasma aberto, flexível e estruturalmente simples, como no caso das espécies da família Solenoceridae Wood-Mason, 1891. Já em espécies de téllico fechado, observa-se a alocação dos espermatóforos em câmaras localizadas atrás do téllico, não havendo, porém, invaginação na cavidade cefalotorácica. O espermatóforo é bem menos complexo, constituído por pouco material acessório, além de um petasma comprimido e menos flexível.

O gênero *Rimapenaeus* (como *Trachypenaeus* em Bauer 1991) é dado como o próximo passo no processo de internalização do espermatóforo, constituído por duas substâncias: o material seminal e o plug espermático. O petasma é mais fechado, mais rígido e mais complexo em relação aos demais peneóideos. Por fim, os membros da família Sicyoniidae Ortmann, 1898 apresentam uma tendência extrema de internalização de um espermatóforo simples associada a um petasma fechado, sem flexibilidade com presença de projeções e espinhos que o torna mais complexo (Bauer, 1991).

Vários pesquisadores vêm propondo como condição primitiva espécies de espermatóforo externo e complexo, associado a um télico aberto e petasma aberto e flexível. Em contrapartida, uma massa simples de espermatóforo invaginada em uma espermateca atrás de um télico fechado e machos com petasma complexo, fechado e pouco flexível representam condições derivadas (Burkenroad, 1934, Burkenroad, 1936; Kubo, 1949; Bauer, 1991).

### **Objetivos gerais e organização do estudo**

Este estudo procura associar a tendência evolutiva das genitálias de camarões peneóideos observada por Bauer (1996) à hipótese chave-fechadura (nunca estudada antes para crustáceos) postulada por Dufour (1844). Acredita-se que ocorrerá chave-fechadura em espécies de camarões consideradas mais derivada na escala evolutiva postulada por Bauer (1996), uma vez que possuem télico fechado e petasma intromitente, ou seja, uma possível chave e uma possível fechadura.

Esta tese foi organizada em dois capítulos em forma de artigos científicos, sendo o primeiro um compilado de estudos produzidos desde o século XIX até escritos mais atuais, acerca da morfologia genital de camarões peneóideos. Este capítulo foi escrito com o objetivo de organizar o rico material acerca de morfologias genitais de camarões peneóideos existentes na literatura, além de analisar ultraestruturalmente as genitálias dos camarões e propor novas nomenclaturas para a organização da diversidade de petasmas e télicos. Já o segundo capítulo trata-se de um estudo alométrico, com o intuito de testar a hipótese chave-fechadura em nove espécies de camarões peneóideos que ocorrem no Atlântico ocidental.

### **Referências**

- Bauer RT. 1991. Sperm Transfer and Storage Structures in Penaeoid Shrimps: A Functional and Phylogenetic Perspective. In: Bauer RT, Martin JW, editors. Crustacean Sexual Biology. New York: Columbia University Press; p. 183-207.
- Bauer RT, Lin J. 1994. Temporal patterns of reproduction and recruitment in populations of the penaeid shrimps *Trachypenaeus similis* (Smith) and *T. constrictus* (Stimpson) (Crustacea: Decapoda) from the Northcentral Gulf of Mexico. J Exp Mar Biol Ecol. 182: 205-222.

- Burkenroad, M.D. 1934. The Penaeidea of Louisiana with a discussion of their world relationships. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 68(2): 61-143.
- Burkenroad, M.D. 1936. The Aristeinae, Solenocerinae and Pelagic Penaeinae of the Bingham Oceanographic Collection. *Bulletin of Bingham Oceanographic Collection*, 5(2): 1-151.
- Dufour L. 1844. Anatomie générale des diptères. *Annales Sci Natur.* 1: 244-264.
- Kubo, I. 1949. Studies on Penaeids of Japanese and its Adjacent Waters. *Journal of the Tokyo College of Fisheries*, 36(1): 1-467.
- Pérez-Farfante, I. 1969. Western Atlantic shrimps of the genus *Penaeus*. *Fisheries Bulletin, United States*, 67(3): 461-591.

---

---

## **Considerações finais**

## Considerações finais

Neste estudo, pudemos observar que a ciência da morfologia genital de camarões peneóideos é bastante antiga, porém, vem se modificando com o tempo e as definições de tólico e petasma tornam-se, cada vez mais complexas. Burkenroad (1934) contribuiu de maneira expressiva para essa ciência, sendo o primeiro estudo a definir com minúcia a morfologia das genitálias dos camarões peneóideos; após, podemos destacar o estudo de Bauer (1991) que incluiu em suas definições, características nunca antes consideradas, como a flexibilidade dos lobos laterais do petasma e a presença da costa ventral. Já Pérez-Farfante e Kensley (1997) vieram tornar mais amplo e minucioso o trabalho apresentado por Bauer (1991).

Há dificuldades em se propor generalizações, embora sejam importantes para a compreensão da morfologia e evolução genital. Observamos que Pérez-Farfante e Kensley (1997) unem em um mesmo tipo de petasma, as espécies *P. muelleri* e *L. schmitti*. A partir disso, propomos a união dos termos petasma semi-aberto e semi-fechado, no que denominamos de petasma semitubular ou semi-fechado, tornando menos generalista a classificação do petasma quanto à flexibilidade dos lobos laterais. Pudemos ainda observar a presença de canais no petasma de espécies consideradas como mais derivadas na escala proposta por Bauer (1991). Esses canais foram observados no presente estudo e no amplo estudo de Pérez-Farfante e Kensley (1997).

Já quanto ao tólico, é importante destacar que a sua morfologia parece bem mais difícil de generalizar como foi feito com a morfologia do petasma tantas vezes ao longo da História. Neste estudo, pudemos identificar a divisão do tólico em apenas duas áreas comuns dentre as cinco espécies analisadas no primeiro capítulo desta tese.

Observamos uma grande diversidade de padrões alométricos entre as genitálias dos camarões estudados e a pergunta a ser respondida seria: é possível haver chave-fechadura em uma ampla diversidade de padrões alométricos? Foi a partir desta questão que formulamos hipóteses para propor a manutenção deste processo chave-fechadura em camarões peneóideos, são elas: (1) “Size assortative mating”, quando observamos ambos os sexos com alometria positiva da genitália e (2) “Higher male growth rate”, quando machos apresentam alometria positiva ou isometria e as fêmeas, alometria negativa. Além do “Old lock and key”, que considera que ambos os sexos possuem



alometria negativa e o qual foi considerado como a única possibilidade de manutenção da chave-fechadura até agora.

Dessa forma, não corroboramos a hipótese de que a chave-fechadura ocorreria nas espécies consideradas mais derivadas na escala evolutiva proposta por Bauer (1991), já que encontramos tal diversidade alométrica que nos permitiu observar ajuste mecânico em espécies primitivas, assim como, ausência de chave-fechadura em espécies consideradas como mais derivadas.

### **Referências**

- Bauer RT. 1991. Sperm Transfer and Storage Structures in Penaeoid Shrimps: A Functional and Phylogenetic Perspective. In: Bauer RT, Martin JW, editors. Crustacean Sexual Biology. New York: Columbia University Press; p. 183-207.
- Burkenroad, M.D. 1934. The Penaeidea of Louisiana with a discussion of their world relationships. Bulletin of the American Museum of Natural History, 68(2): 61-143.
- Pérez-Farfante I, Kensley B. 1997. Penaeoid and sergestoid shrimps and prawns of the world: keys and diagnoses for the families and genera. Paris: Éditions Du Muséum Paris.