

## RESSALVA

Atendendo solicitação da autora, o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de 08/07/2015.

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA – UNESP  
CENTRO DE AQUICULTURA DA UNESP

**Dinâmica da vitelogênese durante a maturação  
ovariana em *Artemesia longinaris***

**Rafaela Nunes da Silva**  
**Bióloga**

Jaboticabal, SP  
2014

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA – UNESP  
CENTRO DE AQUICULTURA DA UNESP

**Dinâmica da vitelogênese durante a maturação  
ovariana em *Artemesia longinaris***

**Rafaela Nunes da Silva**

Orientadora: Dr.<sup>a</sup> Irene Bastos Franceschini Vicentini

Co-orientadora: Dr.<sup>a</sup> Fernanda Antunes Alves da Costa

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

Jaboticabal, SP  
2014

S586d Silva, Rafaela Nunes da  
Dinâmica da vitelogênese durante a maturação ovariana em  
*Artemesia longinaris* / Rafaela Nunes da Silva. -- Jaboticabal, 2014  
II, 71 p. : il. ; 28 cm

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista, Centro  
de Aquicultura, 2014

Orientadora: Irene Bastos Franceschini Vicentini

Banca examinadora: Luciene Patrici Papa, Rosicleire Veríssimo  
Silveira

Bibliografia

1. Vitelogênese. 2. Vitelogenina. 3. Ovário. 4. Ciclo Reprodutivo. 5.  
Hepatopâncreas I. Título. II. Jaboticabal-Centro de Aquicultura.

CDU 639.512

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

*Que a força do medo que tenho não me impeça de ver o que anseio  
Que a morte de tudo em que acredito não me tape os ouvidos e a boca  
Porque metade de mim é o que eu grito e a outra metade é silêncio  
Que a música que ouço ao longe seja linda ainda que tristeza  
Que o homem que amo seja pra sempre amado mesmo que distante  
Pois metade de mim é partida e a outra metade é saudade*

*Que as palavras que falo  
Não sejam ouvidas como prece nem repetidas com fervor  
Apenas respeitadas como a única coisa que resta  
A uma mulher inundada de sentimentos  
Pois metade de mim é o que ouço e a outra metade é o que calo*

*Que a minha vontade de ir embora  
Se transforme na calma e na paz que mereço  
Que o medo da solidão se afaste  
E o convívio comigo mesmo se torne ao menos suportável  
Pois metade de mim é a lembrança do que fui e a outra metade não sei*

*Que não seja preciso mais do que uma simples alegria  
Pra me fazer aquietar o espírito  
Que a arte me aponte uma resposta  
Mesmo que ela mesma não saiba  
E que ninguém a tente complicar  
Pois é preciso simplicidade pra fazê-la florescer  
Pois metade de mim é plateia e a outra metade é canção*

***Que a minha loucura seja perdoada  
Pois metade de mim é amor  
E a outra metade também...***

*Metade – Oswaldó Montenegro (Adaptada).*

*Dedico às mulheres que marcaram minha vida...*

*À minha avó Lidubina.  
Por ser a mulher mais amorosa e bondosa que eu conheço.  
Por realmente transmitir os ensinamentos mais puros nesse mundo tão difícil.  
Por cuidar de todos e ser um anjo de Deus nas nossas vidas.  
Obrigada vó!*

*À minha mãe Delci.  
Por ser minha melhor amiga e estar sempre do meu lado.  
Por ser a estrutura da nossa família.  
Por todos os sacrifícios para me fazer feliz e me dar as melhores  
oportunidades.  
Sou muito feliz e orgulhosa em ser sua filha.  
Você é perfeita mãe! Te amo!*

*À minha orientadora Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Irene Vicentini  
Por fazer eu me apaixonar pela histologia  
E descobrir o quanto gosto de ensinar.  
Por todos os conselhos histológicos e de vida.  
Pela confiança, lealdade e paciência.  
Por ser mais que uma orientadora aos seus alunos.  
Espero um dia ser aos meus alunos metade do que a senhora significou na  
minha formação.  
Obrigada Professora! Sou sua eterna admiradora!*

## *Agradecimentos*

*Agradeço primeiramente a Deus pela realização de mais um sonho.*

*Agradeço a todos aqueles que contribuíram para a realização deste trabalho, especialmente:*

*A Universidade Estadual Paulista – UNESP, como centro de excelência em pesquisa e na formação de recursos humanos, por me fornecer a minha formação profissional.*

*Ao Centro de Aquicultura da UNESP (CAUNESP) – Campus de Jaboticabal, pela oportunidade de realizar o curso de Mestrado em Aquicultura e Biologia Aquática.*

*A Faculdade de Ciências da UNESP (FC) – Campus de Bauru, pela minha Graduação em Ciências Biológicas.*

*Ao Departamento de Ciências Biológicas da UNESP – Campus de Bauru, onde ingressei em 2007 como graduanda em Ciências Biológicas. Fui Professora Bolsista de Histologia em 2012 e despertou em mim a vontade de ser professora.*

*As Agências de Fomento CAPES pela bolsa concedida entre março de 2012 a abril de 2013, FAPESP (Processo: 2012/13286-7) pela bolsa entre maio de 2013 a fevereiro de 2014 e, também, ao CNPq (Proc. 482981/2011-3). Obrigada pelo auxílio financeiro para a realização deste trabalho.*

*Ao Laboratório de Morfologia de Organismos Aquáticos (LAMO A) da UNESP – Campus de Bauru por todo apoio técnico desde minha Iniciação Científica até hoje.*

*Ao Laboratório de Biologia de Camarões Marinhos e de Água Doce (LABCAM) da UNESP – Campus de Bauru, pela parceria no*

*desenvolvimento do presente trabalho, e no apoio técnico das coletas do material biológico.*

*Ao Núcleo em Ecologia e Desenvolvimento Sócio Ambiental de Macaé (NUPEM) da Universidade Federal de Rio de Janeiro (UFRJ), por fornecer suporte técnico de laboratórios e alojamentos durante as coletas.*

*Ao Laboratório de Biologia do Músculo Estriado – IBB – UNESP, Campus de Botucatu, pela parceria no desenvolvimento deste trabalho e todo apoio técnico e suporte nas análises moleculares.*

*Ao Departamento de Patologia – Faculdade de Odontologia de Bauru – USP – Campus de Bauru, pela parceria no desenvolvimento deste trabalho e todo apoio e suporte durante minhas análises imunohistoquímicas.*

*A Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Maéli Dal Pai Silva e Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Vanessa Soares Lara por ceder o espaço e conhecimento necessário a esse trabalho. Pela confiança e por acreditar na ciência.*

*Ao Prof.<sup>o</sup> Dr.<sup>o</sup> Rogério Caetano da Costa pela ajuda e todo suporte necessário durante as coletas.*

*A minha Co-orientadora de mestrado Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Fernanda Antunes Alves da Costa pelo apoio no desenvolvimento deste trabalho. Por abrir meus olhos à biologia molecular e por me direcionar a novos desafios. É claro pela amizade, pelos almoços e pela confiança. Espero sempre poder contar com você, Fer!*

*A minha Orientadora Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Irene Bastos Franceschini Vicentini, pela dedicação com este trabalho, pela confiança de alçarmos novos voos juntas, pelo carinho e pelas broncas. Minha eterna gratidão, carinho e confiança.*

*Ao colega de profissão **Abner** pela ajuda nas coletas para a realização deste trabalho.*

*A amiga **Fabiana Bertonha** pela amizade e ajuda no desenvolvimento deste trabalho. Por doar uma parte do seu tempo e conhecimento para mim. FÁ, muito obrigada!*

*Ao novo amigo e futuro colega de trabalho **Edson Mareco** pela paciência e compromisso em me ajudar no desenvolvimento desta pesquisa.*

*Ao amigo e técnico **Antônio Carlos do Amaral** por todo suporte técnico no LAMOÁ e também quando fui professora bolsista do departamento pelo companheirismo.*

*A todos os servidores da UNESP, em especial a **Veralice** e **David** da secretária de Pós-graduação e as secretárias **Nicole** e **Luciana** do Departamento de Ciências Biológicas da UNESP – Bauru.*

*Aos amigos muito obrigada por entenderem minha ausência, por torcerem e vibrarem junto comigo a cada nova conquista...*

*A **Carol** e **Fran** que são mais que amigas, são irmãs que a vida me deu. Obrigada por entenderem a minha ausência, por me apoiarem e estarem prontas mesmo quando eu não merecia. Estamos (e estaremos né Fran?) longe fisicamente, mas sempre torcendo uma pela outra. Pelo carinho, preocupação, pela alegria e tristeza compartilhada nesses anos de amizade. Vocês são demais! Amo vocês infinitamente.*

*As meninas que me acompanham quase diariamente e tornam a minha rotina mais leve, **Nayara** e **Dayane**. Obrigada pelas risadas no meio do dia, pelo apoio, carinho e incentivo quando tudo parece desmoronar. Não somos*

*oficialmente da família Bertonha, mas deixamos essa família ainda mais cheia de amor! Amo vocês!*

*As amigas de graduação **Karen, Taiane, Letícia e Maíra** pela torcida nas nossas carreiras, pelas ajudas acadêmicas, pelos desabafos necessários, e lógico pelos encontros regados a muita risada e comida. Em especial a **Karen Pinke** pela interminável ajuda em minhas análises, por muitas vezes deixar o mestrado dela de lado pra me ajudar, por ouvir meus desabafos, meus choros e nunca criticar e sempre me apoiar. Passamos por mais este momento juntas e tenho certeza que esse ano será ainda mais especial. Te amo gata!*

*A **Patricia Tatemoto** pela amizade, confiança e companheirismo. Por todas as viagens à Jaboticabal, pela cama em Botucatu, pela paciência nos desabafos e pelo compartilhamento de emoções vivido durante este mestrado.*

*Aos amigos do LAMOÁ, **Claudemir, Renata, Ricardo, Tiago, Val, Elsie (Lê), Renata, Giovanna** e todos que partilharam desse momento. Em especial ao **Tiago** e a **Elsie** pela ajuda técnica e científica, nas coletas ou processamento do material, ou simplesmente pelas conversas e amizade.*

*E por último, mas não menos especial agradeço à minha família...*

*Em especial aos meus pais, **Nelson e Delci**, que sempre acreditaram e investiram em mim. Sem o apoio emocional, financeiro, paciência e carinho de vocês eu não conseguiria. Vocês são a minha base e por causa disso eu posso voar cada vez mais longe. Amo vocês.*

*Aos meus avôs paternos **Ana Maria e Laércio** e minha avó materna **Lidubina** que sempre acreditaram e torceram por mim. Obrigada pelo carinho e por todo amor.*

*Aos meus tios **Daniela** e **Edilson** pela paciência e convivência, pela ajuda e respeito. E ao **Gabriel** que tão novo já carrega essa casa inteira. Amo vocês.*

*Aos meus padrinhos **Suzy** e **Anselmo** pela amizade, companheirismo, confiança e por sempre torcerem por mim. É claro que também pelas festas, pelas risadas e pela alegria compartilhada. Vocês são muito importantes para mim.*

*Quero agradecer a família que me acolheu e sempre torceu e vibrou comigo nesses quatro anos e meio de convivência. Obrigada **Família Bertonha!** Vocês sempre serão especiais e estarão em meu coração.*

*A todos que de alguma forma contribuíram, direta ou indiretamente, para a concretização de mais esta fase, **MUITO OBRIGADA!***

## RESUMO

Sabe-se que em camarões peneídeos, a vitelogenina é sintetizada no ovário e hepatopâncreas, mas a contribuição relativa desses dois tecidos na síntese de vitelogenina ainda é incerta. Este processo pode diferir ainda de acordo com a espécie e estágio vitelogênico ou muda. Assim o presente estudo analisou a localização da produção de vitelogenina através de técnicas imunohistoquímicas, bem como, a quantificação do seu mRNA através do *Real Time* PCR em fêmeas de *Artemesia longinaris* em diferentes estágios de maturação ovariana (rudimentar - RU, em maturação - EM e maduro - MA). A espécie de camarão estudada apresenta altíssimo valor econômico. Assim, o estudo dos mecanismos da reprodução podem gerar dados para futuros projetos de produção em escala comercial, contribuindo com a preservação dos estoques naturais. A partir de análises moleculares confirmou-se a síntese de vitelogenina no ovário e hepatopâncreas de fêmeas de *A. longinaris* durante a maturação ovariana. Os níveis de expressão relativa de transcritos de vitelogenina no ovário e no hepatopâncreas durante a maturação ovariana demonstram que a dinâmica da síntese de vitelogenina é inversamente proporcional. A imunohistoquímica localizou a síntese endógena de vitelogenina nas células foliculares, nos oócitos pré-vitelogênicos e oócitos em vitelogenese inicial. E a síntese exógena de vitelogenina foi localizada nas células R dos túbulos hepatopancreáticos. Ainda, visto a grande contribuição do hepatopâncreas ao ciclo reprodutivo e às demais funções fisiológicas do animal, analisou-se o perfil celular do túbulo hepatopancreático nos estágios de maturação ovariana. Este órgão apresenta comportamento celular que se adapta ao ciclo reprodutivo em fêmeas, ou seja, o ciclo celular do hepatopâncreas além de obedecer a um ciclo digestivo é adaptado ao ciclo reprodutivo.

**Palavras-chave:** Vitelogenese, Vitelogenina, Ovário, Ciclo Reprodutivo, Hepatopâncreas.

## ABSTRACT

It is known that in penaeid shrimp the vitellogenin is synthesized into the ovary and hepatopancreas, but the relative contribution of these two tissues in the synthesis of vitellogenin remains uncertain. This process differs according to the species and vitellogenesis stage or molt. Thus the present study examined the location of vitellogenin production by immunohistochemical techniques, as well as the quantification of its mRNA by Real Time PCR in female *Artemesia longinaris* at different stages of ovarian maturation (immature - RU, maturing EM and mature - MA). The shrimp species investigated presented a very high economic value. The study of the mechanisms of reproduction can generate data for future projects of commercial scale production contributing with the preservation of wild stocks. The molecular analyzes have confirmed the vitellogenin synthesis in the ovary and hepatopancreas of *A. longinaris* females during ovarian maturation. the relative expression level of vitellogenin transcripts in the ovary and the hepatopancreas during ovarian maturation show that the dynamics of vitellogenin synthesis is inversely proportional. By immunohistochemistry, it was located the endogenous synthesis of vitellogenin in follicular cells, in pre-vitellogenic oocytes and oocytes in early vitellogenesis. And the synthesis exogenous of vitellogenin was localized in cells R of hepatopancreatic tubules. Also, given the great contribution of hepatopancreas reproductive cycle and other physiological functions of the animal, we analyzed the cellular profile of the hepatopancreatic tubule at stages of ovarian maturation. This organ has a cellular behavior that adapts to the reproductive cycle in females, in other words, the cellular cycle of hepatopancreas beyond to follow a digestive cycle is adapted to the reproductive cycle.

**Key-words:** Vitellogenesis, Vitellogenin, Ovary, Reproductive Cycle, Hepatopancreas.

## 1. INTRODUÇÃO

A pesca e a aquicultura representam importâncias sociais e econômicas em todo o mundo. O setor proporciona fonte de renda e sustento, tanto direta como indiretamente, a uma parte considerável da população mundial. O pescado e os produtos pesqueiros se encontram entre os produtos alimentícios mais comercializados ao nível mundial (FAO, 2012).

A pesca marinha no mundo passou por diferentes fases. Segundo a Organização das Nações Unidas para Agricultura e Alimentação (FAO) a exploração mundial destes recursos, entre o período de 1950 até o final da década de 1980, apresentou um crescimento contínuo seguido de um pequeno período de declínio no início da década de 1990. Em meados da década de 1990 o crescimento na produção mundial de pescado ocorreu principalmente pelo fato do desenvolvimento e crescimento da aquicultura. Em 2002, a aquicultura contribuiu com 40,4 milhões de toneladas e, em 2011, com 63,6 milhões de toneladas. Em contrapartida, de 2002 a 2011 a exploração mundial do pescado marinho apresentou um pequeno declínio, apresentando uma produção mundial de 84,5 a 78,9 milhões de toneladas, respectivamente (FAO, 2008; FAO, 2012). Esse declínio se deve principalmente a sobre-exploração dos recursos naturais, causado pelo aumento das frotas pesqueiras, intensificação da exploração e falta de plano de gestão para conservação e manutenção dos estoques (FAO, 2012).

Com a análise da série histórica dos dados de produção pesqueira do Brasil (1950-2010) observa-se que o país acompanhou as fases do pescado marinho ao nível mundial (MPA, 2012). Segundo o Ministério da Pesca e Aquicultura, episódios políticos impulsionaram o crescimento da atividade pesqueira brasileira entre 1950 e 1985. Entre 1986 e 1990, houve um declínio gradativo das capturas, evidenciado pelo início do processo de sobrepesca de alguns estoques, tais como, o da sardinha-verdadeira, dos camarões e dos peixes demersais da região Sul. Além disso, em meados da década de 80 houve a desativação dos incentivos fiscais, o que também contribuiu para o declínio da produção pesqueira entre 1985 e 1990. De 1990 até o ano 2000, a produção pesqueira ficou caracterizada por um período de estabilidade e, a partir do ano

2000, voltou a crescer. Esta recuperação deveu-se principalmente pela recuperação, ainda que tímida, de alguns estoques, tais como o da sardinha-verdadeira (MPA, 2012).

Em 2004, o Ministério do Meio Ambiente publicou a Instrução Normativa (IN/MMA N°005/2004) com a lista oficial das espécies de invertebrados aquáticos ameaçados de extinção, sobre-explotados ou ameaçados de sobre-exploração. Entre os peneídeos, os camarões *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862), *Farfantepenaeus brasiliensis* (Latreille, 1817), *Farfantepenaeus paulensis* (Perez-Farfante, 1967), *Farfantepenaeus subtilis* (Pérez-Farfante, 1967) e *Litopenaeus schmitti* (Burkenroad, 1936) estão listados como animais sobre-explotados ou ameaçados de sobre-exploração (BRASIL, 2004). Devido a grande exploração comercial, os estoques naturais tenderam à diminuição, principalmente, de espécies mais rentáveis como os camarões rosa, o camarão branco e o camarão sete barbas. Assim, o aumento da frota pesqueira, bem como, a diminuição na captura das espécies-alvo, proporcionou uma expansão na exploração de camarões até então pouco capturados como *Artemesia longinaris* (Bate, 1888) e *Pleoticus muelleri* (Bate, 1888) (CASTILHO et al., 2008; COSTA et al., 2005).

Nas regiões Sudeste e Sul do Brasil, a pesca de camarões é desenvolvida, principalmente, sobre os estoques de camarão rosa (*F. brasiliensis*; *F. paulensis*); camarão sete barbas (*X. kroyeri*); barba ruça (*A. Longinaris*); camarão branco (*L. schmitti*) e o camarão Santana (*P. muelleri*) (D'INCAO et al., 2002). Segundo dados do IBAMA (2007), no Estado do Rio de Janeiro a produção estimada de camarões foi de aproximadamente 1.550 toneladas. O camarão *A. longinaris* foi a segunda espécie de camarão mais explorada (460 t), atrás apenas do *X. kroyeri* (504 t).

O camarão *A. longinaris*, conhecido popularmente como camarão barba-ruça, é endêmico das águas costeiras do oceano Atlântico Sul Ocidental, distribuindo-se desde Atafona (Rio de Janeiro, Brasil) até a província de Chubut, Argentina (COSTA et al., 2003; PÉREZ-FARFANTE; KENSLEY, 1997), em uma extensão de aproximadamente 1.300 milhas náuticas (D'INCAO, 1999). Esta espécie possui um ciclo de vida curto, em torno de 1,5 a 2 anos e um rápido crescimento (DUMONT, 2005; PETRIELLA; BOSCHI, 1997), com todas as fases de seu ciclo inteiramente em áreas marinhas (COSTA et al., 2005; FRANSOZO et

al., 2004). Ainda assim, mesmo com o aumento da procura dentro do pescado brasileiro, ainda são escassas as contribuições relativas aos aspectos bioecológicos desta espécie, não apenas no Rio de Janeiro, mas em toda sua área de ocorrência no litoral do Brasil (CASTILHO et al., 2007a,b; COSTA et al., 2010; FRANSOZO et al., 2004; NAKAGAKI et al., 1995; NASCIMENTO, 1981; RUFFINO, 1991). Uma vez que o conhecimento sobre a dinâmica reprodutiva e a maturação dos ovários pode ser considerado um dos parâmetros populacionais mais importantes e eficazes para controlar uma população explorada (CAMPOS et al., 2009), a falta de conhecimento sobre a biologia das espécies, principalmente aquelas visadas pelas frotas pesqueiras, diminui a eficiência de aplicações alternativas para proteção dos estoques naturais. Um fato importante relacionado às estratégias para a preservação dos estoques pesqueiros é a biologia da reprodução da espécie.

Os ovários de crustáceos apresentam diferentes estágios de maturação que delineiam um ciclo reprodutivo (CHANG; SHIH, 1995). O estudo deste ciclo reprodutivo é fundamental para melhor controle no crescimento e na reprodução dos animais mantidos em cativeiro e, ainda, para os estoques naturais de reprodutores (KROLL et al., 1992; MEDINA et al., 1996). A determinação dos estágios de maturação ovariana durante o ciclo reprodutivo envolve as atividades inerentes ao ovário e ao hepatopâncreas. Estes dois órgãos trabalham de forma sincronizada e estabelecem o período de cada ciclo reprodutivo e o tempo destinado à vitelogênese.

O processo de formação do vitelo, a vitelogênese, é precedido pela formação de vitelogenina, que é considerada uma precursora do vitelo. A vitelogenina é encontrada principalmente na hemolinfa da maioria das fêmeas de crustáceos, durante a maturação ovariana (PHIRIYANGKUL; UTARABHAND, 2006). O vitelo é utilizado como alimento endógeno para as larvas recém-eclodidas e proporciona a sua sobrevivência nos primeiros estágios de desenvolvimento (LEE; CHANG, 1997; PHIRIYANGKUL et al., 2007). A vitelogênese pode ter origem endógena quando síntese de vitelogenina ocorre no oócito e/ou células foliculares e exógena quando a síntese é extra-ovariana, ou ainda, ocorrem por ambas as origens (KROLL et al., 1992; TIU et al., 2006; TSANG et al., 2003). Este processo é crucial para o acúmulo de nutrientes nos

oócitos, causando um rápido aumento no tamanho das gônadas (PHIRIYANGKUL et al., 2007).

Recentes enfoques moleculares e imunológicos no estudo da vitelogenese de crustáceos tem melhorado consideravelmente o entendimento do mecanismo de controle de formação do vitelo (SUBRAMONIAM, 2011). Além de ser o precursor do vitelo e abastecer a reserva de aminoácidos para o desenvolvimento do embrião, a vitelogenina pode também estar ligada a outras funções, como transporte de uma variedade de moléculas orgânicas e inorgânicas requeridas para o desenvolvimento embrionário (SUBRAMONIAM, 2011).

Assim, o conhecimento da síntese e processamento da vitelogenina durante a maturação ovariana em *A. longinaris* possibilita a melhor compreensão da produção de ovos e apresenta dados fundamentais para o estabelecimento de projetos voltados à melhoria do manejo e produção de camarões.

## 7. CONCLUSÃO

O desenvolvimento deste trabalho possibilitou conhecer a dinâmica da síntese de vitelogenina durante o ciclo reprodutivo de fêmeas de *Artemesia longinaris*.

- ✓ O ovário e o hepatopâncreas são responsáveis pela síntese de Vg para esta espécie. O hepatopâncreas é responsável pelo aporte inicial de Vg no início da maturação. Já o ovário é responsável por esta síntese no final da maturação ovariana.
- ✓ No ovário as células foliculares, os oócitos pré-vitelogênicos e os oócitos em vitelogênese inicial são responsáveis pela síntese endógena de Vg. E os oócitos em vitelogênese avançada e oócitos maduros são responsáveis pela absorção de Vg, exógena e endógena.
- ✓ No hepatopâncreas as células R sintetizam Vg exógena no início da maturação ovariana e acumulam reservas energéticas para o final da maturação ovariana, quando o animal ingere menos quantidade de alimento. Assim, o ciclo celular do hepatopâncreas obedece a um ciclo digestivo e se adapta ao ciclo reprodutivo.