

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a)
autor(a), o texto completo desta tese
será disponibilizado somente a partir
de 31/08/2022.

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

“JULIO DE MESQUITA FILHO”

Campus de Botucatu – Instituto de Biociências
Pós-Graduação em Ciências Biológicas – Zoologia

MICHELLE CRISTINA MOLLEMBERG

**ESTUDO COMPARATIVO DAS CERDAS DO
EXOESQUELETO DE CARANGUEJOS MAJÓIDEOS
(DECAPODA: BRACHYURA)**

BOTUCATU
2021

MICHELLE CRISTINA MOLLEMBERG

**ESTUDO COMPARATIVO DAS CERDAS DO
EXOESQUELETO DE CARANGUEJOS MAJÓIDEOS
(DECAPODA: BRACHYURA)**

Tese apresentada ao Instituto de Biociências,
como pré-requisito para obtenção do título de
doutora em Ciências Biológicas – Zoologia,
sob orientação do Prof. Dr. William R. A.
Santana e coorientação do Prof. Dr. Fernando
José Zara.

**BOTUCATU
2021**

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

BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSEMEIRE APARECIDA VICENTE-CRB 8/5651

Mollemberg, Michelle Cristina.

Estudo das cerdas do exoesqueleto de caranguejos
majóideos (Decapoda:Brachyura) / Michelle Cristina
Mollemberg. - Botucatu, 2021

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

Orientador: William Ricardo Amancio Santana

Coorientador: Fernando José Zara

Capes: 20402007

1. Caranguejo - Ovos. 2. Decapoda (Crustacea).
3. Sensilas. 4. Exoesqueleto. 5. Decoração e ornamento.

Palavras-chave: Decoração; Diversidade de cerdas; Fixação
dos ovos.

MICHELLE CRISTINA MOLLEMBERG

**ESTUDO COMPARATIVO DAS CERDAS DO
EXOESQUELETO DE CARANGUEJOS MAJÓIDEOS
(DECAPODA: BRACHYURA)**

Tese apresentada ao Instituto de Biociências,
pós-graduação em Ciências Biológicas -
Zoologia, como parte dos requisitos para
obtenção do título de doutora em Zoologia,
sob orientação do Prof. Dr. William R. A.
Santana e coorientação do Prof. Dr. Fernando
José Zara.

Banca examinadora:

Prof. Dr. William R. A. Santana
Universidade Regional do Cariri

Prof. Dr. Marcelo Antonio Amaro Pinheiro
Universidade Estadual Paulista - Campus do Litoral Paulista

Prof. Dr. Marcos Domingos Siqueira Tavares
Universidade de São Paulo

Prof. Dr. Rogério Caetano da Costa
Universidade Estadual Paulista - Campus de Bauru.

Prof. Dr. Valter José Cobo
Universidade de Taubaté

Botucatu, 31 de agosto de 2021.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Professor Doutor William Santana por todo apoio, incentivo, paciência e pelos inúmeros conhecimentos adquiridos. A você sou grata pelos tantos conselhos que auxiliaram no meu crescimento científico e até mesmo pessoal.

Ao Professor Doutor Fernando José Zara por todo auxílio e ensinamentos, pelo suporte e acolhimento em seu laboratório.

A CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) pela bolsa de estudos concedida.

A minha amiga/irmã Laira pelos tantos anos de amizade e companheirismo, por seguir ao meu lado no decorrer de toda essa jornada.

Ao laboratório de Sistemática Zoológica e as companheiras de laboratório Jessica, Tassia, Janaina e Fran pelo apoio, amizade, auxílio, risadas e descontrações.

A Claudia Fiorillo do laboratório de Microscopia Eletrônica da UNESP de Jaboticabal, pelo suporte e auxílio no processamento das amostras.

A minha família, Pai, Mãe, Milleni e querida avó Carmelina, por acreditarem na minha capacidade até quando eu mesma não acreditei e aturarem os meus desabafos e desespero. Sem vocês eu não teria forças para seguir essa jornada. Ao Gilberto, por toda compreensão e companheirismo.

A Dona Maria, por me “adotar” como sua neta e me acolher em sua casa nas inúmeras idas a Jaboticabal. Meus sinceros agradecimentos por todo seu carinho, acolhimento e preocupação.

A todos aqueles que direta ou indiretamente me auxiliaram na conclusão deste trabalho o meu Muito obrigada!

SUMÁRIO

RESUMO	10
ABSTRACT	11
CONSIDERAÇÕES INICIAIS	10
<i>Objetivos gerais e organização do estudo</i>	14
REFERÊNCIAS	15
CAPÍTULO 1	18
Morfologia das cerdas da carapaça e pereópodos de seis espécies de Majoidea (Samouelle, 1819) e seu papel na decoração	18
RESUMO	19
1. Introdução	20
2. Objetivos	23
3. Material e Métodos	24
3.1 Espécies estudadas	24
3.2 Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV)	24
3.3 Análise histológica	24
4. Resultados	26
5. Discussão	50
REFERÊNCIAS	58
CAPÍTULO 2	62
Morfologia dos pleópodos e diversidade das cerdas associadas à incubação dos ovos em caranguejos Majoidea (Decapoda: Brachyura)	62
RESUMO	63
1. Introdução	64
2. Objetivos	68
3. Material e Métodos	69
3.1 Espécies estudadas	69
3.2 Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV)	69
3.3 Análise histológica	69
4. Resultados	70
<i>Cerdas do pléon e da borda da cavidade esterno-pleonal</i>	70
<i>Pleópodo, fêmea adulta não ovígera</i>	72
<i>Pleópodo, fêmea adulta ovígera</i>	73
<i>Fixação dos ovos nas cerdas ovígeras</i>	75
5. Discussão	77
REFERÊNCIAS	81
CONSIDERAÇÕES FINAIS	85
REFERÊNCIAS	87

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

- Figura 1.** *Apiomithrax violaceus* (A. Milne-Edwards, 1867) mostrando a prevalência de materiais encontrados sobre os espécimes analisados. A, vista dorsal da carapaça e pereópodos com decoração. B, vista dorsal da carapaça e pereópodos com decoração parcialmente removida mecanicamente, com detalhes das cerdas vistas em estereomicroscópio. 27
- Figura 2.** Cerdas Av-1 presentes na carapaça de *Apiomithrax violaceus* (A. Milne-Edwards, 1867). A, vista da região anterior da carapaça e rostrum em estereomicroscópio. B, C, microscopia eletrônica de varredura. B, espinho gástrico com grande quantidade de cerdas. C, região branquial, com detalhe do ápice das cerdas Av-1, mostrando os denticulos (De)..... 28
- Figura 3.** Cerdas Av-2 e Av-3 presentes na carapaça de *Apiomithrax violaceus* (A. Milne-Edwards, 1867). A, distribuição das cerdas Av-2 na região do espinho gástrico, com detalhe da cerda, notar a curvatura do ápice. B, vista da região metagástrica mostrando as cerdas Av-3 vistas em estereomicroscópio. C, vista geral, com detalhe da cerda Av-3 mostrando os denticulos (De)..... 29
- Figura 4.** Cerdas Av-4 presentes na carapaça de *Apiomithrax violaceus* (A. Milne-Edwards, 1867). A, vista da região lateral da carapaça mostrando a distribuição dos tipos de cerdas. B, cerdas av-4, note o espinho apical (Es) e os denticulos (De). C, vista geral da cerda, com detalhe dos denticulos. 31
- Figura 5.** Cerdas Av-5 e Av-6 presentes na carapaça de *Apiomithrax violaceus* (A. Milne-Edwards, 1867). A, vista do espinho localizado na região lateral da carapaça mostrando a distribuição dos tipos de cerdas. B, vista geral da cerda Av-5, com detalhe dos denticulos (De). C, vista geral da cerda Av-6, com detalhe das sétulas (Se)..... 32
- Figura 6.** Cerdas Av-7 e Av-8 presentes na carapaça de *Apiomithrax violaceus* (A. Milne-Edwards, 1867). A, vista geral da região lateral da carapaça mostrando a distribuição dos tipos de cerdas. B, vista geral da cerda Av-7, com detalhe das sétulas (Se). C, distribuição da cerda Av-8, com detalhe da mesma..... 33
- Figura 7.** *Collodes rostratus* A. Milne-Edwards, 1879 mostrando a prevalência de detritos encontrados sobre os espécimes analisados. A, vista dorsal da carapaça e pereópodos com decoração parcialmente removida mecanicamente. B, vista da região protobranquial da carapaça com detalhes das cerdas vistas em estereomicroscópio. 34
- Figura 8.** Cerdas Cr-1 e Cr-2 presentes no olho de *Collodes rostratus* A. Milne-Edwards, 1879. A, vista geral do olho, com detalhe da cerda Cr-1, note as sétulas por toda haste da cerda. B, distribuição das cerdas sobre o olho, com detalhe da cerda Cr-2..... 35
- Figura 9.** Cerdas Cr-3 e Cr-4 presentes na carapaça de *Collodes rostratus* A. Milne Edwards, 1879. A, vista geral da região anterior da carapaça, com detalhes das cerdas Cr 3. B, vista geral da cerda Cr-4, com detalhe do ápice, note as pequenas sétulas..... 36
- Figura 10.** Cerdas Cr-5, Cr-6 e Cr-7 presentes no pereópodo de *Collodes rostratus* A. Milne-Edwards, 1879. A, vista geral do pereópodo com detalhe à esquerda da cerda Cr-5 e à direita da Cr-6. B, vista geral do pereópodo com detalhe da cerda Cr-7..... 37
- Figura 11.** *Inachoides forceps* A. Milne-Edwards, 1879. A, vista dorsal da carapaça e pereópodos com decoração removida mecanicamente, com detalhes das cerdas vistas em estereomicroscópio... 38
- Figura 12.** Cerdas If-1 e If-2 presentes na carapaça de *Inachoides forceps* A. Milne-Edwards, 1879. A, vista geral da carapaça, com detalhe das cerdas If-1 distribuídas em fileira. B, agrupamento de cerdas If-1, note curvatura pronunciada da cerda. C, vista geral da cerda If-1, note os pequenos denticulos (De) na face interna da curvatura. D, vista da região protogástrica da carapaça com cerda If-2. E, visão geral da cerda If-2, note a haste lisa, sem protuberâncias. 39
- Figura 13.** *Omalacantha bicornuta* (Latreille, 1825) mostrando a prevalência de material decorativo encontrado nos espécimes analisados. A, vista dorsal da carapaça e pereópodos completamente decorados. B, vista dorsal da carapaça e pereópodos com decoração removida mecanicamente, com detalhes das cerdas vistas em estereomicroscópio. 40
- Figura 14.** Cerdas Ob-1 presentes na carapaça de *Omalacantha bicornuta* (Latreille, 1825). A, vista geral da carapaça, com detalhe das cerdas Ob-3 sobre o espinho gástrico. B, vistas da região

branquial da carapaça, note distribuição dos tipos de cerdas. C, detalhe das cerdas Ob-1, note os dentículos (De) na face interna da haste da cerda.	41
Figura 15. Cerdas Ob-2 e Ob-3 presentes na carapaça de <i>Omalacantha bicornuta</i> (Latreille, 1825). A, vista da carapaça coberta por cerdas Ob-2, com detalhe das cerdas Ob-3. B, cerdas Ob-2, note as ranhuras (Ru) sobre a cerda. C, histologia das cerdas Ob-2 justapostas e paralelas, reativas à hematoxilina e eosina. D, cerda Ob-2, note soquete com articulação infracuticular com seu canal (Ca) atravessando a cutícula (Cu) e se estendendo até a hemolinfa (He).....	43
Figura 16. <i>Pitho lherminieri</i> (Desbonne em Desbonne & Schramm, 1867). A, vista dorsal da carapaça e pereópodos mostrando poucas áreas decoradas. B, vista dorsal da carapaça e pereópodos com decoração removida mecanicamente, com detalhes das cerdas vistas em estereomicroscópio...	44
Figura 17. Cerdas Pl-1 – Pl-5 presentes no olho e carapaça de <i>Pitho lherminieri</i> (Desbonne em Desbonne & Schramm, 1867). A, vista geral do olho, com detalhe das cerdas Pl-1 e Pl-2. B, vista geral da carapaça, note a distribuição das cerdas Pl-5, horizontalmente dispostas. C, cerda Pl-3, note curvatura na região apical. D, cerda Pl-4, note curvatura acentuada a partir da metade distal. E, tufo de cerdas Pl-5.	46
Figura 18. Cerdas Pl-6 – Pl-8 presentes no pereópodo de <i>Pitho lherminieri</i> (Desbonne em Desbonne & Schramm, 1867). A, vista geral do pereópodo mostrando a distribuição dos tipos de cerdas, com detalhe da cerda Pl-7. B, vista geral das cerdas Pl-6 e Pl-7, note as sétulas inseridas nas margens da haste da cerda Pl-6. C, cerda Pl-7, note haste da cerda lisa com ápice agudo. D, detalhe da região apical da cerda Pl-8, note os pequenos dentículos (De).	47
Figura 19. Cerdas do olho e carapaça de <i>Podocheila brasiliensis</i> Coelho, 1972. A, vista dorsal da carapaça, com detalhe superior mostrando as cerdas Pb-1 localizadas sobre o olho e detalhe inferior mostrando as cerdas Pb-2 sobre a carapaça.....	48
Figura 20. Compilado com todas as cerdas encontradas na carapaça das seis espécies analisadas. Av-1 – Pb-2, microscopia eletrônica de varredura. Av-1 - Av-8, cerdas encontradas na carapaça de <i>Apiomithrax violaceus</i> (A. Milne-Edwards, 1867). Cr-1 – Cr-4, cerdas encontradas na carapaça de <i>Collodes rostratus</i> A. Milne-Edwards, 1879. If-1 e If-2, cerdas encontradas na carapaça de <i>Inachoides forceps</i> A. Milne-Edwards, 1879. Ob-1 - Ob-3, cerdas encontradas na carapaça de <i>Omalacantha bicornuta</i> (Latreille, 1825). Pl-1 - Pl-5, cerdas encontradas na carapaça de <i>Pitho lherminieri</i> (Desbonne em Desbonne & Schramm, 1867). Pb-1 e Pb-2, cerdas encontradas na carapaça de <i>Podocheila brasiliensis</i> Coelho, 1972.	49

CAPÍTULO 2

Figura 1. A-F, Cerdas presentes no pléon e na borda da cavidade esterno-pleonal vistas em Microscopia Eletrônica de Varredura. A, cerdas paposas inseridas em fileira na borda do pléon de <i>Collodes rostratus</i> A. Milne-Edwards, 1879, com detalhe das cerdas, note as sétulas delgadas. B, cerdas paposas inseridas na borda do pléon de <i>Apiomithrax violaceus</i> (A. Milne-Edwards, 1867). C, cerdas paposas da borda do pléon de <i>Inachoides forceps</i> A. Milne-Edwards, 1879. D, cerdas paposas inseridas na borda do pléon de <i>Pitho lherminieri</i> (Desbonne & Schramm, 1867). E, cerdas paposas inseridas na borda do pléon de <i>Podocheila brasiliensis</i> Coelho, 1972. F, cerdas paposas da borda da cavidade esterno-pleonal de <i>Apiomithrax violaceus</i> , com detalhe da cerda, note a grande quantidade de detritos presos as sétulas das cerdas.	71
Figura 2. A-D, Pleópodo 3 de fêmeas adultas não ovígeras de <i>Apiomithrax violaceus</i> (A. Milne-Edwards, 1867) visto em Microscopia Eletrônica de Varredura. A, vista geral do pleópodo, mostrando as cerdas paposas no exopodito e cerdas simples no endopodito. B, endopodito com detalhe das cerdas simples. C, exopodito com detalhe das cerdas paposas. D, base do pleópodo.....	72
Figura 3. A-E, Pleópodos de fêmeas adultas ovígeras vistos em Microscopia Eletrônica de Varredura. A, pleópodo de <i>Omalacantha bicornuta</i> (Latreille, 1825), com detalhe superior das cerdas paposas do exopodito e detalhe inferior dos ovos fixados as cerdas simples do endopodito. B, cavidade abdominal e pleópodo de <i>Collodes rostratus</i> A. Milne-Edwards, 1879, note inclinação do endopodito. C, cavidade	

abdominal e pleópodo de *Inachoides forceps* A. Milne-Edwards, 1879. D, pleópodo de *Podochela brasiliensis* Coelho, 197, note que o endopodito é mais curto que o exopodito. E, pleópodo de *Pitho lherminieri* (Desbonne & Schramm, 1867)..... 74

Figura 4. Ovos aderidos as cerdas dos pleópodos. A, C, D, F, Microscopia Eletrônica de Varredura. B, E, histologia. A, B, D, E, ovos de *Omalacantha bicornuta* (Latreille, 1825). C, F, ovos de *Pitho lherminieri* (Desbonne & Schramm, 1867). A, ovo e haste de fixação enrolada a cerda simples. B, haste de fixação envolvendo a cerda, formando um espiral. C, camadas externas do ovo. D, dobras na haste de fixação. E, haste de fixação, reativa para hematoxilina e eosina, note a camada mais externa do ovo (M1). F, haste de fixação retorcida em volta da cerda. C, cerda. H, haste. M1, camada 1. M2, camada 2. O, ovo..... 75

Figura 5. Ovos aderidos as cerdas dos pleópodos. A-C, Microscopia Eletrônica de Varredura. D, histologia. A, massa de ovos de *Omalacantha bicornuta* (Latreille, 1825), note vários ovos aderidos a mesma cerda. B, ovo aderido ao endopodito de *Podochela brasiliensis* Coelho, 1972. C, ovos de *Inachoides forceps* A. Milne-Edwards, 1879. D, camada dos ovos de *Collodes rostratus* A. Milne-Edwards, 1879, note as diferentes densidades das camadas, reativas a hematoxilina e eosina. C, cerda. E, embrião. H, haste. M1, camada 1. M2, camada 2. M3, camada 3. O, ovo. 76

RESUMO

As cerdas constituem o maior e mais diverso grupo de estruturas encontradas nos crustáceos, sendo uma de suas características mais distintas. Contudo, a diversidade e a forma estrutural das cerdas são temas pouco estudados nos crustáceos em geral, particularmente em Brachyura. Consequentemente, o conhecimento dos tipos de cerdas e a morfologia detalhada de tais estruturas é escasso, assim como, o papel desempenhado pelas mesmas nas diferentes regiões do exoesqueleto dos braquiúros. Neste estudo analisamos as cerdas encontradas sobre a carapaça, pereópodos, pléon, esterno e pleópodos de seis espécies da superfamília Majoidea, com o intuito de investigar a diversidade e função destas estruturas nos mecanismos de decoração e incubação dos ovos. Sobre a carapaça e pereópodos das espécies analisadas uma grande diversidade de tipos de cerdas foi encontrada, com variações morfológicas de cerdas já descritas na literatura (e.g. cerda em gancho, paposa, simples, serrilhada), além de cinco novos tipos, morfológicamente distintos de todos os tipos de cerdas já conhecidos. No geral, a morfologia dos pleópodos das fêmeas adultas analisadas condiz com o descrito para outros Brachyura, contudo, a morfologia e disposição das cerdas presentes nesses apêndices varia entre as espécies do grupo. Nos majóideos analisados constatamos um padrão: cerdas paposas estão exclusivamente dispostas nas margens do exopodito e cerdas simples no endopodito. Por meio da formação de uma haste de fixação os ovos são fixados nas cerdas simples. Essa haste é oriunda da camada mais externa dos ovos.

Palavras-chave: Diversidade de cerdas. Decoração. Fixação dos ovos. Quetotaxia.

ABSTRACT

The setae constitute the largest and most diverse group of the structures found in crustaceans, being one of their most distinct characteristics. However, the diversity and structural shape of setae has been poorly studied in crustaceans in general, particularly in Brachyura. Consequently, the knowledge of the seta types and the detailed morphology these structures are scarce, as is the role played by them in different regions of the brachyuran exoskeleton. In this study, we analyzed the setae found on the carapace, pereopods, pleon, sternum and pleopods of the six species of superfamily Majoidea, to investigate the diversity and function of these structures in the mechanisms of egg decoration and incubation. About the carapace and pereopods of the analyzed species a great diversity of setal types was found, with morphological variations of setae already described in the literature (e.g., hooked, pappose, simple, serrated), in addition to five new types, morphologically distinct from all known seta types. In general, the morphology of the pleopods of the analyzed adult females agrees with that described for other Brachyura, however, the morphology and disposition of the seate present in these appendages varies among the species in the group. In the analyzed majoids we found a pattern: pappose setae are exclusively arranged on the exopodite margins and simple setae on the endopodite. Through the formation of a stalks or funiculus, the eggs are fixed in the simple setae. This stalk comes from the outermost layer of the eggs.

Keywords: Setae diversity. Decoration. Eggs Fixation. Chaetotaxy.

CONSIDERAÇÕES INICIAIS

Em artrópodes, o revestimento do corpo por um exoesqueleto rígido é responsável por grande parte do sucesso adaptativo deste grupo, o que lhes confere proteção e suporte mecânico (Hadley, 1986). Uma consequência desse *design* corporal é que todas as interações entre os tecidos vivos e o ambiente externo devem ocorrer por meio de estruturas cuticulares especializadas (Garm, 2004a). Neste contexto, as cerdas constituem o maior e mais diverso grupo de tais estruturas e são uma das características mais distintas dos crustáceos. Elas ocorrem em uma variedade de formas e tamanhos e essa diversidade pode ser observada tanto inter- como intra-especificamente (Watling, 1989). A maioria das cerdas é encontrada nos apêndices e, especialmente, nos aparelhos bucais, que são fortemente ornamentados (Garm & Watling, 2013).

As cerdas dos crustáceos são definidas como extensões cuticulares articuladas de qualquer formato ou tamanho, muitas vezes com uma base larga e que podem ou não possuir um poro apical (Watling, 1989). Majoritariamente, as cerdas são longas e pontiagudas, contínuas com a cobertura cuticular geral. A parede da cerda consiste em uma epicutícula composta por camadas cuticulares semelhantes ao exoesqueleto do animal (Jacques, 1989). Apesar de serem claramente homólogas, a profusão de nomes encontrados na literatura tratando das cerdas, tais como sensila, escama, sétula, pelos e espinhos (Watling, 1989; Garm, 2004a) tornam difícil sua interpretação como tal.

Os principais esquemas que foram propostos para classificar as cerdas dos crustáceos são os de Thomas (1970), Fish (1972), Farmer (1974) e Drach & Jacques (1977). De forma geral, a classificação dos vários tipos de cerdas é realizada com base em características morfológicas externas como forma, tamanho, natureza do ápice e ocorrência de protuberâncias na haste da cerda. Thomas (1970) foi o primeiro a propor um sistema classificatório de cerdas em Crustacea. Por meio de análises em microscópio óptico ele classificou as cerdas do lagostim *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet, 1858) em dois grupos principais, dos quais o grupo 1 abrange as cerdas de paredes grossas e lúmen estreito, sem septo basal e o grupo 2 com as cerdas de parede fina e lúmen largo, com septo basal bem desenvolvido. O primeiro grupo foi subdividido em cerdas lisas e denticuladas e o segundo grupo em cerdas septadas denticuladas, emplumadas e a cerda plumodenticulada.

Fish (1972), em microscópio óptico, analisou as cerdas do isópoda *Eurydice pulchra* Leach, 1815. Este autor classificou as cerdas de acordo com seu comprimento, em “macrotrichs” (0,025-0,4mm) e “microtrichs” (2-10µ). As “macrotrichs” são representadas por quatro grupos principais: 1) simples; 2) com sétulas; 3) denticuladas; e 4) não

denticuladas, sem sétulas. As “microtrichs” são representadas por dois tipos: 1) estruturas triangulares de aproximadamente 2 µm; e 2) pequena cerda única inserida em um alvéolo na cutícula, com aproximadamente 10 µm.

Com base no esquema de Thomas (1970), Farmer (1974) propôs o sistema de classificação mais simples. Por meio de análises em microscópio eletrônico de varredura (MEV) e óptico ele analisou as cerdas do aparelho bucal e pereópodos do lagostim *Nephrops norvegicus* (Linnaeus, 1758). As cerdas estudadas foram classificadas em três tipos básicos: simples, emplumadas (paposas e plumosas) e serrilhadas. O autor descreveu as cerdas simples por possuírem haste lisa, sem sinais de serrilhas (denticulos) ou sétulas. As cerdas emplumadas possuem haste lisa, com numerosas sétulas inseridas. Estas cerdas são subdivididas em dois grupos: as plumosas, em que as sétulas formam duas fileiras, uma ao longo de cada lado da haste da cerda, e as paposas, em que as sétulas surgem em todos os lados da haste. As cerdas serrilhadas são caracterizadas por possuir uma fileira de denticulos ao longo de cada lado da haste. Cerdas plumodenticuladas (com sétulas e denticulos) não foram encontradas. Segundo o autor as diferenças dentro destes tipos de cerdas estariam relacionadas a variações no número, distribuição e orientação das sétulas ou denticulos e / ou a forma e proporções gerais da haste da cerda.

O mais complexo de todos os sistemas é o proposto por Drach & Jacques (1977). Quase todos os aspectos da morfologia das cerdas foram considerados, incluindo modo de articulação, comprimento relativo da cerda, diâmetro do canal interno, presença ou ausência de septo, perfuração do septo, presença ou ausência de um poro terminal, o tipo de características de relevo da superfície da haste da cerda, e o tipo/ arranjo de protuberâncias inseridas na haste. Os autores indicam que cerca de 15 tipos amplamente variados de cerdas são encontrados em decápodes (Drach & Jacques, 1977).

Posteriormente, Pohle & Telford (1981) realizaram um exame detalhado das cerdas dos estágios larvais do caranguejo *Dissodactylus crinitichelis* Moreira, 1901. Por meio de análises em MEV os autores observaram mais de 30 tipos de cerdas, que foram categorizados com base nos esquemas de Thomas (1970) e Drach & Jacques (1977). Mais recente, Garm & Watling (2013) realizaram uma revisão geral da literatura e sugeriram que, com base nos caracteres morfológicos externos, a grande maioria das cerdas dos crustáceos poderia ser subdividida em sete tipos: plumosa, paposa, serrilhada, simples, paposerrilhada, composta e cuspidada.

Assim como sua morfologia externa, as cerdas possuem uma grande variedade de funções, que se enquadram em dois grupos principais: sensoriais e mecânicas (Garm, 2004b). Nos crustáceos, há evidências experimentais de que as cerdas sejam quimiossensoriais

(olfativas e gustativas) e mecanossensoriais (sensíveis ao tato e à vibração) e existem também indicações de termo e osmosensibilidade (Garm & Watling, 2013). Por conseguinte, as cerdas estão associadas a várias funções como alimentação (Coelho & Rodrigues, 2001; Garm, 2004b), limpeza (Alexander et al., 1980; Bauer, 1981; Wortham & Lavelle, 2016), locomoção (Boudrias, 2002), trocas gasosas (Thomas, 1970), reprodução (Bauer, 2013) e decoração (Wicksten, 1980; Guinot & Wicksten, 2015).

Os trabalhos de categorização de tipos de cerdas pouco podem acrescentar sobre a função das cerdas. Dados morfológicos e comportamentais, associados a análises histológicas e ultraestruturais são as maneiras mais adequadas para se compreender a fisiologia destas estruturas (Pohle & Telford, 1981; Garm & Watling, 2013). Contudo, a morfologia e a localização das cerdas podem fornecer importantes informações para a inferência de possíveis funções (Pohle & Telford, 1981). Thomas (1979) observou que as cerdas de *A. pallipes* teriam um padrão de distribuição, em que tipos particulares de cerdas estão presentes apenas em áreas específicas do corpo, e certos tipos são sempre encontrados juntos, sugerindo que estas relações podem estar vinculadas às funções corporais.

Acredita-se que as cerdas hamato (em forma de gancho, com ponta arredonda e lisa), paposa e plumodenticulada presentes nos primeiros estágios de *A. pallipes* estejam associadas as trocas gasosas do animal (Thomas, 1970). A maioria das cerdas nas superfícies internas do aparelho bucal são fortes e geralmente não emplumadas, o que sugere que elas são usadas principalmente para segurar o alimento (Farmer, 1974). As cerdas plumosas muitas vezes se entrelaçam por meio das sétulas, formando uma paliçada. Tais cerdas não tem poros e presumivelmente não desempenham função sensorial, seu arranjo estrutural sugere uma função de triagem (Pohle & Telford, 1981). Em contrapartida, as cerdas serrilhadas encontradas nos pereópodos de *D. crinitichelis*, possuem o ápice e poro voltados em direção ao substrato, o que implica em uma função quimiossensorial (Pohle & Telford, 1981). Grande quantidade de cerdas paposas foram observadas ao longo das articulações do primeiro pereópodo de *Libinia dubia* H. Milne Edwards, 1834, indicando que tais cerdas poderiam auxiliar na manutenção das articulações livres de detritos (Wortham et al., 2014). As cerdas paposas presentes em muitas das peças bucais podem também ser usadas como escovas para remover partículas acumuladas de alimento e lama (Farmer, 1974). Muitas são as associações que podem ser estabelecidas a respeito das possíveis funções das cerdas, que podem ser uma ou muitas. As cerdas plumodenticuladas, por exemplo, possuem sétulas que podem atuar como uma rede ou escova, dependendo do comprimento e densidade. Os dentículos, dependendo do tamanho e forma, podem ser usados para limpar, agarrar, transferir ou quebrar alimentos (Pohle & Telford, 1981).

Toda essa variação estrutural e funcional apresentada pelas cerdas contém, sem dúvida, uma grande quantidade de informações sobre a função dos apêndices dos crustáceos e sobre a filogenia do grupo (Garm, 2004a). Apesar de serem um caráter homólogo plesiomórfico (presença de cerdas) em todos os artrópodes, sua morfologia extremamente variada é amplamente utilizada para diferenciar espécies e até mesmo estágios larvais em todos os grupos. Apesar disso, os critérios utilizados com mais frequência são a contagem e as posições das cerdas, com pouca consideração à sua morfologia e praticamente nenhuma implicação funcional (Pohle & Telford, 1981; Garm, 2004b). É nítido o importante papel das cerdas na vida dos crustáceos, porém, nenhuma menção às cerdas, sua diversidade ou função é feita na maioria dos estudos que tratam de grupos específicos (Thomas, 1970; Watling, 1989). Ademais, a maioria dos estudos que abordam a descrição das cerdas dos crustáceos é restrito aos mecanismos de alimentação e limpeza (e.g. Schembri, 1982; Woods, 1995; Coelho & Rodrigues, 2001; Garm, 2004b; Belanger et al., 2008; Matsuoka et al., 2011; Ferreira & Tavares, 2018).

Como todo sistema proposto, as classificações de cerdas sofrem da dificuldade de enquadrar todas as variações observadas (Thomas, 1970; Fish, 1972; Farmer, 1974; Drach & Jacques, 1977; Pohle & Telford, 1981; Watling, 1989; Garm & Watling, 2013). Não há um sistema padrão capaz de identificar toda a diversidade das cerdas nos diferentes grupos de Crustacea, até mesmo em Brachyura. Tais esquemas são frequentemente baseados em uma ou algumas espécies estreitamente relacionadas e fazem uso de muitos detalhes estruturais, muitos dos quais de difícil identificação, impossibilitando sua caracterização (Garm & Watling, 2013). Em contrapartida, um esquema de classificação muito simples não permite a categorização de cerdas morfologicamente distintas. O que justifica a grande dificuldade na identificação, descrição e comparação dos tipos de cerdas entre os diferentes grupos. A maior parte destes problemas podem ser resolvidos sem a proposição de esquemas que incluam diferentes grupos, mas com o estudo detalhado de diferentes espécies dentro de cada grupo. Desta forma, o conhecimento detalhado da morfologia das cerdas se faz necessário para uma melhor compreensão da diversidade e função de tais estruturas, (Pohle & Telford, 1981), especialmente em Majoidea, grupo alvo do presente trabalho.

A superfamília Majoidea é o maior grupo de Brachyura, com seis famílias e aproximadamente 1.000 espécies (Davie et al., 2015), sendo composta, em sua maioria, por caranguejos de pequeno-médio porte, que são importantes componentes das comunidades de recifes de corais (Garth, 1984). Seus membros são popularmente chamados de “caranguejos-aranha” ou “caranguejos decoradores” e são os únicos braquiúros conhecidos por apresentar comportamento decorativo realizado por meio das cerdas em gancho (Hultgren & Stachowicz,

2009; Guinot & Wicksten, 2015). Contudo, pouco é conhecido a respeito da diversidade e morfologia das cerdas dos majóideos, poucas espécies foram estudadas em detalhe, com microscopia eletrônica de varredura para determinar seus tipos de cerdas e/ou a possível função de tais estruturas na fixação de diferentes materiais decorativos (Guinot & Wicksten, 2015).

Objetivos gerais e organização do estudo

Visando contribuir para com o conhecimento da diversidade, estrutura e função das cerdas dos Brachyura, especialmente dos Majoidea, o presente estudo teve por objetivo principal identificar e descrever detalhadamente a diversidade das cerdas encontradas sobre a carapaça, pereópodos, pléon, esterno e pleópodos de seis espécies da superfamília Majoidea Samouelle, 1819, representantes de quatro famílias, sendo estas: *Apiomithrax violaceus* (A. Milne-Edwards, 1867) (Epialtidae); *Collodes rostratus* A. Milne-Edwards, 1879 e *Inachoides forceps* A. Milne-Edwards, 1879 (Inachoididae); *Omalacantha bicornuta* (Latreille, 1825) e *Pitho lherminieri* (Desbonne in Desbonne & Schramm, 1867) (Mithracidae); e *Podochela brasiliensis* Coelho, 1972 (Inachidae). Tais estruturas foram analisadas por meio de Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV). Além disso foi estudado o mecanismo de fixação dos ovos às cerdas dos pleópodos por meio de análise histológica.

Diferentes áreas do exoesqueleto dos caranguejos foram analisadas com a finalidade de compreender quais cerdas são especializadas em diferentes funções, tais como decoração e reprodução. Buscamos desta forma, traçar correlações sobre a morfologia das cerdas e o papel desempenhado por elas, de acordo com a estrutura em que cada tipo está localizado. A superfamília Majoidea em questão, foi escolhida em virtude de ser um dos únicos grupos de Decapoda cujas espécies apresentam hábito decorativo promovido por cerdas.

Para melhor explanação do conteúdo, a tese foi organizada em dois capítulos. No primeiro capítulo descrevemos a diversidade das cerdas presentes sobre a carapaça e pereópodos de seis espécies de caranguejos Majoidea, assim como, inferimos possíveis funções para estas estruturas de acordo com sua posição e o comportamento decorativo de cada espécie. No segundo capítulo descrevemos as cerdas presentes no pléon, cavidade esterno-pleonal e pleópodos, além da morfologia geral deste apêndice nas fêmeas ovígeras e não ovígeras. A função das cerdas no mecanismo de incubação dos ovos é explorada, bem como, detalhes do processo de fixação dos mesmos às cerdas dos pleópodos.

REFERÊNCIAS

- Alexander, C.G., Hindley, J.P.R., Jones, S.G. 1980. Structure and function of the third maxillipeds of the banana prawn *Penaeus merguensis*. *Marine Biology*, 58: 245–249.
- Bauer, R.T. 1981. Grooming behavior and morphology in the decapod crustacea. *Journal of Crustacean Biology*, 1(2): 153–173.
- Bauer, R.T. 2013. Adaptive modification of appendages for grooming (cleaning; antifouling) and reproduction in the Crustacea. In: Functional Morphology and Diversity (eds L. Watling and M. Thiel) pp. 337–375. New York, Oxford University Press.
- Belanger, R., Ren, X., McDowell, K., Chang, S., Moore, P., Zielinski, B. 2008. Sensory setae on the major chelae of male crayfish, *Orconectes rusticus* (Decapoda: Astacidae) – impact of reproductive state on function and distribution. *Journal of Crustacean Biology*, 28(1): 27–36.
- Boudrias, M.A. 2002. Are pleopods just “more legs”? The functional morphology of swimming limbs in *Eurythenes gryllus* (Amphipoda). *Journal of Crustacean Biology*, 22(3): 581–594.
- Coelho, V.R., Rodrigues, S.A. 2001. Setal diversity, trophic modes and functional morphology of feeding appendages of two callinassid shrimps, *Callichirus major* and *Sergio mirim* (Decapoda: Thalassinidea: Callinassidae). *Journal of Natural History*, 35(10): 1447–1483.
- Davie, P.J.F., Guinot, D., NG, P.K.L. 2015. Anatomy and functional morphology of Brachyura. In: Treatise on Zoology - Anatomy, Taxonomy, Biology. The Crustacea 9C (71-2) Decapoda: Brachyura (part 1) (eds P. Castro, P.J.F. Davie, D. Guinot, F.R.J. Schram, C. Vaupel Klein) pp. 11-163. Leiden - NL, Brill.
- Drach, P., Jacques, F. 1977. Systeme setifere des crustaces decapodes. Principes d'une classification generate. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 284: 1995–1998.
- Farmer, A.S. 1974. The functional morphology of the mouthparts and pereopods of *Nephrops norvegicus* (L.) (Decapoda: Nephropidae). *Journal of Natural History*, 8(2): 121–142.
- Ferreira, L.A.Z., Tavares, M. 2018. Chaetotaxy and setal diversity of grooming legs in species of porcelain crabs (Crustacea: Anomura: Porcellanidae). *Papéis Avulsos em Zoologia*, 58: e20185808.

- Fish, S. 1972. The setae of *Eurydice pulchra* (Crustacea: Isopoda). *Journal of Zoology, London*, 166: 163–177.
- Garm, A. 2004a. Revising the definition of the crustacean seta and setal classification systems based on examinations of the mouthpart setae of seven species of decapods. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 142: 233–252.
- Garm, A. 2004b. Mechanical functions of setae from the mouth apparatus of seven species of decapod crustaceans. *Journal of Morphology*, 260: 85–100.
- Garm, A., Watling, L. 2013. The crustacean integument: setae, setules, and other ornamentation. In *Functional Morphology and Diversity* (eds L. Watling, M. Thiel) pp. 167–198. Oxford - UK, Oxford University Press.
- Garth, J.S. 1984. Brachyuran decapod crustaceans of coral reef communities of the Seychelles and Amirante Islands. In: *Biogeography and Ecology of the Seychelles Islands* (ed D.R Stoddart) pp. 103–122. The Hague, Netherlands, Dr. W. Junk Publishers.
- Guinot, D., Wicksten, M.K. 2015. Camouflage: carrying behaviour, decoration behaviour, and other modalities of concealment in Brachyuran. In: *Treatise on Zoology - Anatomy, Taxonomy, Biology. The Crustacea 9C (71-11) Decapoda: Brachyura (part 1)* (eds P. Castro, P.J.F. Davie, D. Guinot, F.R.J. Schram, C. von Vaupel Klein) pp. 583–638. Leiden, Brill.
- Hadley, N.F. 1986. The arthropod cuticle. *Scientific American*, 255: 104–112.
- Hultgren, K.M., Stachowicz, J.J. 2009. Evolution of decoration in majoid crabs: A comparative phylogenetic analysis of the role of body size and alternative defensive strategies. *American Naturalist*, 173: 566–578.
- Jacques, F. 1981. Système sétifère des maxillipèdes de *Squilla mantis* (Crustacea, Stomatopoda): morphologie fonctionnelle. *Zoomorphology*, 98: 233–239.
- Jacques, F. 1989. The setal system of crustaceans: types of setae, groupings, and functional morphology. In *Functional Morphology of Feeding and Grooming in Crustacea* (eds B.E. Felgenhauer, L. Watling, A.B. Thistle) pp. 1–13. Rotterdam - NL, CRC Press / Balkema.
- Matsuoka, T., Suzuki, H., Archdale, M.V. 2011. Setae for gill-cleaning of six species of Japanese sentinel crabs (*Macrophthalmus*). *Journal of Crustacean Biology*, 31(4): 598–605.
- Pohle, G., Telford, M. 1981. Morphology and classification of decapod crustacean larval setae: a scanning electron microscope study of *Dissodactylus crinitichelis* Moreira, 1901 (Brachyura: Pinnotheridae). *Bulletin of Marine Science*, 31(3): 736–752.

- Schembri, P.J. 1982. Functional morphology of the mouthparts and associated structures of *Pagurus rubricatus* (Crustacea: Decapoda: Anomura) with special reference to feeding and grooming. *Zoomorphology*, 101: 17–38.
- Thomas, W.J. 1970. The setae of *Austropotamobius pallipes* (Crustacea: Astacidae). *Journal of Zoology, London*, 160: 91–142.
- Thomas, W.J. 1979. Setal relationships and their significance in *A.pallipes*¹. *Experientia*, 35: 1309–1311.
- Watling, L. 1989. A classification system for crustacean setae based on the homology concept. In *Functional Morphology of Feeding and Grooming in Crustacea* (eds B.E. Felgenhauer, L. Watling, A.B. Thistle) pp. 15–26. Rotterdam - NL, CRC Press / Balkema.
- Wicksten, M.K. 1980. Decorator Crabs. *Scientific American*, 242(2): 146–157.
- Woods, C.M.C. 1995. Functional morphology of the foregut of the spider crab *Notomithrax ursus* (Brachyura: Majidae). *Journal of Crustacean Biology*, 15(2): 220–227.
- Wortham, J.L., LaVelle, A.D. 2016. Setal morphology of grooming appendages in the spider crab, *Libinia dubia*. *Journal of Morphology*, 277: 1045–1061.
- Wortham, J.L., Van Maurik, L.N., Price, W.W. 2014. Setal morphology of the grooming appendages of *Macrobrachium rosenbergii* (Crustacea: Decapoda: Caridea: Palaemonidae) and review of decapod setal classification. *Journal of Morphology*, 275(6): 634–649.