

Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho"  
Centro de Aqüicultura (CAUNESP)

Caracterização Estrutural do Intestino Anterior e Médio  
de *Macrobrachium amazonicum* Durante o Desenvolvimento  
Larval

Alessandra Guerra Messias

Jaboticabal/São Paulo  
2007

# **Livros Grátis**

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho"  
Centro de Aqüicultura (CAUNESP)

Caracterização Estrutural do Intestino Anterior e Médio  
de *Macrobrachium amazonicum* Durante o Desenvolvimento  
Larval

Tese apresentada ao centro  
de Aqüicultura para obtenção  
do título de Doutora em  
Aqüicultura

Alessandra Guerra Messias  
Orientadora Irene Bastos Franceschini Vicentini

Jaboticabal/São Paulo  
2007

## *Agradecimentos*

Ao Programa de Pós-Graduação do Centro de Aqüicultura da UNESP, pela oportunidade de realização deste trabalho.

Ao Setor de Carcinicultura por possibilitar a realização das larviculturas necessárias para a concretização da parte prática deste trabalho.

Ao Laboratório de Morfologia de Organismos Aquáticos do Departamento de Ciências Biológicas da Faculdade de Ciências de Bauru por possibilitar a realização do processamento e análise histológica do material.

À Profa. Dra. Irene Bastos Franceschini Vicentini pela orientação, dedicação e amizade concedida para a realização deste trabalho.

Aos membros da Banca Examinadora do Exame Geral de Qualificação: Profa. Dra Maíra Aparecida Stefanini e Profa. Dra. Laura Satiko Okada Nakaghi, pelas preciosas contribuições ao trabalho apresentado.

Aos membros da Banca Examinadora da defesa de Tese: Prof. Dr. Antonio Marcos Orsi; Profa. Dra Maíra Aparecida Stefanini; Profa Dra Maelí Dal Pai Silva e Profa Dra Isabel Cristina Boleli pelas oportunas sugestões e contribuições ao trabalho apresentado.

À Michele Vetorelli, pela orientação na realização das larviculturas, e aos técnicos Valdecir Fernandes de Lima e Roberto Polachini pelo auxílio na condução das mesmas.

À Luciene P. Papa e Karina Ribeiro pelo auxílio no processamento do material histológico e na composição dos plates.

Aos professores do Laboratório de Morfologia de Organismos Aquáticos: Prof. Dr. Carlos Alberto Vicentini exemplo de equidade científica e a Profa. Dra. Maria Terezinha Bombonato sinônimo de competência e companheirismo.

Aos amigos do CAUNESP: Luciene, Karina, Verônica, Michele, Janessa, Mariana, Júlio, Eduardo (Dú), Laurindo, Fúlvio (*meu irmão*), Camilo e Jaime pela gratificante convivência e pelos preciosos momentos de descontração.

E a todos que contribuíram direta ou indiretamente para a realização deste trabalho.

# Sumário

<i>Resumo</i> .....	1
<i>Abstract</i> .....	3
<i>Introdução</i> .....	5
<i>Literatura</i> .....	9
<i>Tubo digestório de decápodos adultos</i> .....	9
Intestino anterior.....	10
Circulação de fluidos no intestino anterior.....	19
Junção do intestino anterior com o intestino médio.....	20
Intestino médio.....	21
<i>Desenvolvimento do tubo digestório de larvas</i> .....	25
Desenvolvimento do intestino anterior.....	26
Desenvolvimento do intestino médio.....	29
<i>Material e Método</i> .....	34
<i>Resultados</i> .....	39
<i>Intestino anterior</i> .....	39
Esôfago.....	39
Estômago.....	40
<i>Conexões entre o Intestino Anterior e Intestino Médio e entre o Intestino Anterior e os Cecos Laterais</i> .....	46
<i>Intestino médio</i> .....	48
<i>Discussão</i> .....	75
<i>Conclusões</i> .....	87
<i>Bibliografia</i> .....	89

## *Resumo*

---

Este trabalho teve como objetivo a descrição histológica do intestino anterior e médio do camarão de água doce *Macrobrachium amazonicum* em diferentes estágios de desenvolvimento larval. Para tanto, as larvas foram coletadas diariamente, classificadas de acordo com seu estágio de desenvolvimento e fixadas para posterior processamento e análise histológica. O intestino anterior de larvas de *M. amazonicum* é formado pelo esôfago e estômago. O esôfago é revestido por epitélio que variou de cúbico a cilíndrico simples apoiado em delgado tecido conjuntivo, contínuo com uma camada muscular. Pregas da mucosa são observadas na parede do esôfago e na junção esôfago-gástrica estas pregas formaram a valva esofágica. O conjunto destas projeções impede o refluxo do material ingerido. Nos estágios 1 e 2 de desenvolvimento o intestino anterior termina em fundo cego no interior de uma bolsa de vitelo não estando, portanto, em continuidade com a luz do intestino médio. A continuidade tubular entre o intestino anterior e o intestino médio se estabelece somente no estágio 3 de desenvolvimento. A partir deste estágio de desenvolvimento, também é observada a formação dos cecos anterior e lateral. Ainda com relação ao intestino anterior, o estômago de larvas de *M. amazonicum*, é formado por 2 câmaras, a anterior denominada de câmara cárdica e a posterior denominada de câmara pilórica. As características histológicas do estômago foram semelhantes às

observadas no esôfago. No entanto, o epitélio variou de cúbico à cilíndrico, e de simples a estratificado ao longo do desenvolvimento larval. A câmara cárdica não apresentou ossículos e, as modificações estruturais observadas nesta região como; o desenvolvimento contínuo da placa em haste (E1 a E9); o estabelecimento dos canais dorsais e da ponte dorsal (E5), canais longitudinais (E7); surgimento de cerdas (E6), e o espessamento progressivo da cutícula resultaram em um aumento da eficiência na mistura e segregação de partículas em suspensão. A câmara pilórica exibe um aumento na complexidade da glândula filtradora e com isso garante maior eficiência no processo de filtração de partículas. No intestino anterior ainda é observada a presença das valvas piloro intestinal e hepatopancreática, que controlam o fluxo alimentar entre o intestino anterior e intestino médio e entre, o intestino anterior e os cecos respectivamente. O intestino médio é formado por epitélio cilíndrico simples estando apoiado em tecido conjuntivo. As características histológicas apresentadas pelo intestino anterior sugerem que a principal função deste órgão seja a mistura e a segregação de alimentos. Já o intestino médio provavelmente desempenha função absorptiva.

## *Abstract*

---

This paper had as goal a histological description of foregut and midgut of freshwater prawn *Macrobrachium amazonicum* in its different stages of larval development. For this purpose, the larvae were collected daily classified in accordance with its stage of development and settled for posterior processing and histological analysis. The foregut of larvae of *M. amazonicum* is formed by the esophagus and stomach. The esophagus is lined by simple epithelium, which varied from cubic to cylindrical being supported by a thin connective tissue, continuous with a muscular layer. Projections of the mucosa are observed in the wall of the esophagus and in gastro esophageal junction. These projections formed the esophageal valve and these projections obstruct the reflux of ingested material. In stages 1 and 2 of development the foregut ends in deep blind of the inner bag of vitellus which are not being, therefore, in continuity with the light from the midgut. The tubular continuity between foregut and midgut occurs itself at stage 3 of development. From this stage of development, it was also observed a formation of the anterior and lateral caeca. Similarly to the foregut, 2 chambers formed the stomach of *M. amazonicum* larvae, the anterior is called cardiac chamber and the posterior is called pyloric chamber. Histological features of the stomach were similar to that observed in esophagus, but the epithelium varied

from cubic to cylindrical in shape appeared between simple to stratified during the larval development. The cardiac chamber did not show ossicle and the structural modifications observed in this area are the continuous development of the hastate plate (E1 to E9); the establishment of the dorsal duct and the dorsal bridge (E5), presence of longitudinal duct (E7); setae appearing (E6), and progressive thickening of cuticle resulting in an increase for the efficiency in the mixture and segregation of suspended particles in suspension. The pyloric chamber shows an increase in its complexity at the filter gland level, which guarantees greater efficiency on the process of particles filtration. Still in the foregut the presence of pyloric valves was observed as well a hepatopancreatic valve, which control the alimental flow between the foregut and midgut and, between the foregut and caecum, respectively. The midgut is formed by a lining cylindrical simple epithelium supported by a connective tissue. The histological feature presented by the foregut suggested that the main function of this organ is mixture and segregation of food. On the other hand the midgut probably exerted absorptive function.

## *Introdução*

---

A criação de camarões de água doce é um dos setores da aqüicultura que mais cresceu nos últimos anos. Segundo dados da FAO (2002), a produção de *Macrobrachium rosenbergii* aumentou de 21.000 para 118.500 toneladas no período de 1990 a 2000. Na China em 2000 a produção de *Macrobrachium nipponense* alcançou 100.000 toneladas (Mig e Ge, 2002). Em 2001, a produção mundial de camarões de água doce ultrapassou 300.000 toneladas, movimentando mais de US\$ 1bilhão (Valenti, 2002). Já em 2002, somente a produção mundial de *M. rosenbergii* foi estimada em 195.000 toneladas, movimentando aproximadamente US\$ 617milhões.

A carcinocultura de água doce é reconhecida como uma forma lucrativa de produzir crustáceos, com baixo impacto ambiental e com ganhos sociais, adaptando-se perfeitamente aos conceitos modernos da aqüicultura sustentável (New , 2000).

No entanto, camarões de água doce ainda ocupam posição inferior aos marinhos nos mercados mundiais. Por outro lado, apresentam algumas vantagens em relação a estes, tais como: maior resistência a doenças, desenvolvimento larval mais simples, independência da água salgada na fase de crescimento

(engorda), sistema de produção compatível com pequenas propriedades e menor impacto ambiental; (Valenti, 1996 ;New, 2000).

No Brasil o *M. rosenbergii* é a única espécie cultivada em escala comercial. Seu cultivo é realizado em pequenas propriedades, distribuídas em 16 estados brasileiros, sendo o Espírito Santo como principal produtor. Este fato inspira preocupação, pois o *M. rosenbergii* é de origem asiática, e não há estudos referentes ao impacto de sua liberação nos ambientes naturais brasileiros (Bridger e Garber, 2002; Myrick, 2002).

Na fauna brasileira por outro lado ocorrem três espécies de camarões de água doce, com grande potencial para o cultivo: *Macrobrachium acanthurus*, *Macrobrachium amazonicum* e *Macrobrachium carcinus* (Valenti, 1993). Com destaque ao *M. amazonicum*, que apresenta um grande potencial para a carcinicultura no Brasil. Ele também é conhecido como camarão regional no estado do Pará (Moraes - Riodades et al., 1999), camarão canela e camarão sossego (Valenti, 1985) e, atualmente, é chamado de camarão-da-amazônia.

O *M. amazonicum* apresenta ampla distribuição geográfica, ocorrendo desde a Venezuela até o estado do Paraná. Habita as Bacias Amazônica, do Orenoco, do São Francisco, do Paraná, bem como nos rios do Nordeste e do Centro-Oeste (Holthuis, 1952; Davant, 1963, Bialetzki et al, 1997). Supõe-se que tenha sido introduzido em algumas destas regiões estando totalmente adaptado (Magalhães, 1999). O *M. amazonicum* é largamente explorado pela pesca artesanal na região nordeste e nos estados do Pará e Amapá (Gurgel e Matos, 1984).

O *Macrobrachium amazonicum* é um camarão pequeno, que pode alcançar 16cm e 30g (Valenti et al.,2003), sua carne apresenta textura mais firme e sabor mais acentuado em relação à carne de *M. rosenbergii* e, por isso, é melhor aceita

nos mercados consumidores (Moraes-Riodades et al., 1999). É amplamente consumido pela população de rendas baixa, media e alta da região amazônica (Moraes – Riodades e Valenti, 2001) e também pela população rural da região Nordeste do Brasil.

Diante do grande potencial aquícola desta espécie, o setor de Carcinicultura do Centro de Aqüicultura da Universidade Estadual Paulista, tem realizado estudos com objetivo de desenvolver uma tecnologia adequada para a produção do *Macrobrachium amazonicum*, uma vez que a grande maioria da produção de camarões de água doce está fundamentada na espécie exótica, *Macrobrachium rosenbergii*.

Um dos fatores limitantes da carcinicultura de água doce se refere à alimentação das espécies cultivadas, uma vez que pouco se conhece a respeito de suas necessidades alimentares. Embora algumas exigências nutricionais de camarões de água doce já tenham sido estudadas, ainda não foi possível a elaboração de uma dieta adequada para utilização em cultivos (Zimmermann, 1998).

Nos últimos anos diversas empresas disponibilizaram algumas formulações de rações nos mercados brasileiro e internacional, entretanto, a maioria dos carcinicultores continua utilizando dietas caseiras ou rações comerciais, fabricadas para outras espécies aquáticas como truta, camarões marinhos e carpas, ou até mesmo para animais domésticos como frangos e suínos. A formulação, grau de moagem e conseqüentemente o tamanho da partícula destas rações são inadequadas para o consumo de camarões de água doce (Zimmermann, 1998).

No que diz respeito ao período de desenvolvimento larval, a estratégia alimentar mais utilizada na larvicultura de camarões de água doce consiste no

fornecimento de náuplios de *Artemia* e, a partir de determinado estágio, complementação com dieta inerte. No entanto, alguns problemas com cistos de *Artemia* podem ocorrer, tais como variações na composição nutricional, introdução de patógenos no sistema de cultivo e alto custo com aquisição de cistos de náuplios. Assim, a complementação nutricional ou substituição total com dietas inertes ou outro alimento vivo é vista como alternativa importante (Araújo e Valenti, 2007).

Embora muitos estudos tenham sido realizados com o objetivo de substituir completamente o alimento vivo por uma dieta artificial, sem resultados satisfatórios (Jones, 1998; Jones et al. 1993; Deru, 1990 *apud* Kamarudin et al., 1994). Segundo Langdon et al (1985) a dificuldade de se elaborar uma dieta adequada, tanto na fase larval quanto para o crescimento final de camarões, deve-se ao fato de que poucos estudos têm contribuído para elucidar os mecanismos relacionados à morfofisiologia digestiva destes animais.

Desta forma, o objetivo deste estudo é descrever as características estruturais sob microscopia de luz do intestino anterior e médio do camarão de água doce, *Macrobrachium amazonicum*, nos diferentes estágios de desenvolvimento larval. A caracterização morfológica do tubo digestório de larvas de *M. amazonicum*, proposta neste trabalho, torna-se uma importante ferramenta para o conhecimento de algumas características associadas a morfofisiologia digestória da espécie em pauta durante seu desenvolvimento larval, podendo desta forma contribuir para o desenvolvimento de um manejo alimentar mais adequado para larvas de *M. amazonicum*.

### *Tubo digestório de decápodos adultos*

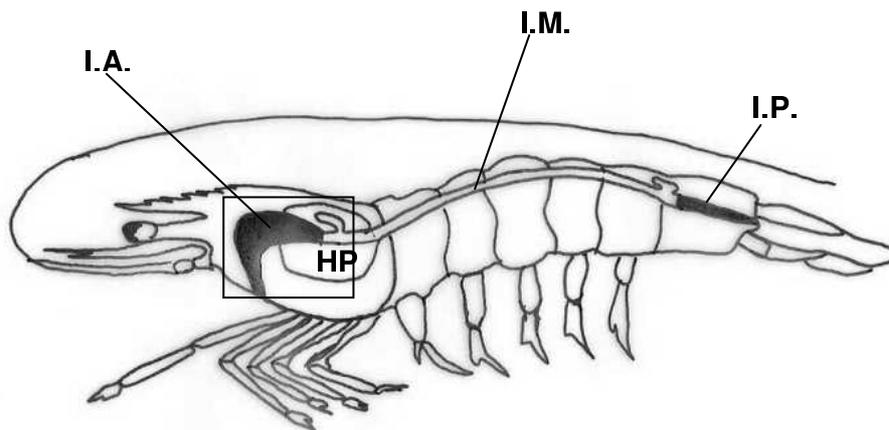
A principal função do intestino dos decápodos é a manutenção de uma série de ciclos associados ao processo digestivo onde cada um destes ciclos envolve etapas intracelulares e extracelulares de digestão, absorção, estoque de nutrientes e excreção de produtos residuais da digestão (Icely e Nott, 1992).

Basicamente o intestino dos decápodos é um órgão tubular que se estende ao longo do corpo do animal, com início na boca ântero-ventral e estendendo-se até o ânus. Ele é dividido em três regiões: intestino anterior, médio e posterior (Fig. A) segundo Ceccaldi, (1998) e Icely e Nott (1992).

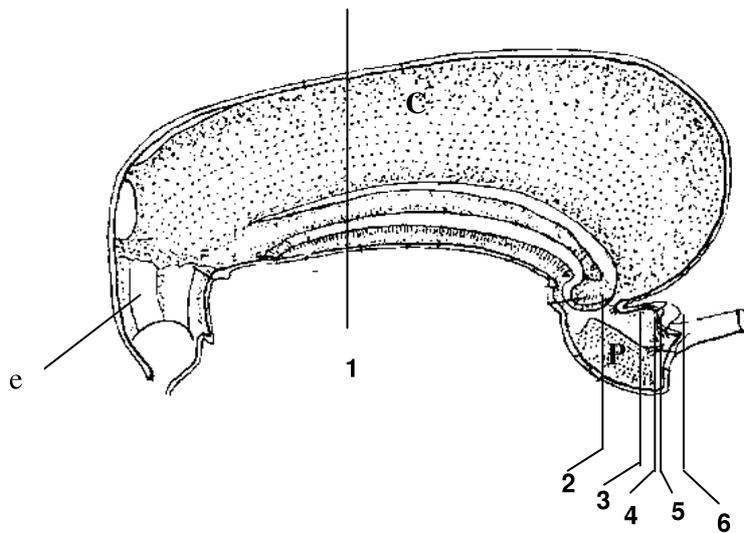
Os intestinos anterior e posterior derivam do ectoderma e tem suas paredes internas revestidas por quitina. O revestimento interno de quitina está em associação com o exoesqueleto e participa, portanto, das mudas periódicas. Já o intestino médio deriva do endoderma e não apresenta quitina (Ceccaldi, 1998; Dall e Moriarty, 1983)

## *Intestino anterior*

O intestino anterior de decápodos está localizado dorsalmente na região anterior do cefalotórax e é constituído pelo esôfago, câmara cárdica e câmara pilórica do estômago (Fig.B) (Icely e Nott, 1992, Ceccaldi, 1998). Nele ocorrem as fases iniciais do ciclo digestivo que envolve: a quebra física do material ingerido através da mastigação; quebra química através da ação de enzimas provenientes do hepatopâncreas; separação de partículas finas e fluidos do material mais grosseiro através de filtros; transporte de partículas finas e fluidos para o hepatopâncreas; e transporte do material grosseiro, via intestino médio, para o intestino posterior para defecação (Icely e Nott, 1992).



**Figura A** – Esquema geral do canal alimentar em decápodos. Área demarcada ampliada na Fig. B. I.A., intestino anterior; I.M., intestino médio; HP hepatopâncreas; I.P. intestino posterior. Ilustração baseada em Kihara (2005).



**Figura B** – Esquema geral do intestino anterior de decápodos, demarcado na fig.A. Câmara cardíaca ( C ) Câmara pilórica ( P ) e esôfago (e). Os números indicam a altura das seções transversais descritas nas figuras C, D, E, F, G, H. Ilustração Icely e Nott (1992).

## *Esôfago*

O esôfago é um órgão tubular simples que se estende da cavidade oral até a região cardíaca do estômago, formando com este um ângulo reto. Suas paredes internas apresentam dobras longitudinais que penetram no lúmen do órgão, sugerindo a expansão do lúmen quando o alimento é transferido da boca para o estômago (Icely & Nott, 1992).

Internamente o esôfago é revestido por epitélio cilíndrico simples quitinizado (Ceccaldi, 1998; Dall e Moriarty, 1983). Abaixo do epitélio, as glândulas epiteliais estão imersas em tecido conjuntivo. Essas glândulas, denominadas de glândulas esofágicas, constituem um grupo de células secretoras arranjadas em rosetas, que apresentam canálculos intracelulares os quais se abrem na luz do esôfago (Icely e Nott, 1992).

A provável função das glândulas esofágicas é a síntese de muco para lubrificar a passagem do material ingerido (Brunnet et al., 1994). Mais externamente o esôfago apresenta uma camada muscular com fibras orientadas de forma circular e longitudinal (Ceccaldi, 1998; Dall e Moriart, 1983). Segundo Lalitha e Lakshni (1995.) as fibras circulares estão dispostas internamente às fibras longitudinais.

Na junção entre o esôfago e a câmara cardíaca do estômago, as paredes se modificam formando estruturas que previnem o refluxo do material ingerido. Estas estruturas podem variar desde formações simples como um esfíncter, que se caracteriza por um aumento da espessura da camada muscular, até estruturas mais elaboradas representadas por expansões das paredes laterais com um ou dois pares de dobras que atuam como válvulas, denominadas de válvulas esofágicas (Patwardhan, 1935 ; Baker e Gibson, 1977).

### *Estômago*

O estômago dos decápodos apresenta duas câmaras, sendo a anterior denominada de câmara cardíaca e a posterior, câmara pilórica (Fig. B). Histologicamente a mucosa do estômago é similar a do esôfago, porém não apresenta glândulas na sua lâmina própria. A camada muscular do estômago apresenta-se mais espessa (Ceccaldi,1998).

Estudos anteriores demonstraram que a parede do estômago é suportada por ossículos, os quais correspondem a projeções calcificadas da quitina. Cada ossículo forma uma peça móvel graças à ação de músculos extrínsecos específicos a ele associados, que por sua vez são controlados por um grupo de nervos característicos (Meiss e Norman, 1977; Ceccaldi, 1998). A esta associação dá-se o nome de armadura gástrica (Meiss e Norman, 1977; Ceccaldi, 1998).

A armadura gástrica apresenta um conjunto de até 33 ossículos divididos em sete grupos. Este arranjo ossicular é característico da infraordem Branquiura e mostra o intestino anterior mais complexo entre os crustáceos decápodas. Dentre estes grupos de ossículos o mais estudado é o moinho gástrico. Este moinho é formado por um conjunto de 7 ossículos localizados entre a câmara cárdica e a pilórica. Já nos carídeos o moinho gástrico está ausente ou é pouco desenvolvido, caracterizando um arranjo ossicular mais simples (Icely e Nott, 1992).

Esta armadura gástrica está presente tanto na câmara cárdica como na câmara pilórica. A armadura gástrica é responsável pela quebra física do alimento ingerido. O grau de complexidade dos ossículos que compõem a armadura gástrica está diretamente associado à eficiência mastigatória do intestino anterior dos decápodas (Meiss e Norman, 1977).

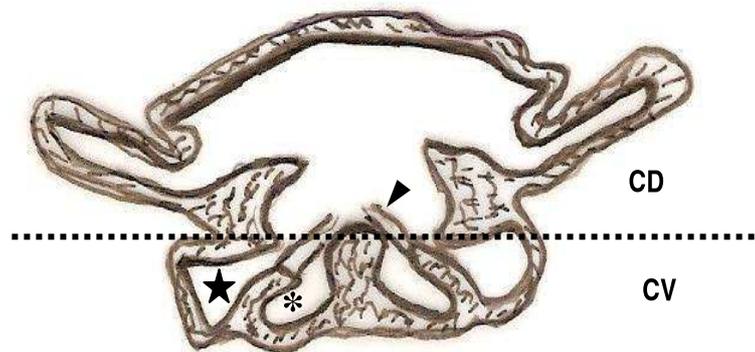
A região anterior do estômago é denominada de câmara cárdica (Fig. B e C). Na maioria dos decápodas esta câmara tem a forma de um saco esférico, de grande volume e flexibilidade. Nesta região ocorre a quebra física e química dos alimentos. A câmara cárdica é dividida em dois compartimentos, o dorsal e o ventral. Isto se deve à existência de uma estrutura comum a todos os decápodas, a tela de cerdas (Fig.C) (Icely e Nott, 1992).

Em *Macrobrachium rosenbergii* (Kihara,1997) e *Penaeus setiferus* (Lovett e Felder, 1989) a tela de cerdas é uma estrutura que retêm no compartimento

dorsal da câmara cárdica partículas que apresentam diâmetro superior a  $1\mu\text{m}$ , permitindo desta forma que somente partículas mais finas e fluidos alcancem o lúmen ventral da câmara cárdica.

Estruturalmente a tela de cerdas é caracterizada por apresentar pregas da parede ventrolateral e do assoalho da câmara cárdica. Essas pregas delimitam de um a dois pares de canais longitudinais (Fig.C). Estes canais são cobertos por uma delgada rede formada por 2 a 3 camadas de cerdas, que agem como uma peneira, separando, desta forma, partículas grossas das partículas finas. As primeiras ficam retidas no compartimento dorsal, enquanto que as partículas finas penetram no lúmen ventral da câmara cárdica. Grânulos grossos retidos no compartimento dorsal da câmara cárdica, segue para o compartimento dorsal da câmara pilórica. Já o material contido nos canais longitudinais alcança o compartimento ventral da câmara pilórica, sem que, no entanto, haja mistura do material do compartimento dorsal com o do compartimento ventral (Ngoc-Ho, 1984; Icely e Nott, 1992; Woods, 1995).

Em alguns decápodos pode ocorrer uma projeção ao longo do assoalho da câmara cárdica denominado de ponte ou placa em haste que se apresenta recoberta de cerdas (Fig.C). A placa em haste contribui para a formação dos canais longitudinais, inferior e superior. Já na ausência desta estrutura forma-se apenas um canal central também recoberto por cerdas. (Icely e Nott, 1992).

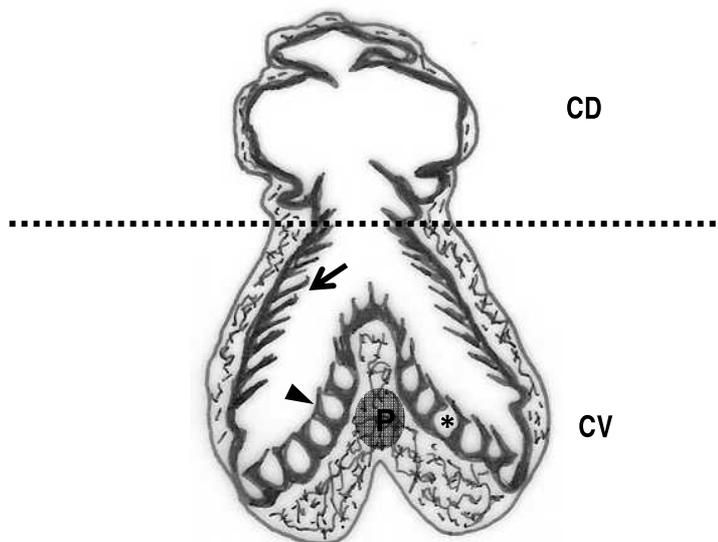


**Figura – C** Esquema da secção transversal 1 do intestino anterior, demarcada na Fig. B. Esta secção corresponde à câmara cárdica. São indicados: Compartimento dorsal (CD); Compartimento ventral (CV); Tela de cerdas, cabeça de seta; Placa em haste (H); Canal longitudinal inferior (\*); Canal longitudinal superior (\*). Ilustração baseada em Lovett e Felder (1989)

No estômago a região posterior é denominada de câmara pilórica (Fig. D). A câmara pilórica é dividida em compartimento dorsal e ventral através de dobras laterais da parede do estômago. O compartimento ventral é ocupado pela glândula filtradora (Fig.D). Em *Penaeus japonicus* (Lin, 1996) *Macrobrachium rosenbergii* (Kihara,1997) e *Clibanarios taeniatus* (Kunze e Anderson, 1979) esta estrutura é formada por uma projeção do assoalho denominada de ponte interampular (Fig. D) que divide o compartimento ventral da câmara pilórica em duas metades denominadas de ampolas.

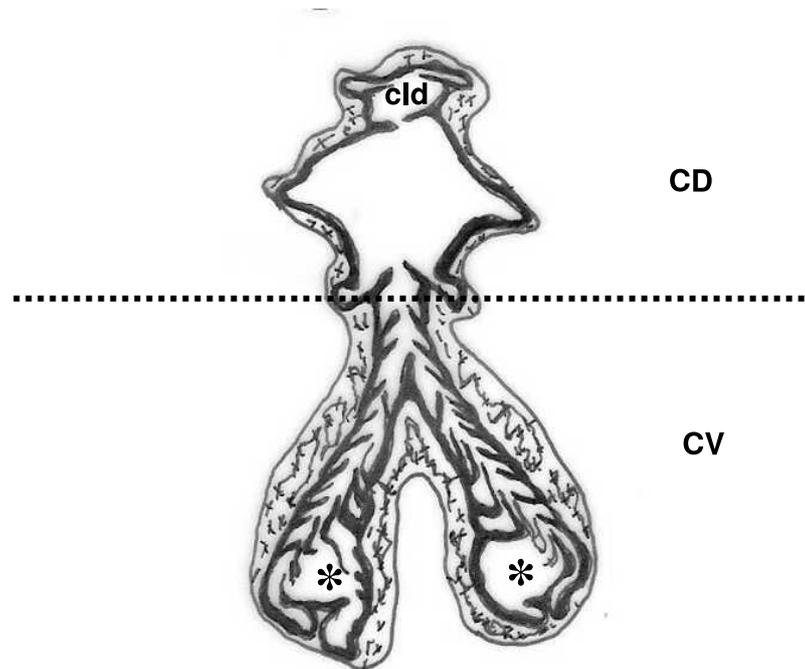
Nas paredes da ponte interampular são observadas fileiras longitudinais de hastes quitinosas denominadas de pontes ampulares.(Fig.D) Cada ponte ampular delimita um pequeno espaço, o canal ampular (Fig. D). Em *Penaeus japonicus* (Lin, 1996) e *Atya innocuos* (Felgenhauer e Abele, 1985) estes canais são

revestidos por cerdas que se estendem dorsalmente cobrindo a ponte ampular adjacente. Outra estrutura observada no compartimento ventral da câmara pilórica é o filtro de pressão. Em *Paguristes squamosus* e *Clibanarios taeniatus* (Kunze e Anderson, 1979); em *Penaeus japonicus* (Lin, 1996) e em *Penaeus setiferus* (Lovett e Felder, 1989), o filtro de pressão é formado por cerda espessas que forram a parede lateral do intestino (Fig D). Partículas finas provenientes dos canais cárdicos passam pela câmara pré-ambulatoria e desembocam diretamente nas ampolas da câmara pilórica. Movimentos vigorosos do filtro de pressão comprimem o material contra a glândula filtradora permitindo que partículas finas e fluidos penetrem nos canais longitudinais da glândula filtradora (Lovett e Felder, 1990b; Icelly e Nott, 1992; Lin, 1996).



**Figura – D** Esquema da seção transversal 2 do intestino anterior, demarcada na fig. b. Esta seção corresponde à câmara pilórica. São indicados: Compartimento dorsal (CD); Compartimento ventral (CV); Canal dorsal, cld; Ponte interampular, (P); Pontes ampulares, cabeça de seta; Canais ampulares, (\*); Filtro de pressão, seta. Ilustração baseada em Lovett e Felder (1989).

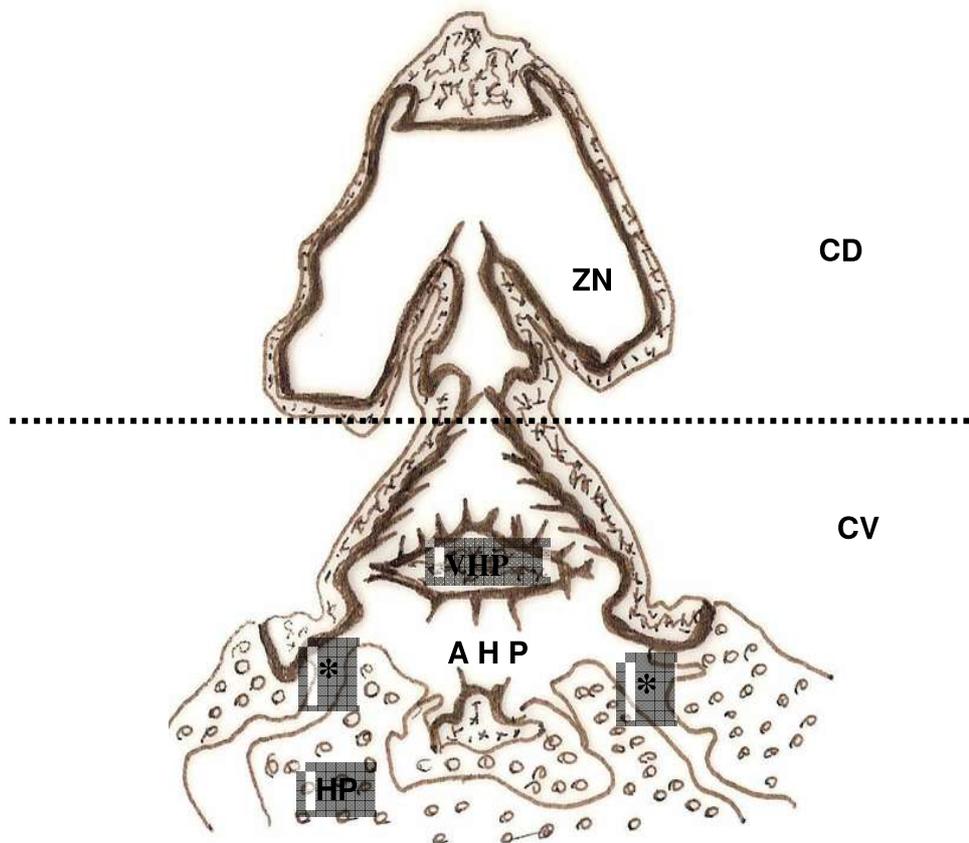
Em *Penaeus japonicus* (Lin, 1996) e *Penaeus setiferus* (Lovett & Felder, 1989) as pontes ampulares terminam como extremidades livres na sua porção posterior. Como conseqüência, os canais ampulares formados pelas pontes ampulares coalescem, formando um único canal de cada lado da glândula filtradora (Fig. E).



**Figura – E** Esquema da secção transversal 3 do intestino anterior, demarcada na Fig. B. Esta secção corresponde à câmara pilórica. São indicados: Compartimeno dorsal (CD); Compartimento ventral (CV); Região posterior da câmara pilórica evidenciando a formação de canais de cada lado da ponte interampular (\*). Ilustração baseada em Lovett e Felder (1989).

Enquanto a tela de cerdas da câmara cárdica segrega partículas finas de partículas grossas, acredita-se que a glândula filtradora promova a mistura efetiva do material proveniente da câmara cárdica com enzimas oriundas do hepatopâncreas. Desta forma, segundo Icely e Nott (1992), este movimento resultaria em um aumento da eficiência da ação enzimática.

O compartimento dorsal da câmara pilórica apresenta um volume bastante reduzido quando comparado ao compartimento dorsal da câmara cárdica. Esta diminuição do volume acontece progressivamente até a junção com o intestino médio. Como resultado deste comportamento esta região é denominada de zona de compactação (Fig. F) e contém material a ser eliminado nas fezes (Lovett e Felder ,1989; 1990 b; Icely e Nott, 1992).



**Figura – F** Esquema da secção transversal 4 do intestino anterior, demarcada na Fig. B. Esta secção corresponde à comunicação ente o intestino anterior e hepatopâncreas. Compartimento dorsal (CD); Compartimento ventral (CV); Zona de compactação (ZN); Valva hepatopancreática, (VHP); Antecâmara hepatopancreática (AHP); Hepatopâncreas (HP); Ductos principais (\*). Ilustração baseada em Lovett e Felder (1989)

Em alguns decápodos as paredes dorsais e laterais da zona de compactação podem apresentar desde simples projeções digitiformes a dobras mais complexas. Em *Penaeus setiferus* (Lovett e Felder, 1989) e *Callinassa californiensis* (Powell, 1974) canais dorsolaterais também podem ser observados nas paredes do intestino. Na sua porção anterior, estes canais se comunicam com a câmara cárdica e na sua porção posterior final estão adjacentes à valva piloro-intestinal. Cada um destes canais é separado do restante do lúmen dorsal por um conjunto de cerdas (Icely e Nott, 1992).

A zona de compactação, ou seja, a região dorsal posterior da câmara pilórica, recebe material residual do compartimento dorsal da câmara cárdica. Dentro do compartimento dorsal da câmara pilórica o material é comprimido novamente para remoção de partículas finas e fluidos. Partículas finas são retidas nas cerdas que ornaram as dobras ou projeções digitiformes da parede lateral da zona de compactação, enquanto o fluido é transferido para o interior dos canais dorsolaterais. Estudos realizados por Lovett e Felder (1990b) e Powell (1974) indicam que o fluido segregado pelos canais dorsolaterais é transferido novamente para a câmara cárdica para ser reaproveitado.

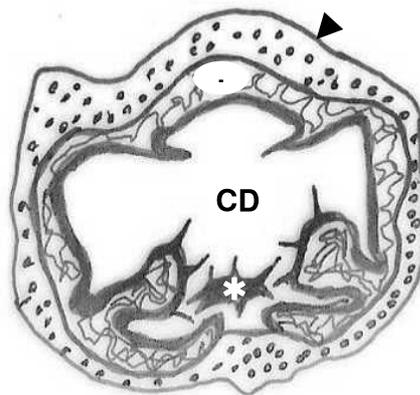
### *Circulação de fluidos no intestino anterior*

Fluidos do hepatopâncreas são transferidos via canais pilóricos dorsolaterais até a região dorsal da câmara cárdica. Na câmara cárdica esses fluidos são misturados ao alimento e eventualmente percolam através da tela de cerdas juntamente com o produto da digestão. Este filtrado é transferido para a glândula filtradora retornando posteriormente para o hepatopâncreas (Icely e Nott, 1992).

Powell (1974) demonstrou que não há trocas entre os fluidos contidos nos compartimentos dorsais e ventrais da câmara pilórica. Por outro lado, no compartimento dorsal da câmara pilórica, os fluidos são extraídos do bolo alimentar e retornam à câmara cárdica.

### *Junção do intestino anterior com o intestino médio*

Na junção dos intestinos anterior e médio são encontradas duas valvas; a pilorointestinal e a hepatopancreática (Fig. H e G) (Lovett e Felder 1989; Icely e Nott, 1992). Em *Penaeus setiferus* (Lovett e Felder, 1989) a valva pilorointestinal é uma protusão cuticular das paredes dorsal e lateral da região final da câmara pilórica e termina no interior do intestino médio (Fig. H). Esta valva controla a extrusão final do material fecal para dentro do intestino médio. Segundo Lovett e Felder (1990b) esta valva impede a mistura do material fecal com o filtrado que está acumulado na antecâmara hepatopancreática.



**Figura – G** Esquema da secção transversal 5 do intestino anterior, demarcada na fig. 2. Esta secção corresponde ao estabelecimento da continuidade entre o intestino anterior e intestino médio, Compartimento dorsal do intestino anterior (CD); Revestimento epitelial do intestino anterior (ia); Revestimento epitelial do intestino médio (cabeça de seta); Valva hepatopancreática (\*). Ilustração baseada em Lovett e Felder (1989)

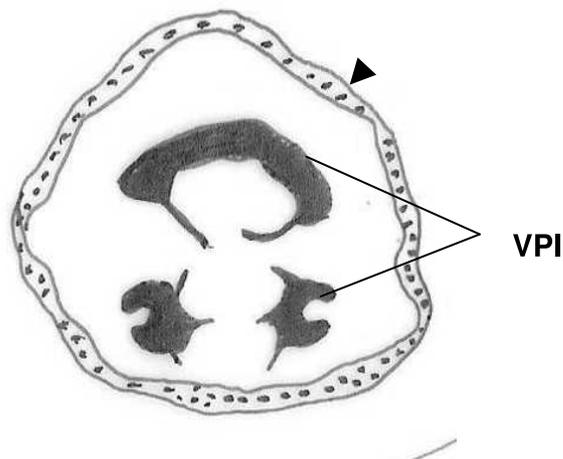


Figura – H Esquema da secção transversal 6 demarcada na Fig. B. início do intestino médio. Esta secção corresponde ao início da porção tubular do intestino médio (cabeça de seta) evidenciando a valva piloro intestinal (VPI). Ilustração baseada em Lovett e Felder (1989)

Em decápodos, a valva hepatopancreática é formada por extensões cuticulares e celulares da ponte interampular produzindo o teto e o assoalho da antecâmara hepatopancreática, respectivamente (Fig. F). De cada lado da antecâmara abrem-se os ductos primários do hepatopâncreas (Fig. F). Esta valva regula a passagem de material entre a antecâmara hepatopancreática e a glândula filtradora, e ainda auxilia no controle da passagem de material dos canais dorsolaterais da zona de compactação para o lúmen do intestino médio (Lovett e Felder 1990b; Icely e Nott, 1992).

### *Intestino médio*

O intestino médio se inicia na região posterior do cefalotórax e ocupa a maior parte da região abdominal (Zhao et al, 1996; Sing e Roy, 1995). Esta porção intestinal é constituída por uma porção tubular; um divertículo intestinal

anterior, localizado na junção do tronco do intestino médio com o intestino anterior; a glândula de digestiva ou hepatopâncreas; e um divertículo posterior localizado na junção do intestino médio com o intestino posterior (Lovett e Felder, 1989).

Algumas funções são atribuídas à porção tubular do intestino médio de crustáceos tais como: adsorção de nutrientes; absorção de íons e controle do fluxo de água entre o lúmen e a hemolinfa; excreção de íons, e síntese da membrana peritrófica (Brick e Ahearn, 1978; Gemmel, 1979, Ahearn, 1984 *apud* Lovett e Felder, 1990; Dall, 1970; Dall e Moriarty, 1983). Em relação ao divertículo anterior, são atribuídas funções tais como: secreção enzimática; absorção de nutrientes; manutenção do balanço iônico e hídrico, secreção da membrana peritrofica. Sugere-se ainda que este divertículo possa representar um sítio de regeneração celular para o hepatopâncreas e para porção tubular do intestino médio (Holliday et al., 1980; Mykles, 1977, 1979).

Ao intestino médio também é atribuída a função de acumular cálcio e cobre além de inativar um grande número de metais tóxicos (Dall e Moriarty, 1983).

### *Hepatopâncreas*

O hepatopâncreas recebe diferentes denominações como fígado, pâncreas, glândula do intestino médio, glândula gástrica, glândula digestiva, cecos anteriores, divertículo digestivo, órgão digestivo, glândula intestinal média e hepatopâncreas (Gibson e Barker, 1979). Este órgão, na maioria dos crustáceos, está associado ao intestino médio e apresenta diferentes níveis de complexidade dentre as espécies estudadas. Dentre os decápodos, o hepatopâncreas é particularmente bem desenvolvido e forma uma rede complexa de ductos e

túbulos em fundo cego que ocupa a maior parte da cavidade cefalotorácica (Gibson e Barker, 1979).

Esta glândula consiste de duas metades que se dispõem uma de cada lado da linha horizontal média do corpo animal. Cada metade apresenta três lobos que são conectados separadamente ao estômago e intestino médio por um ducto primário, que se divide em ductos secundários em cada lóbulo. Os ductos secundários se ramificam amplamente em dúctulos, sendo que cada um termina em um complexo de túbulos em fundo cego (Factor, 1981; Franceschini-Vicentini et al., 2006). O hepatopâncreas é morfologicamente similar na maioria dos decápodos (Gibson e Barker, 1979), apesar do número de lobos poder variar nas diferentes espécies (Icely e Nott, 1992). As espécies *Penaeus* ssp (Vogt, 1985; Lovett e Felder, 1989) e *Caridina laevis* (Pillai, 1960) apresentam apenas um lobo em cada metade do hepatopâncreas. Entretanto o hepatopâncreas do *Astacus astacus* não é um órgão compacto como nos demais decápodos. Este órgão está dividido em duas metades, que não se conectam (Vogt et al., 1989).

Os túbulos digestivos do hepatopancreas estão imersos e suportados em tecido conjuntivo constituído por fibras colágenas bem definidas, que apresentam uma variedade de estruturas características incluindo-se sinusóides hemolinfáticos, células circulantes da hemolinfa e fibroblastos (Factor e Naar, 1985; 1990; Franceschini-Vicentini et al., 2006). Células contráteis contendo feixes de miofilamentos ocupam o espaço entre a membrana basal e a lâmina própria do túbulo hepatopancreático. Essas células contráteis apresentam processos em disposição circular e longitudinal ao túbulo formando uma malha de tecido contrátil ao redor da lâmina basal do tubulo (Factor e Naar, 1985; Icely e Nott, 1992).

Os túbulos hepatopancreáticos com fundo cego podem estar divididos em regiões distal, média e proximal, relativamente ao trato digestório principal (Vogt et al., 1989; Franceschini-Vicentini et al., 2006). Internamente esses túbulos são revestidos por epitélio colunar simples (Factor e Naar, 1985; Icely e Nott, 1992; Brunet et al., 1994; Corrêa Jr. et al., 2002). Quatro tipos celulares têm sido identificados no epitélio de revestimento dos túbulos do hepatopâncreas em decápodas. Os tipos celulares são classificados como células E (embrionária), R (reabsortiva), F (fibrilar) e B (vesicular), de acordo com o esquema proposto por Jacobs (1928) e Hirsch e Jacobs (1928).

A localização daqueles tipos celulares citados varia ao longo do comprimento do túbulo hepatopancreático (Icely e Nott, 1992; Corrêa Jr. et al., 2002). As células E estão restritas à região distal em fundo cego. Já as células R ocorrem ao longo de todo o comprimento do tubo. As células F ocorrem principalmente na região distal, enquanto as células B localizam-se na região proximal do túbulo hepatopancreático. Apenas as células R revestem os ductos e os ductos secundários do hepatopâncreas (Icely e Nott, 1992). Em alguns decápodas foi identificado um quinto tipo celular denominado de célula M (basal) (Al-Mohanna et al., 1985b; Franceschini-Vicentini et al., 2006). Este tipo celular está disperso em toda a extensão do túbulo e se apóia na membrana basal do epitélio, porém não mantém contato com o lúmen do hepatopâncreas (Icely e Nott, 1992; Franceschini-Vicentini et al., 2006).

## *Desenvolvimento do tubo digestório de larvas*

Poucos estudos foram realizados sobre o desenvolvimento do tubo digestório de larvas de crustáceos (Icely e Nott, 1992). A maioria dos estudos enfoca principalmente o desenvolvimento do intestino anterior.

Informações a respeito do desenvolvimento ontogenético do tubo digestório de crustáceos é considerado um importante critério para estudos filogenéticos e, mais recentemente, em espécies de interesse econômico, fornecendo dados importantes para compreensão de aspectos associados ao seu mecanismo digestivo (Shu et al. 1994; Johnston e Ritar, 2001; Cox e Johnston, 2004).

Na maioria dos decápodos o intestino anterior (estomodeu) e o intestino posterior (proctodeu) são diferenciados já nos estágios iniciais de desenvolvimento embrionário. Após a eclosão das larvas o tubo digestório, inicialmente simples, torna-se cada vez mais complexo, adquirindo movimento e atividade enzimática (Ceccaldi, 1998).

O tubo digestório de larvas de decápodos apresenta um padrão de desenvolvimento muito similar entre a maioria das espécies (Jones, 1998). Basicamente o intestino anterior diferencia-se em duas câmaras, cárdica e pilórica. Estruturas que ocorrem nas paredes laterais, dorsal e ventral, como fendas, pontes, cerdas, espinhos e ossículos transformam-se progressivamente até se assemelharem àquelas encontradas em indivíduos adultos. Da mesma forma são observadas modificações no intestino médio e nas estruturas a ele associadas como cecos anterior, lateral e posterior.

### *Desenvolvimento do intestino anterior.*

Dentre os estudos realizados sobre o desenvolvimento larval de crustáceos não encontramos trabalhos que relatassem o desenvolvimento do tubo digestório de camarões de água doce. As investigações realizadas foram levadas a diante, principalmente, em camarões marinhos, caranguejos e lagostas.

Pesquisas sobre o desenvolvimento do intestino anterior de larvas camarão marino *Penaeus setiferus* foram conduzidas por Lovett e Felder (1989), que observaram modificações morfológicas lentas e graduais no intestino anterior durante o desenvolvimento larval e no período de pós-larva.

Larvas de *Penaeus setiferus* passam por 5 estágios de náuplio, 3 de protozoa e 3 de mísis. Os náuplios não se alimentam, portanto não apresentam tubo digestório funcional. O intestino anterior em desenvolvimento não se comunica com o intestino médio até que a larva atinja o estágio de protozoa, quando então a larva começa a se alimentar (Lovett e Felder, 1989).

Nos estágios de protozoa o intestino anterior foi caracterizado por apresentar pouca diferenciação entre as câmaras cárdica e pilórica, paredes com cutícula delgada, e ausência de cerdas e ossículos. No estágio de mísis as principais alterações observadas foram: o desenvolvimento da glândula filtradora e das valvas cardio-pilórica e hepatopancreática. Embora o intestino anterior de indivíduos adultos de *Penaeus setiferus* apresente moinho gástrico, em nenhum estágio do desenvolvimento larval esta estrutura foi observada. Nesta espécie, o moinho gástrico inicia e atinge seu grau máximo de desenvolvimento durante o período de pós-larva (entre PL14 e PL35) (Lovett e Felder, 1989).

Em muitas espécies de decápodos, como caranguejos (Abrunhosa e Kittaka, 1997) e em algumas espécies de lagostas (Factor, 1981), ocorre uma abrupta modificação nas estruturas internas e externas, após a metamorfose de

larvas para pós-larvas. Essas mudanças estruturais estão relacionadas à alteração do habitat plactônico, típico das larvas, para o habitat bentônico, típico de pós-larvas. Portanto, segundo Lovett e Felder (1989), sutis e gradativas modificações estruturais, observadas no intestino anterior de larvas e pós-larvas de *Penaeus setiferus*, podem estar relacionadas às mudanças graduais que ocorrem na passagem do ambiente planctônico ao ambiente bentônico.

O desenvolvimento do intestino anterior nos estágios larvais de filossoma da lagosta *Jasus verreauxi* foi documentado por Cox e Johnston (2004). Com base nas alterações estruturais observadas, estas larvas foram divididas em 3 grupos. No grupo 1, com larvas nos estágios iniciais de desenvolvimento (E1 a E3), o intestino anterior foi caracterizado como uma câmara simples que apresenta um par de fendas dorsal e ventral, parede com cutícula delgada e fileiras de cerdas pouco desenvolvidas, localizadas na parede lateral (fileira de pente) e no assoalho. No grupo 2 (E4 a E7) de *Jasus verreauxi* foi observado o desenvolvimento de dobras na parede lateral, as quais se projetaram para o interior do lúmen do intestino, criando assim duas regiões distintas, região dorsal e região ventral. Fileiras de cerdas também foram observadas entre as dobras laterais. A parede interna se mostrou mais cuticularizada e as cerdas da parede lateral (fileira de pente) se apresentaram maiores e mais robustas. A glândula filtradora inicia o seu desenvolvimento neste estágio.

Os estágios finais de desenvolvimento larval (E8 a E13) *Jasus verreauxi* foram caracterizados por um aumento significativo da densidade, comprimento e robustez das cerdas do assoalho do intestino e o aumento da complexidade da glândula filtradora, refletido no aumento do número de canais ampulares. Seis espinhos fortemente cuticularizados, que se projetam para o lúmen do intestino

anterior, também foram observados formando uma estrutura denominada de escova principal.

Segundo Cox e Johnston (2004) o padrão de desenvolvimento apresentado por larvas de *Jasus verreauxi* demonstra que o grau de mastigação interna, desempenhado pelas cerdas, e a mistura, separação e filtração das partículas em suspensão do filtrado intestinal aumentam com a idade.

O intestino anterior de larvas de *Jasus verreauxi* desempenha o processo de mastigação através das cerdas. No entanto, a mastigação não é a principal função observada no intestino anterior de larvas de *Jasus verreauxi*. Segundo Cox e Johnston (2004) a função primária do intestino anterior de *Jasus verreauxi* é misturar e peneirar o conteúdo previamente mastigado pelas peças bucais.

Larvas *Jasus verreauxi* apresentam peças bucais bem desenvolvidas, capazes de reduzir sua presa a pedaços indistintos antes que as mesmas sejam ingeridas (Cox e Johnston; 2004), não exigindo, portanto, estruturas internas de mastigação bem desenvolvidas, como por exemplo, moinho gástrico (Factor, 1981; Wolfe e Felgenhauer, 1991; Lemmens e Knott, 1994; Johnston e Rittar, 2001).

O desenvolvimento do intestino anterior de filossomas das lagostas *Jasus edwardsii*, *Ibaccus ciliatus* (Mikami e Takashima, 1993) e *Panulirus japonicus* (Mikami, et al. 1994; Johnston e Rittar, 2001) apresentaram um padrão estrutural semelhante ao descrito em *Jasus verreauxi*. A presença de cerdas, espinhos, dobras, fendas e glândula filtradora bem desenvolvida, e ausência de estruturas de mastigação interna (moinho gástrico), sugerem o mesmo mecanismo digestivo para todas as espécies citadas.

*Jasus verreauxi*, *Jasus edwardsii*, *Ibaccus ciliatus* e *Panulirus japonicus* são espécies de grande potencial para aquicultura ( Mikami et al, 1994; Johnston

e Rittar, 2001; Cox e Johnston, 2004). Os resultados obtidos a partir da análise estrutural do intestino anterior destas espécies sugerem o uso de alimentos tenros como poliquetas, medusas e *Artemia*. Na eventualidade do uso de alimentos inertes, segundo os autores anteriormente citados a melhor opção para estas espécies seria rações microencapsuladas, ou *microbiding diets* ou ainda *microcoating diet*.

Em contraste, larvas de *Homarus americanus* apresentam um elevado grau de mastigação interna (Hinton e Corey, 1979; Factor 1981). A modificação mais expressiva observada no intestino anterior desta espécie se refere ao desenvolvimento do moinho gástrico. Esta estrutura se desenvolve gradativamente tornando-se completamente desenvolvida e fortemente cuticularizada ao atingir o quarto estágio de desenvolvimento larval.

O desenvolvimento do moinho gástrico ainda nos estágios de desenvolvimento larval de *Homarus americanus* pode estar relacionado a alterações no hábito alimentar. Estas modificações se devem provavelmente às mudanças abruptas do ambiente plactônico (larvas) para o ambiente betônico (pós-larvas). Desta forma, estes animais provavelmente se depararam com presas maiores e de consistência mais rígida (Factor, 1981; Cox e Johnston 2004) e então necessitam de moinho gástrico para sua alimentação.

### *Desenvolvimento do intestino médio*

O intestino médio está constituído por uma porção tubular e por projeções laterais e anterior denominadas de cecos.

Lovett e Felder (1989) estudaram o desenvolvimento do intestino médio de *Penaeus setiferus* e observaram que nos estágios de náuplio (estágios iniciais

de desenvolvimento larval) as porções que compõem o intestino médio, região tubular e cecos, não foram claramente definidas. Nesta larva a presença de vacúolos de vitelo constituiu a sua característica principal. Nos estágios de protozoa (estágios intermediários de desenvolvimento larval) o intestino médio de *Penaeus setiferus* foi caracterizado por uma porção tubular e dois pares de cecos, ou seja, um par anterior e um par lateral ambos com tamanho e estrutura similares.

A estrutura da porção tubular do intestino médio *Penaeus setiferus* não se alterou durante todo o período de desenvolvimento larval. Esta região está revestida por um epitélio colunar simples, composto por um único tipo celular. Estas células se caracterizam pela presença de microvilos em sua porção apical, glicocálice e lâmina basal bem desenvolvida (Lovett e Felder, 1990a). O ceco anterior de *Penaeus setiferus* se desenvolveu no final do estágio de protozoa e atingiu o seu tamanho máximo no início da mísis (estágios finais de desenvolvimento larval). Na pós-larva, no entanto, o ceco anterior regrediu formando uma estrutura única. No adulto o ceco anterior irá corresponder ao divertículo anterior. O ceco lateral de larvas de *Penaeus setiferus*, no período de protozoa, está formado por um único lobo, que se estende de cada lado da porção tubular do intestino médio. Posteriormente, cada lobo se ramifica originando 3 lóbulos distintos; lateral, posterodorsal e posteroventral. Cada lobo desemboca em uma abertura comum na porção tubular do intestino médio. Durante o estágio de mísis foi observado o surgimento de mais dois lobos. Ao longo do desenvolvimento da pós-larva, os lobos do ceco lateral se ramificam gradativamente formando túbulos de pequeno diâmetro, que no adulto irá corresponder aos túbulos hepatopâncreáticos (Lovett e Felder 1989).

Estudos realizados por Lovett e Felder (1990 a b) correlacionaram as alterações estruturais observadas durante o desenvolvimento do intestino médio com a distribuição de enzimas digestivas nas larvas e pós-larvas de *Penaeus setiferus*. Estes autores observaram que as células do ceco lateral e anterior apresentam características estruturais idênticas às aquelas observadas no hepatopâncreas de indivíduos adultos. A atividade da amilase, protease e fosfatase alcalina foram detectadas nestas regiões durante todo o desenvolvimento larval.

Ressalta-se que em crustáceos, a atividade da fosfatase ácida e esterase estão associadas à síntese e secreção de enzimas digestivas, já a presença da fosfatase alcalina está associada a processos de absorção (Gibson e Baker, 1979; Dall e Moryarty, 1983).

Observações similares em relação ao ceco anterior foram relatadas em larvas de *Penaeus monodon* (Abubaker e Jones, 1992). Nesta espécie o ceco anterior se mostrou totalmente funcional durante todo o desenvolvimento larval. Este órgão foi caracterizado como um órgão grande, bilobulado, e localizado na região anterior do cefalotórax. O epitélio de revestimento do ceco anterior de *Penaeus monodon* apresentou os mesmos tipos celulares observados no hepatopâncreas de decápodos adultos. Nas larvas em estágio de protozoa, o ceco anterior representa o principal órgão de secreção de enzimas digestivas e absorção de nutrientes.

A análise histológica do ceco lateral de larvas de *Ibaccus ciliatus*, *Panulirus japonicus* (Mikami et al., 1994) e *Paralithodesn camtschaticus* (Abrunhosa e Kittaka, 1997,) revelou a presença dos mesmos tipos celulares observados no hepatopâncreas de crustáceos adultos. Em larvas de *Ibaccus ciliatus* e *Panulirus japonicus* a fase final de digestão ocorre principalmente no

interior da células-R, responsável pela digestão em indivíduos adultos (Mikami et al., 1994)

A presença de fosfatase alcalina também foi detectada em toda a extensão da porção tubular do intestino médio de larvas de *Penaeus setiferus*. As características ultraestruturais presentes nas células desta região juntamente com a atividade desta enzima sugerem a capacidade absorptiva deste epitélio (Lovett e Felder 1990, a b). A absorção presente na porção abdominal do intestino médio de larvas de *Penaeus setiferus*, segundo Lovett e Felder (1989) poderia compensar o reduzido volume que os cecos lateral e anterior apresentam. Estes autores afirmam que em indivíduos adultos esta absorção é realizada no hepatopâncreas, que se originou do ceco lateral larval. Além disso, a ausência do moinho gástrico reduziria o tempo de retenção do alimento no intestino desta larva, de forma que a absorção seria maximizada na porção tubular do intestino médio (Lovett e Felder, 1990 a). No entanto, durante período que compreende as diferentes fases do desenvolvimento da pós-larva até juvenil de *Penaeus setiferus*, foi observada uma redução gradativa na distribuição da fosfatase alcalina nos diferentes seguimentos da porção abdominal do intestino. Desta forma, a capacidade absorptiva da porção tubular do intestino médio se reduz. Em juvenis a atividade desta enzima foi restrita à porção do cefalotórax do intestino médio (Lovett e Felder, 1990 a). Segundo estes últimos autores a perda da capacidade absorptiva observada na região abdominal do intestino médio em larvas de *Penaeus setiferus* estaria diretamente relacionada ao desenvolvimento gradual do ceco lateral.

Resultados similares foram obtidos por Mikami et al., (1994), em larvas de *Ibacus cilliatu*s. Nesta espécie, o epitélio de revestimento da porção tubular do intestino médio apresentou um único tipo celular. A análise ultraestrutural destas

células revelou similaridades com as células-R encontradas no hepatopâncreas, sugerindo atividade absorptiva deste epitélio. Estudos realizados por Talbot et al. (1972) em larvas de *Panaeus aztecus* também atribuem atividade absorptiva à porção tubular do intestino médio. Estes autores observaram ainda um segundo tipo celular no intestino médio, que possivelmente exerceria a função de osmoregulação.

## *Material e Método*

---

Para a execução deste trabalho foi realizada uma larvicultura do camarão de água doce *M. amazonicum*, de acordo com as técnicas do Setor de Carcinicultura do Centro de Aqüicultura da Unesp – Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”. Aqueles animais constituíam a segunda geração camarões de provenientes do estado do Pará e que se encontram nos viveiros do Setor de Carcinicultura.

Fêmeas ovígeras, procedentes dos viveiros anteriormente citados, com ovos em fase final de desenvolvimento embrionário, foram selecionadas. As fêmeas foram transferidas para caixas de eclosão contendo água salobra (10%), temperatura entre 28 – 30°C e aeração, onde foram mantidas por no máximo 3 dias. Ocorrida a eclosão, as larvas foram cuidadosamente transferidas para tanques de desenvolvimento larval com densidade de estocagem de 80 a 100 larvas/L, temperatura de 28°C e 10% de salinidade.

Para alimentação das larvas foram fornecidos diariamente náuplios de *Artemia*, sendo que a quantidade mínima administrada dependeu do estágio larval predominante (tabela 1) segundo Valenti (1998), também foi oferecida ração duas vezes ao dia, as 8:00h e às 11h da manhã. Na tabela 2 encontram-se os ingredientes utilizados para o preparo da ração (Valenti, 1998).

**Tabela 1. Concentração de *Artemia* (náuplios/ml) para cada estágio de desenvolvimento larval de *M amazonicum*.**

<b>Estágio larval <i>Artemia</i> (náuplios/ml)</b>	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
	6	6	6	6	6	6	6	7	8

**Tabela 2. Ingredientes para 1 Kg de ração fresca.**

Lula	100 g
Peixe	100 g
Leite em pó	40 g
Farinha de trigo	20 g
Suplemento mineral	8 g
Suplemento vitamínico	8 g
Ovos	8
Óleo de fígado de peixe (emulsão Scott)	4 ml
Água	400 ml

Diariamente, com o auxílio de uma lupa, foi realizado o monitoramento das condições gerais das larvas. Este procedimento incluiu a determinação do estágio de desenvolvimento larval predominante e avaliação do estado geral dos animais, seguindo critérios descritos na planilha 1 (Valenti, 1998). Esse acompanhamento foi necessário para o manejo geral da larvicultura, tanto na prevenção de doenças quanto para detecção de possíveis efeitos adversos do meio ou de carências alimentares. Além disso, a determinação do estágio larval predominante é fundamental uma vez que o fornecimento de alimento é baseado neste parâmetro.

## Planilha 1. Avaliação da qualidade das larvas

Itens para checar	Dias de cultivo:		Pontos		Data: _____ Analisado por: _____									
	0	1	1	2	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	Condições do intestino	Intestino vazio	Moderadamente cheio (30-60%)	Intestino cheio com "cordões" fecais										
2	Conteúdo lipídico do intestino (condições do hepatopâncreas)	Nenhum vacúolo lipídico	Vacúolos pequenos (10-40%)	Relativamente cheio (60-90%)										
3	Pigmentação (estado dos cromatóforos)	Nenhum pigmento colorido (cromatóforos totalmente contraídos)	Presença moderada de cromatóforos em uma área	Cromatóforos bastante dispersos (rosa/ambar)										
4	Coloração do corpo	Cinza escuro/azulado nos segmentos abdominais	Laranja claro moderado nos segmentos abdominais	Segmentos abdominais alaranjados/avermelhados										
5	Rostrum e Cerdas	Desfigurado/cerdas danificadas no rostro, pereiópodos, telso e urópodo	Ondulado/cerdas torcidas no rostro, pereiópodos, telso e urópodo	Reto/cerdas inteiras/retas; sem deformação, no rostro, pereiópodos, telso e urópodo										
6	Proporção da musculatura em relação ao intestino	Intestino amplo, musculatura mais estreita no VI segmento abdominal	Intestino estreito e musculatura ligeiramente mais larga no VI segmento abdominal	Intestino estreito e musculatura mais larga no VI segmento abdominal										
7	Aparência do músculo do abdome	Opaco/granulado	Levemente transparente	Claro/ liso transparente										
8	Melanização (presença de manchas escuras)	Apêndices e partes do corpo afetadas	Pouquíssima necrose	Nenhuma necrose, ausência de manchas pretas										
9	Organismos infestantes	grande parte do corpo afetada	Pequenas partes do corpo afetadas	Corpo limpo/ausência de protozoários, ciliados e outros organismos										
10	Fototaxia (entre os estágios I e VI)	Resposta negativa	Resposta positiva lenta	Resposta positiva rápida										
11	Comportamento natatório (entre os estágios VII e XI) (mais nítido entre VIII e X)	lento/movimento circular e errante	Movimento moderado com a cabeça voltada para baixo	Muito ativo com cauda à frente em movimentação lateral/ pulam por todos os lados										
<b>Total de pontos (P)</b>														
<b>Estágio de desenvolvimento larval (E)</b>														

$$\text{Índice de condição: } \frac{\sum P}{10n} = \quad \quad \quad \text{Índice de estágio larval: } \frac{\sum ni.E}{n} =$$

sendo: **n** = nº de unidades de amostra; **ni** = nº de larvas no estágio "E". **Pontos:** 0=pobre, 1=satisfatório, 2=excelente

A classificação utilizada para a determinação dos estágios de desenvolvimento larval do *M. amazonicum* foi baseada segundo descrições realizadas por Guest (1979), Vega (1984) e Magalhães (1985) sendo as larvas caracterizadas como se segue (tabela 3)

Tabela 3. Classificação dos estágios larvais de *M. amazonicum*

<b>Estágios</b>	<b>Características Principais</b>
<b>I</b>	Olhos sésseis
<b>II</b>	Olhos pedunculados; urópodos ausentes; apenas o telso aparece no último seguimento
<b>III</b>	Urópodos constituídos por exopoditos desenvolvidos e endopoditos rudimentares, nus, sobre o telson
<b>IV</b>	Exo e endopoditos dos urópodos desenvolvidos e com cerdas
<b>V</b>	Abdômen com botões que originarão pleópodos; 5 espinhos e uma cerda no própodo do 5° periópodo.
<b>VI</b>	Pleópodo rudimentar, mas diferenciados em exo e endopodito; 7 espinhos e uma cerda no propódo do 5° periópodo
<b>VII</b>	Endopodito antenal com 5 segmentos, inserido no pedúnculo basal triarticulado; pleópodos bem diferenciados em exo e endopodito
<b>VIII</b>	Endopodito antenal com 7-9 segmentos; rostro liso ou com dentes em formação; endopodito dos pleópodos com cerdas
<b>IX</b>	Endopodito antenal com 9-11 seguimentos; rostro com 6 dentes na região dorsal
<b>Pós Larva</b>	Rostro com dentes na margem ventral

Diariamente foram coletadas aproximadamente 30 larvas que foram classificadas de acordo com seu estágio de desenvolvimento e fixadas em Karnovisky (1965), para posterior processamento e inclusão em historesina (Reichert-Jung – Alemanha). Para cada estágio de desenvolvimento larval foram utilizados 6 indivíduos. Cortes seriados foram obtidos com o emprego de um micrótomo obtendo-se de cada espécime secções de aproximadamente 3µm de espessura, sendo 3 espécimes destinados a cortes longitudinais e outros 3 para

cortes transversais. As secções histológicas obtidas foram coradas com Hematoxilina e Eosina e Tricômico de Masson. A análise e a fotodocumentação digital foram realizadas em fotomicroscópio Olympus BX 40 (Olympus, Japão) acoplado a um sistema de câmara digital Olympus DP12 (Olympus, Japão).

## *Resultados*

---

### *Intestino anterior*

#### *Esôfago*

No estágio 1 de desenvolvimento larval, o esôfago está revestido por epitélio cilíndrico simples apoiado em um discreto tecido conjuntivo de difícil visualização, contínuo com uma camada muscular (Fig. 1). No estágio 2, o epitélio de revestimento assume o aspecto de cúbico simples (Fig. 2). Neste estágio a luz do esôfago apresenta contorno irregular devido a pregas da mucosa para o interior do órgão (Fig 2).

Em larvas no estágio 3 de desenvolvimento, o esôfago apresenta o mesmo padrão estrutural do estágio anterior, porém, agora, com melhor definição das pregas esofágicas. Estas pregas são resultantes das diferentes alturas que as células epiteliais assumem, e com isso é possível a definição de 4 regiões no perímetro da luz tubular, onde as células variam entre cúbicas à cilíndricas (Fig. 3). O epitélio de revestimento se apóia no tecido conjuntivo subjacente contínuo com uma camada muscular.

Nos estágios subseqüentes (de 4 a 9) o esôfago não sofre alterações estruturais e portanto, permanece, com as pregas da mucosa descritas anteriormente (Figs. 4 a 7).

No entanto, a partir do estágio 6 de desenvolvimento larval se nota, na região de transição entre esôfago e estômago, o desenvolvimento maior de um par pregas da mucosa do esôfago formando a valva esôfago-gástrica (Fig.5).

### *Estômago*

O estômago de larvas de *M. amazonicum* apresenta duas regiões distintas denominadas de câmara cárdica (Figs. 8 a 16) e câmara pilórica a (Figs. 17 a 26). Essas câmaras apresentam alterações morfológicas de acordo com o estágio de desenvolvimento observado.

No estágio 1 de desenvolvimento larval o estômago apresenta pouca diferenciação entre a câmara cárdica (Fig. 8) e a câmara pilórica (Fig. 17). Essas câmaras apresentam lúmen estreito, e estão revestidas por epitélio simples com células variando de cúbicas a cilíndricas, dependendo da região observada (Figs. 8 e 17), e cutícula delgada. O epitélio da câmara cárdica e da câmara pilórica está apoiado em um tecido conjuntivo delgado, contínuo com uma camada muscular (Figs 8 e 17). Essa camada muscular é formada por células com núcleo periférico e citoplasma eosinófilo com discretas estriações transversais, lembrando uma célula muscular estriada (Fig. 8 e 17). Na câmara cárdica observa-se a placa em haste como uma projeção do assoalho (Fig. 8) formada por epitélio cilíndrico simples sustentado por um eixo conjuntivo. A câmara pilórica também apresenta uma projeção do assoalho, semelhante à descrita anteriormente, denominada de

ponte interampular (Fig. 17). As duas projeções anteriormente citadas são formadas por células sustentadas por um eixo de tecido conjuntivo, lembrando o aspecto de uma vilosidade intestinal (Figs. 8 e 17).

O estômago de larvas no estágio 2 é caracterizado por apresentar um lúmen amplo, revestido por epitélio simples com células variando de cúbicas a cilíndricas, dependendo da região observada (Fig. 9 e 18). A cutícula que reveste o epitélio é mais desenvolvida que no estágio anterior. O epitélio de revestimento é apoiado em um delgado tecido conjuntivo similar a uma lâmina própria contínuo com a camada muscular (Fig. 9 e 18). Na câmara cárdica a placa em haste não apresenta modificação quando comparada ao estágio anterior (Fig. 9). Já a câmara pilórica apresenta modificações na ponte interampular. Um par de projeções cuticulares denominados de pontes ampulares é observado na parede da ponte interampular (Fig. 18), marcando o início da formação de uma estrutura denominada de glândula filtradora.

Quanto ao estômago de larvas de *Macrobrachium amazonicum* no estágio 3 de desenvolvimento foi observado que as câmaras cárdica e pilórica são revestidas por um epitélio simples composto por células que variaram de cúbicas a cilíndricas (Fig. 10), com cutícula um pouco mais desenvolvida do que no estágio anterior. Semelhante aos estágios anteriores, o epitélio se apóia em um discreto tecido conjuntivo contínuo com a camada muscular (Figs. 10 e 19).

As câmaras, cárdica e pilórica, assumem morfologia diferencial a partir deste estágio. A câmara cárdica apresenta um par de longas cerdas que partem da parede lateral da placa em haste. Esta estrutura é melhor visualizada a partir do estágio 4 de desenvolvimento larval (Fig. 11). Fendas ventrais estreitas também foram observadas lateralmente à base da placa em haste (Fig. 10). A

valva cárdica-pilórica aparece bem definida a partir deste estágio de desenvolvimento e é observada entre as câmaras cárdica e pilórica. Essa valva é formada por uma projeção cuticular da extremidade posterior da placa em haste, e por projeções celulares da parede lateral da câmara cárdica, sendo melhor observada no estágio 5 (Fig. 27). A câmara pilórica apresenta neste estágio de desenvolvimento dois pares de pontes ampulares, situadas de cada lado da ponte interampular (Fig. 19). As pontes ampulares delimitam pequenos espaços denominados de canais ampulares (Fig. 19)

O estágio 4 de desenvolvimento larval não apresenta alterações morfológicas no estômago, à exceção do revestimento epitelial interno. As câmaras cárdica e pilórica do estômago neste estágio apresentam revestimento interno distinto. A câmara cárdica está revestida por epitélio cúbico simples (Fig. 11) e a câmara pilórica por epitélio cilíndrico simples (Fig. 20) respectivamente. Em ambas as regiões do estômago, o epitélio de revestimento se apóia em delgado tecido conjuntivo contínuo com a camada muscular em formação (Figs. 11 e 20), à semelhança dos estágios anteriores.

No estágio 5 de desenvolvimento, nota-se que a câmara cárdica apresenta alteração na altura das células epiteliais que passam de cúbicas a cilíndricas (Fig. 12). Desta forma, o estômago no estágio 5 de desenvolvimento é revestido por epitélio cilíndrico simples com cutícula. O revestimento da câmara pilórica permanece cilíndrico simples (Fig. 21), e em ambas as regiões o epitélio de revestimento se apóia em tecido conjuntivo, contínuo à camada muscular.

A região cárdica no estágio 5 ainda apresenta outra alteração morfológica, ou seja, a formação de fendas dorsais, junto ao teto da câmara (Fig. 12). Estas fendas dorsais aparentemente são formadas com a contribuição da

parede lateral e do teto da câmara cárdica (Fig. 12). As células cilíndricas do epitélio de revestimento das paredes laterais juntamente com a projeção do teto para o interior do lúmen da câmara cárdica formam a fenda dorsal. A projeção do teto desta câmara é denominada de ponte dorsal (Fig. 12). Assim, se nota a formação de fendas dorsais e ventrais entre as paredes laterais teto e assoalho desta câmara (Fig. 12). Com relação à câmara cárdica, a placa em haste apresenta um eixo de tecido conjunto mais evidente que nos estágios anteriores (Fig. 12).

O epitélio de revestimento das câmaras cárdica e pilórica do estômago no estágio 6 de desenvolvimento permanece com epitélio cilíndrico simples (Fig. 13 e 22) e cutícula a semelhança dos estágios anteriores. Na região cárdica, junto a transição esôfago/estômago, nota-se o surgimento de cerdas definidas como longas projeções cuticulares (Fig. 5). A ponte dorsal, situada no teto da câmara cárdica, se projeta ainda mais para a luz do órgão (Fig. 13).

Na câmara pilórica nota-se o surgimento do 3º par de pontes ampulares bem visível de cada lado da ponte interampular (Fig. 22). Neste estágio verifica-se a formação do filtro de pressão, que é formado por projeções cuticulares das paredes laterais do compartimento ventral da câmara pilórica (Fig. 22). Na altura da comunicação entre a câmara pilórica e o ceco lateral nota-se a definição da valva hepatopancreática (Fig. 31). Esta valva é formada pela projeção cuticular da ponte interampular. Os cecos laterais apresentam um perfil celular semelhante ao encontrado no hepatopâncreas.

No estágio 7 de desenvolvimento larval a câmara cárdica apresenta uma projeção da parede lateral em direção à placa em haste (Fig. 14). Esta projeção inicia a formação de um canal longitudinal localizado entre a fenda ventral e a

fenda dorsal, sendo que as fendas dorsais permanecem e se tornam mais evidentes (Fig. 14). Já as fendas ventrais passam a se chamar canal longitudinal inferior (Fig. 14). E os canais longitudinais anteriormente citados passam a se chamar canais longitudinais superiores. A luz da câmara cárdica diminui drasticamente devido ao crescimento da ponte dorsal e da placa em haste (Fig. 14).

A câmara pilórica do estômago exibe, no estágio 7 de desenvolvimento, uma projeção bem marcada na parede lateral do compartimento dorsal (Fig. 23) Esta projeção divide o compartimento dorsal em duas regiões, ou seja, o espaço próximo ao teto da câmara pilórica se denomina de canal dorsal (Fig. 23) e o espaço a seguir, no plano mediano desta câmara, é a região que se continua com o intestino médio. Ainda com relação à câmara pilórica do estômago, quatro canais ampulares delimitados pelas pontes ampulares são observados de cada lado da ponte interampular (Fig. 23). Na região final da câmara pilórica há uma camada muscular característica (Fig. 33). As fibras musculares estriadas estão dispostas de cada lado da parede lateral desta câmara (Figs. 23 e 33).

Nas larvas de *M. amazonicum* no estágio 8 de desenvolvimento, a placa em haste e a ponte dorsal presentes na câmara cárdica sofrem alteração. A placa em haste se desenvolve e a ponte dorsal se alarga devido ao nítido aumento no número de células (Fig. 15).

A câmara pilórica do estômago continua com o perfil do estágio anterior, porém, se observa que a parede lateral do compartimento ventral se espessa e apresenta epitélio de revestimento com duas camadas de células (Fig. 24).

No estágio 9 de desenvolvimento larval, o estômago sofre grandes modificações (Figs.16, 25 e 26). O epitélio de revestimento das câmaras cárdica e

pilórica passa de cilíndrico simples a cilíndrico estratificado (Figs.16, 25 e 26). A região cárdica altera drasticamente o seu perfil, primeiramente a placa em haste se espessa e se projeta em direção à ponte dorsal situada no teto desta câmara (Fig. 16), ao mesmo tempo a ponte dorsal aumenta de tamanho (Fig. 16). Assim, à medida que a placa em haste cresce em direção ao teto, a ponte dorsal é induzida a se expandir lateralmente (Fig. 16). Paralelamente a este evento, observa-se que o assoalho e as paredes laterais da região cárdica se espessam (Fig. 16). À medida que a placa em haste cresce e a ponte dorsal se projeta lateralmente, a parede lateral engrossada desloca as projeções laterais para o plano inferior do estômago e surge uma 2ª projeção na parede lateral da câmara cárdica (Fig. 16). Este conjunto de alterações diminui o volume do lúmen da região cárdica drasticamente, e demarca as fendas dorsais e a região dos canais longitudinais superior e inferior. Estes últimos, agora, se encontram melhor definidos em consequência do espessamento da projeção cuticular presente entre os dois canais (Fig. 16).

A transição da região cárdica para a região pilórica mostra a valva cardica-pilórica, ou seja, projeção posterior da placa em haste (Fig. 28). Outra característica observada na região de transição é a projeção do teto para o interior do lúmen (Fig. 28), como continuação da ponte dorsal. A câmara pilórica se afina látero-lateralmente e se alonga dorso-ventralmente. O compartimento dorsal desta câmara exhibe uma divisão característica realizada pelas projeções laterais (Fig. 25), que demarca os futuros canais dorsais, e a região que é contínua com o intestino médio (Fig. 25). O compartimento ventral da câmara pilórica exhibe o filtro de pressão bem definido (Fig. 26) formado por projeções

cuticulares, e a glândula filtradora formada pelas pontes ampulares e os canais longitudinais (Fig. 26).

### *Conexões entre o Intestino Anterior e Intestino Médio e entre o Intestino Anterior e os Cecos Laterais*

As relações estabelecidas entre o intestino anterior e os cecos laterais e com o intestino médio ocorrem de maneiras distintas no decorrer do desenvolvimento larval de *Macrobrachium amazonicum*.

No estágio 1 de desenvolvimento larval, o intestino anterior não se comunica diretamente com o intestino médio. Aparentemente, o intestino anterior termina em uma região com abundante depósito de vitelo, que ocupa grande parte do cefalotórax (Fig. 36). O intestino médio é visualizado na região de transição entre o cefalotórax e o abdômen, partindo de um grupo de células endodérmicas localizadas no interior do depósito de vitelo (Fig. 35).

Os espécimes no estágio 2 de desenvolvimento larval apresentam dois perfis digestivos. Existem espécimes que apresentam características macroscópicas de estágio 2, e ainda exibem grande quantidade de vitelo na região do cefalotórax e os que não apresentam vitelo nesta região. Os espécimes com vitelo não apresentaram ceco. No entanto, foi observado que aqueles sem conteúdo de vitelo apresentam um arranjo celular que lembra o início da formação dos cecos. Nota-se que o local onde existia a reserva de vitelo, agora exibe um perfil celular semelhante ao ceco, que neste momento se mostra anterior e lateralmente à porção tubular do intestino médio.

No estágio 2 nota-se a comunicação entre o intestino anterior e o ceco. A continuidade do intestino anterior com o intestino médio é intermediada pelo ceco.

Desta forma, a região em fundo cego do intestino médio, localizada dentro do ceco, inicia um espessamento (Fig. 37), que se segue por uma invaginação lateral (Fig. 38). Esta invaginação se funde ventralmente ( Fig. 39) e, neste momento, a luz do intestino médio se torna contínua com a luz do ceco.

A partir do estágio 3 de desenvolvimento, as conexões entre o intestino anterior e intestino médio e o intestino anterior e ceco lateral se estabelecem. Para que estas conexões ocorram alguns movimentos ontogenéticos são necessários. Primeiramente, a ponte interampular diminui progressivamente até a região onde o intestino anterior se comunica com o ceco lateral. Nesta região se define agora um espaço que será a antecâmara hepatopancreática (Fig. 30). Paralelamente à diminuição da ponte interampular, a parede lateral da câmara pilórica se espessa progressivamente e demarca o teto da futura antecâmara hepatopancreática (Fig. 30). O assoalho desta antecâmara é formado por células remanescentes da ponte interampular. Neste local o intestino anterior tem suas regiões dorsais e ventrais bem delimitadas. A região dorsal irá se fundir com o intestino médio e a região ventral irá se comunicar com os cecos laterais (Fig. 30). A conexão do intestino anterior com o ceco lateral ocorre através de uma abertura localizada nas margens ventrais da antecâmara hepatopancreática (Fig. 32).

A fusão do intestino anterior com o intestino médio é realizada através da projeção do fundo cego do intestino médio ao redor do intestino anterior (Fig. 29). Desta forma ocorre a fusão das camadas de revestimento celular e a luz do intestino anterior se continua com a do intestino médio. O final do intestino anterior demarca a valva piloro-intestinal formada de material cuticular (Figs. 34 e 40). Esta valva irá controlar a passagem do bolo alimentar entre o intestino anterior e intestino médio.

## *Intestino médio*

No estágio 1 de desenvolvimento de larvas de *M. amazonicum* a porção tubular do intestino médio foi a única região claramente definida. Ela é caracterizada por apresentar luz estreita e parede revestida por epitélio cúbico simples (Fig. 41). Este epitélio se apóia em um delgado tecido conjuntivo com fibroblastos (Fig. 41).

Em relação às larvas no estágio 2, observa-se que o intestino médio em indivíduos que ainda apresentam vitelo, que apenas a porção tubular pode ser definida. Porém, em indivíduos onde o vitelo já foi consumido, além da porção tubular do intestino médio também se identificam os cecos laterais (Figs. 37, 38 e 39) e anteriores. Os cecos laterais são contínuos, neste estágio de desenvolvimento (Fig. 37). A porção tubular do intestino médio mostra luz mais ampla quando comparada à luz do intestino médio no estágio 1.

A partir do estágio 3 de desenvolvimento larval, a porção tubular do intestino médio apresenta luz regular, a qual é revestida por epitélio cúbico simples na extremidade que envolve o intestino anterior (Fig. 43), e que passa a cilíndrico simples após esta região (Fig. 44). O epitélio de revestimento do intestino médio se apóia em um delgado tecido conjuntivo em toda a sua extensão. Aparentemente não se observa presença de camada muscular ao redor do intestino médio de *M. amazonicum*.

***Fotomicrografias do esôfago de larvas de Macrobrachium amazonicum.***

Figura 1: Secção longitudinal de uma larva de *M. amazonicum* no estágio 1 evidenciando o epitélio de revestimento do esôfago (e), camada muscular (cabeça de seta) e epitélio do estômago (est). H/E (1000X).

Figura 2 Secção transversal de uma larva de *M. amazonicum* no estágio 2 evidenciando o epitélio de revestimento do esôfago (e) e suas pregas da mucosa (seta) e estômago (est) H/E (1000X).

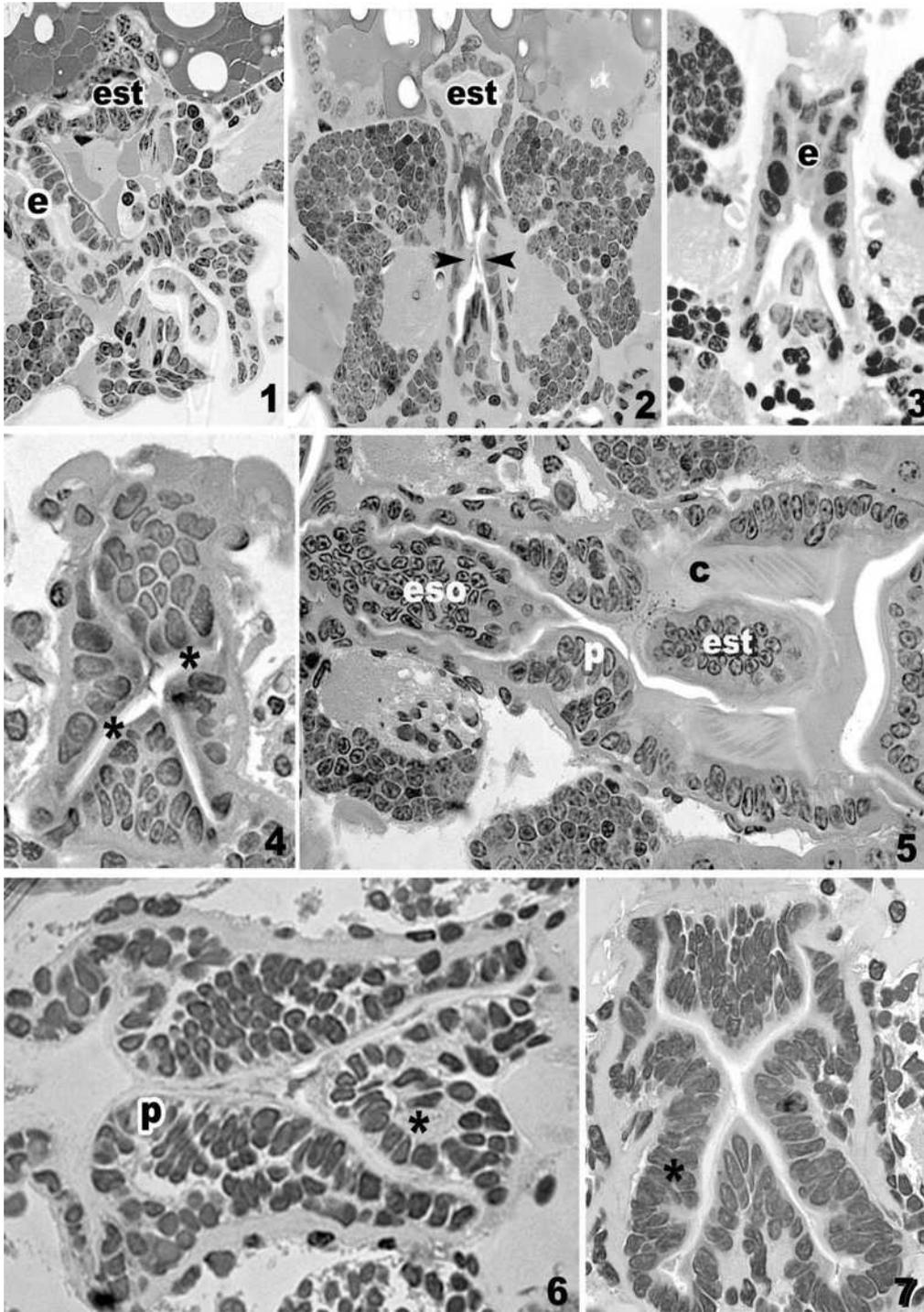
Figura 3: Secção transversal de uma larva de *M. amazonicum* no estágio 3 evidenciando o epitélio de revestimento do esôfago (e) e suas pregas da mucosa (setas) H/E (1000X).

Figura 4: Secção transversal de uma larva de *M. amazonicum* no estágio 4 evidenciando as projeções epiteliais (setas) e luz do esôfago (\*) H/E (1000X).

Figura 5: Secção transversal de uma larva de *M. amazonicum* no estágio 6 evidenciando a valva esôfago-gástrica (p), esôfago (eso), estômago (est), cerdas (c ) H/E (400X).

Figura 6: Secção transversal de uma larva de *M. amazonicum* no estágio 7 evidenciando a projeção epitelial esôfago-gástrica (p), projeção epitelial (seta) e camada muscular (m) H/E (1000X).

Figura 7: Secção transversal de uma larva de *M. amazonicum* no estágio 9 evidenciando o epitélio esofágico (e), as projeções epiteliais (seta) e camada muscular (m) H/E (1000X).



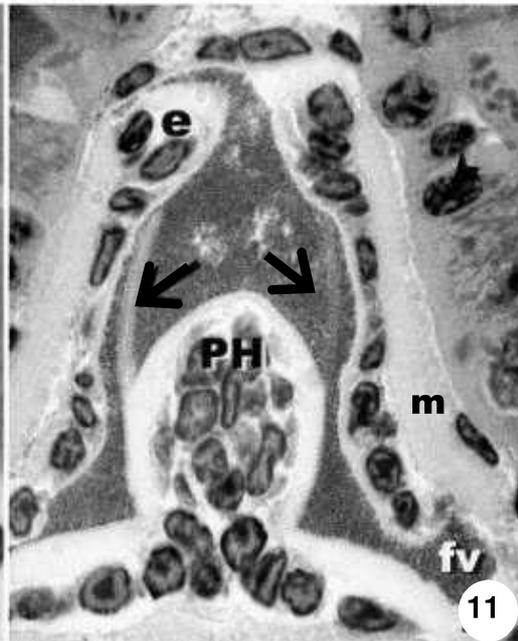
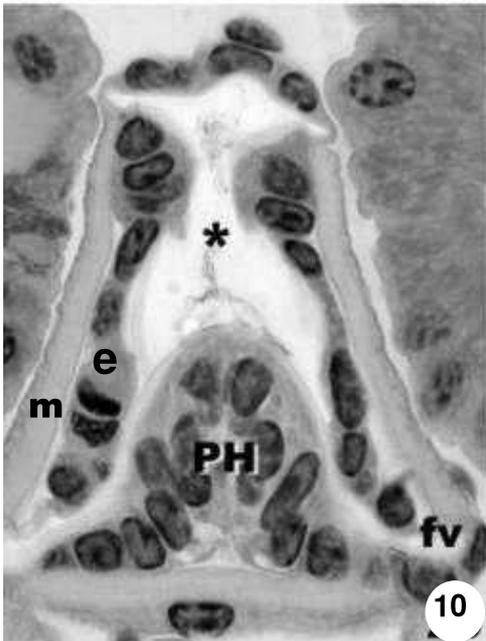
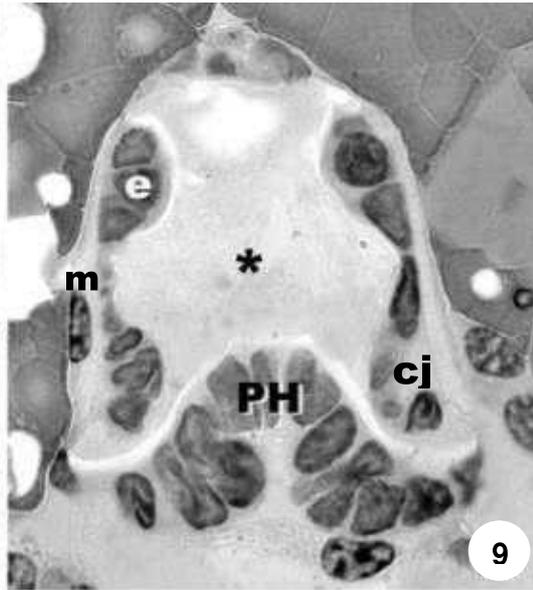
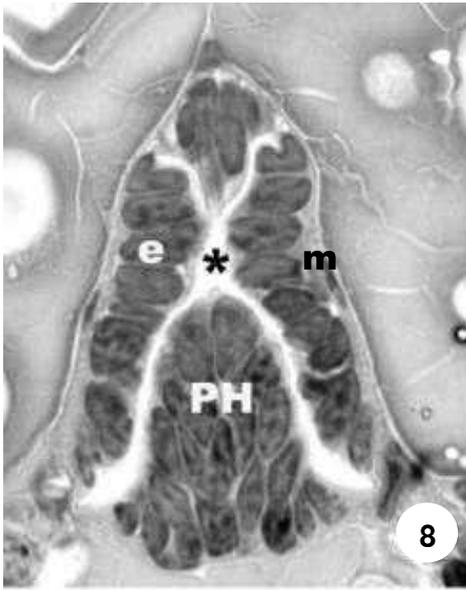
***Fotomicrografias da câmara cárdica de larvas de *Macrobrachium amazonicum*.***

Figura 8: Secção transversal da câmara cárdica de uma larva no estágio 1 evidenciando a placa em haste (PH) epitélio de revestimento (e) camada muscular (m) e luz do órgão (\*). H/E(1000X).

Figura 9: Secção transversal da câmara cárdica de uma larva no estágio 2 evidenciando a placa em haste (PH) epitélio de revestimento (e), conjuntivo (cj) camada muscular (m) e luz do órgão (\*). H/E(1000X).

Figura 10: Secção transversal da câmara cárdica de uma larva no estágio 3 evidenciando a placa em haste (PH), fendas ventrais (fv), epitélio de revestimento (e) camada muscular (m) e luz do órgão (\*). H/E(1000X).

Figura 11: Secção transversal da câmara cárdica de uma larva no estágio 4 evidenciando a placa em haste (PH) com o par de cerdas (setas), fendas ventrais (fv), epitélio de revestimento (e) e camada muscular (m). H/E(1000X).

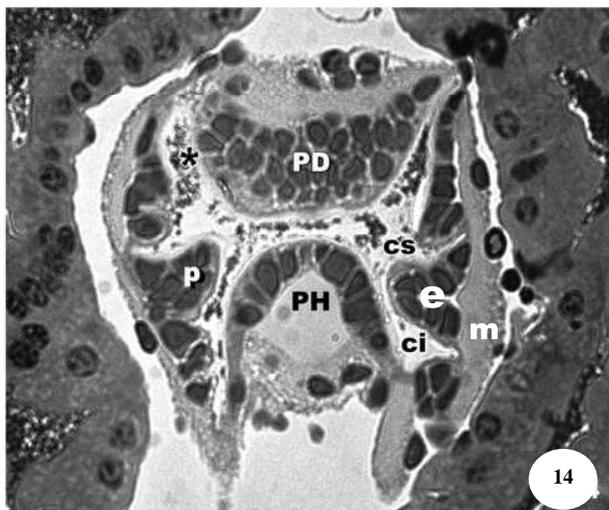
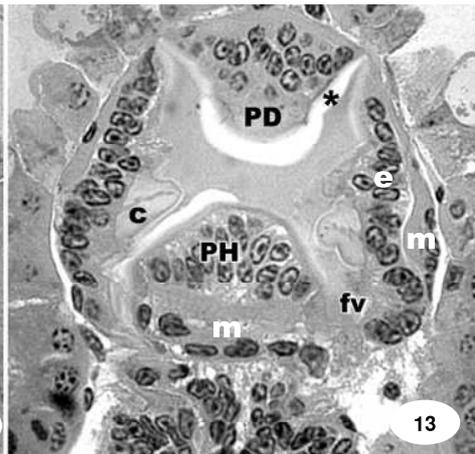
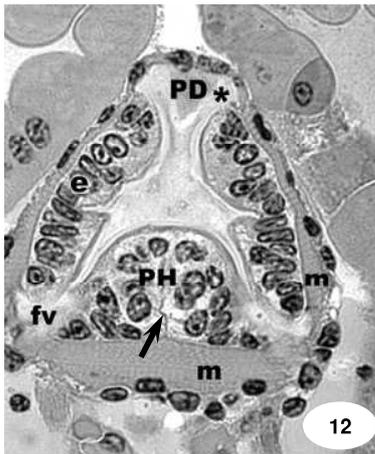


***Fotomicrografias da câmara cárdica de larvas de Macrobrachium amazonicum..***

Figura 12: Secção transversal da câmara cárdica de uma larva no estágio 5 evidenciando a placa em haste (PH) e seu eixo de tecido conjuntivo (seta), fendas ventrais (fv), ponte dorsal (PD), canal dorsal (\*), epitélio de revestimento (e) e camada muscular (m), H/E(400X).

Figura 13: Secção transversal da câmara cárdica de uma larva no estágio 6 evidenciando a placa em haste (PH), fendas ventrais (fv), ponte dorsal (PD), canal dorsal (\*), cutícula (c), epitélio de revestimento (e) e camada muscular (m). H/E(400X).

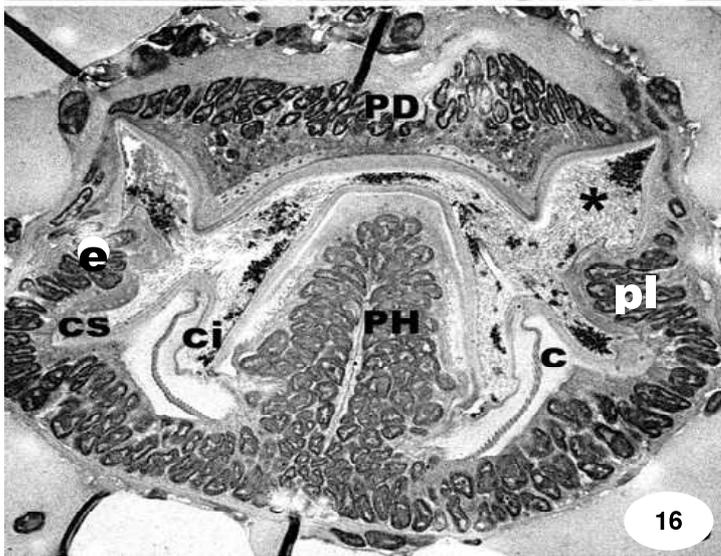
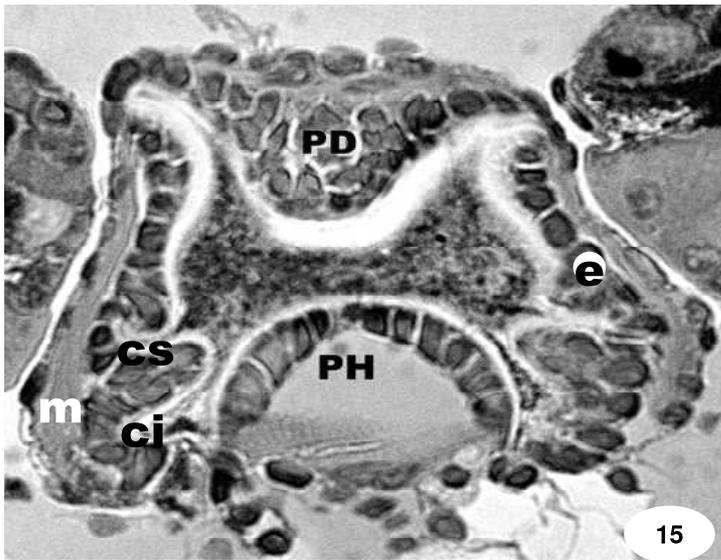
Figura 14: Secção transversal da câmara cárdica de uma larva no estágio 7 evidenciando a placa em haste (PH), canal longitudinal superior (cs), canal longitudinal inferior (ci), ponte dorsal (PD), canal dorsal (\*), projeção lateral (p), epitélio de revestimento (e) e camada muscular (m). H/E(400X).



***Fotomicrografias da câmara cárdica de larvas de Macrobrachium amazonicum..***

Figura 15: Secção transversal da câmara cárdica de uma larva no estágio 8 evidenciando a placa em haste (PH) epitélio de revestimento (e) camada muscular (m), canal longitudinal superior (cs), canal longitudinal inferior (ci) e ponte dorsal (PD). H/E(400X).

Figura 16: Secção transversal da câmara cárdica de uma larva no estágio 9 evidenciando a placa em haste (PH) epitélio de revestimento (e), canal longitudinal superior (cs), canal longitudinal inferior (ci), ponte dorsal (PD), canal dorsal (\*), projeção da parede lateral (pl) e cutícula (c). H/E(400X).



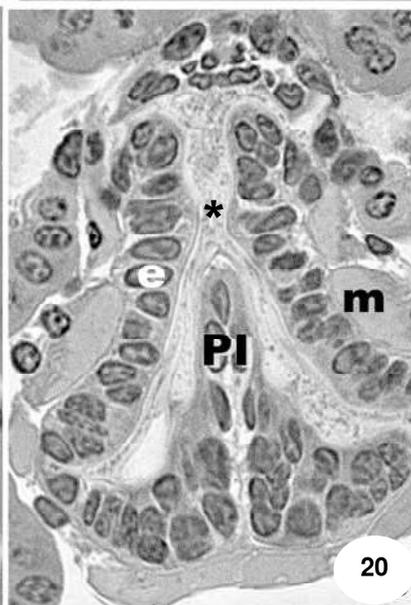
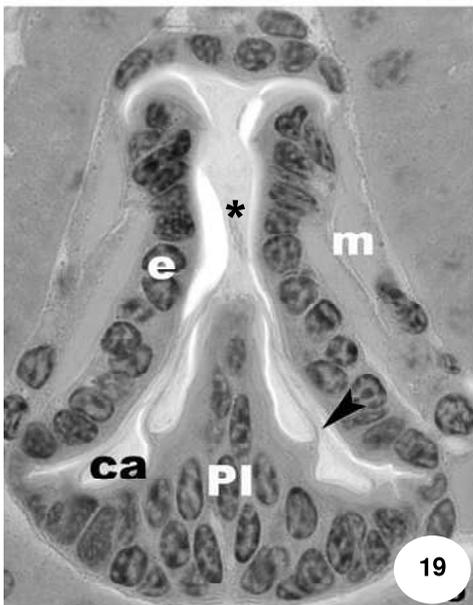
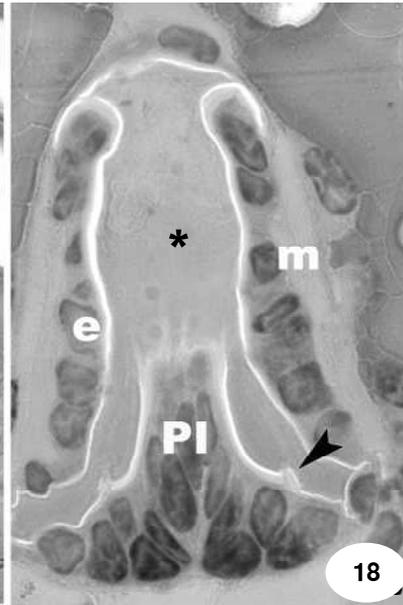
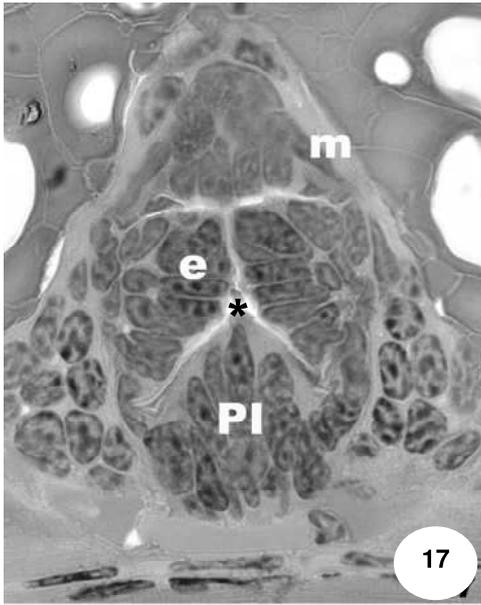
***Fotomicrografias da câmara pilórica de larvas de Macrobrachium amazonicum.***

Figura 17: Secção transversal da câmara pilórica de uma larva no estágio 1 evidenciando a ponte interampular (PI), luz do órgão (\*), epitélio de revestimento (e) e camada muscular (m). H/E (1000X).

Figura 18: Secção transversal da câmara pilórica de uma larva no estágio 2 evidenciando a ponte interampular (PI), ponte ampular (cabeça de seta), luz do órgão (\*), epitélio de revestimento (e) e camada muscular (m). H/E (1000X).

Figura 19: Secção transversal da câmara pilórica de uma larva no estágio 3 evidenciando a ponte interampular (PI), ponte ampular (cabeça de seta), canal ampular (ca), luz do órgão (\*), epitélio de revestimento (e) e camada muscular (m). H/E (1000X).

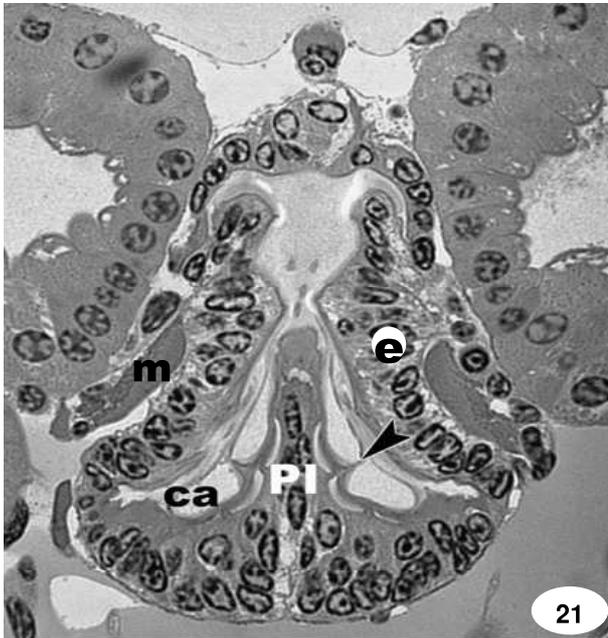
Figura 20: Secção transversal da câmara pilórica de uma larva no estágio 4 evidenciando a ponte interampular (PI), luz do órgão (\*), epitélio de revestimento (e) e camada muscular (m). H/E (1000X).



***Fotomicrografias da câmara pilórica de larvas de *Macrobrachium amazonicum*.***

Figura 21: Secção transversal da câmara pilórica de uma larva no estágio 5 evidenciando a ponte interampular (PI), ponte ampular (cabeça de seta), canal ampular (ca), epitélio de revestimento (e) e camada muscular (m). H/E (400X).

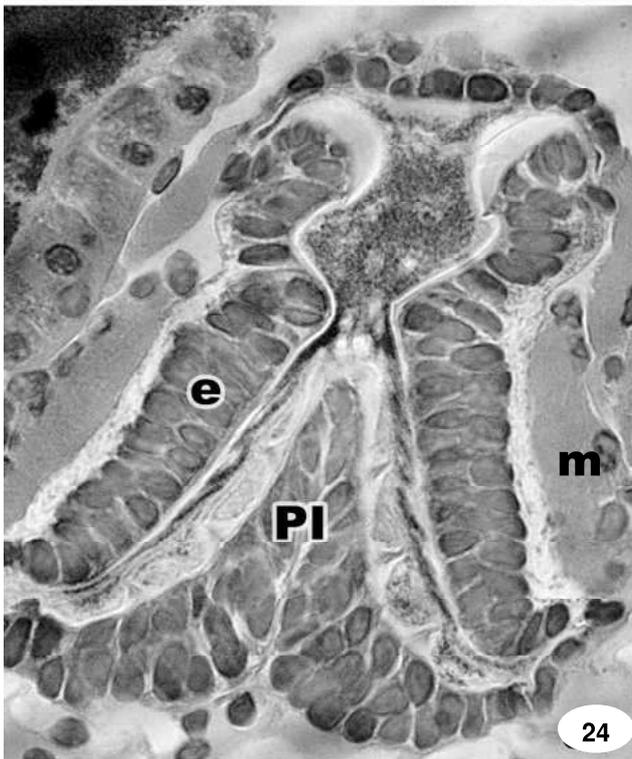
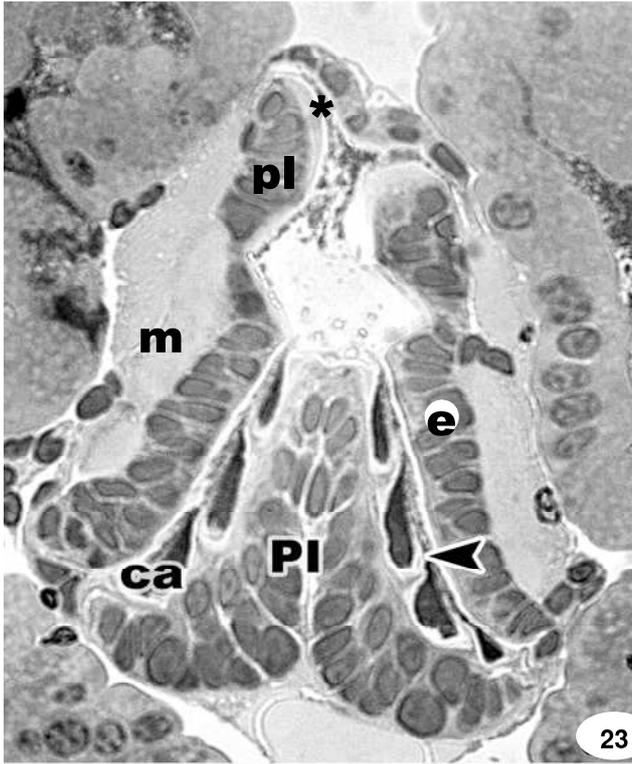
Figura 22: Secção transversal da câmara pilórica de uma larva no estágio 6 evidenciando a ponte interampular (PI), ponte ampular (cabeça de seta), canal ampular (ca), filtro de pressão (\*), epitélio de revestimento (e) e camada muscular (m). H/E (400X).



***Fotomicrografias da câmara pilórica de larvas de Macrobrachium amazonicum.***

Figura 23: Secção transversal da câmara pilórica de uma larva no estágio 7 evidenciando a ponte interampular (PI), ponte ampular (cabeça de seta), canal ampular (ca), epitélio de revestimento (e) e camada muscular (m), projeção da parede lateral (pl) e canal dorsal (\*). H/E (400X).

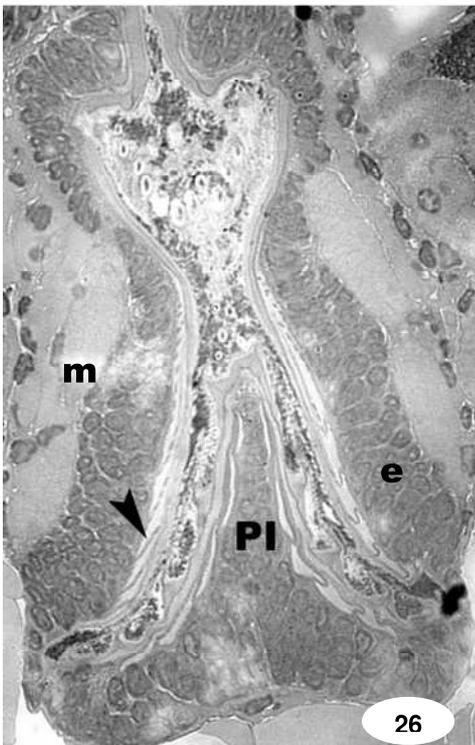
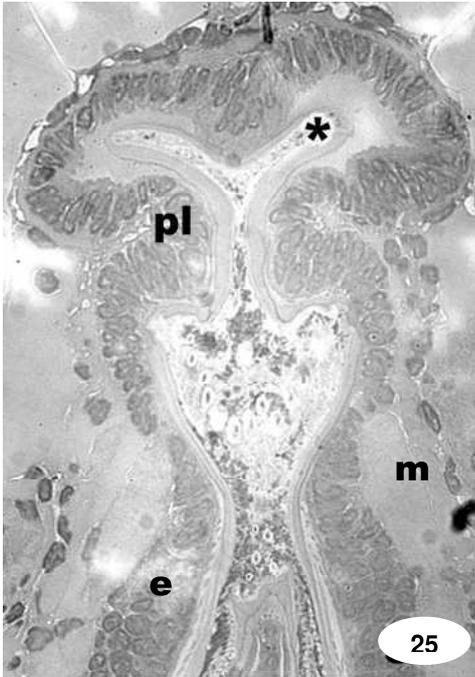
Figura 24: Secção transversal da câmara pilórica de uma larva no estágio 8 evidenciando a ponte interampular (PI), epitélio de revestimento (e) e camada muscular (m). H/E (400X).



***Fotomicrografias da câmara pilórica de larvas de Macrobrachium amazonicum.***

Figura 25: Secção transversal da câmara pilórica, compartimento dorsal, de uma larva no estágio 9 evidenciando a projeção da parede lateral ( pl), canal dorsal (\*), epitélio de revestimento (e) e músculo (m). H/E (400X).

Figura 26: Secção transversal da câmara pilórica compartimento ventral, de uma larva no estágio 9 evidenciando o filtro de pressão (cabeça de seta), ponte interampular (PI), epitélio de revestimento (e) e músculo (m). H/E (400X).



***Fotomicrografias da região de transição entre a câmara cárdica e câmara pilórica de larvas de *Macrobrachium amazonicum*.***

Figura 27: Secção transversal da região de transição da câmara cárdica e câmara pilórica, de uma larva no estágio 5 evidenciando a valva cárdio pilórica (v) e as projeções epiteliais (\*). H/E (1000X).

Figura 28: Secção transversal da região de transição da câmara cárdica e câmara pilórica, de uma larva no estágio 9 evidenciando a valva cárdio pilórica (v). H/E (400X).



27



28

***Fotomicrografias de larvas de *Macrobrachium amazonicum*.***

Figura 29: Secção transversal de uma larva no estágio 3 evidenciando a fusão entre o estômago (est) e intestino médio (im) e, antecâmara hepatopancreática (ah). H/E (1000X).

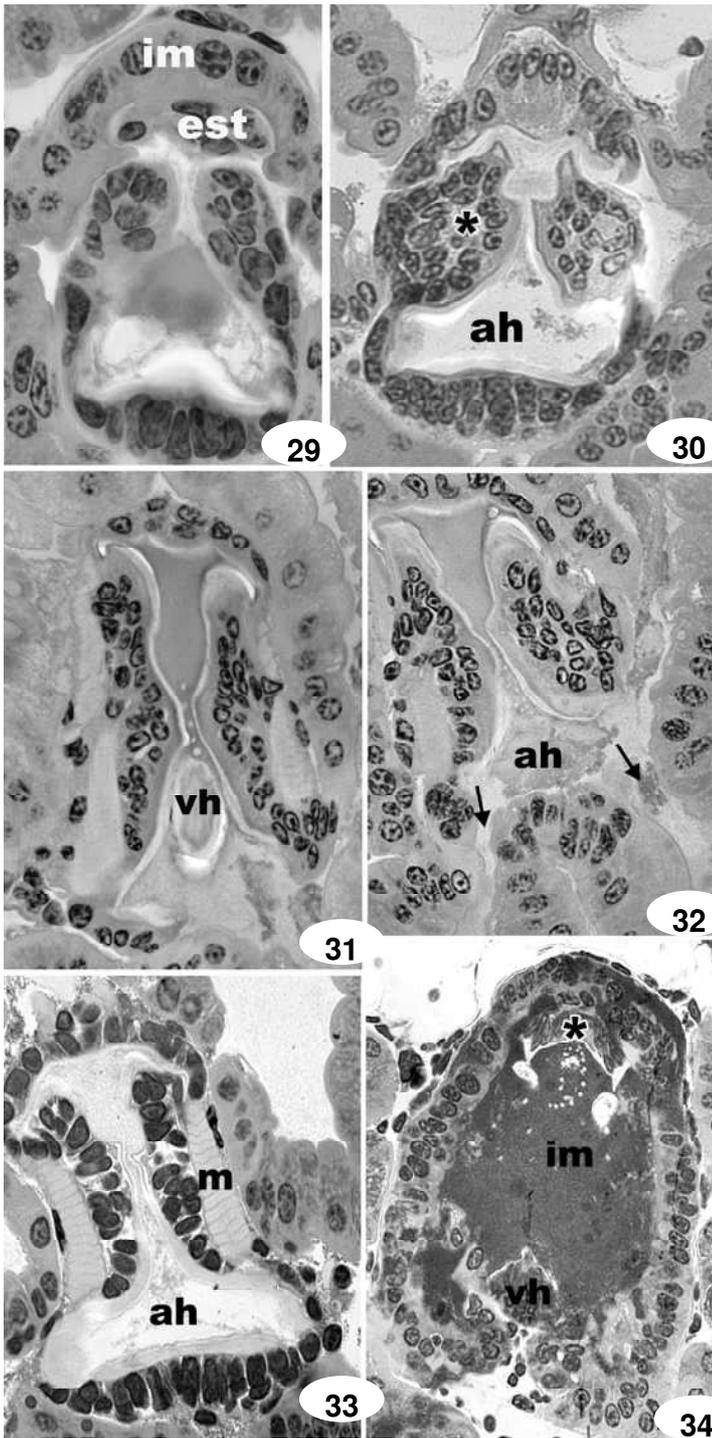
Figura 30: Secção transversal de uma larva no estágio 5 evidenciando o espessamento da parede lateral do estômago (\*) e a antecâmara hepatopancreática (ah). H/E (1000X).

Figura 31: Secção transversal de uma larva no estágio 6 evidenciando a valva hepatopancreática (vh). H/E (1000X).

Figura 32: Secção transversal de uma larva no estágio 6 evidenciando a conexão entre o estômago e os cecos laterais (setas) e a antecâmara hepatopancreática (ah). H/E (1000X).

Figura 33: Secção transversal de uma larva no estágio 7 evidenciando a camada muscular (m) e a antecâmara hepatopancreática (ah). H/E (1000X).

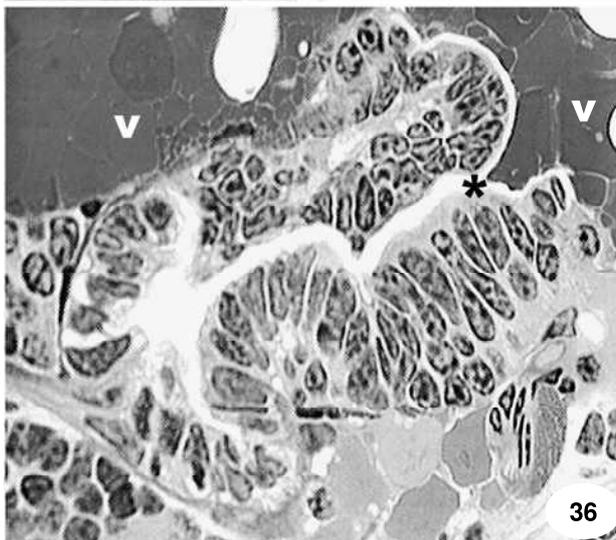
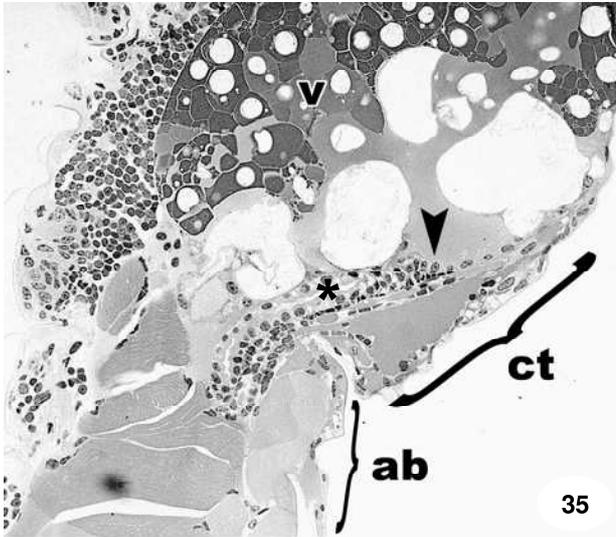
Figura 34: Secção transversal de uma larva no estágio 9 evidenciando a luz do intestino médio (im), valva piloro intestinal (\*) e a valva hepatopancreática (vh). H/E (1000X).



***Fotomicrografias de larvas de Macrobrachium amazonicum.***

Figura 35: Secção longitudinal de uma larva no estágio 1 evidenciando a porção tubular do intestino médio (\*), localizado na região de transição entre o cefalotórax (ct) e abdome (ab), grupo de células que marcam o início do intestino médio (cabeça de seta), vitelo (v). H/E (200X).

Figura 36: Secção longitudinal de uma larva no estágio 1 evidenciando a continuidade da luz do estômago (\*) com a região de vacúolos de vitelo (v). H/E (1000X).



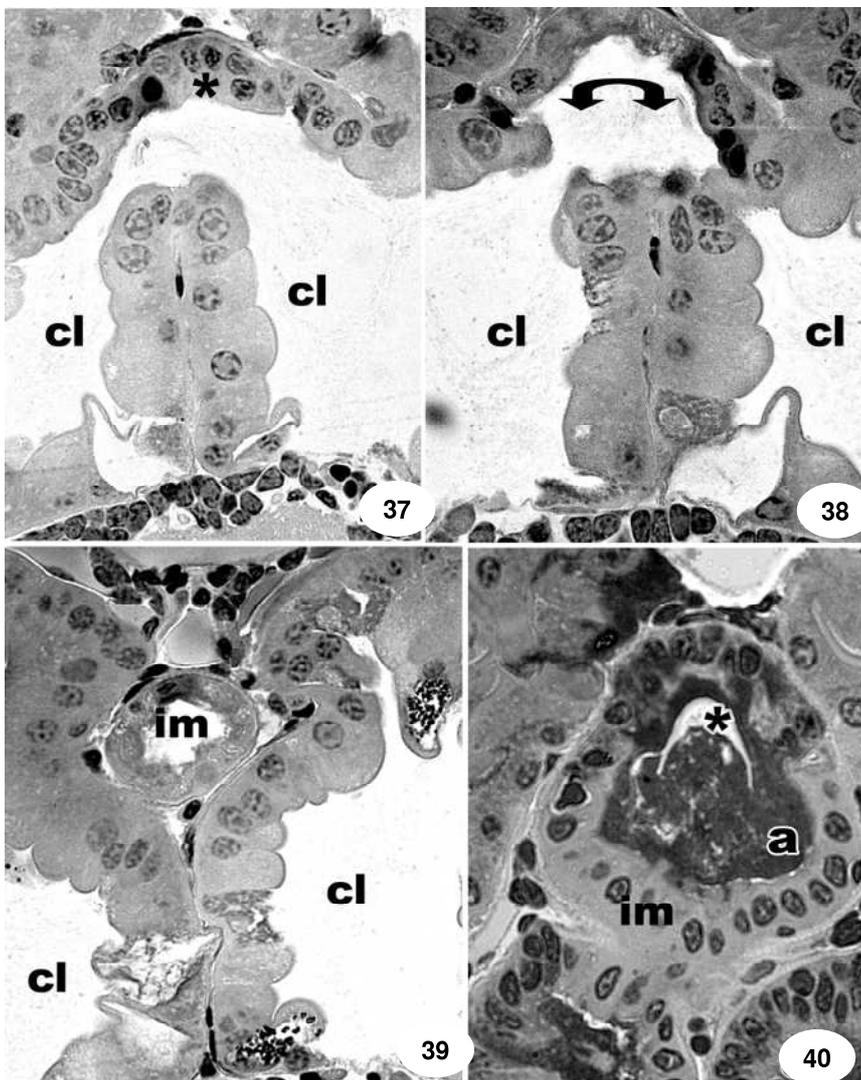
***Fotomicrografias de larvas de Macrobrachium amazonicum.***

Figura 37: Secção transversal da região do ceco de uma larva no estágio 2 evidenciando o espessamento da porção em fundo cego do intestino médio (\*) e lúmen dos cecos laterais (cl). H/E (400X).

Figura 38: Secção transversal da região do ceco de uma larva no estágio 2 evidenciando a invaginação da parede do intestino médio (as setas indicam o sentido da invaginação) lúmen dos cecos laterais (cl). H/E (400X).

Figura 39: Secção transversal da porção tubular do intestino médio (im) e cecos laterais (cl). H/E (400X).

Figura 40: Secção transversal da porção tubular do intestino médio (im) evidenciando a valva piloro intestinal (\*) contrastada pelo alimento (a). H/E (1000X).



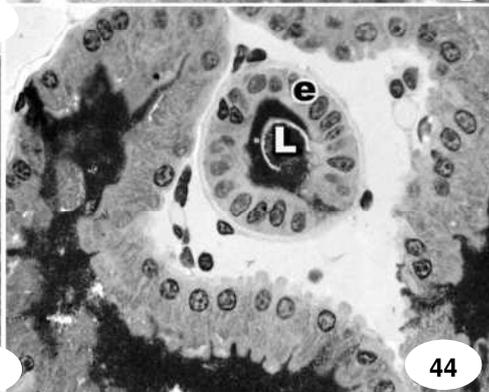
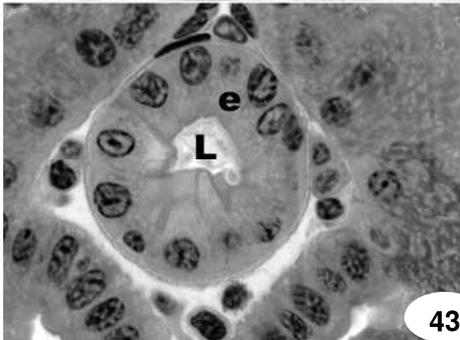
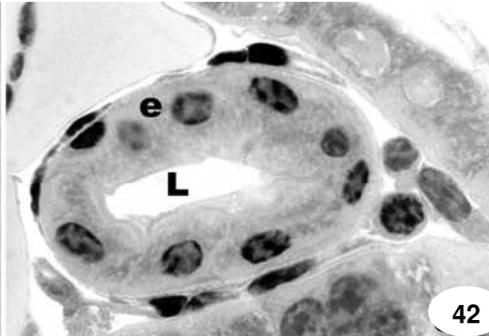
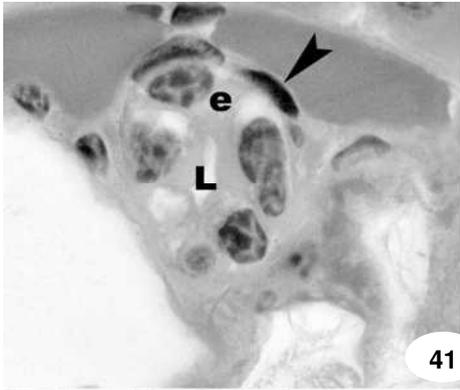
***Fotomicrografias do intestino médio de larvas de *Macrobrachium amazonicum*.***

Figura 41: Secção transversal da porção tubular do intestino médio (im) de uma larva no estágio 1 de desenvolvimento, evidenciando a luz do órgão (L), epitélio (e) e fibroblasto (cabeça de seta). H/E (1000X).

Figura 42: Secção transversal da porção tubular do intestino médio (im) de uma larva no estágio 2 de desenvolvimento, evidenciando a luz do órgão (L) e o epitélio (e). H/E (1000X).

Figura 43: Secção transversal da porção tubular do intestino médio (im) de uma larva no estágio 3 de desenvolvimento, evidenciando a luz do órgão (L) e o epitélio (e). H/E (1000X).

Figura 44: Secção transversal da porção tubular do intestino médio (im) de uma larva no estágio 9 de desenvolvimento, evidenciando a luz do órgão (L) e o epitélio (e). H/E (400X).



## *Discussão*

---

Apesar da importância do desenvolvimento do trato digestório de crustáceos foi possível localizar somente um trabalho que descreveu os movimentos peristálticos do esôfago durante a alimentação de larvas de *Jasus vereauxi* (Cox e Jhonston, 2004). No entanto, não foram encontrados trabalhos que relatassem o desenvolvimento do esôfago de larvas de crustáceos. Estudos realizados em juvenis de *Macrobrachium rosenbergii* (Kihara, 1997) e em representantes adultos de *Macrobrachium malcolmsonii* (Lalitha e Lakshmi, 1995) demonstraram que o esôfago é revestido por epitélio cilíndrico simples apoiado em um tecido conjuntivo contínuo com uma camada muscular bem desenvolvida, à semelhança ao encontrado em larvas de *M. amazonicum*. Outra característica observada em *Macrobrachium rosenbergii* (Kihara, 1997) e em *Macrobrachium malcolmsonii* (Lalitha e Lakshmi, 1995) são as projeções da mucosa do esôfago conferindo um aspecto irregular à luz do órgão. Segundo Felgenhauer e Abele, (1985) e Icely e Nott (1992) a presença de dobras na parede do esôfago juntamente com a ação da musculatura, permite a expansão do lúmen, assim como a sua oclusão, prevenindo desta forma o refluxo do alimento ingerido. Logo, a presença de projeções epiteliais e da camada muscular, observadas nas larvas

de *M. amazonicum* agiria de forma semelhante, auxiliando na propulsão do alimento através do esôfago, e impedindo o seu refluxo. Essas características morfológicas coincidem com as observações realizadas por Araújo e Valente (2007) em que larvas de *M. amazonicum* iniciam a ingestão de alimento no estágio 2 de desenvolvimento larval

Em *Macrobrachium rosenbergii* (Kihara, 1997) e *Macrobrachium malcolmsonii* (Lalitha e Lakshmi, 1995) também foram observadas modificações na parede do esôfago e na junção deste órgão com o estômago. Segundo Kihara (1997) e (Lalitha e Lakshmi, 1995) tais modificações visam constituir a valva esofágica que, juntamente com as projeções da mucosa esofágica, impedem o refluxo do alimento presente no estômago. Estrutura semelhante foi observada nas larvas de *M. amazonicum*. Esta valva à semelhança do relatado anteriormente para espécimes de juvenis e adultos de *Macrobrachium*, em larvas de *M. amazonicum* garante uma melhor eficiência na prevenção do refluxo alimentar, já que a ingestão do alimento inerte foi observado, nesta espécie a partir do estágio 6 por Araújo e Valente (2007).

Existem poucos trabalhos que caracterizam histologicamente o estômago tanto de larvas como de espécimes adultos de crustáceos. A maioria deles enfatiza os contornos da parede interna do estômago, suas fendas, projeções, cerdas, espinhos, espessura da cutícula e a presença ou não de ossículos.

A caracterização estrutural do estômago de juvenis de *Macrobrachium rosenbergii* (Kihara, 1997) e de adultos de *Macrobrachium malcolmsonii* (Lalitha e Lakshmi, 1995), se mostrou semelhante. Em ambas as espécies o estômago está revestido por epitélio simples com cutícula, apoiado em tecido conjuntivo contínuo com uma camada muscular bem desenvolvida. No entanto, em juvenis de

*Macrobrachium rosenbergii* (Kihara, 1997) o epitélio mostrou alterações na altura das células que variam de cúbicas a cilíndricas. Já em espécimes adultos de *Macrobrachium malcolmsonii* (Lalitha e Lakshmi, 1995), o estômago se mostrou totalmente revestido por epitélio cilíndrico simples. A caracterização histológica observada em larvas de *M. mazonicum* foi semelhante à das espécies acima citadas, no entanto o epitélio do estômago variou tanto na altura de suas células quanto no número de camadas durante o seu desenvolvimento. Provavelmente, estas alterações se devam às mudanças constantes observadas na parede interna do estômago destas larvas, além de que os animais crescem continuamente durante o período de desenvolvimento larval.

Quanto ao desenvolvimento do estômago e a presença ou ausência de vitelo durante o desenvolvimento larval, algumas observações foram realizadas em náuplios de *P. sentiferus*. Larvas no estágio de náuplio de *P. sentiferus* são caracterizadas por não apresentarem seu sistema digestório completo, ou seja, não há conexão entre o intestino anterior e o intestino médio, além de haver uma grande quantidade de vitelo (Lovett e Felder, 1989). Portanto, estes animais são lecintotróficos, se alimentam exclusivamente de vitelo. Contudo, após a metamorfose de náuplios de *P. sentiferus* à protozoetas, a conexão entre o intestino anterior e o intestino médio se estabelece, e a larva passa a se alimentar. Comportamento semelhante foi observado em larvas nos estágios 1 e 2 de *M. amazonicum*. Nestes estágios larvas de *M. amazonicum* não apresentaram conexão entre o intestino anterior e o intestino médio. Contudo, o estágio 2 de desenvolvimento apresentou uma variação no que diz respeito a quantidade de vitelo presente. Enquanto alguns espécimes pertencentes ao estágio 2 de desenvolvimento larval apresentavam uma quantidade de vitelo comparável

àquela observada no estágio 1 de desenvolvimento, em outros o vitelo fora totalmente consumido. Esses resultados coincidem com Araújo e Valenti (2007) que, investigaram a incidência alimentar no tubo digestório de larvas de *M. amazonicum*. Os autores observaram a presença de alimento no intestino de larvas de *M. amazonicum* a partir do estágio 2 de desenvolvimento. Desta forma estas larvas devem corresponder àquelas observadas no presente estudo cujo vitelo foi totalmente consumido. Ainda com relação à conexão entre o estômago e o intestino médio, ao contrário do que é observado em *P. sentiferus*, a continuidade da luz tubular entre o estômago e o intestino médio de larvas de *M. amazonicum* não é premissa para o início da ingestão de alimentos, e sim, o consumo de vitelo, uma vez que a conexão entre o estômago e intestino médio só é estabelecida a partir do estágio 3 de desenvolvimento. A conexão Araújo e Valenti (2007) descreveram um aumento acentuado de espécimes com alimento no trato digestório de larvas de *M. amazonicum* no estágio 3 de desenvolvimento. Estes achados podem ser parcialmente explicados através dos resultados obtidos neste trabalho, onde foi observado que no estágio 3 de desenvolvimento o tubo digestório de *M. amazonicum* torna-se completo, ou seja, a conexão entre o intestino anterior e o intestino médio se estabelece.

Considerando o início do desenvolvimento dos cecos, Lovett e Felder (1989) observaram a formação de dois pares de cecos, um anterior e outro lateral, logo após a metamorfose de larvas *P. setiferus* do estágio larval de náuplio para o estágio larval de protozoa, coincidindo com o consumo total do conteúdo de vitelo. Comportamento semelhante foi observado já em alguns espécimes no estágio 2, e no estágio 3 de desenvolvimento larval de *M. amazonicum*. Nestes animais, com o consumo progressivo de vitelo, foi observada a presença de um

par de cecos anterior e um par de cecos lateral. Embora não tenha sido o foco do nosso estudo, foi claramente observada uma redução gradativa do ceco anterior e o desenvolvimento dos cecos laterais. Particularmente, estes últimos são de grande importância para a realização de futuros estudos, uma vez que os mesmos se desenvolvem nos hepatopâncreas de crustáceos adultos (Icely e Nott, 1992 ).

Ainda com relação ao estômago as principais funções desempenhadas por este órgão, em crustáceos adultos é a quebra do material ingerido através da mastigação interna, e a separação de partículas em grânulos finos e grossos (Icely e Nott, 1992). O processo interno de mastigação é realizado através de ossículos que constituem o moinho gástrico (Meiss e Norman, 1977; Ceccaldi, 1998). A avaliação estrutural do estômago realizada em larvas das lagostas *Jasus edwardssi* (Johnston e Rittar, 2001), *Jasus verreauxi* (Cox e Johnston, 2004), e *Ibacus ciliatus* e *Panulirus japonicus* (Mikami et al., 1994), e em larvas do camarão marinho *P. setiferus* (Lovett e Felder, 1989), revelou que nestas espécies o moinho gástrico está ausente, muito embora esteja presente em representantes adultos de *P. setiferus* (Lovett e Felder, 1989). Em larvas de *M. amazonicum*, à semelhança com os demais carídeos, infra-ordem a qual pertence esta espécie, o moinho gástrico está ausente.

Com relação à separação de partículas em grânulos finos e grânulos grossos esta função é realizada através da tela de cerdas, localizada na parede lateral do estômago (Icely e Nott, 1992). Nas larvas das espécies de lagostas *Jasus edwardssi* (Johnston e Rittar, 2001) *Jasus verreauxi* (Cox e Johnston, 2004), e *Ibacus ciliatus* e *Panulirus japonicus* (Mikami et al., 1994), uma complexa e bem desenvolvida organização de cerdas é observada nas paredes laterais da

câmara cárdica. Cox e Johnston (2004) sugerem que estas cerdas contribuem para a mastigação interna. No entanto, ainda segundo Cox e Johnston (2004), esta seria uma função secundária desempenhada pelas cerdas. Segundo os mesmos autores, a principal função das cerdas estaria associada à mistura e separação de partículas e que a mastigação ocorreria principalmente através da ação das peças bucais. Larvas de *M. amazonicum* apresentam um par de longas cerdas na placa em haste, porém acreditamos que estas não estejam relacionadas à mastigação interna, e que sua provável função seja de segregação de partículas. A partir do estágio 6 de desenvolvimento de larvas de *M. amazonicum*, foi observada uma fileira de longas cerdas localizadas na altura da junção do esôfago com o estômago. É possível, que estas cerdas também tenham como principal função a mistura e segregação de partículas recém ingeridas, e que possam também contribuir para o processo de mastigação interna.

Segundo Icely e Nott (1992) grânulos finos, previamente segregados pela tela de cerdas são direcionados à região posterior do estômago, câmara pilórica, através de um ou dois pares de canais longitudinais. A partir do estágio 3 de desenvolvimento larval de *M. amazonicum*, estreitas fendas ventrais e um par de cerdas na placa em haste foram observadas na câmara cárdica. As fendas ventrais são análogas aos canais longitudinais presentes em crustáceos adultos (Icely e Nott, 1992). A partir do estágio 7 de desenvolvimento em larvas de *M. amazonicum*, observa-se a formação do segundo par de canais longitudinais. Desta forma, no estágio 7 de desenvolvimento já se observa a formação dos canais longitudinais superior e inferior observados também em alguns crustáceos adultos tais como *Peneus sentifurus* (Lovett, e Felder, 1989) *Macrobrachium*

*malcolmsonii* (Lalitha e Lakshmi, 1995) e *Macrobrachium rosenbergii* (Kihara, 1997). A presença de canais longitudinais localizados na região ventral da câmara cárdica em larvas de *M. amazonicum* constitui vias para a passagem de grânulos finos da câmara cárdica para a região ventral da câmara pilórica como observado em outros crustáceos. Em adição à idéia de segregação de grânulos finos o surgimento do par de cerdas nas margens laterais da placa em haste controlaria a passagem de partículas em suspensão da região dorsal para a região ventral da câmara cárdica. Porém, a partir do estágio 6 de desenvolvimento em *M. amazonicum*, surgem cerdas na altura da junção do esôfago com o estômago. Cerdas semelhantes também foram observadas em larvas de lagostas *Jasus vereauxi* (Cox e Jhonston, 2004). Segundo Cox e Jhonston (2004) estas cerdas auxiliam na mistura e segregação de alimentos de partícula no trato digestório. Desta forma, o surgimento do primeiro par de canais longitudinais e do par de cerdas na placa em haste coincidem com o período em que a larva de *M. amazonicum* inicia a aceitação de alimento inerte (Araújo e Valente, 2007). Logo o canal longitudinal presente na câmara cárdica de *M. amazonicum* contribui para o início da aceitação do alimento inerte.

Outro aspecto morfológico relevante em *M. amazonicum* é o aparecimento de cerdas na junção esôfago-gástrica e do 2º par de canais longitudinais na câmara cárdica durante os estágios 6 e 7 de desenvolvimento respectivamente. Estudo realizado por Araujo e Valente (2007) demonstrou que a partir do estágio 7 de desenvolvimento larval existe um aumento acentuado na aceitação de alimento inerte. Portanto, as estruturas que contribuem para a segregação de partículas no trato digestório em larvas de *M. amazonicum* surgem no mesmo período em que o animal aumenta a sua aceitação por alimento inerte. Assim, a

estrutura morfológica da cárdica de larvas de *M. amazonicum* contribui para a alteração do seu comportamento alimentar a partir do estágio 7 de desenvolvimento.

Contribui também para a segregação de partículas finas e grossas no interior da cárdica de *M. amazonicum* a presença de células musculares nessa região. Estas fibras musculares estriadas também foram observadas em larvas de lagosta *Jasus vereauxi* (Cox e Johnston, 2004). Segundo Cox e Johnston, (2004) estas células musculares comprimem e as paredes laterais da cárdica e promovem a compressão e mistura de alimento.

A partir do estágio 3 de desenvolvimento larval de *M. amazonicum*, na transição entre a câmara cárdica e a câmara pilórica foi observada a presença de uma estrutura que se assemelha à valva cárdica-pilórica descrita em crustáceos adultos (Icely e Nott, 1992). Esta valva em *M. amazonicum* não apresentou alteração morfológica entre os estágios 1 e 8 de desenvolvimento. Porém, no estágio 9 se mostrou mais desenvolvida. Segundo Icely e Nott (1992) esta valva assegura que o material contido nos canais longitudinais da câmara cárdica (grânulos finos) alcance a região ventral da câmara pilórica, sem que haja mistura com o material existente na região dorsal (grânulos grossos) da câmara cárdica. Desta forma, em larvas de *M. amazonicum*, esta valva deve promover um aumento na eficiência da segregação entre grânulos finos e grânulos grossos na região de transição entre a cárdica e o piloro, a partir do estágio 9 de desenvolvimento. Associada a esta característica morfológica no estágio 9 (último estágio de desenvolvimento larval), evidencia-se também alterações estruturais drásticas na câmara cárdica, representadas pelo maior desenvolvimento da placa em haste e ponte dorsal, havendo também um aumento evidente de espessura da

cutícula. Essas alterações coincidem com a mudança no hábito alimentar, o qual passa de planctônico (larvas) para bentônico (pós-larvas). Desta forma, o alimento que será, a partir deste momento, ingerido no ambiente bentônico encontra o estômago melhor estruturado para a sua digestão.

Levando-se em consideração as características estruturais apresentadas pela câmara cárdica do estômago de larvas de *M. amazonicum*, como a ausência de ossículos e a reduzida distribuição de cerdas, é possível inferir que a principal função do estômago de larva da espécie estudada, seja a mistura e a segregação de alimentos, e que a mastigação ocorra principalmente através da ação das peças bucais da larva, diferentemente do que ocorre com espécies com ossículos presentes no estômago. Nestas espécies, portanto, o processo de mastigação interna parece ser mais eficiente.

A câmara pilórica ocupa a porção posterior do estômago de crustáceos, e é responsável pelo processamento residual do filtrado da câmara cárdica, além de regular os movimentos de sólidos e fluidos entre o intestino anterior e o intestino médio (Dall e Moriarty, 1983; Icely e Nott, 1992; Lyn, 1996).

Durante o desenvolvimento de larvas de *M. amazonicum*, a câmara pilórica mostrou estrutura semelhante àquela descrita para crustáceos adultos como *Peneus sentifurus* (Lovett, e Felder, 1989), *Macrobrachium malcolmsonii* (Lalitha e Lakshmi, 1995) e *Macrobrachium rosenbergii* (Kihara, 1997). Ela se apresentou claramente dividida em dois compartimentos, um dorsal e um ventral. No compartimento dorsal observa-se a formação do canal dorsal, e no compartimento ventral se observou o desenvolvimento da glândula filtradora e do filtro de pressão. Quanto à estrutura histológica em larvas de *M. amazonicum*, chama

atenção a presença de uma musculatura estriada localizada externamente na parede lateral da câmara pilórica.

Powell (1974) a partir de observações realizadas em *Calianassa californiensis*, propôs uma provável seqüência de movimentos que ocorrem na região ventral da câmara pilórica. Segundo o autor partículas finas e fluidos provenientes dos canais longitudinais da câmara cárdica alcançariam a região ventral da câmara pilórica. Lá, através da contração exercida pela musculatura lateral juntamente com a ação do filtro de pressão, o material é comprimido contra a superfície da glândula filtradora e penetra nos canais ampulares. Estes canais então convergem para a região posterior da câmara pilórica, onde o filtrado é acumulado na antecâmara hepatopancreática. Kunse e Anderson (1979) sugerem ainda que as ações conjuntas do filtro de pressão e da glândula filtradora constituem um mecanismo de abrasão final, reduzindo ainda mais o material particulado. Além disto, partículas grandes retidas no filtro de pressão retornam a região dorsal da câmara pilórica através da ação de suas cerdas (Icely e Nott, 1992). Desta forma, pode-se afirmar que a capacidade de filtração e segregação de partículas aumenta progressivamente no curso de desenvolvimento larval de *M. amazonicum*. Sugere-se também que, além de garantir que o material grosseiro penetre na região ventral da câmara pilórica, o filtro de pressão impeça o refluxo de material filtrado contido nos canais ampulares para a região dorsal da câmara pilórica. Com relação ainda à glândula filtradora em *M. amazonicum*, o primeiro par de canais ampulares surge no estágio 2 de desenvolvimento e a partir deste estágio mais 3 pares de canais ampulares são observados até o estágio 9 de desenvolvimento. Desta forma, a complexidade da glândula filtradora aumenta no decorrer do desenvolvimento larval. Segundo Cox e Johnston (2004)

o aumento do número de canais ampulares reflete a maior eficiência na capacidade de filtração.

A partir do estágio 3 de desenvolvimento de *M. amazonicum* a conexão do estômago com os cecos laterais e estômago com intestino médio são estabelecidas. Os movimentos ontogenéticos associados a estes eventos descritos neste trabalho são similares àqueles observados em larvas de *P. sentiferus* (Lovett e Felder, 1989). Importantes estruturas associadas a estas regiões de transição foram caracterizadas, como a valva hepatopancreática e a valva piloro intestinal. Estas valvas são descritas também em larvas de *Peneus sentiferus* (Lovett e Felder, 1989) e crustáceos adultos (Lovett e Felder, 1989; Icely e Nott, 1992). Segundo Icely e Nott (1992) estas valvas regulam a passagem do filtrado do intestino anterior para os cecos laterais e regula a extrusão do material fecal para o intestino médio respectivamente. De acordo com Araújo e Valente (2007) larvas de *M. amazonicum* iniciam um aumento da aceitação na ingestão de alimento inerte a partir do estágio 6 de desenvolvimento. Esta observação coincide com o surgimento da valva hepatopancreática em larvas de *M. amazonicum* no estágio 6 de desenvolvimento. Desta forma, o surgimento da valva hepatopancreática contribui para melhor eficácia do fluxo alimentar entre o estômago e os cecos laterais, permitindo um volume maior de alimento ingerido.

Em larvas de *M. amazonicum*, as conexões já bem estabelecidas ainda nos estágios iniciais do desenvolvimento do tubo digestório de larvas (E 3), garantem eficiência no mecanismo digestivo, e o surgimento das valvas garantem um direcionamento e controle efetivos do fluxo de material no interior do trato digestório.

Em relação ao intestino médio, a sua porção tubular em larvas de *M. amazonicum* apresenta o mesmo padrão estrutural descrito para outras espécies de larvas de lagostas *Ibacus ciliatus* e *Panilurus japonicus* (Greewood et al, 2001) e de larvas do camarão marinho *P. sentifuros* (Lovett e Felder, 1989). Estudos realizados por Lovett e Felder (1989) demonstraram que a porção tubular do intestino médio de larvas de *P. sentifurus* está associada à absorção de nutrientes. Ainda segundo os mesmos autores, a absorção presente na porção abdominal do intestino médio de suas larvas é intensa, e poderia compensar o reduzido volume que os cecos laterais e anteriores apresentam. A medida que os cecos se desenvolvem, a atividade absorptiva do intestino médio de *P. sentifuros* reduz, levando em consideração a atividade da fosfatase alcalina nas células absorptivas (Lovett e Felder, 1989). Estudos bioquímicos associados à absorção de nutrientes são necessários em larvas de *M. amazonicum* para melhor compreensão da atividade da porção tubular do seu intestino médio. Outro aspecto importante a ser considerado é a ausência de células musculares no intestino médio. Estudos de imuno histoquímica devem ser considerados para a avaliação da presença de células mioepiteliais neste segmento do trato digestório.

## *Conclusões*

---

A avaliação estrutural do intestino anterior e médio de larvas de *M. amazonicum* nos permite concluir que:

- O início da ingestão de alimento em larvas de *M. amazonicum* está relacionado à ausência de vitelo, não sendo necessário, para tanto, o estabelecimento da continuidade tubular entre intestino anterior/intestino médio. No entanto, as conexões estabelecidas entre o intestino anterior/cecos laterais e, intestino anterior/intestino médio e o surgimento das valvas pilorointestinal e hepatopancreática permitem habilidade no direcionamento das diferentes fases do alimento para digestão ou eliminação através das fezes.
- A histoarquitetura do estômago de larvas de *M. amazonicum* permite inferir que sua principal função é a mistura e segregação de partículas, já que não se observa ossículos na parede do estômago. As alterações estruturais observadas ao longo do seu desenvolvimento larval aumentam a complexidade dos processos de mistura e segregação do alimento.

- A ausência de ossículos no estômago de larvas de *M. amazonicum* sugere que alimentos tenros são mais indicados para o arraçoamento destes animais, e que as mudanças drásticas que ocorrem no estômago de larvas no estágio 9 de desenvolvimento, provavelmente refletem mudanças no hábito alimentar, uma vez que após este estágio os animais atingem o período de pós-larva, passando assim de planctônico a bentônico.
  
- A porção tubular do intestino médio de larvas de *M. amazonicum* apresenta características celulares que lembram as de uma célula absorptiva, o que sugere a função de absorção de nutrientes nesta porção do trato digestório.

## *Bibliografia*

---

Abubaker, M.A. and Jones, D.A. Functional morphology and Ultrastructure of the anterior mid gut diverticulae of larvae of *Penaeus monodon* (Decapoda: Natantia). *Crustaceana* 62 (2), p. 142-158, 1992.

Abrunhosa, F.A. and Kittaka, J. Functional morphology of mouthparts and foregut of the last zoea, glaucothoe and first juvenile of the king crabs *Paralithodes camtschaticus*, *P. brevipes* and *P. platypus*. *Fisheries Science*, 63 (6) p. 923-930, 1997.

Al-Mohanna, S.Y.; Nott, J.A. and Lane, D.J.W. M-“midget” cells in the hepatopancreas of the shrimp *Penaeus semisulcatus* de Haan 1844 (Crustacea:Natantia). *Crustaceana*, v 48, p. 260-268. 1985.

Araújo, M.C and Velenti, W.C. Feeding habit of the Amazon river prawn *Macrobrachium amazonicum* larvae. *Aquaculture* v 265, p 187-193. 2007.

Baker, P.L. and Gibson, R. Observations of feeding mechanism, structure of the gut, and digestive physiology of the European lobster *Homarus gammarus* (L) (Decapoda: Nephropidae) *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* v 26, p. 297-324. 1977.

Bialetzki, A.; Nakatani, K.; Baumgartner, G. and Bond, B. Occurrence of *Macrobrachium amazonicum* (Heller), (Decapoda, Palemonidae). In: Leopoldo's inlet (Ressaco do Leopoldo), upper Paraná river, Porto Rico, Paraná, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, Curitiba, v 14 (2) p. 379-390. 1997.

Brick, R.W. and Ahearn, G.A. Lysine transports in the mucosal border of the perfused midgut in the fresh water *M. rosenbergii* .J. Comp. Physiol, v 124 p. 169-179. 1978

Bridger, C.J. and Garber, A.F. Aquaculture escapement, implications and mitigation: the salmonid case study. In: COSTA-PIERCE, B. A. (ed) Ecological Aquaculture The Evolution of the Blue Revolution. Oxford, Blackwell Science Ltd., 2002 p. 77-102.

Brunet, M.; Arnaud, J.; Mazza, J. Gut structure and digestive cellular processes in marine crustacea. Ocean. Mar. Biol., v 32, p.335-367. 1994.

Ceccaldi, H.J. A synopsis of the morphology and physiology of the digestive system of some crustacean species studied in France. Rev. Fish. Sci. v.6, n° 1-2, p. 13-39, 1998.

Corrêa Jr., J.D.; Farrina, M., Allodi, S. Cytoarchitectural features of *Ucides cordatus* (Crustácea: Decápoda) hepatopancreas: structure and elemental composition of the electron-dense granules .Tiss. Cell., v 34 (5), p. 315-325, 2002.

Cox, S.L.; Johnston, D.J. Developmental changes in foregut functioning of packhorse lobster, *Jasus (sagmariasus) verreauxi* (Decapoda: Palinuridae), phyllosoma larvae. Mar. Freshwater Res., v 55, p. 145-153, 2004.

Dall, W Osmoregulation in the lobster *Homarus amarecanus*. J. Fish. Res. Board. Can. v 27, p. 1123- 1130, 1970.

Dall, W.; Moriarty, D.J.W. Functional aspects of nutrition and digestion. In : Mantel, LH ( Editor) The Biology of Crustacean,. Academic Press . New York, v.5, p. 251-. 261, 1983.

Davant, P. Clave para la identificación de los camarones marinos y de río con importancia económica en el oriente de Venezuela. Cumana: Instituto Oceanografico/Universidad de Oriente. 113p. 1963.

Factor, J.R. Development and metamorphosis of the digestive system of larval lobsters, *Homarus americanus* (Decapoda:Nephropidae). J. of Morphol, v 169, p. 225-242. 1981.

Factor, J.R. and Naar, M. The digestive system of the lobster *Homarus americanus*. 2 Terminal arteriole of the digestive gland. J. of Morphol. ,v 206, p. 283-291, 1990.

Factor, J.R., and Naar, M. The digestive system of the lobster *Homarus americanus*. 1 Conective tissue of the digestive gland. J. of Morphol. v 184, p. 311-321, 1985.

FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations ). 2002. Yearbook of fishery statistics: summary tables. FAO, Roma (obtained by internet, <http://www.fao.org>).

Felgenhauer, B.E. and Abele, L.G. Feeding structures of two shrimps, with comments on caridean phylogeny. J. Crust. Biol., v. 5, p. 397-419, 1985.

Franceschini-Vicentini, I.B.; Ribeiro, K.; Papa, L.P.; Marques Junior, J. and Vicentini, C.A. Histoarchitectural features of the hepatopancreas of the Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum*. Anatomia, Histologia, Embryologia, Alemanha, Berlim (submetido). 2006.

Gemmel, P. Feeding habits and structure of the gut of the Australia fresh water prawn *Paratya australiensis*. Proc. Linn. Soc. v. 103, p. 209-216, 1979.

Gibson, R. and Baker, P.L. The decapod hepatopancreas. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. v.17 p. 285-346, 1979.

Guest, W.C. Laboratory life history of the palaemonidae shrimp *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1962) (Decapoda: Palaemonidae). *Crustaceana*, v.37, 32, p. 141-152, 1979.

Gurgel, J.J.S. e Mattos, M.O.M. Sobre a criação extensiva da camarão canela *Macrobrachium amazonicum* (HELLER, 1862) nos açudes públicos do nordeste brasileiro. In 3º Simpósio Brasileiro de Aqüicultura, São Carlos. Anais p 295-311. 1984.

Hinton, D.J. and Corey, S. The mouthparts and digestive tract in the larval stages of *Honarus americanus*. *Can. J. Zool.* v. 57:, p.1413-1423, 1979.

Hirsch, G.C. and Jacobs, W. Der Arbeitsrhythmus der Mitteldarmdrüse von *Astacus leptodactylus*. I. Teil: Methodik und Technik, 1928. In: Icely, J.D. e Nott, J.A. Digestion and Absorption: digestive system and associated organs. *Microscopic Anatomy of Invertebrates: Decapod Crustacea*, Volume 10, p. 147-201, 1992.

Holthuis, L.B. A general revision of the Palemonidae (Crustacea, Decapoda, Natantia) of the America. II The subfamily palemonidae. *Occasional Papers, Allan Hancock Foundation*, v. 12: p. 1-396. 1952.

Holliday, C.W., Mykles, D.L.; Terwilliger, C. and Dangott, L.J. Fluid secretion by the midgut caeca of the crab. *Comp. Biochem. Physiol.*, v. 67A, p. 259-263, 1980

Icely, J.D. and Nott, J.A. Digestion and absorption: digestive system and associated organs. *Microscopic Anatomy of Invertebrates: Decapod Crustacea*, Volume 10, p. 147-201, 1992.

Jacobs, W. Untersuchungen über die Cytologie der Seretbildung in der mitteldarmdrüse von *Astacus leptodactylus*, 1928. In: Icely, J.D. e Nott, J.A. Digestion and Absorption: digestive system and associated organs. *Microscopic Anatomy of Invertebrates: Decapod Crustacea*, Volume 10, p. 147-201, 1992.

Jones, D.A., Kamarudin, M.S and Le Vay, L. The potential of replacement of the live feeds in larval culture. J. Aquacult. Soc., v 24; p. 199-210, 1993.

Jones, D.A., Crustacean larval microparticulate diets. Rev. Fish. Sci. v 6 (1 e 2). p, 41-54, 1998.

Johnston, D.J. and Rittar, A. Mouthpart and foregut ontogeny in phyllosoma larvae of the spiny lobster *Jasus edwardsii* (Decapoda: Palinuridae). Mar. Freshwater Res. v 52, p. 137-186, 2001.

Karnovsky, M.J. A formaldehyde glutaraldehyde fixative of high osmolarity for use in electron microscopy. J. Cell Biol., m 27, p. 137-152, 1965.

Kamarudin, M.S.; Jones, D.A.; Le Vay, L. and Adbin, A.Z. Ontogenic change in digestive enzyme activity during larval development of *Macrobrachium rosenbergii*. Aquaculture v. 123, p. 232-333, 1994.

Kihara, T.C. Morfologia da região anterior do camarão de água doce *Macrobrachium rosenbergii* (de Man, 1879) (Decapoda, Palaemonidae). São Paulo, 1997 Dissertação (Mestrado em Zoologia) Universidade de São Paulo.

Kunze, J.C. and Anderson, D. T. Functional morphology of the mouthparts and gastric mill in Hermit crabs *Clibanarius teaniatus*, *Clibanarius virescens*, *Paguristes squamousus* and *Dardanus setifer* (Anomura: Paguridae). Aust. J. Mar. Freshwater Res., v 30, p. 683-722, 1979.

Lalitha, M. and Lakshmi, V. Observations on the anatomy and histology of the foregut in *Macrobrachium malcolmsonii* (Crustacea: Decapoda). Uttar Pradesh. J. Zool. v 15 (2), p.117-123, 1995.

Langdon, C.J.; Levine, D.M. and Jones, D.A. Microparticulate feeds for marine suspension feeders. J. Microencap. v 2, p1-11, 1985.

Lemmes, J.W. and Knott, B. Morphological changes in external and internal feeding structures during the transition phylossoma-puerulus-juvenile in the Western rock lobster (*Pnulirus Cygnus*). J. Morphol. v. 220, p. 271-280, 1994.

Lin, F. Structure of the gland filters in the pyloric stomach of *penaeus japonicus* (Decapoda, Penaeidae). J. Crustacean Biol., v.16 (3), p. 515-521, 1996.

Lovett, D.L. and Felder, D.L. Ontogeny of gut morphology in the white shrimp *Penaeus setiferus* (Decapoda, Penaeidae). J. Morphol., v. 201, p.253-272. 1989.

Lovett, D.L. and Felder, D.L. Ontogenetic Changes in enzyme distribution and midgut function in developmental stages of *Penaeus setiferus* (Crustacean, Decapoda, Penaeidae). Biol. Bull, v. 178, p. 160-174, 1990 a.

Lovett, D.L. and Felder, D.L. Ontogenetic of Kinematics in the gut white shrimp *Penaeus setiferus* ( crustacean, Decapoda, Penaeidae). J. Crust. Biol, 10 (1), p. 53-68, 1990 b.

Magalhães, C. Desenvolvimento larval obtido em laboratório de palemonídeos da Região Amazônica: I *Macrobrachium amazonicum* (HELLER, 1962) (Crustacea, Decapoda) Amazoniana. v. 9, n.2, p. 247-274, 1985.

Magalhães, C. Filo Arthropoda, Subfilo Crustácea, Ordem Decapoda In: Ismael, D.; Valenti, W.C.; Rocha, O e Matsumura-Tundisi, T. (ed). Invertebrados dulciaquícolas. São Paulo, FAPESP (volume 4 da coleção "Biodiversidade do Estado de São Paulo, Brasil: Síntese do conhecimento ao final do século XX", organizada por Jolly, C.A . e Bicudo, C.E.M.), p.125-134, 1999.

Meiss, D.E. and Norma, R.S. Comparative study of the stomatogastric system of several decapod crustacean. J. Morphol. v, 152, p. 21-54, 1977.

Mig, W. and Ge, X. Freshwater prawn culture in china : an overview. Aquaculture asia v.7, p. 9-12, 2002.

Mikami, S. and Takashima, F. Development of the proventriculus in larvae of the slipper lobster, *Ibaeus ciliatus* (Decapoda: Scyllaridae). *Aquaculture*, v.116, p. 199-217, 1993.

Mikami, S.; Greenwood, J.G. and Takashim, F. Functional morphology and cytology of the phyllosomal digestive system of *Ibacus ciliatus* and *Panulirus japonicus* (Decapoda, Scyllaridae and Palinuridae). *Crustaceana*. v.67 (2), P. 212-225, 1994.

Moraes-Riodades, P.M.C. Valenti, W.C; Peralte A .S. e Amorim, M.D.L. Carcinicultura de água doce no estado do Pará: Situação atual e perspectivas. In 9 Congresso Brasileiro de Engenharia de Pesca e 1 Congresso Latino Americano de Engenharia de Pesca. 1999, Recife, Anais... AEP-PE, FAEP-BR. p 598-604, 1999.

Moraes-Riodades, P.M.C. and Valenti, W.C. Freshwater Prawn Farming in Brazilian Amazonia Shows Potential for Economic and Social Development. *Global Aquaculture Advocate*, Saint Louis, v. 4 (5), p. 73-74, 2001.

Mykles, D. L. The ultraestructural of the posterior midgut caecum of *Pachygrapsus crassipes* (Decapoda, Brachyura) adapted to low salinity. *Tiss. Cell*, v. 9, p.681-691, 1977.

Mykles, D.L. Ultraestructure of alimentare epithelia of lobsters, *Homarus americanus* and *H. gammarus*, and crab *Cancer magister*. *Zoomorphologie*, v 92, p. 201-215, 1979.

Myrick, C.A. Ecological impact of the scaped organisms. In: Tomaso, J.R. (ed) *Aquaculture and Environment in the United States of American*. Baaton Rouge, U.S. Aquaculture Society. A chapter of the World Aquaculture Society. p. 225-246, 2002

New, M. B.. History and global status of freshwater prawnfarming In: New, M. B. & Valenti, W. C. (ed.) Freshwater Prawn Culture: The farming of *Macrobrachium rosenbergii*. Oxford, Blackwell Science. p. 1-11, 2000.

Ngoc-Ho, N. The functional anatomy of the foregut of *Porcellana platycheles* and comparison with *Galathea squamifera* and *Upogebia deltura* (Crustacea: Decapoda). J. Zool. Lond. v. 203, p. 511-535, 1984.

Powell, R.R. The functional morphology of the foreguts of the thalassinid crustaceans, *Calinassa californiensis* and *Upogebia pugenntensis*. Univ. Calif. Publi. Zool., v. 102: 1-41, 1974.

Patwardhan, S.S. On the structure and mechanism of the gastric mill in Decapoda. I The structure of the gastric mill in *Paratelphusa guerini*. Proc. Indian Acad. Sci. 1B, p. 359-375, 1934.

Pillai, R.S. Studies on the shrimp *Caridina laevis* (Heller). 1. The digestive system. 1960. In: Icely, J.D. e Nott, J.A. Digestion and Absorption: digestive system and associated organs. Microscopic Anatomy of Invertebrates: Decapod Crustacea, Volume 10, p.147-201, 1992.

Sing S.R. and Roy, D. on the relative lengths of stomach and alimentary canal of fresh water prawn, *M. birmanicum choprai*. J. Adv. Zoo. v 16, p. 80-84, 1995.

Suh, H; Toda, T; and Hong, S.Y. Ontogeny of foregut morphology in the *Euphausia pacifica*. J. Crust. Biol. v. 14; p. 47-53, 1994.

Talbot, R.; Wallis, H.; Clarck, JR. and Lawrence, A.L. Fine structure of the midgut epithelium in the developing brown shrimp, *Penaeus aztecus*. J. Morphol., v.138 p. 467-486, 1972.

Valenti, W.C. Freshwater prawn culture in Brazil. World Aquaculture, Baton Rouge,. v.24, n.1,p. 29-34, 1993.

Valenti, W.C. Cultivo de Camarões de Água Doce. São Paulo, Nobel, p. 82. 1985.

Valenti, W.C. Criação de camarão em águas interiores. Bol. Téc.. 2, p.81, 1996.

Valenti, W.C. (Editor) Carcinicultura de água doce: Tecnologia para produção de camarões, 1998.

Valenti, W.C. Situação atual, prespectivas e novas tecnologias para a produção de camarões de água doce. In XII Simpósio Brasileiro de Aqüicultura, Goiânia. Anais. Goiânia. Associação Brasileira de Aqüicultura. p. 199-206, 2002.

Valenti, W.C; Franceschini-Vicentini, I.B.; Pezzato,L.E. The potential for *Macrobrachium amazonicum* culture. In: World Aquaculture 2003. Salvador, Brazil, "Realizing the potential: responsible aquaculture for a secure future". Realizado no período de 29 a 23 de maio de 2003, na cidade de Salvador, Bahia, Anais p 804, 2003.

Valenti, W.C. Freshwater prawn culture in Brazil. World Aquaculture Society, Baton Rouge, v.24 (1), p.29-34. 1993.

Vega, L.A. Desenvolvimento larval de *Macrobrachium heterochirus* (Wregmann, 1839) *M. amazonicum* (Heller, 1862) *M. brasiliense* (Heller, 1962) (Crustácea Decapoda : Palaemonidae) em laboratório. Tese (Doutorado em Oceanografia) IOUSP. São Paulo, 1984.

Vogt, G.; Storch, V.; Quintino, E.T. and Pascual, F.P. Midgut gland as monitor organ for the nutritional value of diets in *Panesus monodon*. Aquaculture, v.48, p.1-12, 1985.

Vogt, G.; Stocker, W.; Zwillig, R. Biosynthesis of *Astacus* proteases: a digestive enzyme from crayfish. *Histochemistry*, v.91, p.373-381. 1989.

Wolfe, S.H. and Felgenhauer, B.E. Mouthparts and foregut ontogeny in larval, postlarval, and juvenile spiny lobster *Panulirus argus* (Decapoda: Paninuridae) Zoologica Scripta, v.20, p. 57-75, 1991.

Woods, C.M.C. Functional morphology of the foregut of the spider crab *Notomithrax ursus* (Branchyura: Majidae) J. Crust. Biol., v.15, p. 220-227, 1995.

Zhao, W.; Zhang, Y.; Ye, Z. and Zhao, Z. Observations on the histology of digestive system with light and scanning electron microscopy in *Macrobrachium rosenbergii*. J. Shanghai Fish Univ. v. 5, n° 2, p. 69-74, 1996.

Zimmermann, S . Manejo de alimentos e da alimentação dos camarões p. 237-267. In: Valenti, W.C. (Editor) Carcinicultura de água doce: Tecnologia para produção de camarões, 1998.

# Livros Grátis

( <http://www.livrosgratis.com.br> )

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)  
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)  
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)  
[Baixar livros de Matemática](#)  
[Baixar livros de Medicina](#)  
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)  
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)  
[Baixar livros de Meteorologia](#)  
[Baixar Monografias e TCC](#)  
[Baixar livros Multidisciplinar](#)  
[Baixar livros de Música](#)  
[Baixar livros de Psicologia](#)  
[Baixar livros de Química](#)  
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)  
[Baixar livros de Serviço Social](#)  
[Baixar livros de Sociologia](#)  
[Baixar livros de Teologia](#)  
[Baixar livros de Trabalho](#)  
[Baixar livros de Turismo](#)