

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 dentículos (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 dentículos (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 dentículos (De). C, vista geral da cerda, com detalhe dos dentículos. 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 dentículos (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 dentículos (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 *Collodes rostratus* A. Milne-Edwards, 1879, com detalhe das cerdas, note as sétulas delgadas. B, cerdas paposas inseridas na borda do pléon de *Apiomithrax violaceus* (A. Milne-Edwards, 1867). C, cerdas paposas da borda do pléon de *Inachoides forceps* A. Milne-Edwards, 1879. D, cerdas paposas inseridas na borda do pléon de *Pitho lherminieri* (Desbonne & Schramm, 1867). E, cerdas paposas inseridas na borda do pléon de *Podocheila brasiliensis* Coelho, 1972. F, cerdas paposas da borda da cavidade esterno-pleonal de *Apiomithrax violaceus*, com detalhe da cerda, note a grande quantidade de detritos presos as sétulas das cerdas.

Figura 2. A-D, Pleópodo 3 de fêmeas adultas não ovígeras de *Apiomithrax violaceus* (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.....

Figura 3. A-E, Pleópodos de fêmeas adultas ovígeras vistos em Microscopia Eletrônica de Varredura. A, pleópodo de *Omalacantha bicornuta* (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 *Collodes rostratus* 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.

CAPÍTULO 1

Morfologia das cerdas da carapaça e pereópodos de seis espécies de Majoidea (Samouelle, 1819) e seu papel na decoração

RESUMO

No presente estudo, por meio de análises em Microscópio Eletrônico de Varredura (MEV), descrevemos em detalhe a morfologia das cerdas presentes sobre a carapaça e pereópodos de seis espécies de Majoidea com variados níveis de comportamento decorativo, viz. *Apiomithrax violaceus*, *Collodes rostratus*, *Inachoides forceps*, *Omalacantha bicornuta*, *Pitho lherminieri* e *Podochela brasiliensis*. Uma grande diversidade de tipos de cerdas foi encontrada, com diferentes variações morfológicas de tipos de cerdas já conhecidos (e.g. cerda em gancho, simples, paposa e serrilhada) e cinco novos tipos de cerdas até então não relatados na literatura. A diversidade de cerdas parece não interferir no comportamento decorativo de cada espécie, *A. violaceus*, por exemplo, foi a espécie que apresentou maior número de tipos de cerdas (oito), e é uma espécie que se decora tanto quanto *O. bicornuta*, que possui três tipos apenas. Acreditamos que cada morfotipo de cerda esteja adaptado para anexar diferentes materiais decorativos, e desta forma, o comportamento decorativo de cada espécie estaria mais relacionado com os tipos de cerdas em si e não com a sua variedade. Apesar deste não ser um estudo ecológico ou quantitativo sobre a decoração, com base em informações sobre habitat e comportamento decorativo das espécies são feitas inferências sobre a possível função dos diferentes tipos de cerdas com base na sua morfologia, quantidade e distribuição.

Palavras-chave: Cerdas. Decoração. Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV). Quetotaxia.

1. Introdução

A camuflagem é uma adaptação natural, difundida em diferentes táxons, em que presas e predadores adotaram técnicas de ocultação a fim de aumentar seu sucesso de sobrevivência (Stevens & Merilaita, 2009; Skelhorn & Rowe, 2016). A crípse visual abrange todas as características do animal que reduzem o seu risco de ser detectado e inclui traços comportamentais e/ou aparência física (Stevens & Merilaita, 2009). Em braquiúros, a crípse inclui correspondência de fundo e cor disruptiva. O mimetismo, em que o animal se parece com um organismo distinto é outra forma de ocultação, por assemelhar-se a algo "desinteressante" ou objeto inanimado, agindo contra o reconhecimento ao invés da detecção. Os braquiúros também podem exibir cores e sinais de aviso (aposematismo) (Guinot & Wicksten, 2015).

A decoração é um mecanismo de camuflagem que se refere a quaisquer adaptações comportamentais e / ou morfológicas que facilitem o acúmulo e retenção de material do ambiente na superfície externa de um organismo (Ruxton & Stevens, 2015). Tal comportamento pode ser observado nas famílias Dromiidae De Haan, 1833 [in De Haan, 1833-1850], Dorippidae MacLeay, 1838, Homolidae De Haan, 1839 [in De Haan, 1833-1850], Cyclodorippidae Ortmann, 1892 e na superfamília Majoidea Samouelle, 1819 (Wicksten, 1980; 1983; Hultgren & Stachowicz, 2009). Nas quatro primeiras famílias é relatado o comportamento de “carrying”, em que o quinto e às vezes também o quarto par de pereópodos são usados para levantar um objeto sobre a face dorsal da parte posterior da carapaça. Estes caranguejos carregam conchas, pedaços de esponjas, tunicados, algas, galhos de gorgônias ou lascas de rochas (Wicksten, 1986). Já os caranguejos da superfamília Majoidea anexam materiais do ambiente a cerdas em forma de gancho, que estão amplamente distribuídas por todo exoesqueleto, e garantem a retenção dos itens decorativos (Wicksten, 1976; 1980; Guinot & Wicksten, 2015).

Apesar de vários estudos indicarem o uso de cerdas na fixação/retenção de materiais na carapaça (ver Wicksten, 1980; Fuseya et al. 2001; Berke & Woodin, 2009; Hultgren & Stachowicz, 2009; Salazar & Brooks, 2012), pouco se sabe a respeito da atuação dos outros tipos de cerdas dos caranguejos majóideos nos mecanismos de camuflagem por decoração. Para este grupo, a maioria dos trabalhos restringem-se ao estudo das características comportamentais e filogenéticas da decoração, com poucas ou nenhuma inferência sobre a diversidade ou papel das cerdas em tal comportamento (e.g. Martinelli et al., 2006; Sallam et al., 2007; Hultgren & Stachowicz, 2009 e 2011; Brooker et al., 2017).

Majoidea é uma superfamília composta por cerca de 200 gêneros e 1000 espécies (Ng et al., 2008; Davie et al., 2015), com demonstração de algum comportamento decorativo em aproximadamente 75% de seus representantes (Hultgren & Stachowicz, 2009). Contudo, apesar da alta prevalência de espécies com tal comportamento, praticamente nada se conhece a respeito deste mecanismo, visto as poucas espécies estudadas em relação ao número de representantes desta superfamília (Martinelli et al., 2006; Berke & Woodin, 2009; Hultgren & Stachowicz, 2011). Ademais, sabe-se pouco até mesmo sobre quais as espécies que possuem este hábito, já que o comportamento decorativo pode variar entre as localidades, sexo, e até nas fases da vida do animal (Stachowicz & Hay, 2000; Berke & Woodin, 2009; Hein & Jacobs, 2016), o que muitas vezes exige um conhecimento mais aprofundado das espécies para detectar estas características.

O conhecimento sobre o comportamento decorativo dos majóideos é limitado a ocorrência das cerdas em gancho, característica sinapomórfica dessa superfamília (Hultgren & Stachowicz 2009; Guinot & Wicksten, 2015). Tais cerdas são basicamente caracterizadas por uma haste com curvatura distal, gradualmente afiladas em direção ao ápice (Wicksten, 1976; Fuseya et al., 2001; Salazar & Brooks, 2012). Apresentam estrias (anéis) na metade proximal da haste e um sulco ao longo da linha média interna (Wicksten, 1976; Fuseya et al., 2001), com dentículos majoritariamente encontrados na face interna da curva (Wicksten, 1976; Fuseya et al., 2001; Salazar & Brooks, 2012), sem um poro apical e com articulação infracuticular (Salazar & Brooks, 2012). As cerdas em gancho estão presentes no rosto, algumas regiões da carapaça e pereópodos dos caranguejos-aranha, que com o auxílio dos quelípodos, manuseiam as peças decorativas e as fixam nestas cerdas (Wicksten, 1980; Wortham & Jedlicka, 2019). Diferentes materiais são utilizados como elementos decorativos pelos majóideos, como esponjas, ascídias, algas e detritos (Wicksten, 1980; Martinelli et al., 2006; Sallam et al., 2007; Brooker et al., 2017). Outros componentes como vermes tubulares, cracas e bivalves, quando em fase larval, podem se acomodar sobre o exoesqueleto destes animais, onde permanecem durante grande parte do seu ciclo de vida (Sallam et al., 2007).

As cerdas da carapaça e pereópodos de caranguejos majóideos foram analisadas por alguns autores e um número considerável de tipos de cerdas foi descrito (ver Fuseya et al., 2001; Szebeni & Hartnoll, 2005; Berke & Woodin, 2009; Salazar & Brooks, 2012; Wortham & LaVelle, 2016). Na análise da estrutura e distribuição das cerdas da carapaça de oito caranguejos-aranha-britânicos, viz. *Hyas coarctatus* Leach, 1815, *Inachus dorsettensis* (Pennant, 1777), *Inachus phalangium* (Fabricius, 1775), *Inachus leptochirus* Leach, 1817, *Achaeus cranchii* Leach, 1817, *Macropodia rostrata* (Linnaeus, 1761), *Macropodia tenuirostris* (Leach, 1814) e *Eurynome aspera* (Pennant, 1777), 25 tipos de cerdas foram

observados. Os quais foram categorizados em três formas básicas: curvadas, dobradas/inclinadas e retas (Szebeni & Hartnoll, 2005). Em *Omalacantha bicornuta* (Latreille, 1825) um total de 11 tipos foram encontrados: cerdas em gancho, paposa, “connate”, cuspidada, plumosa, simples, plumodenticulada, serrilhada, triserrilhada e dois novos tipos descritos: “peniculate” e “barbed” (Salazar & Brooks, 2012). Sobre a carapaça de *Pugettia quadridens* (De Haan, 1837) foram encontradas cerdas em gancho dispostas em fileiras duplas nas bordas da região proximal do rostro, na região orbital, e na borda anterolateral da região mesobranquial da carapaça; além de cerdas simples dispostas nas regiões gástrica, mesobranquial e intestinal (Fuseya et al., 2001).

Ainda que diferentes tipos de cerdas sejam relatados sobre a carapaça dos majóideos, o mecanismo decorativo destas espécies ainda é atribuído apenas às cerdas em gancho (Hultgren & Stachowicz 2009; Guinot & Wicksten, 2015). Por conseguinte, a fim de contribuir para com o conhecimento das cerdas presentes nas espécies de hábito decorativo, assim como, compreender a diversidade, estrutura e funcionamento das mesmas, no presente estudo, analisamos fragmentos da carapaça e pereópodos de seis espécies de Majoidea, que apresentam comportamento decorativo, viz. *Apiomithrax violaceus* (A. Milne-Edwards, 1867), *Collodes rostratus* A. Milne-Edwards, 1879, *Inachoides forceps* A. Milne-Edwards, 1879, *Omalacantha bicornuta* (Latreille, 1825), *Pitho lherminieri* (Desbonne in Desbonne & Schramm, 1867) e *Podocheila brasiliensis* Coelho, 1972.

2. Objetivos

- Com a utilização de Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) descrever a morfologia das cerdas encontradas sobre a carapaça dos seguintes majóideos: *Apiomithrax violaceus* (A. Milne-Edwards, 1867), *Collodes rostratus* A. Milne-Edwards, 1879, *Inachoides forceps* A. Milne-Edwards, 1879, *Omalacantha bicornuta* (Latreille, 1825), *Pitho lherminieri* (Desbonne in Desbonne & Schramm, 1867) e *Podocheila brasiliensis* Coelho, 1972.
- Descrever os tipos de cerdas encontrados sobre os pereópodos das espécies de *C. rostratus* e *P. lherminieri*.
- Com base na morfologia e posição das cerdas, inferir a possível função de cada tipo de cerda e relacionar com o comportamento decorativo das espécies.
- Investigar a possível participação de outros tipos de cerdas, além das em gancho, na fixação de material decorativo.
- Analisar histologicamente a anatomia interna das cerdas encontradas sobre a carapaça das espécies de *O. bicornuta*.

3. Material e Métodos

3.1 Espécies estudadas

Os espécimes analisados de *Apiomithrax violaceus*, *Collodes rostratus*, *Inachoides forceps*, *Omalacantha bicornuta*, *Pitho lherminieri* e *Podochela brasiliensis* são provenientes da Coleção Zoológica do Laboratório de Sistemática Zoológica (LSZ) da Universidade Estadual Paulista – UNESP, Botucatu (SP). Material complementar da coleção do Grupo de Estudos em Biologia, Ecologia e Cultura de Crustáceos (NEBECC), da Universidade Estadual Paulista – UNESP, Botucatu (SP) também foi obtido a partir de doações. Tais espécies foram majoritariamente coletadas no litoral norte de São Paulo. Alguns espécimes de *P. brasiliensis* e *O. bicornuta* são oriundos do litoral da Bahia.

Os indivíduos foram identificados, fotografados e dissecados em estereomicroscópio para retirada de fragmentos das diferentes regiões da carapaça e pereópodos. Foram retirados dois fragmentos de cada área, sendo as seguintes regiões analisadas: ocular, frontal, epigástrica e branquial, incluindo os espinhos. Os espécimes de menor tamanho foram analisados inteiros em Microscópio Eletrônico de Varredura.

3.2 Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV)

Os fragmentos da carapaça destinados à Microscopia Eletrônica de Varredura foram submetidos ao seguinte protocolo: desidratação em sequência crescente de soluções de álcool 30-100% e secagem completa em ponto crítico CPD 020 da Balzers Union, com CO₂ líquido. Posteriormente, as amostras foram aderidas aos *stubs* com fita dupla face e em seguida metalizadas em aparelho MED 010 da Balzers Union, com camada de 10 nm de ouro. Os materiais foram analisados e fotografados no Microscópio Eletrônico de Varredura do Laboratório de Microscopia Eletrônica, UNESP – FCAV – Jaboticabal.

3.3 Análise histológica

Os fragmentos da carapaça foram descalcificados de acordo com Gunthorpe et al. (1990) utilizando 10% de tetra-acetato de etilenodiamina-acético (EDTA) a pH 8,0 por, no mínimo, 48 horas. Após descalcificação, os materiais foram desidratados em soluções de álcool (70-95%), embebidos e incluídos em resina metacrilato (Historesin - Leica®), seguindo rotina histológica. Cortes seriados de 4 a 6µm foram obtidos em micrótomo rotativo. Para a descrição histológica tradicional foram utilizados os corantes Hematoxilina e Eosina segundo Junqueira & Junqueira (1983). As lâminas foram examinadas e fotografadas em microscópio ótico.

Devido a restrição ao uso dos laboratórios por conta da pandemia, apenas as amostras de *Omalacantha bicornuta* foram analisadas. Amostras das demais espécies encontram-se emblocadas.

4. Resultados

Descrevemos aqui a morfologia e distribuição das cerdas presentes sobre a carapaça de seis espécies de Majoidea: *Apiomithrax violaceus*, *Collodes rostratus*, *Inachoides forceps*, *Omalacantha bicornuta*, *Pitho lherminieri* e *Podochela brasiliensis*. Foram também descritas as cerdas encontradas sobre os pereópodos de *C. rostratus* e *P. lherminieri*. No total, 18 indivíduos foram analisados, sendo dois indivíduos de *A. violaceus*, dois de *C. rostratus*, quatro de *I. forceps*, três de *O. bicornuta*, dois de *P. lherminieri* e cinco de *P. brasiliensis*.

Todos os tipos de cerdas foram descritos de maneira organizacional, em que cada tipo foi nomeado de acordo com as iniciais do nome da espécie + numeral. Como referência, foi colocado entre parênteses o nome anteriormente proposto para os tipos de cerdas já descritos na literatura. Desta forma, no total, foram descritos 19 tipos de cerdas encontrados sobre a carapaça, cinco na região orbital e seis nos pereópodos, dos quais, seis tipos correspondem morfologicamente a cerda em gancho típica, quatro são variações da cerda em gancho, três cerdas simples, quatro variações da cerda simples, três cerdas paposas, uma variação da cerda serrilhada, uma variação da cerda setulada, três cerdas coincidentes com as cerdas previamente descritas por outros autores: cerda Id-D, cerda paposa euphorbia-alongada, cerda plumodenticulada tipo C3 e cinco novos tipos de cerdas.

Apiomithrax violaceus (A. Milne-Edwards, 1867) - Figura 1A, B

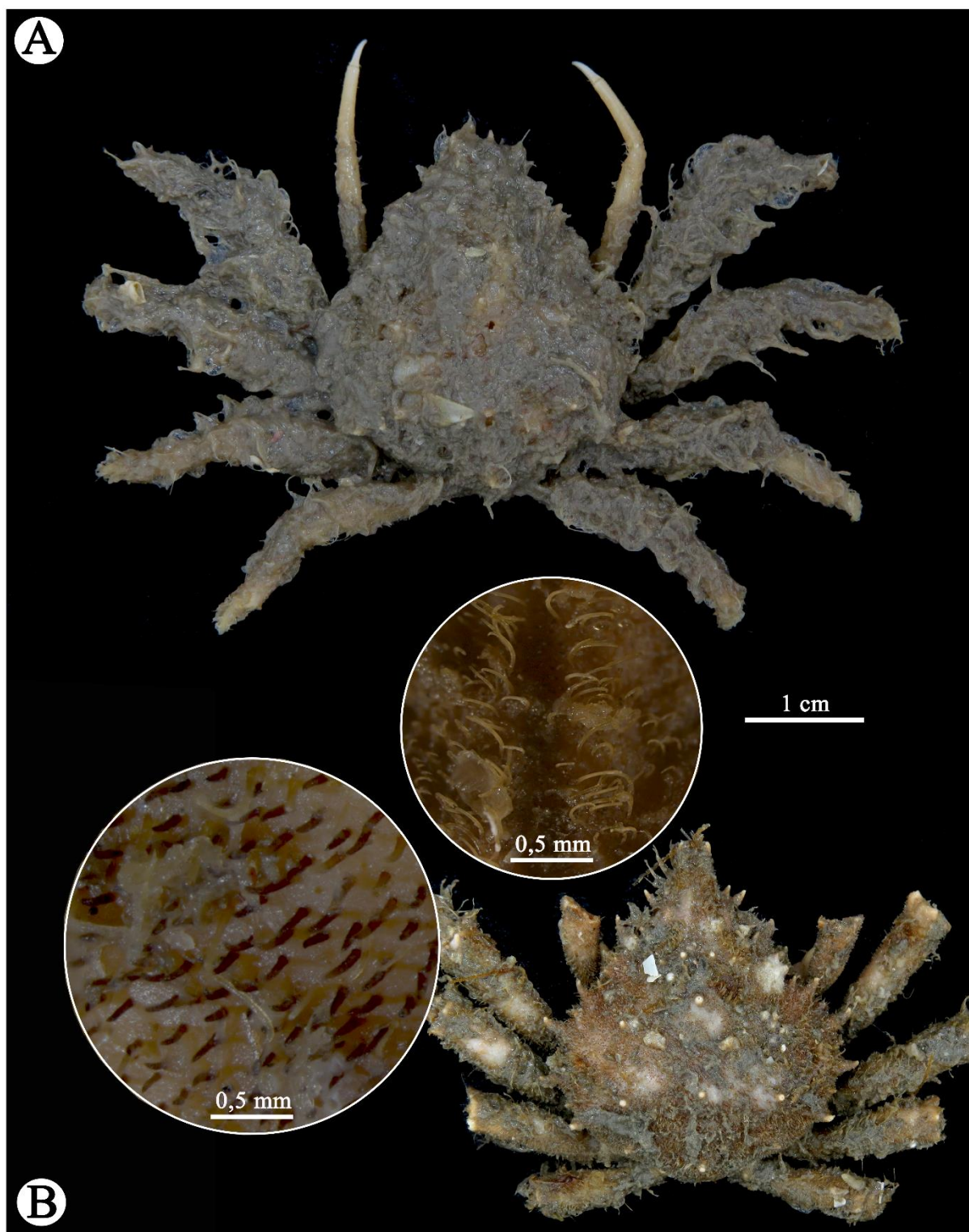


Figura 1. *Apiomithrax violaceus* (A. Milne-Edwards, 1867) mostrando a prevalência de materiais encontrados sobre os espécimes analisados. A, vista dorsal da carapaça e pereópodos com decoração. B, vista dorsal da carapaça e pereópodos com decoração parcialmente removida mecanicamente, com detalhes das cerdas vistas em estereomicroscópio.

Em *A. violaceus* oito tipos de cerdas foram identificados.

Av-1 cerda em gancho: Cerda distribuída por toda carapaça, mais abundante nos espinhos laterais e nas regiões interorbital (Fig. 2A), meta e protobranquiais (Fig. 2B). Haste longa, delgada, com superfície proximal lisa (Fig. 2C). Curvatura pronunciada no terço distal com uma fileira de dentículos na margem interna, terminando em ápice agudo, sem poro (Fig. 2C detalhe).

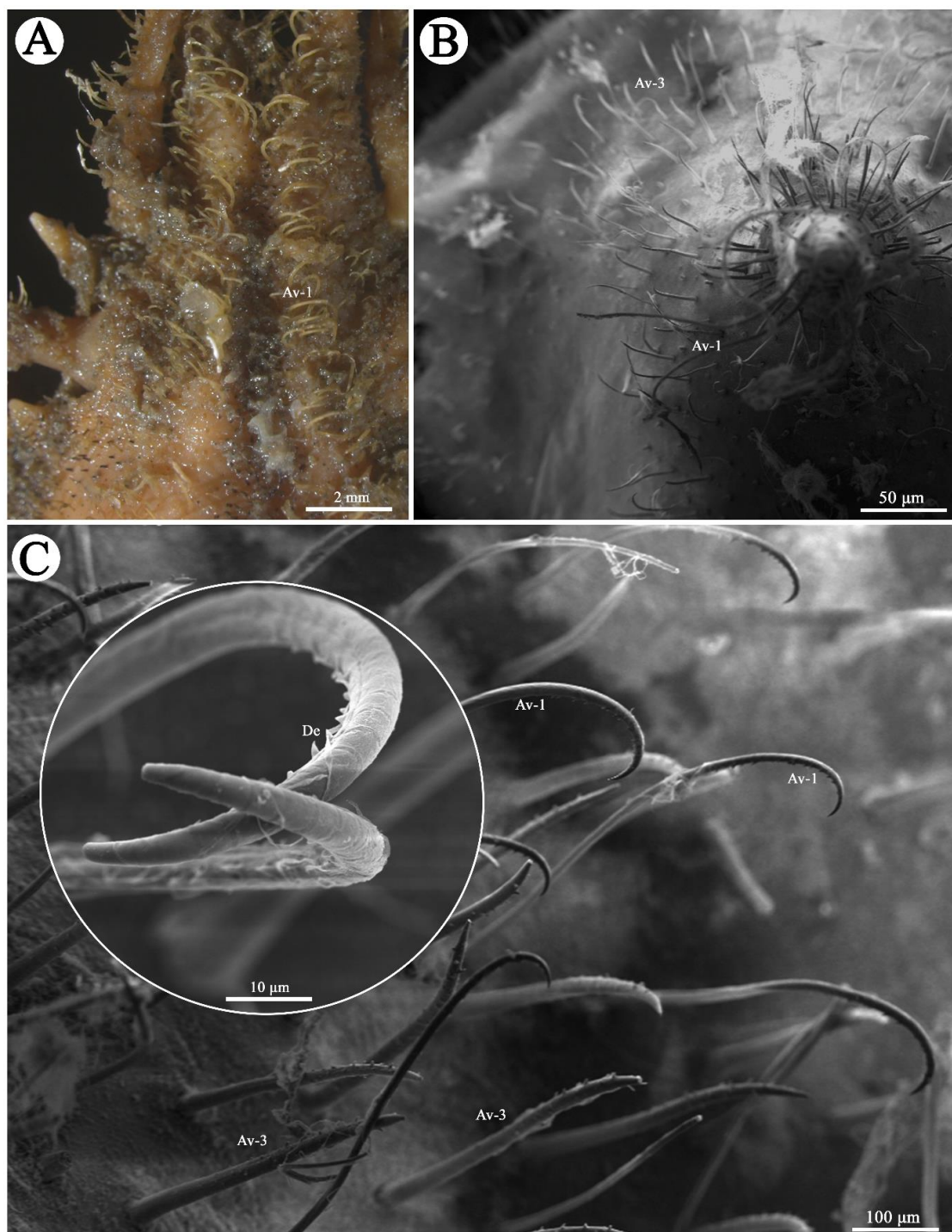


Figura 2. Cerdas Av-1 presentes na carapaça de *Apiomithrax violaceus* (A. Milne-Edwards, 1867). A, vista da região anterior da carapaça e rostrum em estereomicroscópio. B, C, microscopia eletrônica de varredura. B, espinho gástrico com grande quantidade de cerdas. C, região branquial, com detalhe do ápice das cerdas Av-1, mostrando os dentículos (De).

Av-2 variação da cerda em gancho: Cerda distribuída nas regiões centrais da carapaça, aleatoriamente entre as cerdas Av-1 (Fig. 3A). Haste delgada e longa com pronunciada torção na metade distal (Fig. 3A detalhe). Apresenta uma fileira de dentículos que se estendem por toda margem interna da superfície apical, terminando em ápice agudo, sem poro (Fig. 3A detalhe).

Av-3 coincide com cerda Id-D descrita por Szebeni & Hartnoll (2005): Cerda distribuída nas regiões centrais da carapaça, principalmente nas regiões gástricas e branquiais (Fig. 3B). Varia em tamanho, geralmente são menores à medida que se aproximam dos espinhos e mais longas nas regiões centrais da carapaça (Fig. 3C). Robusta, cônica, com base ligeiramente alargada e ápice gradativamente afilado (Fig. 3C detalhe). Dentículos espessos paralelamente circundam a extremidade distal da cerda, exceto o ápice (Fig. 3C detalhe). Não foi possível verificar a existência de poro apical.

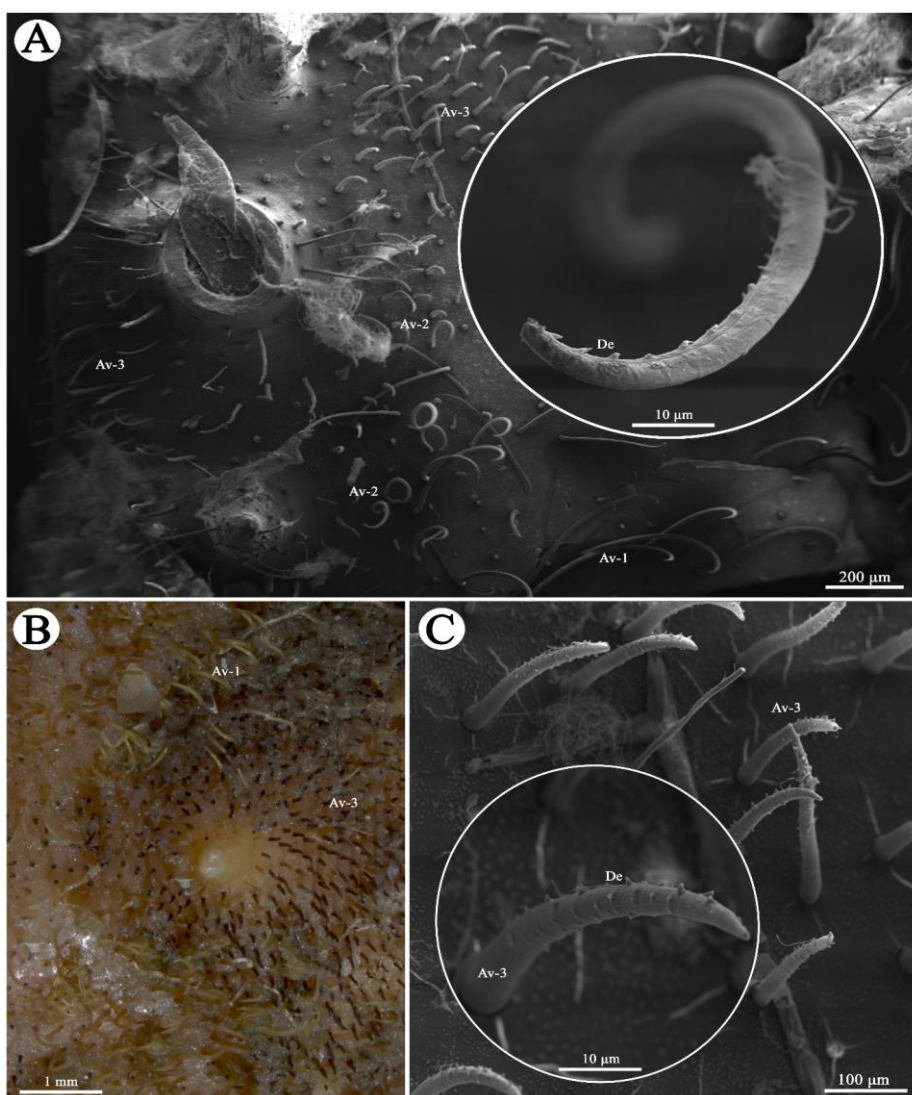


Figura 3. Cerdas Av-2 e Av-3 presentes na carapaça de *Apiomithrax violaceus* (A. Milne-Edwards, 1867). A, distribuição das cerdas Av-2 na região do espinho gástrico, com detalhe da cerda, notar a curvatura do ápice. B, vista da região metagástrica mostrando as cerdas Av-3 vistas em estereomicroscópio. C, vista geral, com detalhe da cerda Av-3 mostrando os dentículos (De).

Av-4 novo tipo de cerda: Cerda densamente distribuída nas regiões laterais da carapaça, margeando toda periferia, exceto a extremidade da borda (Fig. 4A). Apresenta variações de tamanho, com algumas mais delgadas. Robusta, cônica, com base ligeiramente mais alargada e ápice gradativamente afilado, com espinho agudo (Fig. 4B, C). Dentículos robustos inseridos apenas na metade distal, mais longos e delgados na extremidade mesial, diminuindo gradativamente de tamanho conforme se aproximam do ápice (Fig. 4C detalhe). Espinho apical longo e sem dentículos (Fig. 4C). Aparentemente sem poro apical (Fig. 4C).

Av-5 novo tipo de cerda: Cerda distribuída exclusivamente nos espinhos orbitais e laterais da carapaça, pouco numerosa (Fig. 5A). Robusta, alongada, com formato cônico e curvatura basal (Fig. 5B). Dentículos numerosos, longos e delgados paralelamente circundam toda haste da cerda, diminuindo gradativamente em tamanho na margem apical superior (Fig. 5B detalhe). Ápice arredondado, aparentemente desprovido de espinho e poro (Fig. 5B).

Av-6 variação da cerda setulada: Cerda distribuída exclusivamente nos espinhos orbitais e laterais da carapaça, pouco numerosa (Fig. 5A). Longa e delgada, com haste lisa na metade proximal e com sétulas aleatoriamente distribuídas ao longo do segundo terço da haste (Fig. 5C detalhe). Extremidade distal desprovida de sétulas, com gradativo afilamento apical (Fig. 5C). Não foi possível verificar a existência de poro apical.

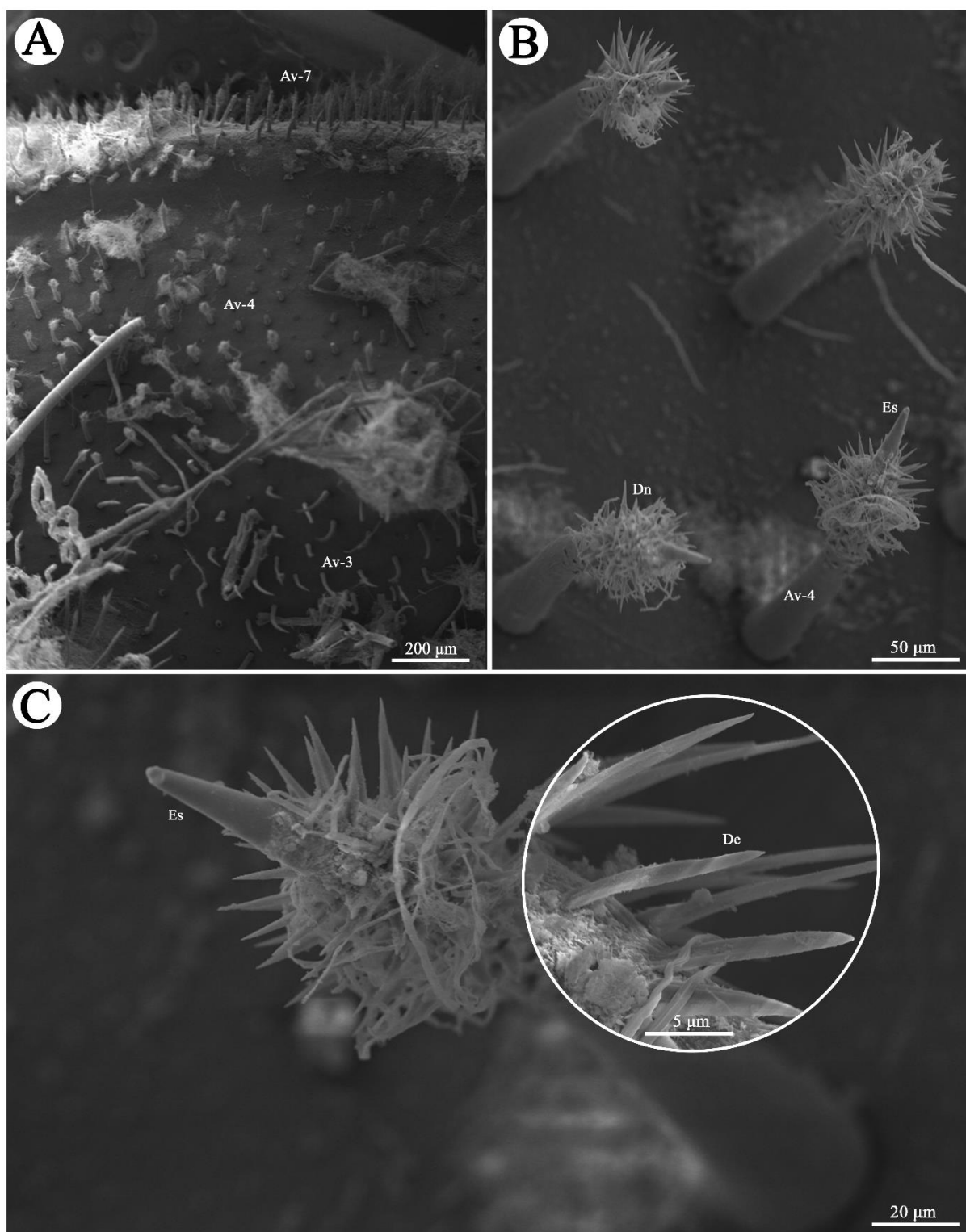


Figura 4. Cerdas Av-4 presentes na carapaça de *Apiomithrax violaceus* (A. Milne-Edwards, 1867). A, vista da região lateral da carapaça mostrando a distribuição dos tipos de cerdas. B, cerdas av-4, note o espinho apical (Es) e os dentículos (De). C, vista geral da cerda, com detalhe dos dentículos.

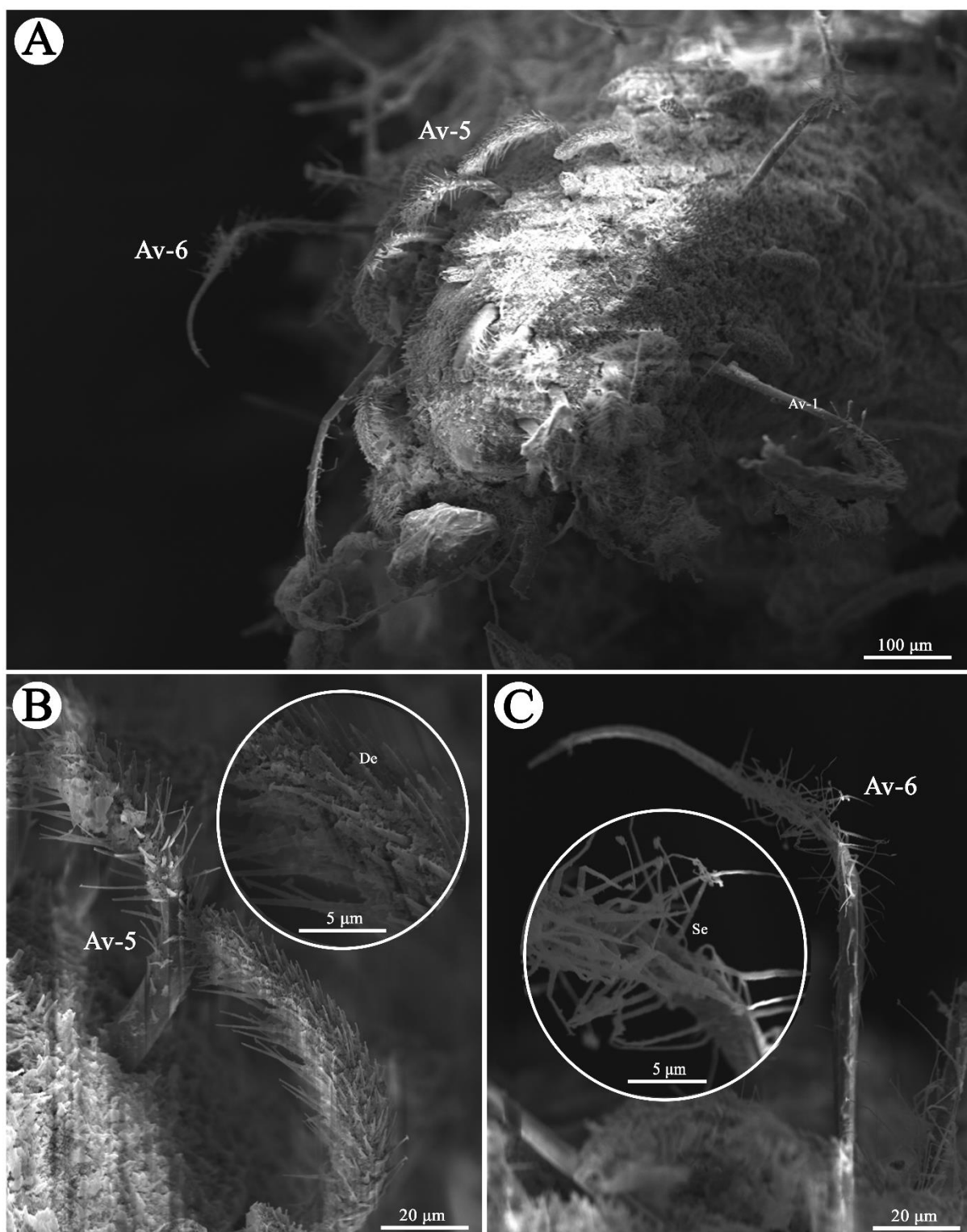


Figura 5. Cerdas Av-5 e Av-6 presentes na carapaça de *Apiomithrax violaceus* (A. Milne-Edwards, 1867). A, vista do espinho localizado na região lateral da carapaça mostrando a distribuição dos tipos de cerdas. B, vista geral da cerda Av-5, com detalhe dos dentículos (De). C, vista geral da cerda Av-6, com detalhe das sétulas (Se).

Av-7 cerda paposa: Cerda distribuída ao longo da borda da carapaça, formando uma cobertura densa que margeia toda a periferia (Fig. 6A). Longa e delgada, apresenta grande quantidade de sétulas por toda haste (Fig. 6B detalhe). Não foi possível verificar detalhes da extremidade apical.

Av-8 novo tipo: Cerda distribuída por toda carapaça, justaposta, formando vilosidades sobre a carapaça (Fig. 6C). Curta, lisa e afilada distalmente (Fig. 6C detalhe). Muito pequena, em comparação com as demais cerdas de *A. violaceus*. Não foi possível verificar a existência de poro apical.

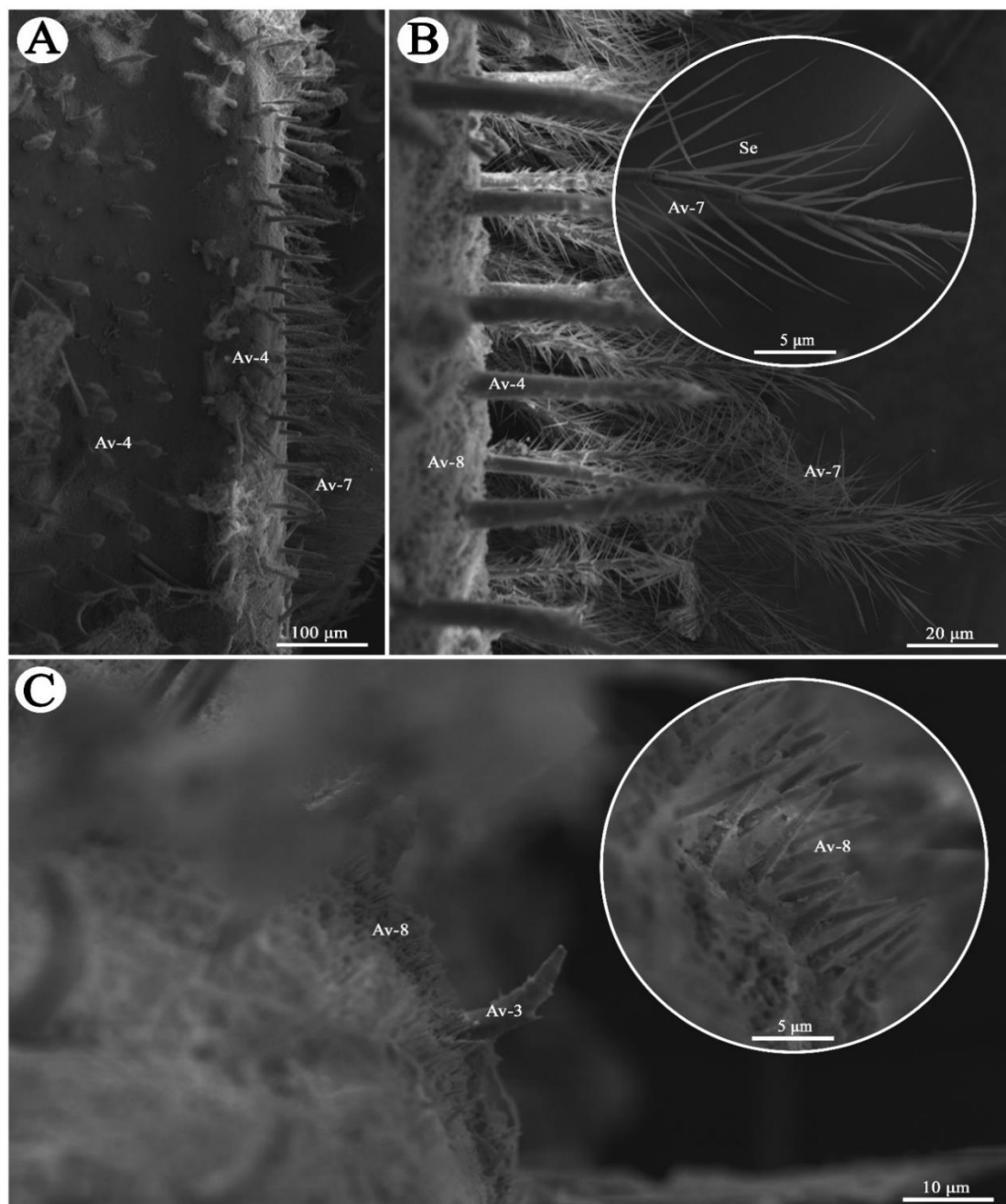


Figura 6. Cerdas Av-7 e Av-8 presentes na carapaça de *Apiomithrax violaceus* (A. Milne-Edwards, 1867). A, vista geral da região lateral da carapaça mostrando a distribuição dos tipos de cerdas. B, vista geral da cerda Av-7, com detalhe das sétulas (Se). C, distribuição da cerda Av-8, com detalhe da mesma.

Collodes rostratus A. Milne-Edwards, 1879 - Figura 7A, B

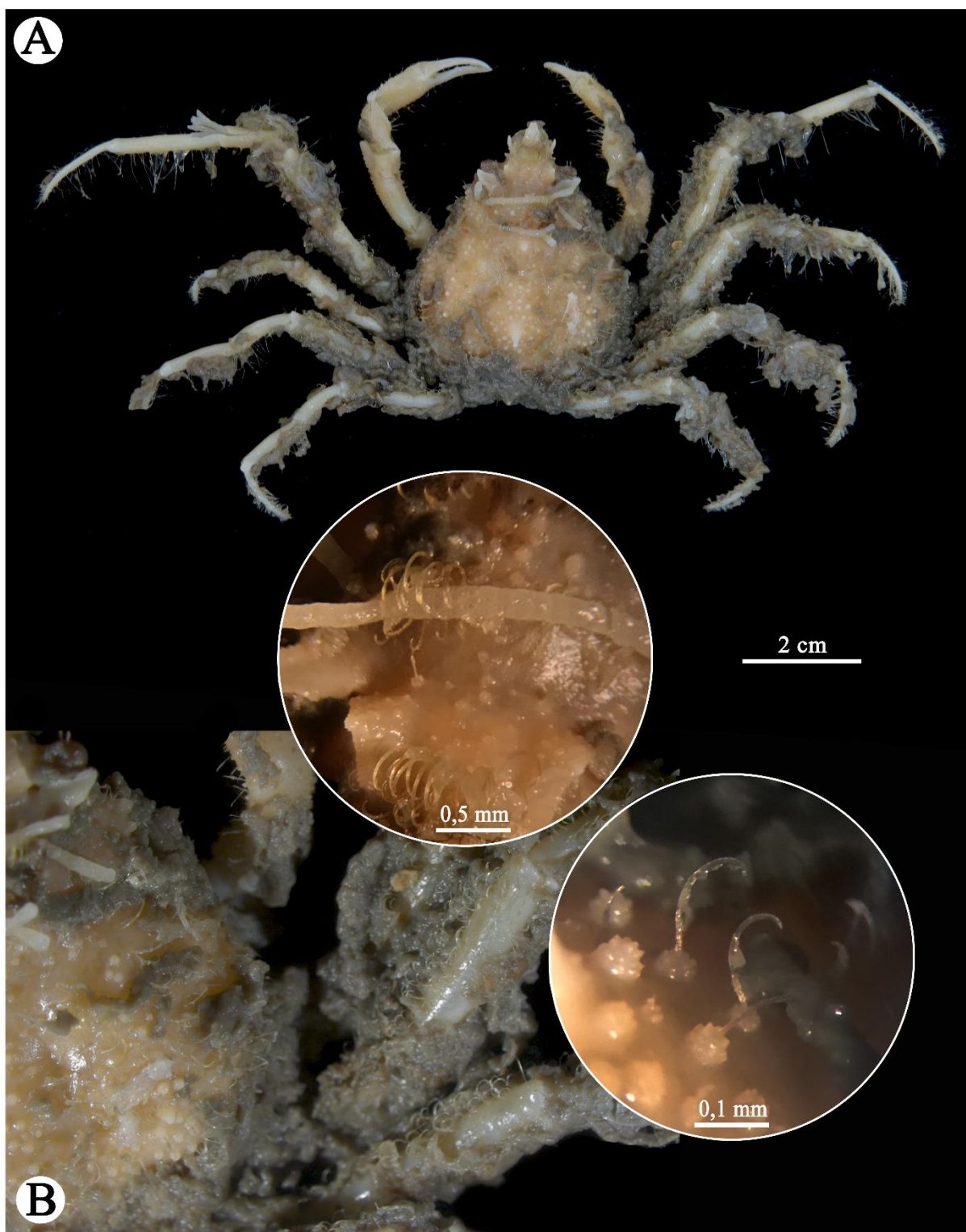


Figura 7. *Collodes rostratus* A. Milne-Edwards, 1879 mostrando a prevalência de detritos encontrados sobre os espécimes analisados. A, vista dorsal da carapaça e pereópodos com decoração parcialmente removida mecanicamente. B, vista da região protobranquial da carapaça com detalhes das cerdas vistas em estereomicroscópio.

Em *C. rostratus* sete tipos de cerdas foram identificados.

Cr-1 coincide com a cerda paposa euphorbia-alongada descrita por Wortham & LaVelle (2016): Cerda exclusivamente distribuída na superfície ocular, geralmente em um conjunto de cinco a oito cerdas (Fig. 8A). Robusta, alongada e cônica, com numerosas sétulas que circundam paralelamente toda haste da cerda (Fig. 8A detalhe). Ápice arredondado, aparentemente sem poro (Fig. 8A, B).

Cr-2 variação da cerda simples: Cerda localizada exclusivamente na superfície ocular, geralmente em um conjunto de dez a quinze cerdas (Fig. 8A, B). Longa, delgada e achatada, com haste lisa, sem denticúlos e sétulas (Fig. 8B detalhe). Não foi possível verificar detalhes da extremidade apical.

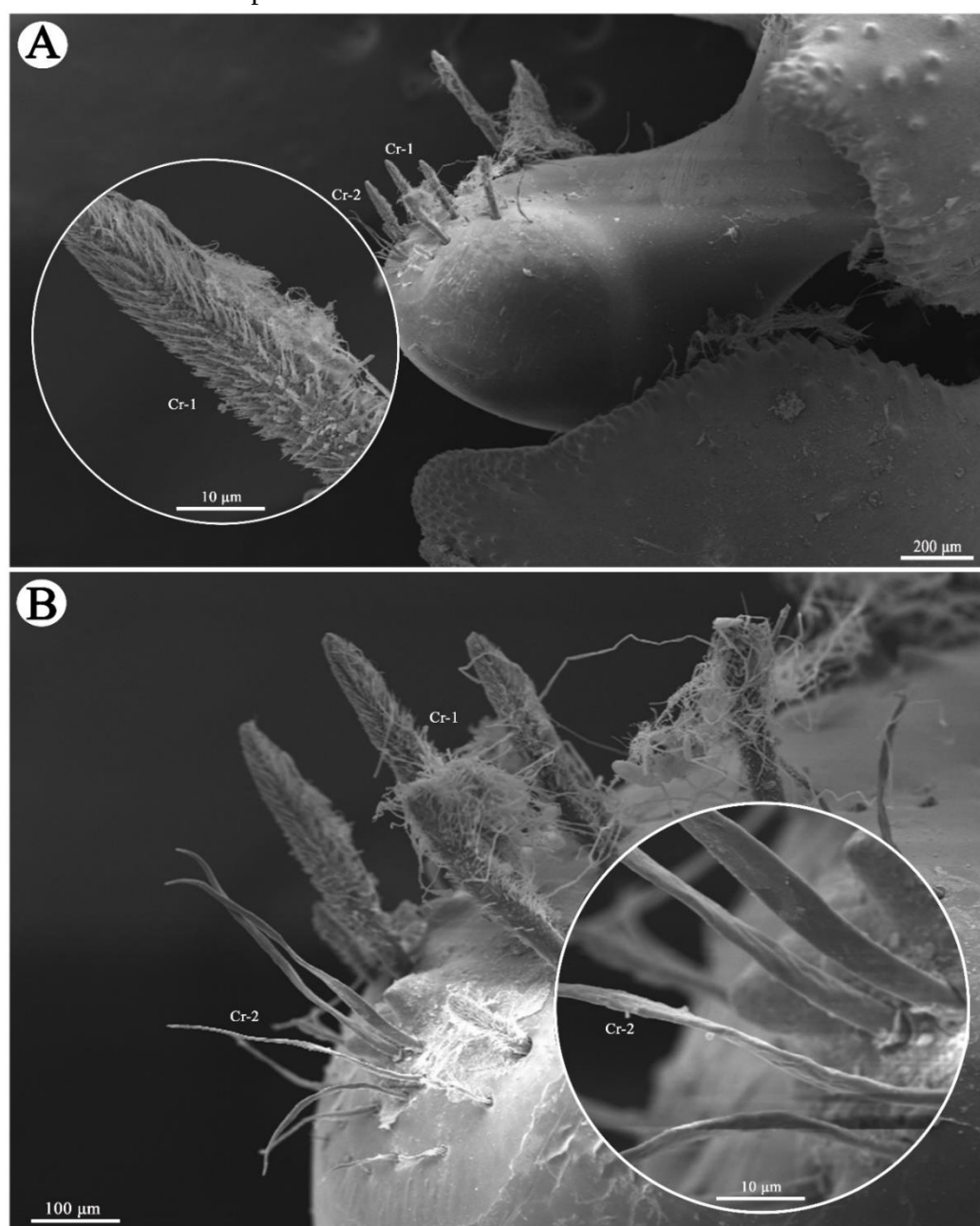


Figura 8. Cerdas Cr-1 e Cr-2 presentes no olho de *Collodes rostratus* A. Milne-Edwards, 1879. A, vista geral do olho, com detalhe da cerda Cr-1, note as sétulas por toda haste da cerda. B, distribuição das cerdas sobre o olho, com detalhe da cerda Cr-2.

Cr-3 cerda em gancho: Cerda distribuída por toda carapaça, agrupada em tufo, mais densa nas regiões interorbital e metabranquial (Fig. 9A). Longa e delgada, com superfície proximal lisa (Fig. 9A detalhes). Curvatura pronunciada no terço distal da haste, terminando em ápice agudo (Fig. 9A detalhes). Aparentemente com uma fileira de pequenos denticúlos na margem interna da curvatura (Fig. 9A detalhes). Não foi possível verificar a existência de poro apical.

Cr-4 coincide com a cerda plumodenticulada tipo C3 descrita por Factor (1978): Cerda localizada no espinho orbital, geralmente única ou dupla (Fig. 9B). Longa, delgada, com extremidade proximal lisa e extremidade distal com pequenas sétulas dispostas lateralmente na haste da cerda (Fig. 9B detalhe). Não foi possível verificar detalhes da extremidade apical.

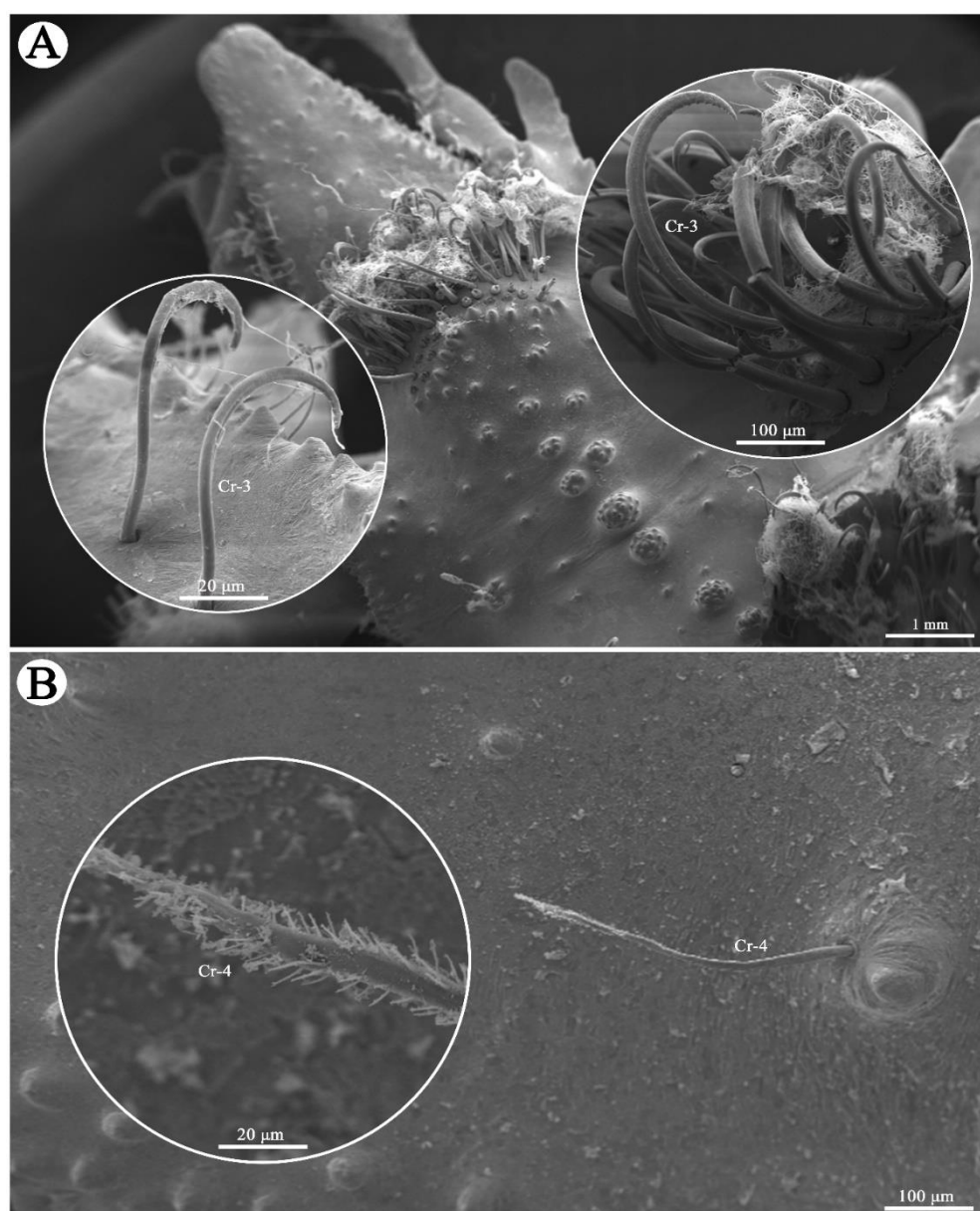


Figura 9. Cerdas Cr-3 e Cr-4 presentes na carapaça de *Collodes rostratus* A. Milne Edwards, 1879. A, vista geral da região anterior da carapaça, com detalhes das cerdas Cr 3. B, vista geral da cerda Cr-4, com detalhe do ápice, note as pequenas sétulas.

Cr-5 variação da cerda em gancho: Cerda localizada no proto e endopodito dos pereópodos, mais numerosas nas laterais do apêndice (Fig. 10A). Longa, delgada, com haste lisa e curvatura no último terço distal, terminando em ápice agudo (Fig. 10A detalhe esquerdo). Pequenos dentículos inseridos na margem interna da curvatura, no último terço distal (Fig. 10A detalhe esquerdo). Varia em tamanho e ângulo de curvatura. Não foi possível verificar a existência de poro apical.

Cr-6 cerda simples: Cerda localizada no proto e endopodito dos pereópodos, mais numerosa nas laterais do apêndice (Fig. 10A). Longa, delgada e lisa, com afilamento distal (Fig. 10A detalhe direito). Não foi possível verificar detalhes da extremidade apical.

Cr-7 cerda paposa: Cerda localizada ao redor dos três últimos segmentos do endopodito dos pereópodos, numerosa e densa, varia em tamanho (Fig. 10B). Pequena e delgada, com afilamento distal, terminando em ápice agudo. Sétulas distribuídas ao redor de toda haste da cerda (Fig. 10B detalhe). Não foi possível verificar detalhes da extremidade apical.

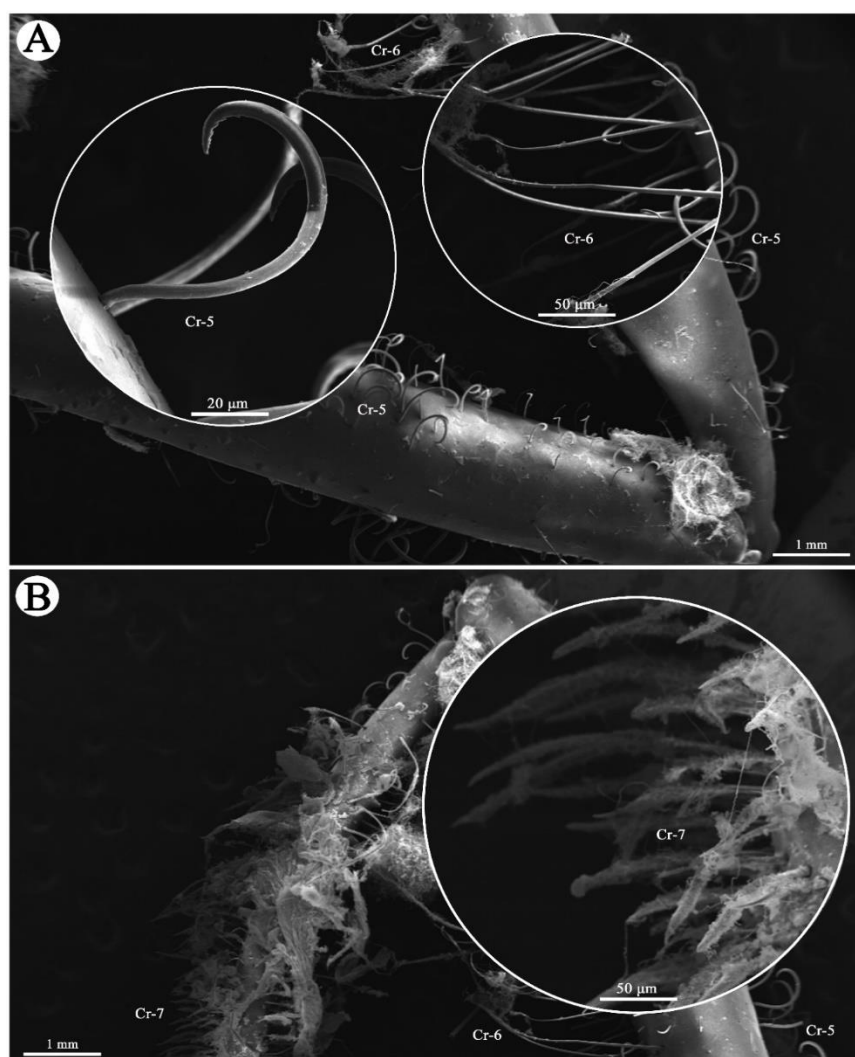


Figura 10. Cerdas Cr-5, Cr-6 e Cr-7 presentes no pereópodo de *Collodes rostratus* A. Milne-Edwards, 1879. A, vista geral do pereópodo com detalhe à esquerda da cerda Cr-5 e à direita da Cr-6. B, vista geral do pereópodo com detalhe da cerda Cr-7.

Inachoides forceps A. Milne-Edwards, 1879 – Figura 11A



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.

Em *I. forceps* dois tipos de cerdas foram identificados.

If-1 cerda em gancho: Cerda distribuída por toda carapaça, organizada em tufo, mais numerosas nas regiões gástrica, hepática e branquial (Fig. 12A, B). Haste longa e delgada (Fig. 12B), com curvatura pronunciada no último terço distal, terminando em ápice rombudo (Fig. 12B, C). Uma fileira de esparsos dentículos está distribuída na margem interna da curvatura (Fig. 12C). Não foi possível verificar a existência de poro apical.

If-2 variação da cerda em gancho: Cerda distribuída por toda carapaça, principalmente na região gástrica, menos numerosa que a cerda If-1 (Fig. 12A). Longa, delgada, com haste totalmente lisa (Fig. 12D, E). Apresenta curvatura no último terço distal, terminando em ápice agudo (Fig. 12E). Não foi possível verificar a existência de poro apical.

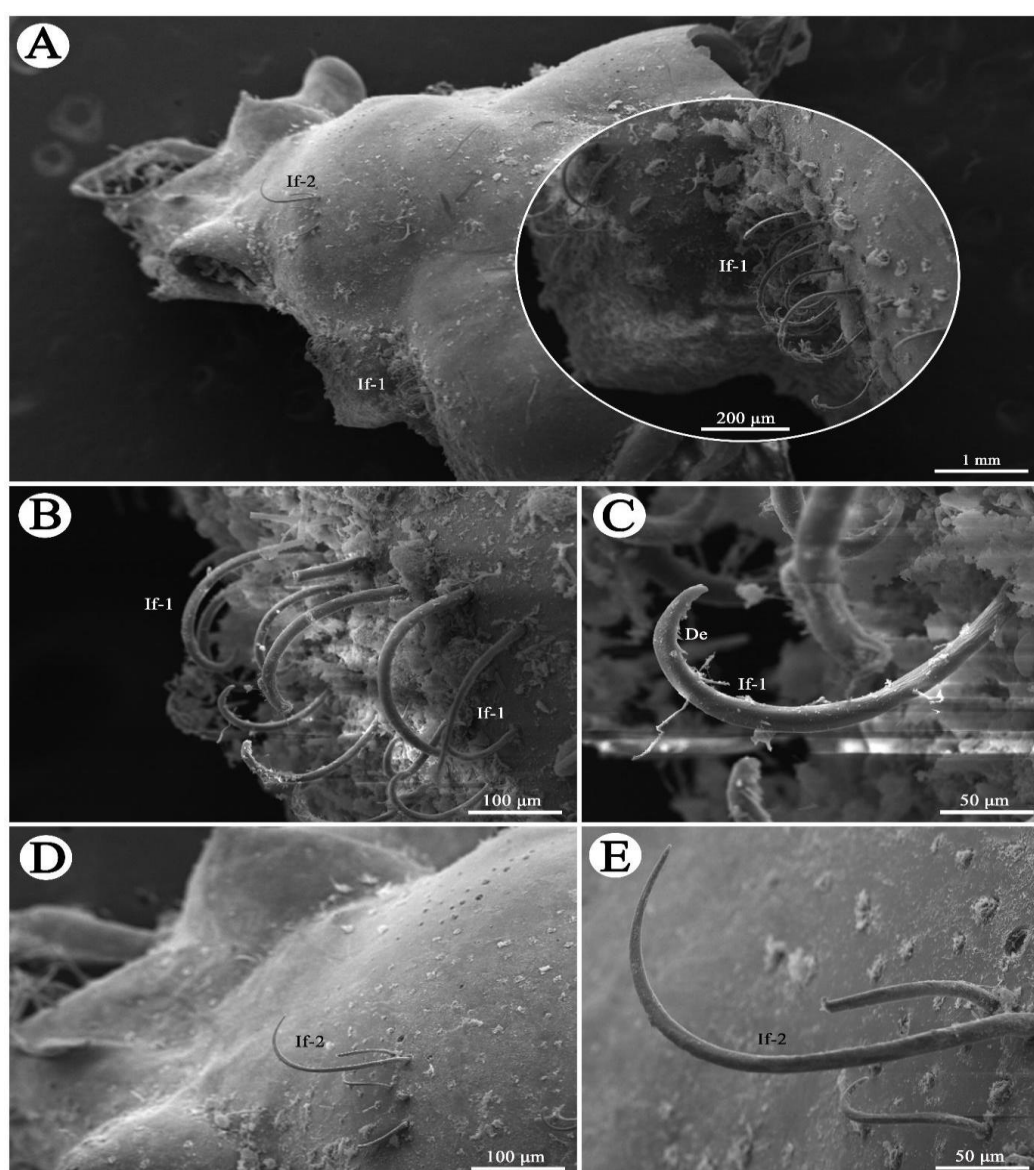


Figura 12. Cerdas If-1 e If-2 presentes na carapaça de *Inachoides forceps* A. Milne-Edwards, 1879. A, vista geral da carapaça, com detalhe das cerdas If-1 distribuídas em fileira. B, agrupamento de cerdas If-1, note curvatura pronunciada da cerda. C, vista geral da cerda If-1, note os pequenos dentículos (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.

Omalacantha bicornuta (Latreille, 1825) - Figura 13A, B

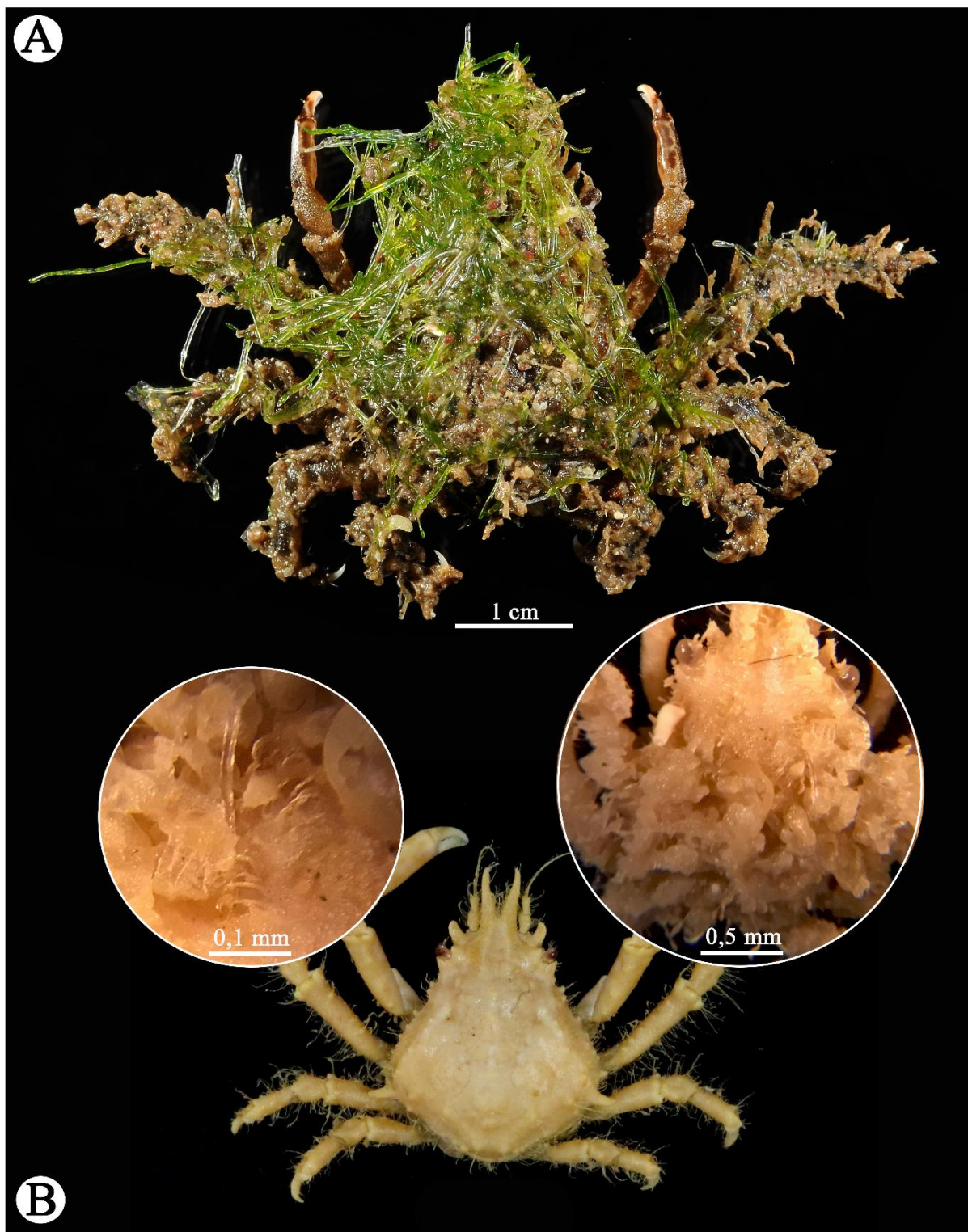


Figura 13. *Omalacantha bicornuta* (Latreille, 1825) mostrando a prevalência de material decorativo encontrado nos espécimes analisados. A, vista dorsal da carapaça e pereópodos completamente decorados. B, vista dorsal da carapaça e pereópodos com decoração removida mecanicamente, com detalhes das cerdas vistas em estereomicroscópio.

Em *O. bicornuta* três tipos de cerdas foram identificados.

Ob-1 cerda em gancho: Cerda distribuída por toda carapaça, organizada em tufo, mais numerosa nos espinhos laterais e nas regiões gástrica, meta e protobranquial (Fig. 14A, B). Haste longa e delgada, com curvatura no último terço distal, terminando em ápice agudo (Fig. 14B, C). Uma fileira de dentículos está distribuída na margem interna da curvatura (Fig. 14B, C). Aparentemente sem poro apical (Fig. 14C).

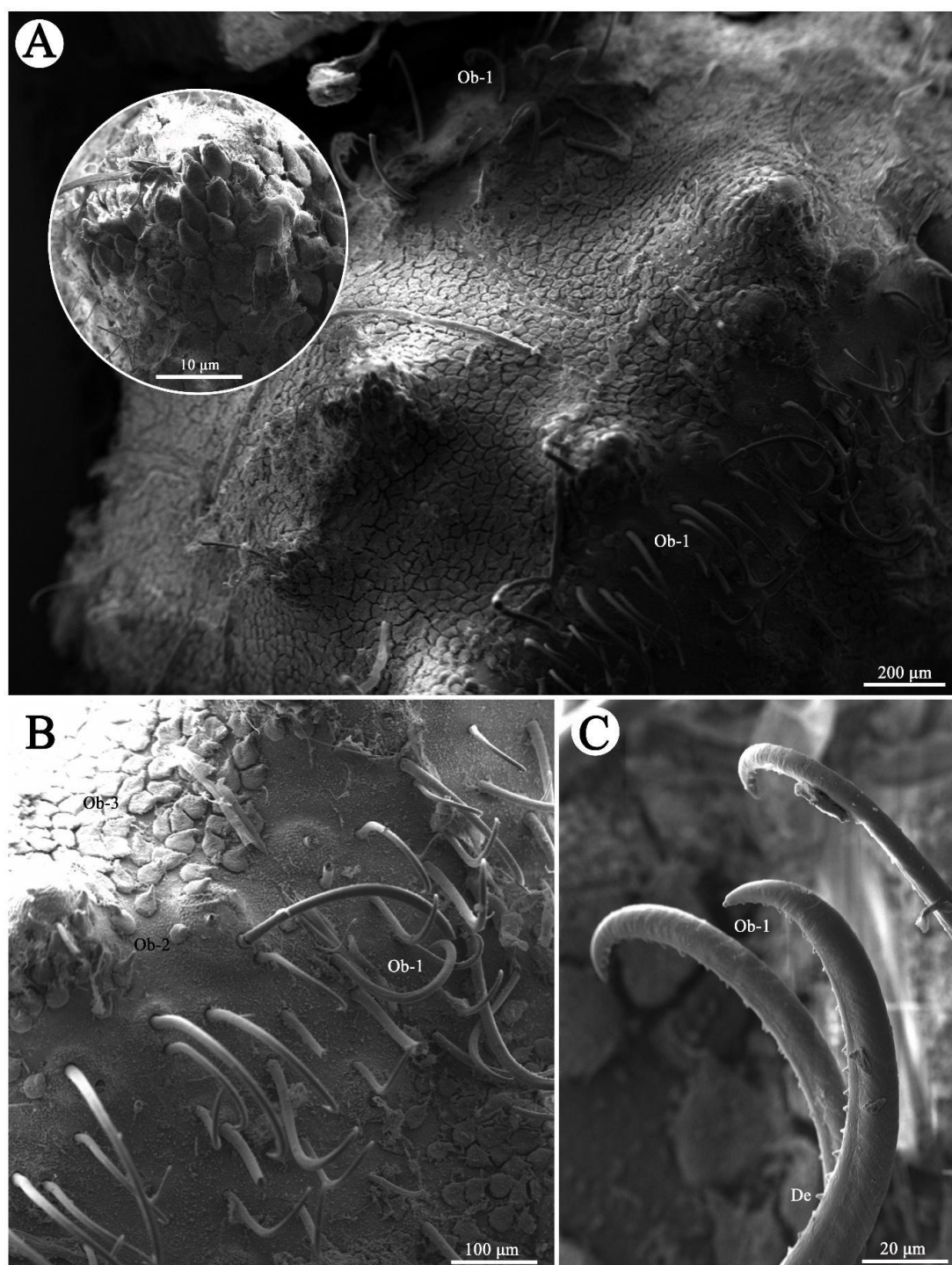


Figura 14. Cerdas Ob-1 presentes na carapaça de *Omalacantha bicornuta* (Latreille, 1825). A, vista geral da carapaça, com detalhe das cerdas Ob-3 sobre o espinho gástrico. B, vistas da região branquial da carapaça, note distribuição dos tipos de cerdas. C, detalhe das cerdas Ob-1, note os dentículos (De) na face interna da haste da cerda.

Ob-2 novo tipo: Cerda distribuída por toda carapaça, organizada de forma justaposta, formando uma cobertura sobre a maior parte da superfície da carapaça (Fig. 15A). Cerda robusta e achatada, com a extremidade inferior sub arredondada e a posterior triangular (Fig. 15B). Varia em tamanho e formato (Fig. 15A, B). Linhas e sulcos paralelos recobrem toda a sua extensão (Fig. 15B). Histologicamente, apresenta morfologia interna com delicada apoderme cuticular, com pequenas seções que provêm suporte estrutural (Fig. 15C) e soquete com articulação infracuticular (Fig. 15C). A partir do soquete da cerda existe um canal/ducto tegumentar que se estende por toda a cutícula até a epiderme.

Ob-3 novo tipo: Cerda distribuída apenas na região apical dos espinhos da carapaça, organizadas paralelas e justapostas (Fig. 14A detalhe). Semelhante a cerda Ob-2 (Fig.15B) é curta, robusta e achatada, com base arredondada e gradativo afunilamento distal, terminando em um ápice rombudo elevado (Fig. 15A detalhe). Linhas e sulcos paralelos recobrem toda a sua extensão (Fig. 15A detalhe).

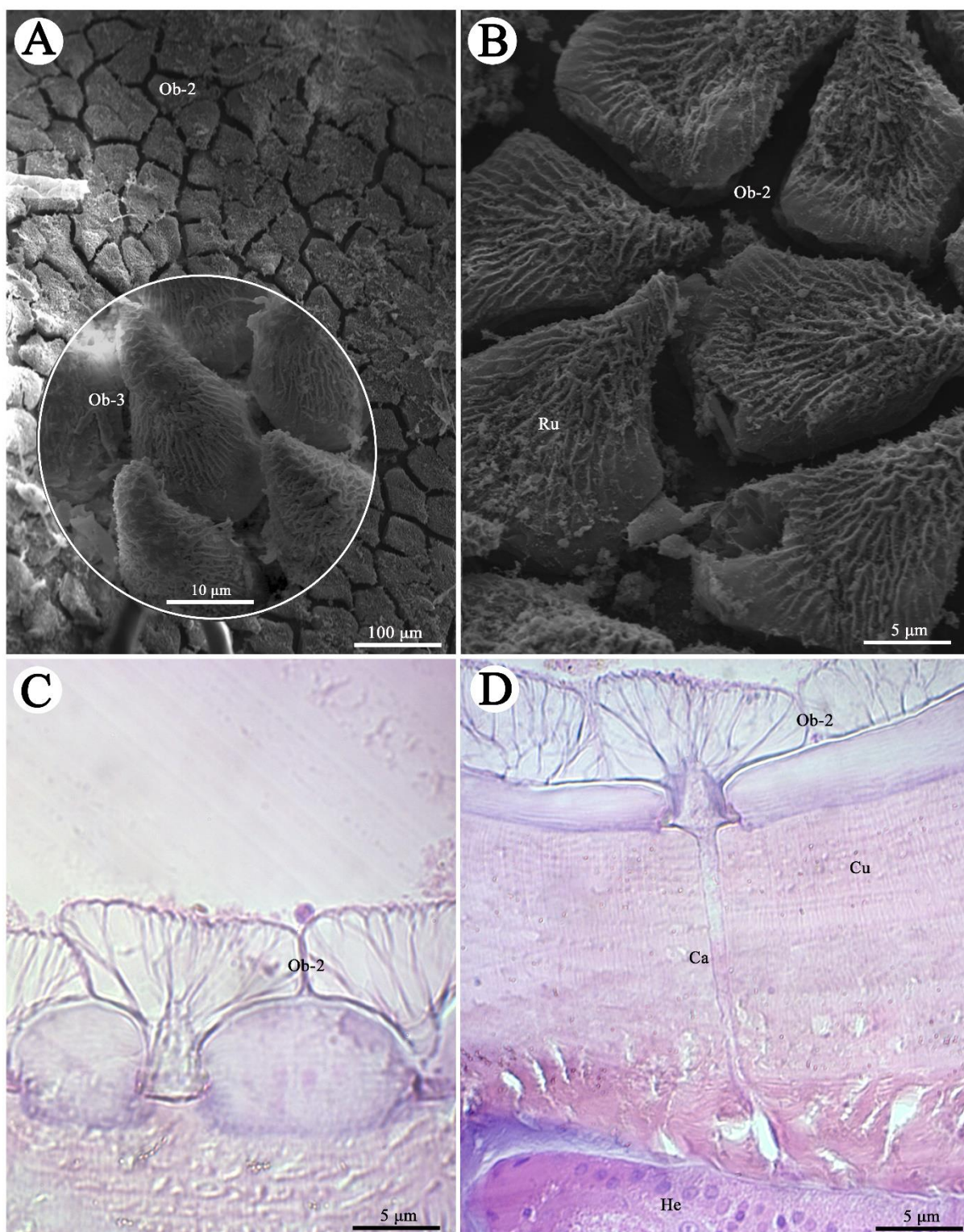


Figura 15. Cerdas Ob-2 e Ob-3 presentes na carapaça de *Omalacantha bicornuta* (Latreille, 1825). A, vista da carapaça coberta por cerdas Ob-2, com detalhe das cerdas Ob-3. B, cerdas Ob-2, note as ranhuras (Ru) sobre a cerda. C, histologia das cerdas Ob-2 justapostas e paralelas, reativas à hematoxilina 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).

Pitho lherminieri (Desbonne em Desbonne & Schramm, 1867) - Figura 16A, B



Figura 16. *Pitho lherminieri* (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.

Em *P. lherminieri* oito tipos de cerdas foram identificados.

PI-1 variação da cerda simples: Cerda localizada na superfície ocular e na margem da cavidade orbital, geralmente organizada em tufo com variações de tamanho (Fig. 17A). Longa, robusta em toda sua extensão, com ápice arredondado, sem poro (Fig. 17A detalhe direito). Possui extremidade proximal com haste lisa e extremidade distal com rugas e sulcos distribuídos ao redor do ápice (Fig. 17A detalhe direito).

PI-2 variação da cerda simples: Cerda localizada na superfície ocular, geralmente em tufo com cinco a oito cerdas, de tamanho variado (Fig. 17B). Haste longa, delgada, achatada e lisa, com leve afunilamento no último terço distal, terminando em ápice rombudo, aparentemente sem poro (Fig. 17A detalhe esquerdo).

PI-3 cerda em gancho: Cerda distribuída em pequena quantidade por toda carapaça, organizada aleatoriamente nas regiões gástrica, meta e protobranquial (Fig. 16A, B). Haste longa e delgada, com curvatura pronunciada no último terço distal, terminando em ápice agudo (Fig. 17C). Não foi possível verificar a existência de poro apical.

PI-4 variação da cerda em gancho: Cerda distribuída em pequena quantidade por toda carapaça, organizada aleatoriamente nas regiões gástrica, meta e protobranquial (Fig. 16A, B) (Fig. 17B). Semelhante a PI-3 (Fig. 17C) possui haste curta e delgada, com curvatura na metade distal, terminando em ápice agudo (Fig. 17D). Não foi possível verificar a existência de poro apical.

PI-5 variação da cerda simples: Cerda distribuída por toda carapaça, organizada em tufo horizontais sobre os tubérculos da superfície cuticular (Fig. 17B). Varia em tamanho e número de cerdas em cada tufo (Fig. 17B). Haste longa, delgada e lisa, com ápice arredondado, aparentemente sem poro (Fig. 17E).

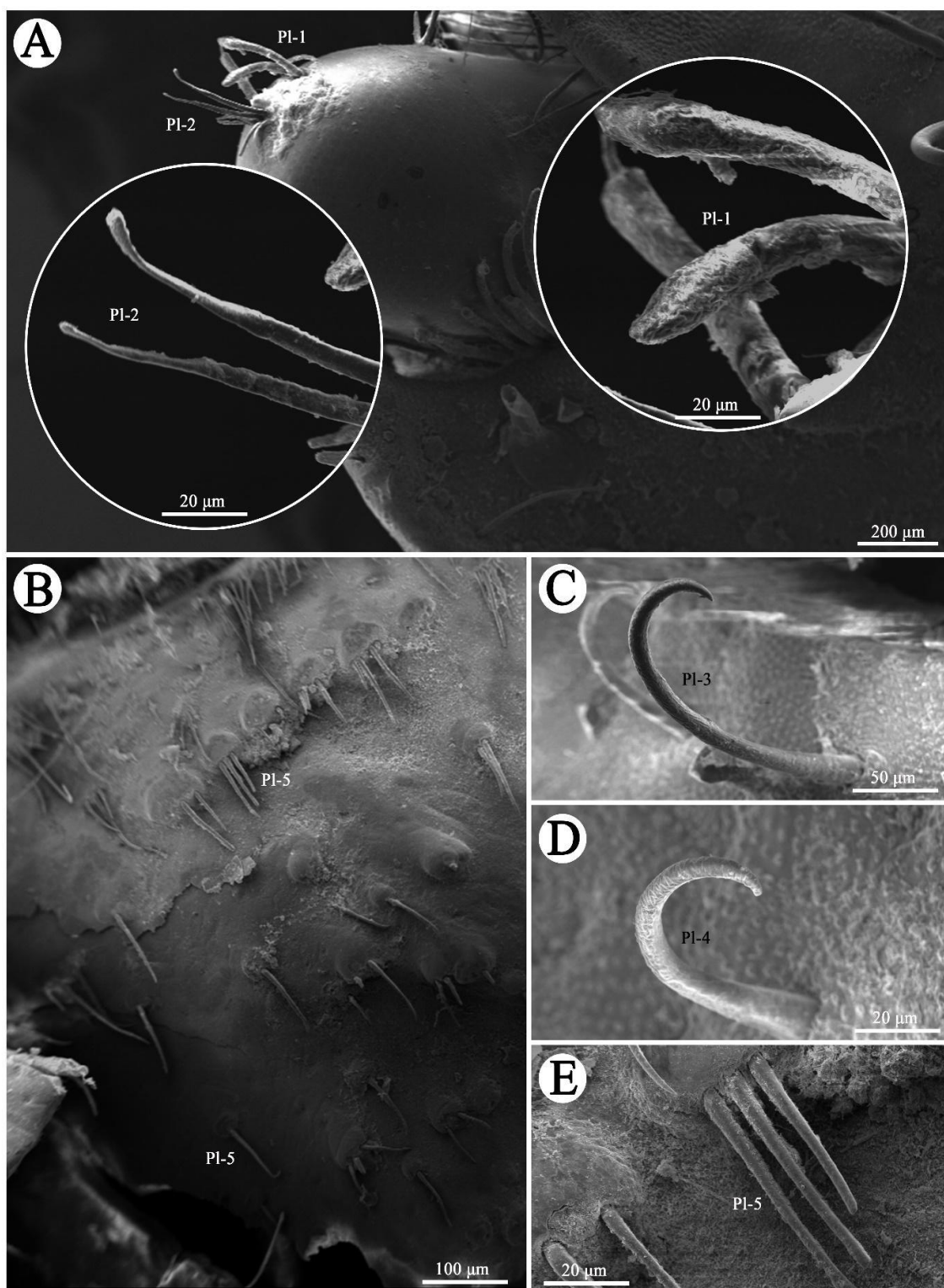


Figura 17. Cerdas PI-1 – PI-5 presentes no olho e carapaça de *Pitho lherminieri* (Desbonne em Desbonne & Schramm, 1867). A, vista geral do olho, com detalhe das cerdas PI-1 e PI-2. B, vista geral da carapaça, note a distribuição das cerdas PI-5, horizontalmente dispostas. C, cerda PI-3, note curvatura na região apical. D, cerda PI-4, note curvatura acentuada a partir da metade distal. E, tufo de cerdas PI-5.

PI-6 cerda paposa: Cerda localizada ao redor do terceiro e quarto segmento do endopodito dos pereópodos, é numerosa e densa, varia em tamanho (Fig. 18A). Menores e mais delgadas que as demais cerdas dos pereópodos (Fig. 18A, B). Haste longa com sétulas inseridas nas margens, do segundo terço distal até o ápice (Fig. 18B). Não foi possível verificar detalhes da extremidade apical.

PI-7 cerda simples: Cerda localizada por todo pereópodo, mais numerosas nas laterais do apêndice (Fig. 18A), varia em tamanho (Fig. 18A detalhe). Haste longa, delgada e lisa, com afilamento distal, terminando em ápice agudo, aparentemente sem poro (Fig. 18C).

PI-8 variação da cerda serrilhada: Cerda localizada por todo pereópodo, distribuída principalmente nas laterais do apêndice entre as PI-7 (Fig. 18A). Haste longa, delgada e lisa na margem superior, com pequenos dentículos justapostos em fileira na margem inferior (Fig. 18D). Ápice rombudo, aparentemente sem poro (Fig. 18D).

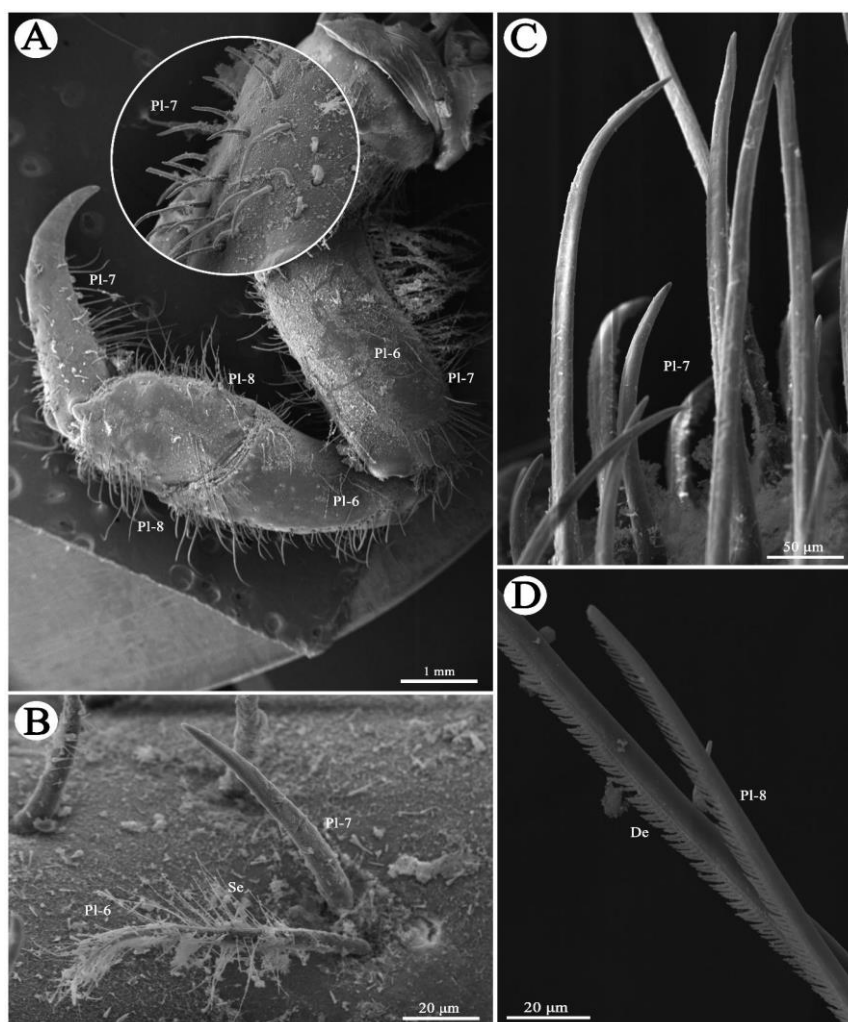


Figura 18. Cerdas PI-6 – PI-8 presentes no pereópodo de *Pitho lherminieri* (Desbonne em Desbonne & Schramm, 1867). A, vista geral do pereópodo mostrando a distribuição dos tipos de cerdas, com detalhe da cerda PI-7. B, vista geral das cerdas PI-6 e PI-7, note as sétulas inseridas nas margens da haste da cerda PI-6. C, cerda PI-7, note haste da cerda lisa com ápice agudo. D, detalhe da região apical da cerda PI-8, note os pequenos dentículos (De).



Figura 19. Cerdas do olho e carapaça de *Podochela brasiliensis* 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.

Em *P. brasiliensis* dois tipos de cerdas foram identificados.

Pb-1 cerda simples: Cerda localizada na superfície ocular, disposta em par (Fig. 19A). Haste curta e delgada, com a base estreita e ápice arredondado (Fig. 19A detalhe superior).

Pb-2 cerda em gancho: Cerda localizada aleatoriamente por toda carapaça (Fig. 19A). Haste longa, delgada e lisa, com curvatura no último terço distal, terminando em ápice agudo (Fig. 19A detalhe inferior).

Em decorrência de falhas no processamento das amostras, não foi possível verificar detalhadamente a diversidade de cerdas desta espécie, assim como, as características estruturais das cerdas encontradas.

Muitas das cerdas descritas no presente estudo, não foram consideradas como novos tipos e sim como variações de um tipo de cerda. Desta forma, em nível comparativo, um compilado com todos os tipos de cerdas encontrados sobre a carapaça das espécies aqui analisadas estão ilustrados na figura 20.

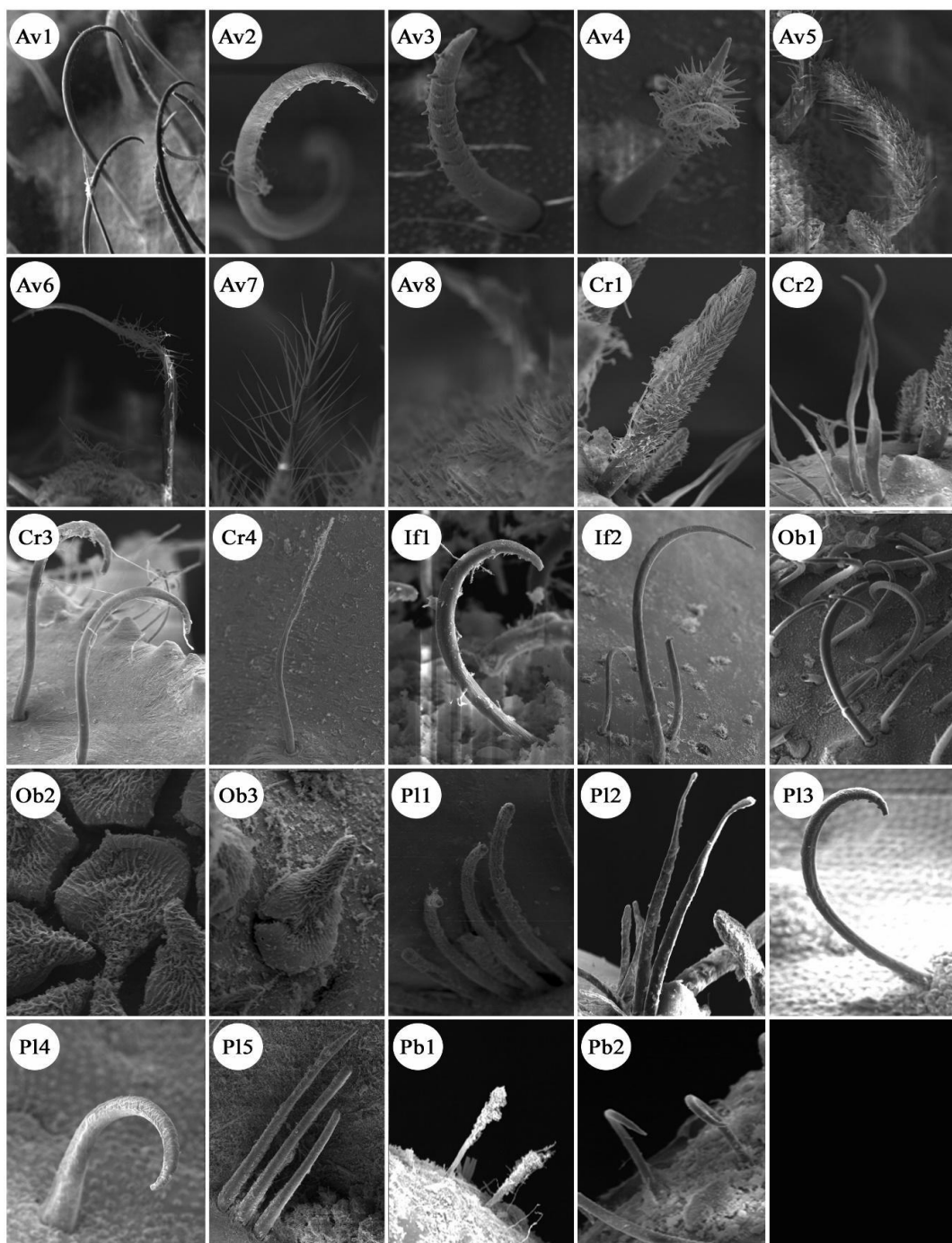


Figura 20. Compilado com todas as cerdas encontradas na carapaça das seis espécies analisadas. Av-1 – Pb-2, microscopia eletrônica de varredura. Av-1 - Av-8, cerdas encontradas na carapaça de *Apiomithrax violaceus* (A. Milne-Edwards, 1867). Cr-1 – Cr-4, cerdas encontradas na carapaça de *Collodes rostratus* A. Milne-Edwards, 1879. If-1 e If-2, cerdas encontradas na carapaça de *Inachoides forceps* A. Milne-Edwards, 1879. Ob-1 - Ob-3, cerdas encontradas na carapaça de *Omalacantha bicornuta* (Latreille, 1825). Pl-1 - Pl-5, cerdas encontradas na carapaça de *Pitho lherminieri* (Desbonne em Desbonne & Schramm, 1867). Pb-1 e Pb-2, cerdas encontradas na carapaça de *Podocheila brasiliensis* Coelho, 1972.

5. Discussão

Uma grande variedade de formas e tamanhos de cerdas foi encontrada sobre a carapaça das seis espécies de Majoidea aqui analisadas (Fig. 20). Ampliando, desta forma, não somente o conhecimento da diversidade de cerdas destas espécies, mas também dos tipos de cerdas até então não descritos. Ademais, foram também adicionadas variações morfológicas para algumas cerdas já conhecidas.

Determinados tipos de cerdas aqui analisados já foram relatados anteriormente para Majoidea e outros Decapoda, como por exemplo, as cerdas em gancho (Av-1, Cr-3, If-1, Ob-1, Pl-3, Pb-2) observadas sobre a carapaça de *Hyas lyratus* Dana, 1851 (Wicksten, 1976), as cerdas simples (Pl-2, Pl-5) descritas por Farmer (1974) sobre os pereópodos do lagostim *Nephrops norvegicus* (Linnaeus, 1758), ou as cerdas paposas (Av-7) descritas por Pohle & Telford (1981) para os estágios larvais do caranguejo *Dissodactylus crinitichelis* Moreira, 1901. Estes são tipos plesiomórficos de cerdas, comuns a outros grupos de Decapoda e Brachyura e, com exceção das cerdas em gancho, parecem estar presentes em diferentes grupos e regiões do corpo (ver Thomas, 1970; Factor, 1978; Fuseya et al., 2001; Garm, 2004; Salazar & Brooks, 2012). Farmer (1974) propôs que todos os tipos de cerdas surgem a partir das cerdas simples, onde aquelas que desenvolvem sétulas tornam-se paposas, plumosas ou plumodenticuladas, enquanto as que desenvolvem sulcos tornam-se cerdas serrilhadas ou estriadas. Contudo, a morfologia de alguns tipos de cerdas aqui encontrados não se enquadra nesta proposição de Farmer, visto que, são cerdas distintas, que não possuem uma estrutura geral de haste alongada e delgada. Como é o caso das cerdas Av-8 que são curtas e pontiagudas, semelhantes a um espinho ou as cerdas Ob-2 e Ob-3, que são achatadas e não possuem uma haste definida.

Dentre os tipos de cerdas aqui descritos, a cerda em gancho foi o tipo mais comum e está presente em todas as espécies (Av-1, Cr-3, If-1, Ob-1, Pl-3, Pb-2), o que corrobora a hipótese de esta ser uma das sinapomorfias de Majoidea. Diversos autores consideram esta

cerda como a principal estrutura associada à decoração dos majóideos (Wicksten, 1980; Fuseya et al. 2001; Berke & Woodin, 2009; Hultgren & Stachowicz, 2009; Salazar & Brooks, 2012) e que pode até ser um indicativo da capacidade que o animal tem de se decorar (Guinot & Wicksten, 2015). De modo geral, as cerdas em forma de gancho aqui analisadas, não diferem das cerdas descritas para os demais majóideos (ver Wicksten, 1976; Fuseya et al., 2001; Salazar & Brooks, 2012). Este tipo de cerda é caracterizado por uma haste longa e robusta, com curvatura acentuada a partir do segundo terço distal e uma fileira de denticúlos na margem interna da curva (Wicksten, 1976; Fuseya et al., 2001; Salazar & Brooks, 2012). Esta curvatura possivelmente é a principal característica que confere a esta cerda a capacidade de “segurar” a decoração, com a formação de uma barreira mecânica (Wicksten, 1976; Salazar & Brooks, 2012). Dentre as modificações observadas na estrutura desse tipo de cerda entre as espécies analisadas as mais significativas são aquelas relacionadas ao ângulo da curvatura, tamanho geral da haste e a quantidade, comprimento ou presença dos denticúlos na extremidade distal. As cerdas setuladas ou emplumadas comumente são classificadas como paposas ou plumosas (Farmer, 1974; Pohle & Telford, 1981; Garm & Watling, 2013). Estas cerdas possuem sétulas em toda haste, dispostas aleatoriamente (paposas) ou em duas fileiras opostas (plumosas) (ver Garm & Watling, 2013). Em *C. rostratus*, identificamos uma cerda setulada distinta das comumente conhecidas. A Cr-1 possui uma haste longa, robusta e cônica, com numerosas sétulas curtas circundando paralelamente toda sua haste. Essas cerdas estão localizadas exclusivamente na superfície ocular, e assemelham-se as cerdas “paposas euphorbia-alongadas” presentes nos apêndices de “grooming” do caranguejo aranha *Libinia dubia* H. Milne Edwards, 1834 (Wortham & LaVelle, 2016). No espinho orbital de *C. rostratus*, descrevemos as cerdas Cr-4, que são longas e delgadas, com haste lisa na região proximal e sétulas curtas na extremidade distal. Cerdas similares a essa foram descritas por Factor (1978) como sendo cerdas “plumodenticuladas, Tipo C3”, presentes nos apêndices bucais dos estágios larvais da lagosta *Homarus americanus* H. Milne Edwards, 1837. Ambos

os tipos de cerdas foram associados a funções de limpeza (Factor, 1978; Wortham & LaVelle, 2016). Devido à localização das cerdas Cr-1 e Cr-4 e ao habitat de *C. rostratus*, que é preferencialmente encontrado em fundos de areia e lama (Melo, 2010), acreditamos que tais cerdas também exerçam essa função, mantendo a superfície ocular livre de detritos. Nas cerdas Av-6 as sétulas estão presentes apenas na região central da haste da cerda e são também uma variação das cerdas setuladas.

Cerdas paposas foram encontradas apenas em *A. violaceus*. Esse tipo de cerda é definido por uma haste revestida por sétulas longas e flexíveis em todas as faces, que podem ser desde esparsas a muito densas, com ponta afunilada, flexível e sem poro (Pohle & Telford, 1981; Garm & Watling, 2013). Tais cerdas são comumente encontradas nos apêndices bucais e nos pleópodos, e possuem importante função na limpeza, natação e reprodução (ver Farmer, 1974; Pohle & Telford, 1981; Watling 1989; Berke & Woodin, 2009). As cerdas paposas (Av-7) foram encontradas margeando toda carapaça de *A. violaceus*, formando uma cobertura densa e uniforme no entorno dos espécimes. Tal distribuição dessas cerdas pode estar relacionada a camuflagem disruptiva, quebrando o contorno do animal (Price et al., 2019). As longas sétulas das cerdas paposas comumente se entrelaçam, formando uma paliçada (Pohle & Telford, 1981), desta forma, tais cerdas também poderiam funcionar como uma barreira (Garm, 2004), mantendo a decoração sobre a carapaça dos espécimes. Berke & Woodin (2009) supuseram que as cerdas paposas encontradas sobre a carapaça e pereópodos de *Oregonia gracilis* Dana, 1851 teriam uma função mecânica sensorial ou auxiliar na fixação da decoração. Contudo, até onde se conhece, cerdas com longas sétulas por toda haste (plumosa e paposa), em muitos casos não são inervadas, o que sugere que elas não têm função sensorial (Garm & Watling, 2013), desta forma, a função de auxiliar na manutenção da decoração nos parece mais provável.

As cerdas simples são caracterizadas por hastes longas e delgadas, sem protuberâncias (Farmer, 1974; Pohle & Telford, 1981), terminando em ápice agudo, com ou sem poro

terminal (Garm & Watling, 2013). Em *Pitho lherminieri*, com relação as características da haste, dois tipos de cerdas se categorizam como uma cerda simples, contudo ambas as cerdas terminam em ápice rombudo (ver Fig. 20 Pl-2, Pl-5), e possivelmente são uma variação das cerdas simples proposta por Garm & Watling (2013). Em *Pugettia quadridens* (De Haan, 1837) cerdas simples foram encontradas nas regiões gástrica, mesobranquial e intestinal da carapaça, formando pequenos aglomerados circulares, distantes das cerdas em gancho, sem relação com a fixação de material decorativo (Fuseya et al., 2001). Assim como essas cerdas, as cerdas simples de *P. lherminieri* parecem não desempenhar função no comportamento decorativo dos espécimes. As cerdas Pl-2 estão distribuídas apenas na superfície ocular, e talvez tenham alguma função sensorial, visto que, a mecanossensibilização foi comprovada ou pelo menos indicada a partir da ultraestrutura para os principais tipos de cerdas (Garm et al., 2004, Garm, 2005). As Pl-5 estão distribuídas em grupos por toda carapaça, e de forma inusitada estão dispostas horizontalmente. Não encontramos registros na literatura desse tipo de disposição de cerdas sobre a carapaça.

Nos esquemas propostos para a classificação das cerdas, as cerdas de haste robusta, sem sétulas, lisa até a metade proximal, com dentículos geralmente formando duas fileiras em forma de V são categorizadas como cerdas serrilhadas ou denticuladas (Farmer, 1974; Pohle & Telford, 1981; Garm & Watling, 2013). Em *A. violaceus* três tipos de cerdas são caracterizados por possuir dentículos ao longo da haste (Av-3, Av-4 e Av-5), contudo, a distribuição dos dentículos nessas cerdas é distinta à essa classificação e são, portanto, variações das cerdas serrilhadas. Para as cerdas Av-4 e Av-5 não há registros na literatura, enquanto as cerdas Av-3 coincidem com as cerdas Id-D, encontradas no rostro, no topo dos espinhos da carapaça e nas regiões frontal e branquial de *Inachus dorsettensis* Pennant, 1777 (Szebeni & Hartnoll, 2005). Tais cerdas são robustas e possuem pequenos dentículos distribuídos em fileiras a partir do segundo terço distal da haste. Nas cerdas Av-4 os dentículos estão aleatoriamente inseridos a partir da metade distal da haste da cerda, e são mais longos e

robustos que os dentículos descritos por Farmer (1974), Pohle & Telford (1981) e Garm & Watling (2013). Enquanto as cerdas Av-5 possuem dentículos numerosos, longos e delgados circundando toda haste da cerda. As cerdas serrilhadas só foram observadas em *A. violaceus*, que adicionalmente também foi a espécie que apresentou maior variedade de cerdas sobre a carapaça (ver Fig. 20). Acreditamos que estes tipos de cerdas estejam adaptados a função de fixar material decorativo, visto a robustez de seus dentículos, aumentando a área de superfície para adesão da decoração (Wortham & LaVelle, 2016) e possivelmente formando uma barreira, impedindo que o material decorativo se solte.

Em *A. violaceus* também foram encontradas cerdas até então não relatadas para outras espécies. Tais cerdas são muito pequenas e justapostas (Av-8), que recobrem grande parte da carapaça e formam uma cobertura homogênea entre os outros tipos de cerdas. O tamanho reduzido desta cerda e a ampla distribuição na carapaça nos sugere que talvez elas estejam relacionadas a manutenção de pequenas partículas inorgânicas que assentam passivamente sobre a carapaça dos espécimes. Em nossas observações, normalmente este caranguejo adere sobre si grande quantidade de material lamoso, formando uma cobertura espessa, junto com fragmentos de conchas e rochas e outros materiais inorgânicos. A diversidade de cerdas de uma espécie pode até não refletir nas atividades de decoração da mesma (como sugerido por Szebeni & Hartnoll, 2005); contudo, em *A. violaceus* essa variedade de tipos de cerdas parece permitir uma alta cobertura e uma grande diversidade de materiais decorativos.

Os tipos de cerdas mais distintos foram observados em *O. bicornuta*. Sobre sua carapaça três tipos de cerdas foram encontrados, dos quais dois (Ob-2 e Ob-3) diferem completamente das cerdas já reladas na literatura. Esta espécie possui comportamento decorativo desenvolvido, geralmente muito bem camuflado com uma variedade de materiais, como esponjas e algas principalmente (Getty & Hazlett, 1978; Kilar & Lou, 1984). Acreditamos, desta forma, que tais tipos de cerdas estejam então relacionados ao comportamento decorativo dessa espécie, visto que recobrem grande parte da sua carapaça,

formando uma cobertura uniforme. As cerdas Ob-2 são curtas, robustas e achatadas, sem uma haste, semelhantes a uma escama. Ahl et al. (1996) observaram sobre a carapaça de *Libinia emarginata* Leach, 1815 uma cobertura aveludada, composta por cerdas em forma de escama e serrilhadas, que no decorrer do tempo eram intensamente perdidas, renovadas apenas após a muda. Mais detalhes estruturais desse tipo de cerda não foram descritos, nem ilustrados (Ahl et al., 1996); contudo, com base em tal descrição, acreditamos que esse tipo de cerda coincida com as cerdas Ob-2 de *O. bicornuta*, e que a capacidade de as remover seja útil na eliminação de incrustações indesejadas. Este mecanismo seria muito viável, visto a inexistência de apêndices de “grooming” especializados em limpar as cerdas decorativas dos majóideos (Wortham & LaVelle, 2016).

Na análise histológica das cerdas Ob-2 identificamos a existência de um canal/ducto tegumentar que se estende do soquete da cerda até a hemolinfa. Em *Macrocoeloma trispinosum* (Latreille, 1825) esse ducto se estende até o ápice da cerda e na base do mesmo foi relada a presença de glândulas tegumentares. Essas glândulas estariam relacionadas com a síntese de um material proteico, que seria secretado no ducto e transportado para o exterior da cerda. Esse material agiria como uma “cola”, e estaria diretamente relacionado com a adesão de material decorativo (Lianos et al. no prelo). Em nossas análises não identificamos a presença de glândulas na base do ducto, ademais, tal estrutura não tem comunicação com o ápice da cerda, indicando que este tipo de mecanismo não está presente em *O. bicornuta*. Acreditamos que esta comunicação do soquete da cerda com a hemolinfa esteja relacionada a alguma função quimiossensível.

Salazar & Brooks (2012), por meio de análises em MEV, investigaram as cerdas presentes sobre a carapaça e pereópodos de *O. bicornuta*. No total, os autores descreveram 11 tipos de cerdas, dos quais, com exceção das cerdas em gancho, nenhum coincidiu com a morfologia das cerdas Ob-2 e Ob-3 aqui encontradas (Salazar & Brooks, 2012). Os indivíduos analisados nesse estudo não foram ilustrados, acreditamos desta forma, que houve uma falha

na identificação da espécie e que os autores de fato não tenham analisado *O. bicornuta*. Nos parece pouco provável que uma mesma espécie, mesmo que de localidades diferentes, possa diferir desta forma na diversidade de cerdas presentes sobre sua a carapaça.

A diversidade de cerdas presentes nos pereópodos é menor do que a observada sobre a carapaça. Este fato corrobora com a disposição e prevalência dos materiais decorativos encontrados sobre cada espécie, onde os apêndices locomotores são pouco decorados quando comparados com o restante da carapaça. Nos pereópodos de *C. rostratus* e *P. lherminieri* majoritariamente as cerdas são simples e em gancho, com cerdas setuladas e denticuladas em menor quantidade. Essa mesma diversidade de cerdas também foi observada em outros majóideos (Stachowicz & Hay, 1999; Berke & Woodin, 2009; Wortham & LaVelle, 2016). As cerdas em gancho de tais apêndices são relatadas por desempenharem a função de anexar materiais decorativos (Berke & Woodin, 2009). Por outro lado, as cerdas setuladas, além de uma função mecânica auxiliar à decoração (Berke & Woodin, 2009), são especuladas por exercer um comportamento de limpeza mais específico, de baixa intensidade, dada a delicadeza de suas sétulas. Acredita-se, também, que estas cerdas possam ajudar a manter as articulações dos pereópodos livre de detritos (Wortham et al., 2014).

O conhecimento sobre a diversidade e função das cerdas dos braquiúros é escasso, considerando o grande número de espécies existentes e as poucas analisadas. Consequentemente, não existem informações suficientes para um conhecimento morfológico básico dos tipos de cerdas presentes nos diferentes grupos; menos ainda, existem dados para uma análise comparativa. No presente estudo analisamos a diversidade e morfologia detalhada das cerdas de seis espécies de Majoidea. E acreditamos que tais dados podem contribuir, não somente com a ampliação do conhecimento sobre a variedade de cerdas destas espécies, como também, mostrar detalhes estruturais que podem estar relacionados ao comportamento decorativo dos majóideos em geral. Discutimos aqui a participação direta de outros tipos de cerdas na fixação da decoração, assim como, descrevemos em detalhes tipos de cerdas até

então desconhecidos. Muitos estudos ainda são necessários para se ter uma noção da diversidade de cerdas presente nos majóideos. Contudo, esperamos que nossos resultados possam contribuir para com estudos futuros, assim como, estimular novas pesquisas e desta forma, obter uma compreensão adequada sobre o tema.

REFERÊNCIAS

- Ahl, J.S.B., Laufer, H., Ahl, A.J., Takac, P. 1996. Exoskeletal abrasion as an indicator of reproductive readiness in the spider crab *Libinia emarginata*. *Journal of Crustacean Biology*, 16(3): 443–447.
- Berke, S.K., Woodin, S.A. 2009. Behavioral and morphological aspects of decorating in *Oregonia gracilis* (Brachyura: Majoidea). *Invertebrate Biology*, 128: 172–181.
- Brooker, M.R., Ruiz, E.C.M., Sih, T.L., Dixon, D.L. 2017. Shelter availability mediates decorating in the majoid crab, *Camposcia retusa*. *Behavioral Ecology*, 29: 179–185.
- 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.
- Factor, J.R. 1978. Morphology of the mouthparts of larval lobsters, *Homarus americanus* (Decapoda: Nephropidae), with special emphasis on their setae. *Biological Bulletin*, 154(3): 383–408.
- Farmer, A.S. 1974. The functional morphology of the mouthparts and pereopods of *Nephrops norvegicus* (L.) (Decapoda: Nephropidae). *Journal of Natural History*, 8: 121–142.
- Fuseya, R., Yokokura, K., Watanabe, S. 2001. Morphology and distribution of setae used for decorating on the dorsal carapace of the spider crab, *Pugettia quadridens quadridens* (De Haan) (Brachyura: Majidae). *Crustacean Research*, 30: 154–159.
- Garm, A. 2004. 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. 2005. Mechanosensory properties of the mouthpart setae of the European shore crab *Carcinus maenas*. *Marine Biology*, 147: 1179–1190.
- Garm, A., Derby, C.D., Høeg, J.T. 2004. Mechanosensory neurons with bend- and osmo-sensitivity in mouthpart setae from the spiny lobster *Panulirus argus*. *Biological Bulletin*, 207: 195–208.
- 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.
- Getty, T., Hazlett, B.A. 1978. Decoration behavior in *Microphrys bicornutus*¹) (Latreille, 1825) (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*, 34: 105–108.

- 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.
- Gunthorpe, M.E, Sikes, C.S., Wheeler, A.P. 1990. Promotion and inhibition of calcium carbonate crystallization in vitro by matrix protein from blue crab exoskeleton. *Biological Bulletin*, 179: 191–200.
- Hein, S.R., Jacobs, M.W. 2016. Decorating behavior begins immediately after metamorphosis in the decorator crab *Oregonia gracilis*. *Marine Ecology Progress Series*, 555: 141–150.
- 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.
- Hultgren, K.M., Stachowicz, J.J. 2011. Camouflage in decorator crabs: integrating ecological, behavioral and evolutionary approaches. In: *Animal Camouflage* (eds M. Stevens, S. Merilaita) pp. 212–236. University College London – UCL, Cambridge University Press.
- 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.
- Junqueira, L.C.U., Junqueira, L.M.M.S. 1983. Técnicas básicas de citologia e histologia. São Paulo, Santos Editora.
- Kilar, J.A., Lou, R.M. 1984. Ecological and behavioral studies of the decorator crab, *Microphrys bicornutus* Latreille (Decapoda: Brachyura): a test of optimum foraging theory. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 74: 157–167.
- Lavalli, K.L., Factor, J.R. 1995. The feeding appendages. In: Biology of the lobster *Homarus americanus* (ed J.R. Factor) pp. 349–393. Cambridge, Academic Press.
- Martinelli, M., Calcinai, B., Bavestrello, G. 2006. Use of sponges in the decoration of *Inachus phalangium* (Decapoda, Majidae) from the Adriatic Sea. *Italian Journal of Zoology*, 73(4): 347–353.
- Melo, G.A.S. 1996. Manual de identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do litoral brasileiro. Plêiade, São Paulo, 604pp.

- Melo, G.A.S. 2010. The Brachyura (Crustacea: Decapoda) collected by the Gedip project between Torres, Rio Grande do Sul (Brazil) and Maldonado (Uruguay). *Atlântica, Rio Grande*, 32(1): 39–57.
- Ng, P.K.L., Guinot, D., Davie, P.J.F. 2008. Systema Brachyurorum: Part I. An annotated checklist of extant brachyuran crabs of the world. *The Raffles Bulletin of Zoology Supplement*, 17: 1–286.
- 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.
- Price, N., Green, S., Troschianko, J., Tregenza, T., Stevens, M. 2019. Background matching and disruptive coloration as habitat specific strategies for camouflage. *Scientific Reports*, 9: 7840.
- Ruxton, G.D., Stevens, M. 2015. The evolutionary ecology of decorating behaviour. *Biology Letters*, 11: 20150325.
- Salazar, M.A., Brooks, W.R. 2012. Morphology, distribution and comparative functional morphology of setae on the carapace of the Florida speck claw decorator crab *Microphrys bicornutus* (Decapoda, Brachyura). *Journal of Marine Science: Research and Development*, 2(3): 109.
- Sallam, W.S., Madkour, F.F., Wicksten, M.K. 2007. Masking behavior of the spider crab, *Hyastenus Hilgendorfi* (De Man, 1887) (Brachyura, Majidae) from the Suez Canal, Egypt. *Crustaceana*, 80(2): 235–245.
- Skelhorn, J., Rowe, C. 2016. Cognition and the evolution of camouflage. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283: 20152890.
- Stachowicz, J.J., Hay, M.E. 1999. Reducing predation through chemically mediated camouflage: indirect effects of plant defenses on herbivores. *Ecology*, 80(2): 495–509.
- Stachowicz, J.J., Hay, M.E. 2000. Geographic variation in camouflage specialization by a decorator crab. *The American Naturalist*, 156: 59–71.
- Stevens, M. 2016. Color change, phenotypic plasticity, and camouflage. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 4(51): 1–10.
- Stevens, M., Merilaita, S. 2009. Animal camouflage: current issues and new perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364: 423 – 427.

- Szebeni, T., Hartnoll, R.G. 2005. Structure and distribution of carapace setae in British spider crabs. *Journal of Natural History*, 39(44): 3795–3809.
- Thomas, W.J. 1970. The setae of *Austropotamobius pallipes* (Crustacea: Astacidae). *Journal of Zoology, London*, 160: 91–142.
- 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. 1976. Studies on the hooked setae *Hyas lyratus* (Brachyura: Majidae). *Syesis*, 9: 367–368.
- Wicksten, M.K. 1980. Decorator crabs. *Scientific American*, 242(2): 146–157.
- Wicksten, M.K. 1983. Camouflage in marine invertebrates. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 21: 177–193.
- Wicksten, M.K. 1986. Carrying in brachyuran crabs. *Journal of Crustacean Biology*, 6(3): 364–369.
- Wortham, J.L., Jedlicka, J. 2019. Grooming behaviors and fouling of the spider crab *Libinia dubia* (Decapoda: Epialtidae). *Nauplius*, 27: e2019009.
- 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.

CAPÍTULO 2

Morfologia dos pleópodos e diversidade das cerdas associadas à incubação dos ovos em caranguejos Majoidea (Decapoda: Brachyura)

RESUMO

Durante décadas, o mecanismo de fixação dos ovos nos decápodes foi alvo de estudos detalhados; contudo, a elucidação de tal processo, ainda parece bastante confusa, visto a existência de teorias contrastantes, descrições pouco esclarecedoras e reduzida expressividade dos grupos estudados. Desta forma, no presente estudo analisamos os pleópodos, esterno e pléon de seis espécies de Majoidea: *Apiomithrax violaceus*, *Collodes rostratus*, *Inachoides forceps*, *Omalacantha bicornuta*, *Pitho lherminieri* e *Podochela brasiliensis*. Esta análise visou descrever a estrutura geral dos pleópodos, assim como, o mecanismo de fixação dos ovos aos mesmos, e identificar a diversidade e possível função das cerdas relacionadas à incubação dos ovos. Nas espécies analisadas os pleópodos são apêndices bifurcados, achatados dorventralmente, cobertos por cerdas paposas dispostas no exopodito, e cerdas simples no endopodito. As margens do pléon e esterno são cobertas por uma densa fileira de cerdas paposas, que parecem estar relacionadas com a proteção dos ovos. A adesão dos ovos às cerdas simples dos pleópodos ocorre por meio da formação de uma haste de fixação, oriunda da camada mais externa do ovo. Este mecanismo de fixação dos ovos não variou entre as espécies analisadas, contudo, a estrutura geral dos pleópodos mostrou variação relacionada principalmente a espessura do apêndice. Atualmente, pouco se sabe a respeito da morfologia dos pleópodos, assim como, da diversidade das cerdas relacionadas a incubação dos ovos para os Brachyura em geral. Desta forma, exploramos neste estudo resultados que contribuem com uma melhor compreensão dos mecanismos reprodutivos dos majóideos.

Palavras-chave: Cerdas simples. Cerdas paposas. Pléon. Esterno. Fixação dos ovos

1. Introdução

O pléon dos Decapoda consiste, de modo geral, em seis segmentos mais o telson. Cada um dos cinco segmentos anteriores carrega um par de pleópodos, enquanto o sexto segmento contém um par de urópodos. Os urópodos e o telson formam o leque caudal (Guinot et al., 2013) e a morfologia dos pleópodos varia de acordo com sua função principal, que é comumente a natação ou reprodução (Bell, 1905; Haug et al., 2013). Em muitos crustáceos decápodes, os pleópodos usados na natação geralmente se assemelham a uma placa plana ligeiramente curva, como um remo (Phillips, 1971; Lim & DeMont, 2009; Haug et al., 2013; Gregati et al., 2014), enquanto os pleópodos das fêmeas são robustos e endurecidos, o que permite que os ovos se anexam a eles (Haug et al., 2013).

Com exceção aos camarões Dendrobranchiata Bate, 1888, todos os crustáceos decápodes incubam ovos ao longo de seu desenvolvimento até a eclosão. Após a fertilização e desova, os embriões são fixados às cerdas dos pleópodos, abaixo do pléon, para formar uma massa embrionária. A incubação inclui a “aeração” dos ovos, na qual os pleópodos movimentam-se, o que promove a circulação de água e facilita a oxigenação e a remoção de detritos. Nos decápodes em que o nado pleopodial é reduzido (lagostas, por exemplo) ou ausente (caranguejos braquiúros), os pleópodos das fêmeas funcionam, principalmente, ou apenas, para a fixação dos ovos (Bauer, 2013).

Os braquiúros são os mais bem-sucedidos de todos os grupos de decápodes, tanto em diversidade taxonômica, quanto na variedade de estilos de vida. Portanto, é razoável especular que a carcinização seja fundamental para tal sucesso (Davie et al., 2015). Neste grupo, uma série de modificações morfológicas possibilitaram importantes transformações na locomoção e estilo de vida dessas espécies, como por exemplo, o achatamento dorsoventral, a redução acentuada no tamanho e espessura do pléon (que é dobrado ventralmente e mantido sob o cefalotórax) e a perda dos urópodos birremes funcionais (Bauer, 1981; Guinot et al., 2013; Davie et al., 2015).

Dentre tais modificações, está também a alteração da função dos pleópodos, que nos machos são modificados em órgãos copuladores, os gonópodos; enquanto nas fêmeas, os quatro pares de pleópodos birremes carregam os ovos fertilizados (McLay & Becker, 2015). Desta forma, o pléon e seus apêndices exibem uma série de modificações para auxiliar na incubação e armazenamento dos ovos nas fêmeas e na cópula nos machos (Hartnoll, 1974; McLay & Becker, 2015). Nas fêmeas, o pléon é mais longo do que nos machos e as placas pleurais são consideravelmente maiores e mais largas (Hartnoll, 1974; McLay & Becker, 2015), contornadas por uma camada muito mais densa de cerdas, que são cerca de três vezes mais longas do que as de um macho de tamanho semelhante (Yonge, 1937). Do mesmo modo, os quatro pares de pleópodos das fêmeas também são maiores do que nos machos (Yonge, 1937; Fantucci et al., 2009).

Por quase um século, a origem e deposição das camadas do ovo de alguns decápodes, assim como, a fixação dos mesmos aos pleópodos foram alvo de estudos detalhados com o auxílio de análises histológicas e de Microscopia Eletrônica de Varredura e Transmissão (Henrick, 1909; Broekhuysen, 1937; Yonge, 1937; Cheung, 1966; Goudeau & Lachaise, 1983; Goudeau et al., 1987). Tais pesquisas originaram uma série de teorias, algumas vezes contraditórias (ver revisões em Broekhuysen, 1937; Yonge, 1937). A princípio, acreditava-se que os ovos se fixavam às cerdas ovígeras dos pleópodos por meio de uma substância adesiva, similar a uma “cola”. A origem de tal substância foi atribuída às secreções dos órgãos genitais, do oviduto e/ou espermateca, ou secretada por um tipo de glândula tegumentar, as glândulas de “cimento” dos pleópodos (Yonge, 1937). Outros autores acreditavam que os ovos eram “espetados” pelas cerdas (Williamson, 1904) ou pressionados contra elas, perfurando a membrana externa do ovo e possibilitando a fixação (Broekhuysen, 1937).

Mais tarde, a teoria da secreção de algum tipo de “cola” foi totalmente rejeitada por alguns autores e a fixação dos ovos aos pleópodos foi atribuída pela formação de uma haste de fixação, o funículo (Cheung, 1966; Goudeau & Lachaise, 1983; Goudeau et al., 1987).

Acredita-se que o funículo seja oriundo da camada mais externa do ovo: o envelope I, que após a passagem pelo gonópore e exposição à água do mar, incha e se torna pegajoso. Durante a fixação do ovo, os pleópodos movimentam-se vigorosamente e fazem com que o envelope I se estique e forme as hastes de fixação, o que provavelmente também faz com que estas hastes se retorçam e enrolem nas cerdas. Depois que a massa de ovos é presa às cerdas, o envelope I da haste de fixação e do ovo se condensa, formando um material resistente (Goudeau et al., 1987).

Embora existam diversos estudos empenhados em compreender a fixação dos ovos aos pleópodos, o processo como um todo ainda não está claro, dadas as teorias contraditórias e descrições pouco detalhadas. Além disso, muitas vezes, tais estudos apresentam ilustrações cuja pequena quantidade de detalhes não permite uma avaliação mais precisa (ver Yonge, 1937; Yonge, 1955; Cheung, 1966; Goudeau & Lachaise, 1983; Goudeau et al., 1987). A literatura referente a este assunto ainda é restrita, visto o número limitado de grupos estudados, em que a maioria das publicações trata de algumas espécies de lagostas (ver Yonge, 1937; Cheung, 1966; Goudeau et al., 1987) e do portunídeo *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758) (Cheung, 1966; Goudeau & Lachaise, 1983).

Ademais, pouca atenção é dada à diversidade e estrutura das cerdas relacionadas à incubação dos ovos. Yonge (1937) descreveu a existência de uma densa camada de cerdas plumosas natatórias nos pleópodos de *Homarus vulgaris* H. Milne Edwards, 1837 e, também, relatou a presença de um segundo tipo de cerda, visivelmente mais longa e não plumosa, nas quais os ovos são anexados. Estas cerdas foram classificadas em sete grupos de acordo com a distribuição ao longo dos segmentos, no entanto, não foram descritos maiores detalhes. Em *Cancer pagurus* Linnaeus, 1758, ao contrário do observado em lagostas, os ovos são anexados somente nas cerdas do endopodido; estas cerdas são mais longas e com pequenos denticulos na parte superior, enquanto no exopodito são encontradas apenas cerdas plumosas (Broekhuysen, 1937).

Até o momento, o conhecimento acerca do mecanismo de fixação dos ovos em *Brachyura* é resumido à informação de que os ovos se aderem às cerdas não plumosas dos pleópodos (Bauer, 2013; McLay & Becker, 2015). Vários são os estudos sobre o desenvolvimento ovariano e fecundidade das espécies (e.g. Mantelatto & Fransozo, 1997; Litulo et al., 2005; Rotllant et al., 2007; Cobo & Okamori, 2008; Sal Moyano et al., 2011; Zara et al., 2011; González-Pisani et al., 2013); contudo, são raros os que descrevem o mecanismo de fixação dos ovos aos pleópodos, assim como, a morfologia detalhada de tal apêndice (e.g. Cheung, 1966; Goudeau & Lachaise, 1983). Desta forma, no presente estudo analisamos os pleópodos das fêmeas adultas ovígeras e não-ovígeras, assim como as cerdas do esterno e pléon de seis espécies de *Majoidea*, até então nunca estudadas. Buscamos, assim, compreender o mecanismo de fixação dos ovos aos pleópodos, além de avaliar se existem variações morfológicas entre espécies e no decorrer dos períodos reprodutivos e não-reprodutivos. Avaliou-se, também, o papel das cerdas do pléon e da borda da cavidade esterno-pleonal na incubação dos ovos. Neste estudo, descrevemos e discutimos a diversidade, a distribuição e estrutura das cerdas dos pleópodos e das demais estruturas relacionadas com a incubação dos ovos nas espécies selecionadas de caranguejos *Majoidea*.

2. Objetivos

- Descrever a morfologia dos pleópodos, assim como, o mecanismo de fixação dos ovos aos mesmos para as seguintes espécies de Majoidea: *Apiomithrax violaceus* (A. Milne-Edwards, 1867), *Collodes rostratus* A. Milne-Edwards, 1879, *Inachoides forceps* A. Milne-Edwards, 1879, *Omalacantha bicornuta* (Latreille, 1825), *Pitho lherminieri* (Desbonne in Desbonne & Schramm, 1867) e *Podocheila brasiliensis* Coelho, 1972.
- Identificar e descrever detalhadamente os tipos de cerdas encontrados no pléon, na borda da cavidade esterno-pleonal e nos pleópodos de tais espécies.
- Investigar o papel destas cerdas no processo de incubação dos ovos e relacionar a morfologia dos pleópodos com tal função.

3. Material e Métodos

3.1 *Espécies estudadas*

As espécies analisadas neste estudo foram: *Apiomithrax violaceus*, *Collodes rostratus*, *Inachoides forceps*, *Omalacantha bicornuta*, *Pitho lherminieri* e *Podochela brasiliensis*. Os exemplares de tais espécies foram obtidos na Coleção Zoológica do Laboratório de Sistemática Zoológica (LSZ). Material complementar também foi obtido da coleção do Núcleo de Estudos em Biologia, Ecologia e Cultivo de Crustáceos (NEBECC), por meio de doações. Os indivíduos foram identificados, fotografados e dissecados em estereoscópio para retirada dos fragmentos do pléon e esterno, e os pleópodos de fêmeas adultas ovígeras e não ovígeras.

3.2 *Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV)*

As amostras destinadas à microscopia eletrônica de varredura foram submetidas ao seguinte protocolo: desidratação em sequência crescente de soluções de álcool 30-100% e secagem completa em ponto crítico CPD 020 da Balzers Union, com CO₂ líquido. Posteriormente, as amostras foram aderidas aos stubs com fita dupla face e em seguida metalizadas em aparelho MED 010 da Balzers Union, com camada de 10 nm de ouro. Os materiais foram analisados e fotografados no microscópio eletrônico de varredura do Laboratório de Microscopia Eletrônica, UNESP – FCAV – Jaboticabal.

3.3 *Análise histológica*

As amostras foram descalcificadas de acordo com Gunthorpe et al. (1990) utilizando 10% de tetra-acetato de etilenodiamina-acético (EDTA) a pH 8,0 por no mínimo 48 h, variando de acordo com o tamanho da amostra. Após a fixação, os materiais foram desidratados em soluções de álcool (70-95%), embebidos e incluídos em resina metacrilato (Historesin - Leica®), seguindo rotina histológica. Cortes seriados de 4 a 6µm foram obtidos em micrótomo rotativo. Para a descrição histológica tradicional foram utilizados os corantes Hematoxilina e Eosina, segundo Junqueira & Junqueira (1983). As lâminas foram examinadas e fotografadas em microscópio de luz.

4. Resultados

Para todas as espécies foram analisadas amostras dos pleópodos, pléon e da borda da cavidade esterno-pleonal. Contudo, durante o processamento, algumas amostras foram danificadas e não foi possível ilustrar todas as estruturas, em todas as espécies. Desta forma, a borda da cavidade esterno-pleonal e os pleópodos de fêmeas adultas não ovíferas foram analisados apenas em *Apiomithrax violaceus*. Fêmeas ovíferas foram estudadas para *Collodes rostratus*, *Inachoides forceps*, *Omalacantha bicornuta*, *Pitho lherminieri* e *Podochela brasiliensis*. As amostras do pléon são de *A. violaceus*, *C. rostratus*, *I. forceps*, *P. lherminieri* e *P. brasiliensis*. De maneira geral as estruturas apresentaram apenas variações pontuais entre as espécies que são mencionadas nas descrições. Desta forma, as descrições contemplam todas as espécies estudadas.

Cerdas do pléon e da borda da cavidade esterno-pleonal

Em todas as espécies analisadas, cerdas paposas longas e delgadas (Fig. 1A detalhe) estão paralelamente distribuídas em fileira, contornando toda borda do pléon (Fig. 1A-E). Em *C. rostratus* (Fig. 1A), *P. lherminieri* (Fig. 1D) e *P. brasiliensis* (Fig. 1E), essas cerdas estão justapostas, formando uma fileira densa. Em *A. violaceus* (Fig. 1B) e *I. forceps* (Fig. 1C) tais cerdas estão dispostas em uma fileira disforme, levemente mais afastadas umas das outras.

As cerdas da cavidade esterno-pleonal de *A. violaceus* são cerdas paposas, longas e delgadas, com sétulas relativamente mais curtas do que as observadas nas cerdas do pléon (Fig. 1A detalhe, F detalhe). Essas cerdas estão distribuídas geralmente formando duas ou três fileiras, que contornam toda a borda da cavidade esterno-pleonal (Fig. 1F). Uma grande quantidade de detritos foi observada fixada nas cerdas do pléon e esterno, principalmente nas sétulas (Fig. 1A, D-F).

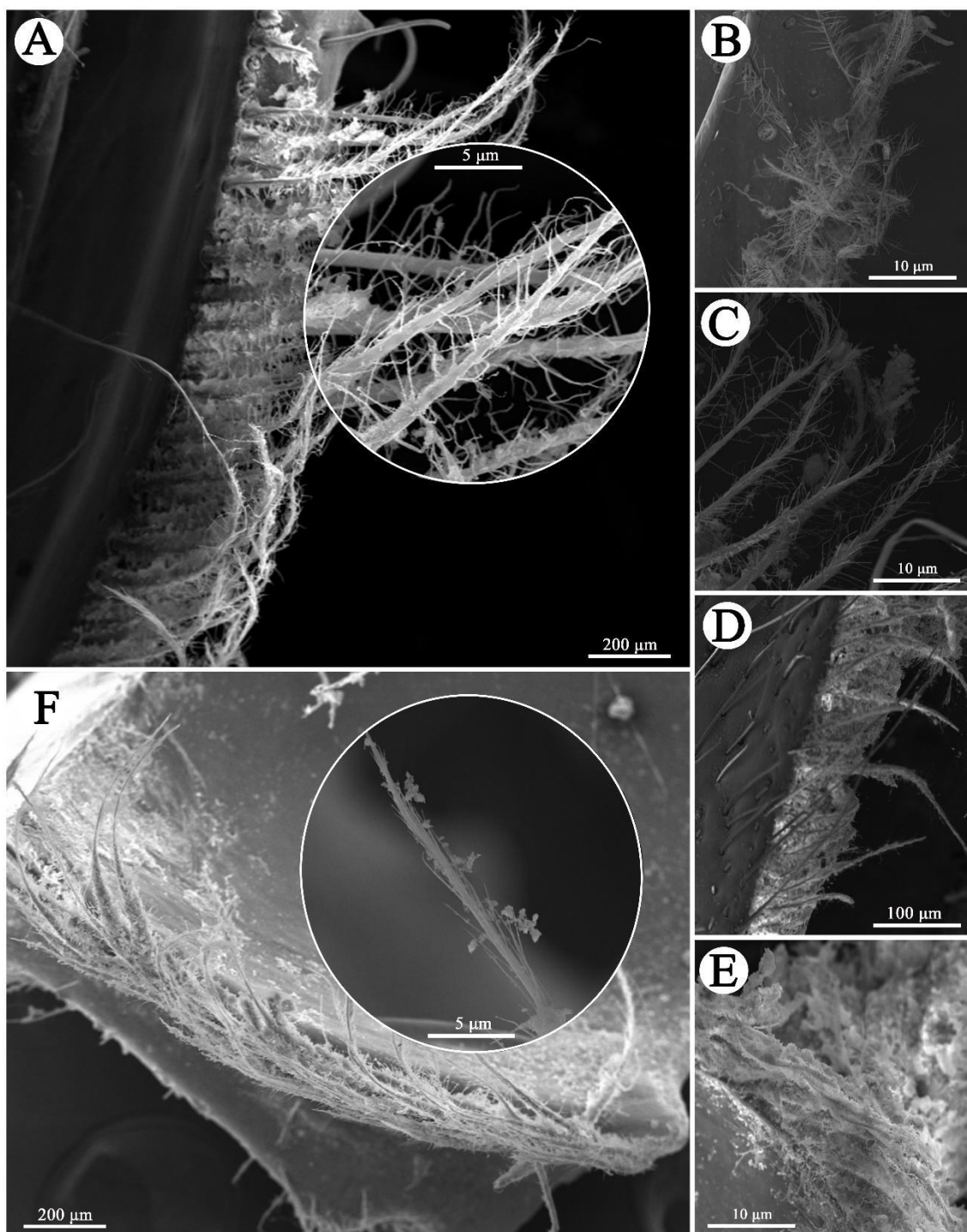


Figura 1. A-F, Cerdas presentes no pléon e na borda da cavidade esterno-pleonal vistas em Microscopia Eletrônica de Varredura. A, cerdas paposas inseridas em fileira na borda do pléon de *Collodes rostratus* A. Milne-Edwards, 1879, com detalhe das cerdas, note as sétulas delgadas. B, cerdas paposas inseridas na borda do pléon de *Apiomithrax violaceus* (A. Milne-Edwards, 1867). C, cerdas paposas da borda do pléon de *Inachoides forceps* A. Milne-Edwards, 1879. D, cerdas paposas inseridas na borda do pléon de *Pitho lherminieri* (Desbonne em Desbonne & Schramm, 1867). E, cerdas paposas inseridas na borda do pléon de *Podochela brasiliensis* Coelho, 1972. F, cerdas paposas da borda da cavidade esterno-pleonal de *Apiomithrax violaceus*, com detalhe da cerda, note a grande quantidade de detritos presos as sétulas das cerdas.

Pleópodo, fêmea adulta não ovígera

As fêmeas adultas não ovígeras de *A. violaceus* apresentaram pleópodos birremes pareados, robustos, achatados dorso-ventralmente, com leve afunilamento distal (Fig. 2A). O endopodito é um terço mais curto que o exopodito, e possui cerdas simples, longas e delgadas (Fig. 2A, B), distribuídas em linhas horizontais paralelas por todo comprimento, exceto no ápice (Fig. 2A). O exopodito tem cerdas paposas (Fig. 2C) lateralmente distribuídas da base ao segundo terço distal, majoritariamente inseridas na margem lateral (Fig. 2A), agrupadas em maior densidade na região proximal (Fig. 2A, D).

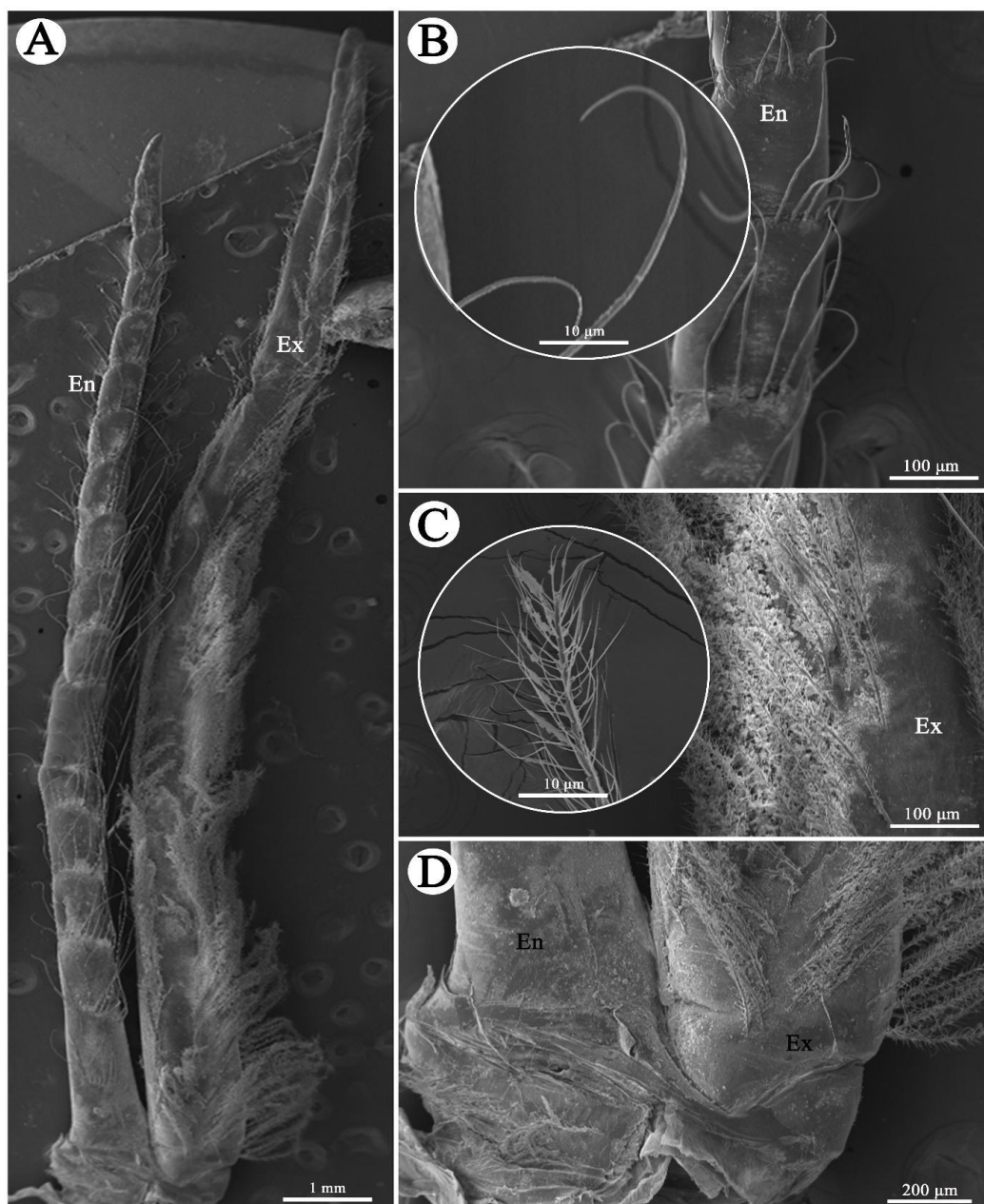


Figura 2. A-D, Pleópodo 3 de fêmeas adultas não ovígeras de *Apiomithrax violaceus* (A. Milne-Edwards, 1867) visto em Microscopia Eletrônica de Varredura. A, vista geral do pléopodo, mostrando as cerdas paposas no exopodito e cerdas simples no endopodito. B, endopodito com detalhe das cerdas simples. C, exopodito com detalhe das cerdas paposas. D, base do pleópodo.

Pleópodo, fêmea adulta ovígera

Os pleópodos das fêmeas adultas ovígeras de *C. rostratus*, *I. forceps*, *O. bicornuta*, *P. lherminieri* e *P. brasiliensis* mostram bifurcação acentuada entre o endopodito e exopodito, com amplo espaço entre eles (Fig. 3A). O endopodito é delgado e arredondado, com inclinação na metade proximal voltada para o interior do apêndice (Fig. 3). As cerdas simples do endopodito são de difícil visualização, visto a grande quantidade de ovos anexados às mesmas (Fig. 3A detalhe, B-E). O exopodito é achatado dorso-ventralmente, com curvatura na margem mesial, formando um semicírculo (Fig. 3A). Cerdas paposas estão distribuídas até a extremidade distal do exopodito, com maior densidade na região proximal (Fig. 3A detalhe, D).

A variação estrutural entre os pleópodos das fêmeas ovígeras analisadas foi limitada a robustez dos apêndices (ver Fig. 3). *Omalacantha bicornuta* e *P. lherminieri*, mostram pleópodos mais robustos (Fig. 3A, E, respectivamente). Enquanto em *C. rostratus*, *I. forceps* e *P. brasiliensis* os pleópodos são mais delgados, com endopodito mais curto que o exopodito (Fig. 3B-D, respectivamente). Os pleópodos de todas as espécies possuem cerdas simples no endopodito, onde os ovos são exclusivamente fixados e cerdas paposas distribuídas nas bordas laterais do exopodito (Fig. 3A detalhes).

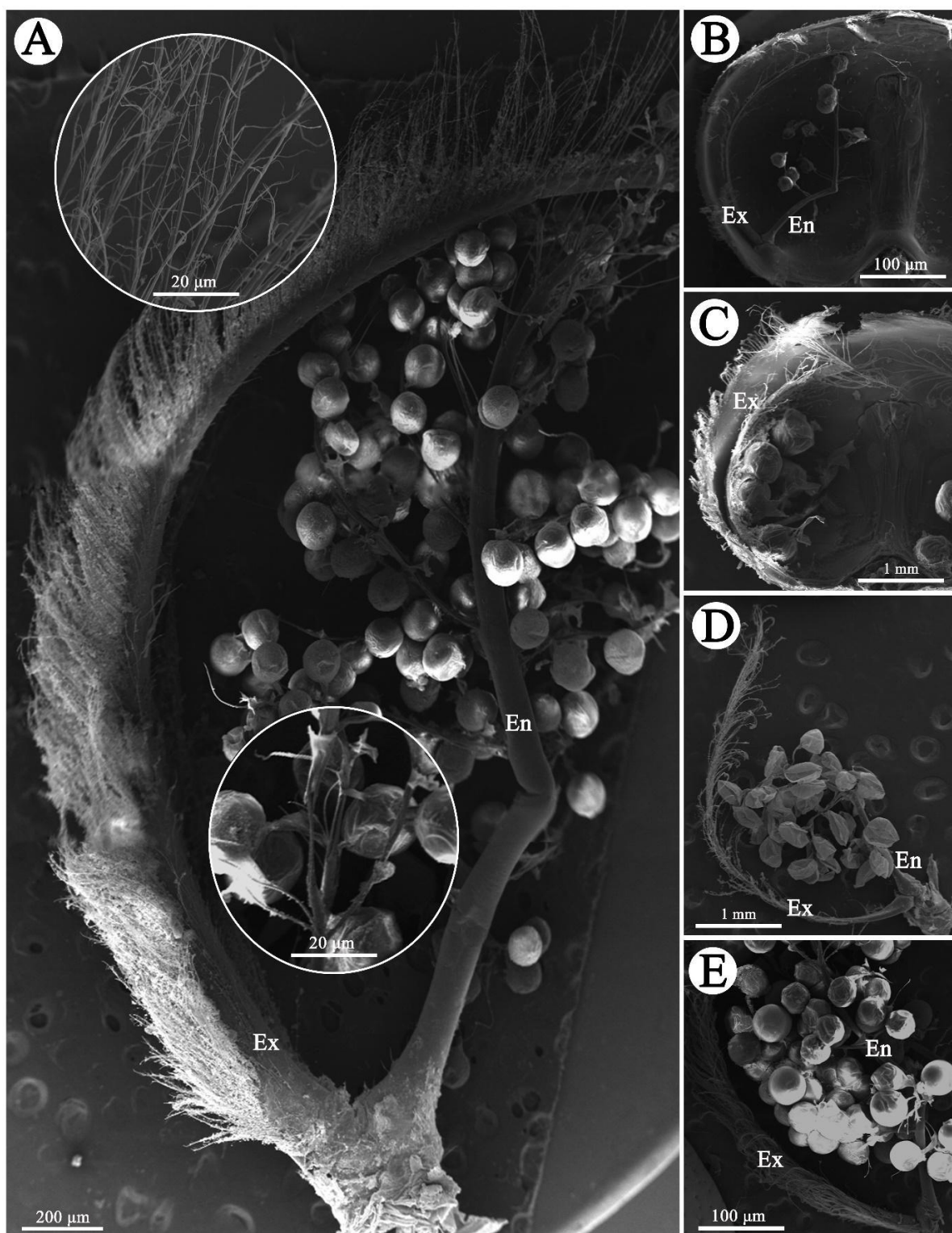


Figura 3. A-E, Pleópodos de fêmeas adultas ovígeras vistos em Microscopia Eletrônica de Varredura. A, pleópodo de *Omalacantha bicornuta* (Latreille, 1825), com detalhe superior das cerdas paposas do exopodito e detalhe inferior dos ovos fixados as cerdas simples do endopodito. B, cavidade abdominal e pleópodo de *Collodes rostratus* A. Milne-Edwards, 1879, note inclinação do endopodito. C, cavidade abdominal e pleópodo de *Inachoides forceps* A. Milne-Edwards, 1879. D, pleópodo de *Podocheila brasiliensis* Coelho, 197, note que o endopodito é mais curto que o exopodito. E, pleópodo de *Pitho lherminieri* (Desbonne em Desbonne & Schramm, 1867).

Fixação dos ovos nas cerdas ovígeras

A fixação dos ovos às cerdas simples dos pleópodos é realizada por meio de uma haste membranosa (Fig. 4A-C). Do ponto de vista histológico, observamos a origem da haste de fixação, que se forma a partir da membrana mais externa do ovo (Fig. 4B). Essa haste é achatada, mais larga do que espessa (Fig. 4A), com dobras paralelas (Fig. 4D), que juntas se retorcem em torno do próprio eixo e circundam a cerda por completo, formando espirais (Fig. 4A, B, F). Aparentemente, as hastes são estruturas elásticas, capazes de se esticar enquanto envolvem a cerda (Fig. 4B, E).

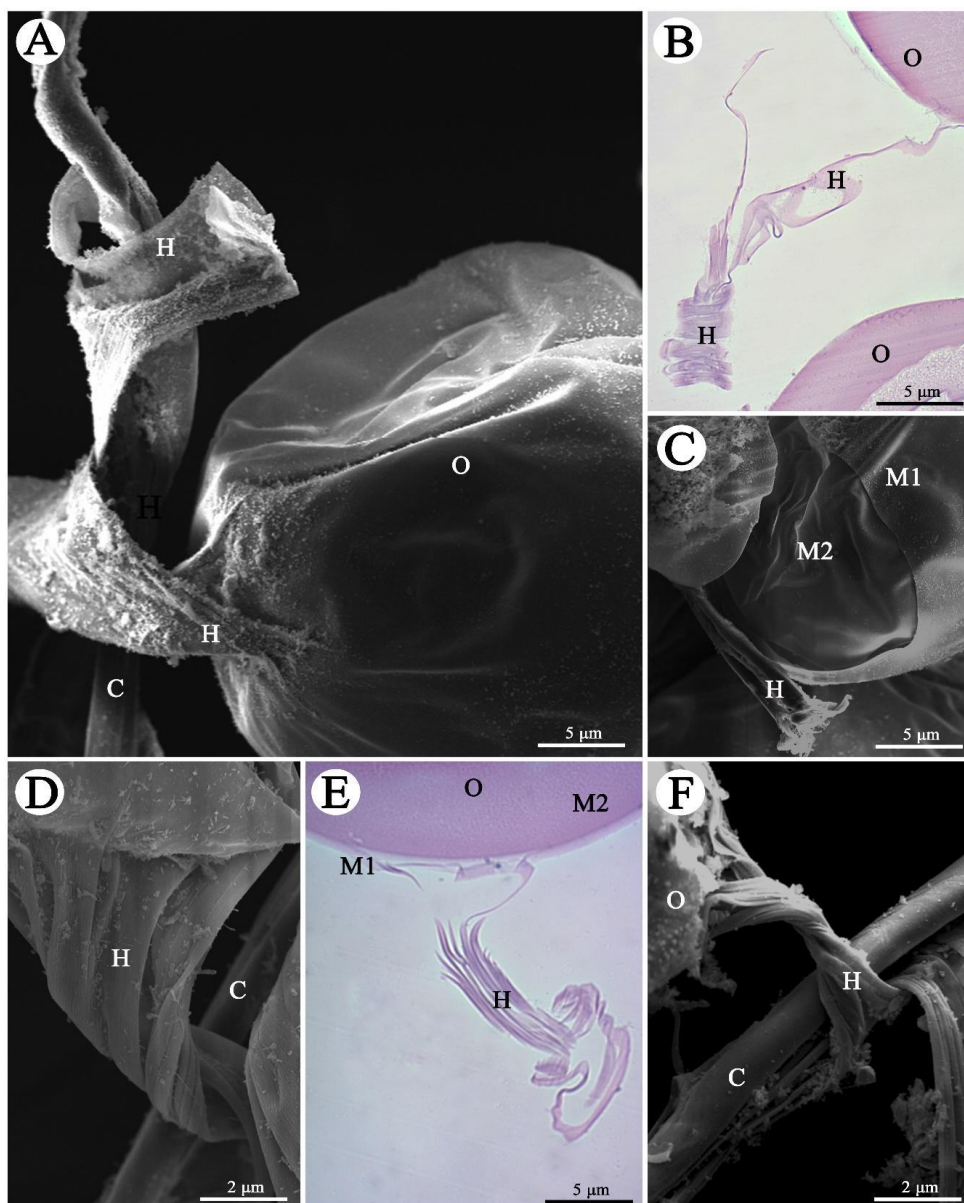


Figura 4. Ovos aderidos às cerdas dos pleópodos. A, C, D, F, Microscopia Eletrônica de Varredura. B, E, histologia. A, B, D, E, ovos de *Omalacantha bicornuta* (Latreille, 1825). C, F, ovos de *Pitho lherminieri* (Desbonne em Desbonne & Schramm, 1867). A, ovo e haste de fixação enrolada a cerda simples. 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.

Em uma mesma cerda existem várias hastes de fixação, ou seja, vários ovos estão presos a uma única cerda, formando aglomerados (Fig. 5A). Raramente, hastes foram encontradas envoltas ao endópodo (Fig. 5B) e em alguns casos, também foi possível observar ovos aderidos uns aos outros (Fig. 5C).

Nas análises histológicas, é possível observar a presença de um envoltório, que reveste externamente o ovo e é composto por três camadas. A primeira camada (M1) é delgada e ligeiramente mais reativa à hematoxilina (basofílica), na qual suas projeções distolaterais dão origem às hastes de fixação dos ovos (Fig. 5D detalhe). A segunda camada (M2) é a mais espessa e menos reativa à hematoxilina, situada na porção intermediária entre as outras camadas (Fig. 5D detalhe). A terceira camada (M3), apesar de mais delgada que a M2, é mais densa e possui maior reatividade à hematoxilina, sendo a camada mais próxima do embrião (Fig. 5D detalhe).

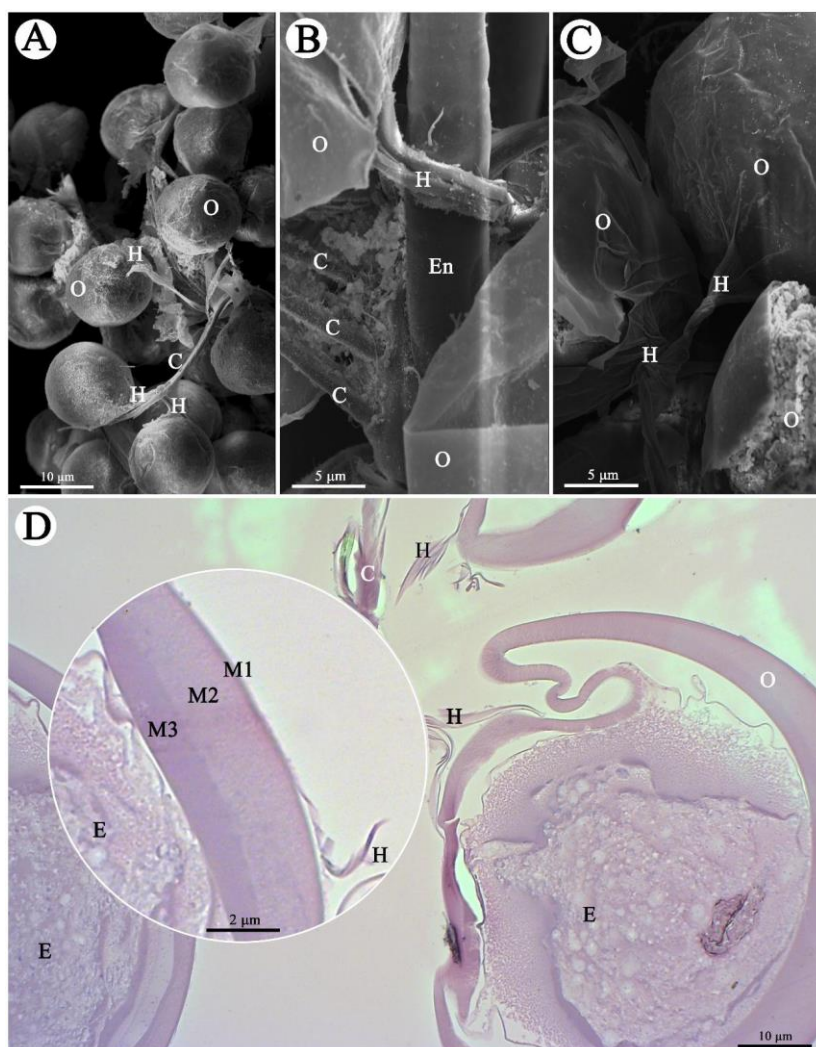


Figura 5. Ovos aderidos as cerdas dos pleópodos. A-C, Microscopia Eletrônica de Varredura. D, histologia. A, massa de ovos de *Omalacantha bicornuta* (Latreille, 1825), note vários ovos aderidos a mesma cerda. B, ovo aderido ao endopodito de *Podochela brasiliensis* Coelho, 1972. C, ovos de *Inachoides 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.

5. Discussão

Os pleópodos de decápodes demonstraram ser características importantes, que devem ser investigadas em estudos de crescimento relativo devido às suas alterações conhecidas ao longo do desenvolvimento e funcionalidade na reprodução (Guimarães & Negreiros-Fransozo, 2005; Mollemlberg et al., 2021). Gregati et al. (2014) descreveram os pleópodos de ambos os sexos de *Stenopus hispidus* (Olivier, 1811), e constaram que nos machos o protopodito e o ramo distal do primeiro par de pleópodos possuem espinhos, que estão ausentes nas fêmeas. Em vez disso, as fêmeas têm cerdas plumosas, dispostas em fileiras ou grupos. Nessa espécie, o exopodito e o endopodito são achatados dorsoventralmente e desprovidos de espinhos, assim como o observado nas fêmeas adultas não ovígeras de *Apiomithax violaceus*, aqui analisadas. A disposição e tipo das cerdas varia entre essas espécies, em *S. hispidus* cerdas plumosas densas estão dispostas nas margens de todo o apêndice. Em *A. violaceus* as cerdas são paposas e estão presentes no exopodito apenas, enquanto no endopodito estão longas e delgadas cerdas simples.

Quando comparada a morfologia dos pleópodos não ovígeros de *A. violaceus* com os pleópodos ovígeros das demais espécies de Majoidea aqui analisadas, constatou-se que a variação principal está relacionada à espessura e curvatura dos pleópodos, que se tornam mais delgados, com curvatura acentuada na margem mesial do exopodito, no qual ocorre o incremento na densidade de cerdas paposas. Todas são características relacionadas à preparação para a fixação e suporte dos ovos (Yonge, 1937), o que indica modificações nas cerdas em períodos reprodutivos. Com relação a comparação entre as espécies, as fêmeas ovígeras de *Omaliacantha bicornuta* e *Pitho lherminieri* apresentam pleópodos mais robustos, enquanto *Colodes rostratus*, *Inachoides forceps* e *Podocheila brasiliensis* possuem pleópodos mais delgados, com endopodito quase metade do tamanho mais curto que o exopodito. Acreditamos que essas diferenças estejam relacionadas ao tamanho e quantidade dos ovos de cada espécie. Porém mais análises precisam ser realizadas para uma constatação exata dessa hipótese.

Todas as espécies analisadas, neste trabalho, apresentaram um padrão único na distribuição de cerdas. Desse modo, as cerdas simples, nas quais os ovos são exclusivamente fixados, estão no endopodito, e as cerdas paposas, ao longo do exopodito. A fixação dos ovos às cerdas não plumosas/setuladas parece ser uma regra aos decápodes (Yonge, 1937; Cheung, 1966; Bauer, 2013). Apesar disso, a diversidade e distribuição das cerdas nos pleópodos parece variar entre os grupos. *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758) apresentou o mesmo padrão encontrado nos majóideos aqui analisados (Broekhuysen, 1937; Cheung, 1966), enquanto *Cancer pagurus* Linnaeus, 1758, apresenta pequenas “farpas” na região distal das cerdas não

plumosas (Broekhuysen, 1937). As lagostas do gênero *Homarus* Weber, 1795 possuem uma densa camada de cerdas plumosas que margeia todo o pleópodo e cerdas longas não plumosas distribuídas por todo o apêndice (Herrick, 1909; Yonge, 1937). Nos pleópodos de exemplares juvenis de *Callinectes ornatus* Ordway, 1863 são relatadas cerdas em “forma de escova” (Bolla Jr. et al., 2008), acreditamos que essa morfologia característica esteja relacionada ao fato do espécime não ser adulto, ou seja, ainda não estaria morfologicamente preparado para o recebimento dos ovos.

Nas margens do pléon e esterno de todas as espécies analisadas foram observadas fileiras de longas cerdas paposas. No caranguejo Ocypodoidea *Mictyris guinotae* Davie, Shih & Chan, 2010 apenas as cerdas do esterno são paposas, enquanto as superfícies marginais do segundo ao sexto segmento pleonal são cobertas por cerdas plumosas. No primeiro segmento pleonal estão inseridas cerdas simples, que desempenham função na captação de água do substrato por ação capilar (Matsuoka et al., 2012). Nas fêmeas ovígeras, acreditamos que as cerdas do pléon, tenham a função mecânica de formar uma barreira, impedindo que os ovos, antes de serem fixados aos pleópodos, escapem da câmara de incubação. Além disso, também auxiliam na proteção dos ovos, dificultando a entrada de detritos e epibiontes, principalmente, durante o comportamento dos braquiúros de movimentar a aba do pléon para ventilação dos ovos (Bauer, 2013). Uma grande quantidade de detritos foi observada aderida a essas cerdas (Fig. 1A, D, E), corroborando com a hipótese de que elas funcionam como uma barreira contra a entrada de resíduos. Dada a baixa incidência do comportamento de limpeza dos ovos em Brachyura, esta poderia ser uma maneira de reduzir a incrustação epizoóica e, conseqüentemente, morte dos embriões (Bauer, 1989). Com relação as cerdas paposas do exopodito, acreditamos que, além da barreira mecânica anteriormente proposta (Williamson, 1904; Broekhuysen, 1937), elas também possam contribuir para com o processo de aeração dos ovos, assim como, com a distribuição uniforme deles dentro da câmara incubadora.

No lagostim *Pacifastacus leniusculus trowbridgii* Stimpson, 1857 foi relatada toda uma preparação das cerdas do pléon e pleópodos para a fixação dos ovos. O período entre a cópula e a postura dos ovos foi caracterizado por longos períodos de “grooming”. Embora ocorresse a limpeza geral do corpo e dos apêndices, a principal preocupação era limpar as superfícies dorsal e ventral do pléon. À medida que o tempo de desova se aproximava, essa limpeza se tornou mais intensa, de maior duração, e envolveu principalmente as superfícies ventrais do pléon e os pleópodos. Como resultado desse tratamento, as franjas das cerdas ao longo do pléon assumiram uma aparência limpa e escovada (Mason, 1970). Visto que maioria das espécies analisadas são preferencialmente encontradas em fundos de areia e lama (Melo,

1996), parece plausível que essa limpeza, feita nas cerdas para a fixação dos ovos também seja necessária.

Como parte de todas as hipóteses sobre o mecanismo de fertilização dos ovos, o número de camadas que envolvem o ovo dos decápodes, também varia, diferindo entre duas ou três camadas, com diferentes suposições a respeito da origem, estrutura e composição de cada uma (Yonge, 1937; Goudeau et al., 1987). Segundo as investigações realizadas em lagostas do gênero *Homarus*, os ovócitos fertilizados são circundados por 2 camadas, o envelope 1, composto pelas camadas sobrepostas 1A e 1B e o envelope 2, formado após a fertilização do ovócito apenas (Goudeau et al., 1987). Em *Carcinus maenas*, acredita-se que a camada 1 seja derivada da membrana vitelínica, enquanto a camada 2 é oriunda da solidificação do fluido exsudado do ovo na desova, e a camada 3 uma cápsula embrionária (Cheung, 1966; Goudeau & Lachaise, 1983).

Em nossas análises histológicas, circundando os ovos, identificamos um envelope externo composto por três camadas. Com base em nossos resultados não conseguimos inferir a origem exata dessas camadas, contudo, acreditamos que as duas primeiras sejam oriundas do córion, que nos ovócitos maduros de alguns majídeos é composto por duas camadas de diferentes electrondensidades. As camadas só foram distintas sob análise ultraestrutural (ver Hinsch, 1971; Mollemberg et al., 2017). Contudo, é plausível acreditar que no decorrer do processo de fertilização e desova essas camadas sejam mantidas e desenvolvam-se, tornando-se mais espessas. Segundo Broekhuysen (1937), a segunda camada é o espaço perivitelino, preenchido por “líquido”, entre o córion e a membrana vitelínica, no qual a expansão/desenvolvimento do córion poderia possibilitar a formação desse espaço. Em *C. maenas*, durante a fertilização, em resposta ao primeiro contato com o espermatozóide, as vesículas corticais do ovócito entram em exocitose (reação cortical), liberando dois exsudatos diferentes: um material granular fino e uma massa de grânulos. Ao longo das primeiras etapas da exocitose, os dois envelopes vitelínicos (córion) sobrepostos ao ovócito são destacados da sua superfície e o interior dos ovócitos muda gradualmente, formando um novo revestimento (Goudeau & Becker, 1982). Acreditamos que esse revestimento seja a camada 3 encontrada envolta dos ovos das espécies aqui analisadas, o que também condiz com a nossa hipótese de que as camadas mais externas são formadas a partir do córion.

De acordo com nossas análises histológicas e em MEV, observamos a origem da haste de fixação dos ovos a partir da sua camada mais externa (camada 1). Sem a adição de nenhum tipo de secreção de substância adesiva, conforme observado anteriormente em outros decápodes (Cheung, 1966; Goudeau & Becker, 1982; Goudeau et al., 1987). Em contato com a água do mar o envelope 1 dos ovos incha e se torna pegajoso, o que torna possível sua

fixação às cerdas simples dos pleópodos. O contato dos ovos com as cerdas é induzido pela movimentação dos pleópodos. Tal movimentação, também, faz com que as hastes de fixação sejam formadas a partir dessa camada mais externa (A1), que se estica e enrola nas cerdas ovíferas (Goudeau et al., 1987). É interessante ressaltar que, apesar da propriedade pegajosa da membrana mais externa dos ovos, nenhum ovo é aderido as cerdas plumosas/setuladas ou qualquer outra estrutura. Foi pressuposto por alguns autores que a estrutura plumosa das cerdas não ofereceria suporte mecânico necessário à adesão dos ovos (Cheung, 1966; Goudeau et al., 1987).

Com o tempo as informações sobre mecanismos como a fixação dos ovos nos Decapoda, por exemplo, foram simplificadas e todo o processo envolvido não mais discutido ou estudado. A compreensão detalhada deste mecanismo envolve o entendimento de atividades como a formação e deposição das camadas do ovo, morfologia dos pleópodos e mecanismos de fertilização e desova, ou seja, o entendimento de todo o ciclo reprodutivo das espécies. Desta forma, entender o funcionamento de mecanismos básicos como a incubação dos ovos, é um conhecimento de base para a compreensão dos mecanismos reprodutivos das diferentes espécies.

No presente estudo exploramos detalhes ainda pouco conhecidos na literatura, como a morfologia detalhada das cerdas dos pleópodos e de outras cerdas envolvidas na incubação dos ovos (pléon e esterno). Com esses resultados, ampliamos o conhecimento da diversidade das cerdas e mecanismos de fixação dos ovos aos pleópodos presentes em estruturas pouco analisadas na literatura em geral. Segundo alguns autores, não há razões para se presumir que o método de fixação dos ovos difira em qualquer particularidade relevante entre as espécies de Pleocyemata (Yonge, 1937; Cheung, 1966); contudo, poucos grupos foram analisados até o presente e mais espécies precisariam ser investigadas para uma conclusão satisfatória sobre este mecanismo. Ademais, dadas as diferenças morfológicas existentes entre a estrutura geral dos pleópodos e de suas cerdas, nos parece pouco plausível que este mecanismo não varie entre os diferentes grupos supragenéricos.

REFERÊNCIAS

- 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 of Crustacea*, Vol. 1 (eds M. Thiel and L. Watling) pp. 337-375. New York, Oxford University Press.
- Bell, W.B. 1905. Modifications in size, form and function of homologous crustacean appendages. Iowa, Iowa City Press.
- Bolla Jr, E.A., Negreiros-Fransozo, M.L., Fransozo, A. 2008. Juvenile development of *Callinectes ornatus* Ordway, 1863 (Crustacea: Decapoda: Portunidae), from megalopae obtained in the neuston. *Zootaxa*, 1788: 1–20.
- Broekhuysen Jr, G.J. 1937. On development, growth and distribution of *Carcinides Maenas* (L.). *Archives Néerlandaises de Zoologie*, 2: 257–400.
- Cheung, T.S. 1966. The development of egg-membranes and egg attachment in the shore crab, *Carcinus maenas*, and some related decapods. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 46: 373–400.
- Cobo, V.J., Okamori, C.M. 2008. Fecundidade do caranguejo-aranha *Mithraculus forceps* (Decapoda, Mithracidae) do litoral norte do Estado de São Paulo. *Iheringia, Série Zoologia*, 98: 84–87.
- 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.
- Fantucci, M.Z., Biagi, R., Mantelatto, F.L. 2009. Use of pleopod morphology to determine sexual dimorphism and maturity in hermit crabs: *Isocheles sawayai* as a model. *Helgoland Marine Research*, 63: 169–175.
- González-Pisani, X.G., Dellatorre, F.G., López-Greco, L. 2013. Embryology of the spider crabs *Leurocyclus tuberculatus* (H. Milne-Edwards & Lucas 1842) and *Libinia spinosa* (H. Milne-Edwards 1834): (Brachyura, Majoidea). *Zootaxa*, 3718: 301–316.
- Goudeau, M., Becker, J. 1982. Fertilization in a crab. II. Cytological aspects of the cortical reaction and fertilization envelope elaboration. *Tissue & Cell*, 14(2): 273–282.
- Goudeau, M., Lachaise, F. 1983. Structure of the egg funiculus and deposition of embryonic envelopes in a crab. *Tissue & Cell*, 15: 47–62.

- Goudeau, M., Talbot, P., Harper, R. 1987. Mechanism of egg attachment stalk formation in the lobster, *Homarus*. *Gamete Research*, 18: 279–289.
- Gregati, R.A., Fransozo, V., Lopez-Greco, L.S., Negreiros-Fransozo, M.L., Bauer, R. Functional morphology of the reproductive system and sperm transfer in *Stenopus hispidus* (Crustacea: Decapoda: Stenopodidea), and their relation to the mating system. *Invertebrate Biology*, 133(4): 381–393.
- Guimarães, F.J., Negreiros-Fransozo, M.L. 2005. Juvenile development and growth patterns in the mud crab *Eurytium limosum* (Say, 1818) (Decapoda, Brachyura, Xanthidae) under laboratory conditions. *Journal of Natural History*, 39(23): 2145–2161.
- Guinot, D., Tavares, M., Castro, P. 2013. Significance of the sexual openings and supplementary structures on the phylogeny of brachyuran crabs (Crustacea, Decapoda, Brachyura), with new nomina for higher-ranked podotreme taxa. *Zootaxa*, 3665: 1–414.
- Gunthorpe, M.E., Sikes, C.S., Wheeler, A.P. 1990. Promotion and inhibition of calcium carbonate crystallization in vitro by matrix protein from blue crab exoskeleton. *Biological Bulletin*, 179: 191–200.
- Hartnoll, R.G. 1974. Variation in growth pattern between some secondary sexual characters in crabs (Decapoda: Brachyura). *Crustaceana*, 27(2): 131–136.
- Haug, J.T., Maas, A., Haug, C., Waloszek, D. 2013. Evolution of crustacean appendages. In: Functional Morphology and Diversity (eds L. Watling and M. Thiel) pp. 34–73. New York, Oxford University Press.
- Herrick, F.H. 1909. Natural history of the American lobster. *Bulletin of the Bureau of Fisheries*, 29: 149–408.
- Hinsch, G.W. 1971. Penetration of the oocyte envelope by spermatozoa in the spider crab. *Journal of Ultrastructure Research*, 35: 86–97.
- Junqueira, L.C.U., Junqueira, L.M.M.S. 1983. Técnicas básicas de citologia e histologia. São Paulo, Santos Editora.
- Lim, J.L., DeMont, M.E. 2009. Kinematics, hydrodynamics and force production of pleopods suggest jet-assisted walking in the American lobster (*Homarus americanus*). *The Journal of Experimental Biology*, 212: 2731–2745.
- Litulo, C., Macia, A., Mantelatto, F.L.M. 2005. Fecundity and sexual maturity of the crab *Macrophthalmus depressus* (Brachyura: Ocypodidae) from Inhaca Island, Mozambique. *African Journal of Aquatic Science*, 30(2): 179–183.

- Mantelatto, F.L.M., Fransozo, A. 1997. Fecundity of the Crab *Callinectes ornatus* Ordway, 1863 (Decapoda, Brachyura, Portunidae) from the Ubatuba region, São Paulo, Brazil. *Crustaceana*, 70(2): 214–226.
- Mason, J.C. 1970. Egg-laying in the western North American crayfish, *Pacifastacus trowbridgii* (Stimpson) (Decapoda, Astacidae). *Crustaceana*, 19: 37–44.
- Matsuoka, T., Suzuki, H., Archdale, M.V. 2012. Morphological and functional characteristics of setae involved in grooming, water uptake and water circulation of the soldier crab *Mictyris guinotae* (Decapoda, Brachyura, Mictyridae). *Crustaceana*, 85(8): 975–986.
- McLay, C.L., Becker, C. 2015. Reproduction in Brachyura. In Treatise on Zoology—Anatomy, Taxonomy, Biology. The Crustacea 9C (71-4) Decapoda: Brachyura (part 1) (eds P. Castro, P.J.F Davie, D. Guinot, F.R. Schram, J.C. von Vaupel Klein) pp. 185–243. Leiden - NL, Brill.
- Mollemberg, M., Lianos, L., Zara, F.J., Swenson, R., Cobo, V.J., Santana, W. 2021. Morphological changes during ontogeny of the male first and second gonopods of *Mithraculus forceps* A. Milne-Edwards, 1875 (Brachyura: Majoidea: Mithracidae). *Journal of Natural History*, 55(15-16): 953–967.
- Mollemberg, M., Zara, F.J., Santana, W. 2007. Morphology and ultrastructure of the adult ovarian cycle in Mithracidae (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Majoidea). *Helgoland Marine Research*, 71: 1–14.
- Phillips, P.J. 1971. Observations on the biology of mudshrimps of the genus *Callinassa* (Anomura: Thalassinidea) in Mississippi Sound. *Gulf Research Reports*, 3(2): 165–196.
- Rotllant, G., González-Gurriarán, E., Fernández, L., Benhalima, K., Ribes, E. 2007. Ovarian maturation of the multi-spawning spider crab *Maja brachydactyla* (Decapoda: Majidae) with special reference to yolk formation. *Marine Biology*, 152(2): 383–394.
- Sal Moyano, M.P., Gavio, M.A., Maggi, M.D. 2011. Morphometric and gonad maturity of the spider crab *Libinia spinosa* (Crustacea: Brachyura: Majoidea: Epialtidae) in Argentina. *Journal of the Marine Biological Association*, 91(4): 837–844.
- Williamson, H.C. 1904. Contribution to the life-histories of the edible crab (*Cancer pagurus*) and of other decapod Crustacea: Impregnation; spawning; casting; distribution; rate of growth. *Twenty-second annual report of the Fishery Board for Scotland*, 3: 100–140.
- Yonge, C.M. 1937. The nature and significance of the membranes surrounding the developing eggs of *Homarus vulgaris* and other Decapoda. *Proceedings of the Zoological Society of London*, A107(4): 499–517.

- Yonge, C.M. 1955. Egg attachment in *Crangon vulgaris* and other Caridea. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, Section B: Biological Sciences*, 65(3): 369–400.
- Zara, F.J., Gaeta, H.H., Costa, T.M., Toyama, M.H., Caetano, F.H. 2011. The ovarian cycle histochemistry and its relationship with hepatopancreas weight in the blue crab *Callinectes danae* (Crustacea: Portunidae). *Acta Zoologica (Stockholm)*, 94(2): 134–146.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Em todos os grupos de artrópodes, o papel das cerdas evoluiu da simples mecanorrecepção para várias outras funções, incluindo defesa, locomoção, captura de presas, dispersão de feromônios, exibição sexual, limpeza e camuflagem (Weirauch, 2006; Winterton, 2009; Gawryszewski, 2014). Segundo Winterton (2009), frequentemente, as cerdas são altamente modificadas, com especificidades estruturais de acordo com a função de cada uma. Nos crustáceos, as principais estruturas que causam a diversidade das cerdas são a presença ou ausência de protuberâncias em sua haste e quando presentes, a estrutura e arranjo detalhado dessas protuberâncias (i.e., dentículos, sétulas e espinhos) (Garm & Watling, 2013).

Tradicionalmente a decoração em Majoidea está condicionada à presença de uma cerda em específico, a cerda em gancho (Wicksten, 1980). Contudo, encontramos uma grande diversidade de cerdas modificadas sobre a carapaça das espécies aqui analisadas. Acreditamos, desta forma, que outros tipos de cerdas estejam relacionados a este mecanismo. Observamos aqui cerdas com uma grande quantidade de protuberâncias sobre a sua haste, distribuídas principalmente na região distal. Tais protuberâncias variaram de longos e pontiagudos dentículos a delgadas sétulas distribuídas por toda haste da cerda. Cerdas estruturalmente diversas também foram observadas em algumas espécies, como as cerdas completamente achatadas, semelhantes as escamas, que cobrem toda a carapaça de *O. bicornuta*, ou as cerdas pequenas e pontiagudas, semelhantes a espinhos de *A. violaceus*. Dada a variedade estrutural das cerdas aqui encontradas, consideramos que tal diversidade esteja relacionada com o comportamento decorativo de cada espécie (Wicksten, 1980; Berke & Woodin, 2009; Hultgren & Stachowicz, 2009 e 2011) e que as cerdas em gancho, apesar de serem as principais, não são as únicas cerdas relacionadas com a fixação de material decorativo nos majóideos.

Acreditamos que as principais funções das cerdas aqui encontradas estejam relacionadas com a percepção sensorial das espécies como um todo, bem como, com a adesão de material decorativo. Estes resultados são o início de uma grande pesquisa, ainda há muito que se conhecer a respeito da diversidade e função das cerdas nos decápodes. Esperamos desta forma, que os dados aqui disponibilizados possam contribuir para com a compreensão geral da morfologia de algumas das cerdas, assim como, despertar o interesse à essas estruturas tão negligenciadas.

Da mesma maneira que as cerdas relacionadas ao comportamento decorativo, as cerdas dos pleópodos, assim como a estrutura geral deste apêndice são pouco explorados na literatura. Visto que os poucos estudos empenhados em desvendar o mecanismo de fixação dos ovos não levam em consideração a morfologia dos pleópodos, assim como, sua diversidade de cerdas

(e.g., Henrick, 1909; Broekhuysen, 1937; Yonge, 1937; Cheung, 1966; Goudeau & Lachaise, 1983; Goudeau et al., 1987). No presente estudo, descrevemos detalhes estruturais da morfologia e diversidade das cerdas dos pleópodos de fêmeas ovígeras e não ovígeras, assim como, das cerdas relacionadas com a incubação dos ovos para seis espécies de *Majoidea* até então não estudadas. Ademais, descrevemos em detalhe o mecanismo de fixação dos ovos, processo atualmente simplificado na literatura, sem maiores esclarecimento sobre tal.

Com o passar dos anos, a tecnologia foi aperfeiçoada e a disponibilização de vastos recursos contribuiu significativamente para a descoberta e resposta de muitas teorias científicas. Apesar disso, a estagnação de algumas linhas de pesquisa, assim como o desinteresse social por ciência de base, retrocedeu à procura por respostas relacionadas ao “como” e “por que”. Compreender a diversidade e o funcionamento é o princípio básico para qualquer inovação e essa é a importância de trabalhos descritivos como este, em que se busca conhecer e entender a estrutura e fisiologia da diversidade animal.

REFERÊNCIAS

- Berke, S.K., Woodin, S.A. 2009. Behavioral and morphological aspects of decorating in *Oregonia gracilis* (Brachyura: Majoidea). *Invertebrate Biology*, 128: 172–181.
- Broekhuysen Jr, G.J. 1937. On development, growth and distribution of *Carcinides Maenas* (L.). *Archives Néerlandaises de Zoologie*, 2: 257–400.
- Cheung, T.S. 1966. The development of egg-membranes and egg attachment in the shore crab, *Carcinus Maenas*, and some related decapods. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 46: 373–400
- 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.
- Gawryszewski, F.M. 2014. Evidence suggests that modified setae of the crab spiders *Stephanopis* spp. fasten debris from the background. *Zoomorphology*, 133: 205–215.
- Goudeau, M., Lachaise, F. 1983. Structure of the egg funiculus and deposition of embryonic envelopes in a crab. *Tissue & Cell*, 15: 47–62.
- Goudeau, M., Talbot, P., Harper, R. 1987. Mechanism of egg attachment stalk formation in the lobster, *Homarus*. *Gamete Research*, 18: 279–289.
- Herrick, F.H. 1909. Natural history of the American lobster. *Bulletin of the Bureau of Fisheries*, 29: 149–408.
- 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. *The American Naturalist*, 173: 566–578.
- Hultgren, K.M., Stachowicz, J.J. 2011. Camouflage in decorator crabs: integrating ecological, behavioral and evolutionary approaches. In *Animal Camouflage* (eds M. Stevens, S. Merilaita) pp. 212–236. University College London - UCL, Cambridge University Press.
- Weirauch, C. 2006. Anatomy of disguise: camouflaging structures in Nymphs of some Reduviidae (Heteroptera). *American Museum Novitates*, 3542: 1–18.
- Wicksten, M.K. 1980. Decorator crabs. *Scientific American*, 242(2): 146–157.
- Winterton, S.L. 2009. Scales and setae. In *Encyclopedia of Insects* (Second Edition) (eds V.H. Resh, R.T. Cardé) pp. 901–904. Cambridge, Academic Press.
- Yonge, C.M. 1937. The nature and significance of the membranes surrounding the developing eggs of *Homarus vulgaris* and other Decapoda. *Proceedings of the Zoological Society of London*, A107(4): 499–517.