

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a)
autor(a), o texto completo desta tese
será disponibilizado somente a partir
de 03/07/2024.

Universidade Estadual Paulista

Tese de Doutorado

**Morfologia, reprodução e tamanho do genoma
dos camarões *Synalpheus* (Decapoda: Caridea):
perspectivas evolutivas e história de vida**

Isabela Ribeiro Rocha de Moraes



Orientador: Dr. Antonio Leão Castilho

Coorientador: Dr. Alexandre Oliveira Almeida

2022

**MORFOLOGIA, REPRODUÇÃO E TAMANHO DO GENOMA
DOS CAMARÕES *SYNALPHEUS* (DECAPODA: CARIDEA):
PERSPECTIVAS EVOLUTIVAS E HISTÓRIA DE VIDA**

ISABELA RIBEIRO ROCHA DE MORAES

Orientador: Prof. Dr. Antonio Leão Castilho

Co-orientador: Prof. Dr. Alexandre Oliveira Almeida

Tese apresentada ao curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) – Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista – Unesp - *Campus* de Botucatu, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas (Zoologia).

BOTUCATU-SP

2022

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

BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSEMEIRE APARECIDA VICENTE-CRB 8/5651

Moraes, Isabela Ribeiro Rocha de.

Morfologia, reprodução e tamanho do genoma dos camarões
Synalpheus (Decapoda: Caridea) : perspectivas evolutivas e
história de vida / Isabela Ribeiro Rocha de Moraes. -
Botucatu, 2022

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista "Júlio
de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de Botucatu
Orientador: Antonio Leão Castilho
Capes: 20402007

1. Camarão - Reprodução. 2. Caracteres sexuais.
3. DNA. 4. Histologia. 5. Genoma. 6. Morfologia (Animais).

Palavras-chave: Camarões carídeos; Dimorfismo sexual;
Histologia; Peso DNA; c-value.

Dedicatória

Dedico esta tese a todas as mulheres que se dedicam à educação e ciência, especialmente dona Therezinha, senhora minha avó.

Resumo

Synalpheus não gambarelloides devem receber um esforço em estudos para além de revisões taxonômicas e terem descrições biológicas e ecológicas bem elucidadas para comparações com o grupo dos gambarelloides e a posição evolutiva do gênero dentro de Caridea.

Sobre os aspectos reprodutivos, *Synalpheus* aparentam possuir uma formação prioritariamente simplista, podendo padronizar um caráter primitivo ao grupo quando comparado a outros gêneros e famílias da Infraordem Caridea. Apesar de a Infraordem como um todo ser um grupo bem heterogêneo em morfologias, comportamentos e formações dos aparelhos reprodutores, a ausência de glândulas acessórias, secreções e a morfologia tão distinta neste grupo fazem alusão a caracteres mais primitivos que outros.

O dimorfismo sexual das espécies gonocóricas foi comprovado com base nas morfologias das primeiras pleuras e pleópodos, sendo complementada pela posição dos apêndices internos que, comprovadamente surgem na posição apical do endópodo em fêmeas e fêmeas ovígeras, caracterizando não só o dimorfismo, como também mais uma estratégia acessória ao “breeding dress” para aprimorar a capacidade das fêmeas de incubar ovos.

Por fim, a associação entre os aspectos reprodutivos e biológicos e o padrão do “genome size” ainda permanecem inconclusivos, porém, com as comparações disponíveis na presente tese, pode-se propor que a evolução do tamanho do genoma em camarões carídeos (incluindo *Synalpheus*) seja fortemente relacionada ao padrão biogeográfico com tendência à distribuição polar apresentar os maiores conteúdos de DNA nuclear.

As perspectivas de estudo para o gênero podem ser reformuladas a partir dos presentes resultados, sendo as espécies comprovadamente diferenciadas entre os sexos, os padrões celulares de reprodução esclarecidos, e os primeiros aspectos comparativos do tamanho do genoma elucidados. Os próximos passos para completo entendimento evolutivo do gênero é a descrição de cada vez mais “c-values” para outras espécies de camarões carídeos e a evolução da ciência básica para descrição comportamental e biológica dos *Synalpheus* não gambarelloides que poderão ser comparados aos presentes resultados e corroborar a hipótese do padrão primitivo do gênero.

Abstract

Non-gambarelloides synalpheus should receive an effort in studies beyond taxonomic revisions and have well elucidated biological and ecological descriptions for comparisons with the gambarelloides group and the evolutionary position of the genus within Caridea.

Regarding the reproductive aspects, Synalpheus seem to have a primarily simplistic formation, being able to standardize a primitive character to the group when compared to other genera and families of the Infraorder Caridea. Although the Infraorder as a whole is a very heterogeneous group in terms of morphologies, behaviors and formations of the reproductive systems, the absence of accessory glands, secretions and the morphology so distinct in this group allude to more primitive characters than others.

The sexual dimorphism of the gonochoric species was confirmed based on the morphologies of the first pleura and pleopods, being complemented by the position of the internal appendages that, demonstrably appear in the apical position of the endopod in females and ovigerous females, characterizing not only the dimorphism, but also one more accessory strategy to the “breeding dress” to improve the ability of females to incubate eggs.

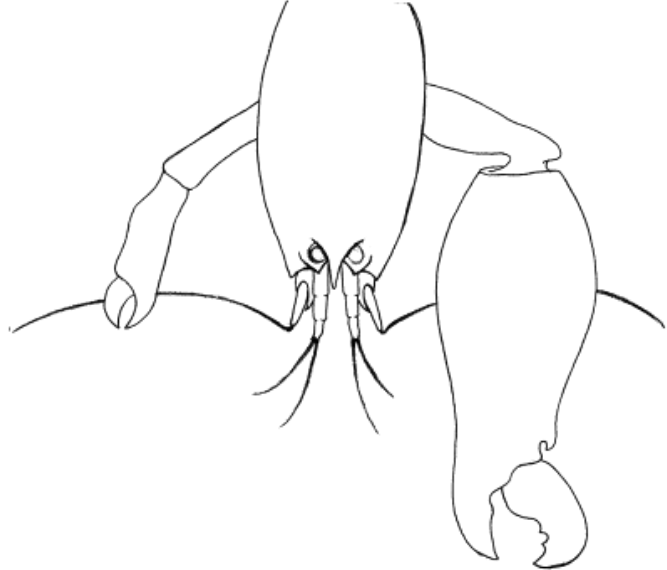
Finally, the association between reproductive and biological aspects and the “genome size” pattern still remains inconclusive, however, with the comparisons available in the present thesis, it can be proposed that the evolution of the genome size in carid shrimp (including Synalpheus) is strongly related to the biogeographic pattern with a tendency for the polar distribution to present the highest contents of nuclear DNA.

The study perspectives for the genus can be reformulated from the present results, with the species being proven to be differentiated between the sexes, the cellular patterns of reproduction clarified, and the first comparative aspects of the genome size clarified. The next steps for a complete evolutionary understanding of the genus are the description of increasingly “c-values” for other species of carid shrimp and the evolution of basic science for behavioral and biological description of non-gambarelloid Synalpheus that can be compared to the present results and corroborate the hypothesis of the primitive pattern of the genus.

Sumário

Agradecimentos	6
Considerações iniciais	13
Introdução Geral	14
Camarões da Infraordem Caridea e contexto histórico do Gênero <i>Synalpheus</i>	14
Aspectos reprodutivos associados ao gênero <i>Synalpheus</i>	18
“Genome size”: Definição e aplicações	20
Perspectivas evolutivas: morfologia, ecologia, e tamanho do genoma em <i>Synalpheus</i>	23
Referências.....	24
Objetivos e Hipóteses	30
Objetivo geral da tese	31
Objetivos específicos	31
Hipóteses a serem testadas	31
Espécies a serem utilizadas como modelo na tese	32
Capítulo 01	34
Functional morphology and ultrastructure of the reproductive system of the non-gambarelloides <i>Synalpheus</i> Spence Bate, 1888 shrimps (Caridea: Alpheidae)	35
Abstract	35
Introduction.....	36
Material and Methods	39
Results.....	42
Discussion.....	56
References.....	64
Capítulo 02	70
Pleopods and Gonopore as morphology tools to assess the sexual dimorphism in <i>Synalpheus</i> shrimps	71
Abstract.....	71
Introduction.....	72
Material and Methods	74
Results.....	76
Discussion.....	98
References.....	105
Capítulo 03	108

Sexual dimorphism and relative growth of the snapping shrimp <i>Synalpheus fritzmuelleri</i>: classical and geometric morphometric perspectives	109
Abstract	109
Introduction.....	110
Material and Methods	113
Results.....	117
Discussion	125
References.....	132
Capítulo 04	138
Patterns of genome size variation in caridean shrimps: a new data for non-gambarelloides <i>Synalpheus</i> genus	139
Abstract.....	139
Introduction.....	140
Materials and methods	143
Results.....	147
Discussion	155
References.....	160
Capítulo 05	167
Perspectives of the genome size in the Caridea Infraorder using latitudinal variation as evaluation model.....	168
Abstract.....	168
Introduction.....	169
Material e Métodos	170
Results.....	173
Discussion.....	177
References.....	180
Considerações finais	183
Conclusões e considerações para futuras pesquisas	184
Material suplementar	186
Material suplementar tamanho do genoma.....	187



Agradecimentos

Primeiramente, não poderia deixar de citar e agradecer meus pais, que dedicaram a vida a garantir que momentos como esse pudessem se tornar realidade. Obrigada pelos

sacrifícios, dedicações, preocupações e apoio, que com toda certeza me capacitaram a me tornar a pesquisadora, professora, mulher e pessoa que sou!

Ainda sobre família, agradeço a meu irmão, cunhada, avó, vovó tia e primos que compreenderam sempre o caminho que decidi seguir e me deram todo suporte entre as idas e vindas e visitas à casa, que infelizmente tomaram-se uma raridade indesejada, mas que não diminui em nada o amor e gratidão que dedico a vocês diariamente.

Academicamente, gostaria de agradecer de antemão ao professor Dr. Valter José Cobo que, no ano de 2010 aceitou me receber em seu laboratório e desde então se tornou de fato meu “pai-científico”, mas foi além e se tornou um grande amigo que me apresentou ao universo dos camarões carídeos e acima de tudo sempre confiou em minha capacidade e me incentivou a prosseguir, sempre. Muito obrigada.

Ainda sobre formadores acadêmicos, o professor Dr. Antonio Leão Castilho (Tony), que abriu as portas de seu laboratório para uma pessoa que não conhecia muito bem. Obrigada por permitir que seguisse meu sonho de trabalhar com biologia marinha e mergulho. Nos últimos anos, professor Tony foi um orientador ímpar, íntegro e que “comprou” todas minhas brigas, ideias, confusões que surgiram ao longo de todos estes sete anos que estive em Botucatu. Obrigada por confiar em mim, por não medir esforços a resolver qualquer problema relacionado a minha tese e todos contratempos que surgiram no doutorado. Obrigada por além de pesquisadora, ajudar a me formar uma professora, que descobri e firmei minha verdadeira paixão. Espero mudar vidas de pessoas, assim como você fez com a minha.

Gostaria de agradecer a todas as agências de fomento que possibilitaram seguir fazendo ciência em tempos tão sombrios no governo brasileiro. Especialmente à CAPES pela bolsa de doutorado concedida.

A todas as pessoas que nos ensinaram, capacitaram e auxiliaram em todas as análises de citometria de fluxo/avaliação do “genome size”: Profa. Dra. Graziela Romagnolli Castilho, por conduzir e liderar todos os experimentos laboratoriais, Dr. George Yasui pela sempre disponibilidade em ajudar, fornecer material e discutir resultados, e por fim, Prof. Dr. Miguel Pardo por todas as reuniões, pela empolgação em trabalhar com esta questão e por disponibilizar uma parte de seu tempo a finalizar todas as análises propostas na avaliação do tamanho do genoma dos *Synalpheus*.

Para que esta tese pudesse ser finalizada, certamente preciso agradecer não somente a meu orientador, mas a toda uma equipe que possibilitou tudo acontecer. Um agradecimento especial a toda equipe IMCbio Alcatrazes por todo apoio e confiança nas coletas, por nos permitirem trabalhar em um parque de proteção ambiental e por estarem sempre dispostos a nos ajudar (Silvia, Edineia, Apoená, Mayra e Kelen). Ao Daniel Silva, também um agradecimento especial pelo apoio e estrutura em muitas de nossas coletas. Ao professor Dr. Fernando José Zara por manter as portas de Jaboticabal abertas para que pudesse realizar todas análises histológicas e de microscopia eletrônica de varredura, que foram primordiais para finalização deste trabalho, além de todas as discussões científicas que, certamente moldaram o nível profissional desta tese e pessoal desta aluna. Estendo os agradecimentos a toda equipe de Jaboticabal: Camila, Bárbara, Maria Alice, Fernandinha, Márcia e Cláudia que sempre com muito carinho e paciência, acompanharam, instruíram e organizaram toda rotina laboratorial para que pudéssemos conduzir os experimentos. Ademais, agradeço ao professor Rogério Costa (cebola) por ceder por diversas vezes as estruturas de seu laboratório: Labcam, para análises laboratoriais e experimentos “pós-coleta”.

A finalização deste trabalho não seria possível sem o apoio técnico e científico de toda uma equipe, mas também seria impossível sem o apoio de grandes amigos que me

sustentaram academicamente, psicologicamente, e que foram primordiais para completar este grande caminho da pós-graduação.

Primeiramente, gostaria de agradecer a professora Dra. Mariana Antunes (Magrela), que talvez não saiba dimensionar a proporção da importância que sua existência em minha vida tem. Obrigada por me aconselhar, por insistir que eu fizesse as análises histológicas no trabalho, por me acompanhar em: campos, viagens, congressos, brigas, risadas e muitas histórias. Obrigada por me abrigar em sua residência em um dos momentos mais complicados de minha vida, enfim, obrigada por me sustentar por tanto tempo.

À minha rede de suporte diário: Caio e Rafael. Por toparem estar comigo no desafio de fazer divulgação científica no Brasil, por me abrigarem inúmeras vezes na rep do amor, por serem as pessoas que compartilho grande parte do meu dia, seja ele com assuntos acadêmicos, futebolísticos, de vida, de dólares, ou simplesmente para compartilhar momentos aleatório onde nossa presença se bastou. Rafinha, obrigada por sustentar meus momentos de ansiedade no campo, e por ser meu dupla, foi um prazer compartilhar essas experiências com você. Vocês foram primordiais. Espero que nossa amizade atravesse tempos e espaços. Amo vocês de todo coração.

Gostaria também de agradecer ninguém. Que inclui Alexandre Ribeiro da Silva (Dino), em grandes momentos de discussões acadêmicas ou nem tanto. Obrigada por estar presente por tanto tempo e fazer tanta diferença.

Agradecimentos especiais à minhas companhias diárias de laboratório, de inúmeros cafés, fut, desabafos, COLETAS... por serem os principais representantes dos que ouviram a frase “preciso escrever tese” ou “preciso montar aula” nestes anos todos, o Laborantonio formou uma família incrível. Gabriel, João, Renan (Greg) e Mateus. Obrigada por compartilharem momentos memoráveis como a “despedida a Isa”, seguido

rapidamente do “retorno da Isa (com o noia)”, obrigada por compartilharem grandes momentos em que minha casa não falhava, ou quando eu simplesmente estava completamente perdida no laboratório. Obrigada por estarem comigo o tempo todo. Sou grata pela amizade de vocês. Foram primordiais para passar por todas as dificuldades que vocês sabem bem!

Aos demais integrantes do LabIAqua, carinhosamente reconhecido como “laborantônio”: Rhani, Rafaela, Milena, Geslaine que compartilharam e compuseram grandes memórias ao longo deste tempo todo!

Ainda em Botucatu, gostaria de agradecer ao corpo técnico responsável por conduzir o funcionamento da universidade e da pós-graduação. Davi por sua competência e profissionalismo invejáveis, sempre pronto a garantir que todo problema fosse resolvido da maneira mais rápida e funcional possível. Rose, sempre disposta e prestativa como secretária, que sempre nos auxiliou em todas as questões envolvendo a tese, aulas e documentações, tornando tudo extremamente mais fácil e efetivo. À tia dona Maria e toda equipe de limpeza que, literalmente todos os dias dedicavam seu tempo, uma atenção e preocupação especial para garantir que nosso ambiente de trabalho estivesse impecável para conduzir nossa pesquisa, entregando além disso, uma dose de amor materno e carinho todos os dias. Muito obrigada!

Para além de Botucatu, gostaria de agradecer à equipe do Labcam, especialmente a minhas queridas que compartilham um grande e efetivo trabalho conduzido junto ao “women in Crustacean science”: Lizandra, muito obrigada por estar presente e junto desde o primeiro ano do mestrado. Você é uma grande luz e um grande orgulho na minha vida. Uma amizade que preciso levar para a vida, e Júlia, dona de um dos melhores abraços do mundo. Obrigada por compartilhar tantos momentos, conquistas e tudo que vivemos juntas! Que seja eterno! Ainda no Labcam, gostaria de agradecer ao Régis, por participar

de trabalhos de campo, e sempre estar disponível para discussões e avaliações científicas sobre os mais diversos temas, mas especialmente aos que compunham a discussão desta tese! Gabriel Góis e Milena pelos momentos de amizade e discussões científicas ao longo do tempo. Agradecer também a “velha guarda” de Bauru: Chuck, Deia e Daphine, que por inúmeras vezes me aconselharam, conversaram, compartilharam de momentos extremamente significativos e que eu me orgulho um tanto de chamar de amigos.

Para além da universidade, gostaria de agradecer especialmente: Nadayca Mateussi (Naná), que compartilhou os momentos mais felizes e complicados ao longo da pós-graduação. Que abriu sua casa e seu coração para que pudéssemos partilhar momentos e histórias que são eternos. Obrigada por ter sido meu suporte por um longo tempo, miguinha!

Alexandre (Seu Jorge), Lucas (Marginal), e Bel Preta e Mateus por terminarem de compor o anexo/pinta brava, que foi o local mais acolhedor de se morar, e que proporcionou o ambiente ideal para lidar com toda pressão, stress ou problema que pudesse surgir ao longo desta tese. Vocês foram incríveis “roomates” obrigada por compartilharem um pouco da vida de vocês comigo.

Ipanema, garrafinha, e todos que são “a cara do grupo trepadeiras” por levarem todos os assuntos para além da “Biologia” ou do ambiente da pós graduação, que foram essenciais para que tudo pudesse acontecer mais leve, contínuo e da melhor maneira possível! Se não fosse por vocês, a vida seria um caos mais complicado de lidar!

Por fim, mas não menos importante, gostaria de agradecer a todos que em algum momento torceram para que esta tese de doutorado fosse finalizada, que acreditam na ciência brasileira, e que fazem a diferença diariamente na vida das pessoas. Muito, muito obrigada por serem a resistência.

distinguished as much simpler formation than other caridean shrimps, maybe reinforce a primitive aspect for the genus into the infraorder.

References

Anker, A., and De Grave, S. (2008). *Zuzalpheus* Ríos and Duffy, 2007: a junior synonym of *Synalpheus* Bate, 1888 (Crustacea, Decapoda, Alpheidae). *J. Crustac. Biol.* 28, 735–740.

Anker, A., Pachelle, P. P. G., De Grave, S., and Hultgren, K. M. (2012). Taxonomic and biological notes on some Atlantic species of the snapping shrimp genus *Synalpheus* Spence Bate, 1888 (Decapoda, Alpheidae). *Zootaxa* 3598: 1–96

Baeza, J. A. (2018). “Sexual System in Shrimps (Infraorder Caridea Dana, 1852), with special reference to the historical origin and adaptative value of protandric simultaneous hermaphroditism,” in *Transitions Between Sexual Systems*, 269–310.

Bauer, R. (1986). Phylogenetic Trends in Sperm Transfer and Storage Complexity in Decapod Crustaceans. *J. Crustac. Biol.* 6, 313–325.

Bauer, R. T. (2004). *Remarkable Shrimps: Adaptations and natural history of the carideans*. Norman (OK): University of Oklahoma Press.

Braga, A. A., López-Greco, L. L., Santos, D. C., and Fransozo, A. (2009). Morphological Evidence for Protandric Simultaneous Hermaphroditism in the Caridean *Exhippolysmata Oplophoroides*. *J. Crustac. Biol.* 29, 34–41.

Braga, A. A., Nunes, E. T., López-Grecco, L. S., Camargo-Mathias, M. I., and Fransozo, V. (2016). Histological and histochemical features of the oogenesis in the simultaneous protandric hermaphrodite shrimp *Exhippolysmata oplophoroides* (Decapoda: Caridea). *Micron* 88, 60–67.

Burkenroad, M. D. (1947). Reproductive Activities of Decapod Crustacea. *Am. Soc. Nat.* 81, 392–398.

Camargo, T. R., Rossi, N., Castilho, A. L., Costa, R. C., Mantelatto, F. L., and Zara, F. J. (2017). Sperm ultrastructure of shrimps from the family Penaeidae (Crustacea: Dendrobranchiata) in a phylogenetic context. *Arthropod Struct Dev.* 46(4),588-600.

- Chak, S. T. C. (2016). Reproductive Altruism, Social Diversity And Host Association In
Sponge-Dwelling Snapping Shrimps, *Synalpheus*. *W.M Scholarworks* 1-235.
- Chak, S. T. C., Barden, P., and Baeza, J. A. (2020). The complete mitochondrial genome
of the eusocial sponge-dwelling snapping shrimp *Synalpheus microneptunus*. *Sci.*
Rep. 10, 1–11.
- Chak, S. T. C., Duffy, J. E., and Rubenstein, D. R. (2015a). Reproductive skew drives
patterns of sexual dimorphism in sponge-dwelling snapping shrimps. *Proceedings.*
Biol. Sci. 282, 20150342.
- Chak, S. T. C., Rubenstein, D. R., and Duffy, J. E. (2015b). Social Control of
Reproduction and Breeding Monopolization in the Eusocial Snapping Shrimp
Synalpheus elizabethae. *Am. Nat.* 186, 000–000.
- Chow, S. (1989). Homologous functional structure and origin of the spermatophores in
six Palaemonid shrimps (Decapoda, Caridea). *Crustaceana* 57, 247–252.
- Chow, S., Ogasawara, Y., and Taki, Y. (1982). Male Reproductive system and
fertilization of the Palaemonid shrimp *Macrobrachium rosenbergii*. *Bull. Japanese*
Soc. Sci. Fish. 48, 177–183.
- Chow, S., Ogasawara, Y., and Taki, Y. (1989). Homologous Functional Structure and
Origin of the Spermatophores in Six Palaemonid Shrimps (Decapoda, Caridea).
Crustaceana 57, 247–252.
- Cobos, V., Díaz, V., Raso, G., Enrique, J., and Manjón-Cabeza, M.E., (2005). Insights
on the female reproductive system in *Hippolyte inermis* (Decapoda, Caridea): is this
species really hermaphroditic? *Invertebr. Biol.* 124, 310-320.
- Cobos, V., Díaz, V., Enrique, J., Raso, G., and Manjón-Cabeza, M. E. (2011). The male
reproductive system of *Hippolyte inermis* Leach 1815 (Decapoda, Caridea). *Helgol.*
Mar. Res. 65, 17–24.
- Da Silva, G. M. F., Pantoja Ferreira, M. A., Von Ledebur, E. I. C. F., and Da Rocha, R.
M. (2009). Gonadal structure analysis of *Macrobrachium amazonicum* (Heller,
1862) from a wild population: a new insight into the morphotype characterization.
Aquac. Res. 40, 798–803.
- Dardeau, M. . R. (1984). *Synalpheus* shrimps (Crustacea: Decapoda: Alpheidae). I. The
Gambarelloides group, with a description of a new species. *Mem. Hourglass Cruises*

- 672 7, 1–125.
- 673 De Grave, S., and Fransen, C. H. J. M. (2011). *Carideorum Catalogus : The Recent*
674 *Species of the Dendrobranchiate, Stenopodidean, Procarididean, and Caridean*
675 *Shrimps (Crustacea : Decapoda)*. *Zoologische Medelingen Leiden* 85(9): 195–589
- 676 Demestre, M., Cortadellas, N., and Durfort, M. (1997). Ultrastructure of the sperm of the
677 deep-sea decapod *Aristeus antennatus*. *J. Morphol.* 234, 79–87.
- 678 Didderen, K., Fransen, C. H., De Voogd, N. J. (2006). Observations on sponge-dwelling
679 colonies of *Synalpheus* (Decapoda, Alpheidae) of Sulawesi, Indonesia.
680 *Crustaceana*. 79(8): 961-975.
- 681 Duffy, J. E., and Macdonald, K. S. (1999). Colony structure of the social snapping shrimp
682 *Synalpheus filidigitus* in Belize. *J. Crustac. Biol.* 19, 283–292.
- 683 Espinoza-Fuenzalida, N. L., Thiel, M., Dupre, E., and Baeza, A. J. (2008). Is Hippolyte
684 williamsi gonochoric or hermaphroditic? A multi-approach study and a review of
685 sexual systems in *Hippolyte* shrimps. *Mar Biol* 155, 623–635.
- 686 Felder, D. L. (1982). Reproduction of the snapping shrimps *Synalpheus frtizmuelleri* and
687 *S. apioceros* (Crustacea: Decapoda: Alpheidae) on a sublitoral reef off Texas. *J.*
688 *Crustac. Biol.* 2, 535–543.
- 689 Felgenhauer, B. E., and Abele, L. G. (1991). Morphological diversity of decapod
690 spermatozoa. In: Bauer RT, Martin JW, editors. *Crustacean sexual biology*. New
691 York (NY): Columbia University Press p. 322–341.
- 692 Gregati, R.A., Fransozo, V., L_opez-Greco, L.S., Negreiros-Fransozo, M.L., and Bauer,
693 R.T., (2014). Functional morphology of the reproductive system and sperm transfer
694 in *Stenopus hispidus* (Crustacea: Decapoda: Stenopodidea), and their relation to the
695 mating system. *Invertebr. Biol.* 133, 381-393.
- 696 Hermoso-Salazar, M., Wicksten, M., and Morrone, J. J. (2008). Phylogenetic analysis of
697 the *Paulsoni* species group (Decapoda: Alpheidae) from the American Pacific, with
698 implications for the phylogenetic classification of the genus *Synalpheus*. *Zootaxa*,
699 19–30.
- 700 Holdich, D. M. (2002). “Reproductive system,” in *Biology of Freshwater Crayfish*
701 (United Kingdom: Blackwell Science), 101–107.

- Hobbs, H. H., Harvey, M. C., and Hobbs, H. H., (2007). A comparative study of functional morphology of the male reproductive systems in the Astacidea with emphasis on the freshwater crayfishes (Crustacea: Decapoda). Washington: Smithsonian Institution Scholarly Press.
- Hultgren, K. M., and Duffy, J. E. (2011). Multi-Locus Phylogeny of Sponge-Dwelling Snapping Shrimp (Caridea: Alpheidae: *Synalpheus*) Supports Morphology-Based Species Concepts. *J. Crustac. Biol.* 31, 352–360.
- Hultgren, K. M., Hurt, C., and Anker, A. (2014). Phylogenetic relationships within the snapping shrimp genus *Synalpheus* (Decapoda: Alpheidae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 77, 116–125.
- Junqueira, L. C. U., and Junqueira, L. M. M. S. (1983). *Técnicas Básicas de Citologia e Histologia*. 1^ost. São Paulo: Santos Press.
- Koehler, L. D. (1979). A unique case of cytodifferentiation: Spermiogenesis of the Prawn, *Palaemonetes paludosus*. *J. Ultrastructure Res.* 169, 109–120.
- Levi, D., and Vacchi, M. (1988). Macroscopic scale for simple and rapid determination of sexual maturity in *Aristaeomorpha foliacea* (Risso, 1826) (Decapoda: Penaeiodea). *J. Crust. Biol.* 8: 532–538.
- Lynn, J. W., and Clark, W. H. (1983). The Fine Structure of the Mature Sperm of the Freshwater Prawn, *Macrobrachium rosenbergii*. *Biol. Bull.* 164, 459–470.
- Manjón-cabeza, M. E., Cobos, V., Enrique, J., and Raso, G. (2011). The reproductive system of *Hippolyte niezabitowskii* (Decapoda, Caridea). 114, 140–149.
- Manjón-Cabeza, M. E., Cobos, V., Enrique, J., and Raso, G. (2011). The reproductive system of *Hippolyte niezabitowskii* (Decapoda, Caridea). *Zoology* 114, 140–149.
- Mello, M. S. L., and Vidal, B. C. (1980). *Práticas de Biologia Celular*. São Paulo: Edgar Blücher - FUNCAMP.
- Nagao, J., and Munehara, H. (2003). Annual cycle of testicular maturation in the helmet crab *Telmessus cheiragonus*. *Fish. Res.* 69(6), 1200–1208.
- Nunes, E. T., Braga, A. A., dos Santos, D. C., and Camargo-Mathias, M. I. (2010). Cytodifferentiation during the spermatogenesis of the hermaphrodite caridea *Exhippolysmata oplophoroides*. *Micron* 41, 585–591.

- 732 Papathanassiou, E., and King, P. E. (1984). Ultrastructural Studies on Gametogenesis of
733 the Prawn *Palaemon serratus* (Pennant). I. Oogenesis. *Acta Zool.* 65, 17–31.
- 734 Paschoal, L. R. P., and Zara, F. J. (2019). The androgenic gland in male morphotypes of
735 the Amazon River prawn *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862). *General and*
736 *comparative endocrinology* 275, 6–14.
- 737 Paschoal, L.R.P., and Zara, F.J., (2020). Size at onset of sexual maturity in
738 *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) phenotypes: an integrative approach.
739 *An. Acad. Bras. Cienc.* 92, 1-19.
- 740 Pearse, A. G. E. (1985). *Histochemistry: Theoretical and Applied*. Edinburgh: Churchill
741 Livingstone.
- 742 Poljaroen, J., Vanichviriyakit, R., Tinikul, Y., Phoungpetchara, I., Linthong, V.,
743 Weerachatanukul, W., *et al.* (2010). Spermatogenesis and distinctive mature sperm
744 in the giant freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii* (De Man, 1879). *Zool.*
745 *Anz.* 249, 81–94.
- 746 Quintero, M.E.S., and Gracia, A. (1998). Stages of gonadal development in the spotted
747 pink shrimp *Penaeus brasiliensis*. *J. Crust. Biol.* 18: 680–685.
- 748 Rebolledo, A., Wehrtmann, I., Felder, D., and Mantelatto, F. (2014). Embryo production
749 in the sponge-dwelling snapping shrimp *Synalpheus apioceros* (Decapoda,
750 Alpheidae) from Bocas del Toro, Panama. *Zookeys* 457, 227–238.
- 751 Ríos, R., and Duffy, E. (2007). A review of the sponge-dwelling snapping shrimp from
752 Carrie Bow Cay, Belize, with description of *Zuzalpheus*, new genus, and six new
753 species (Crustacea: Decapoda: Alpheidae). *Zootaxa* 1602, 1–89.
- 754 Ruiz, T. F. R., Vidal, M. R., Gardinal, M.V.B., Ribeiro, K., Vicentini, C. A.,
755 Fransceschini Vicentini, I. B. (2020). Morphology of the male reproductive system
756 of freshwater prawn *Macrobrachium carcinus* (Decapoda, Caridea): Functional and
757 comparative aspects. *J. Morphol.* 281(4-5), 476-490.
- 758 Sainte-Marie, B. (2007). “Sperm Demand and allocation in Decapod Crustaceans,” in
759 *Evolutionary Ecology of social and sexual system* (Oxford Univ. Press, New York),
760 191–210.
- 761 Scelzo, M. A., and Medina, A. (2004). A dendrobranchiate, *Peisos petrunkevitchi*
762 (Decapoda, Sergestidae), with reptant-like sperm: A spermiocladistic assessment.

Acta Zool. 85, 81–89.

Subramoniam, T. (1995). Light and electron microscopic studies on the seminal secretions and the vas deferens of the penaeiodean shrimp, *Sicyonia ingentis*. *J. Biosci* 20, 691–706.

Tomas, A. L., Garcia Bento, M. A., Mutti, L. D., Zara, F. J., and López Greco, L. S. (2019). New insights in the male anatomy, spermatophore formation, and sperm structure in Atyidae: The red cherry shrimp *Neocaridina davidi*. *Invertebr. Biol.*

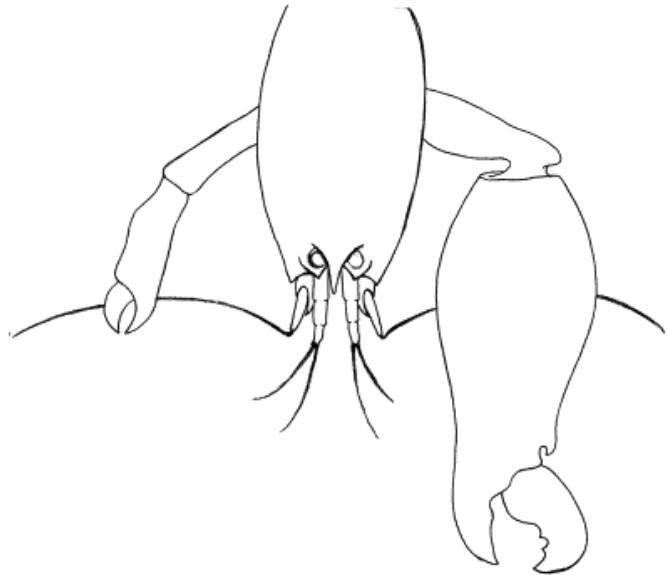
Tóth, E., and Bauer, R. T. (2007). Gonopore sexing technique allows determination of sex ratios and helper composition in eusocial shrimps. *Mar. Biol.* 151, 1875–1886.

Tóth, E., and Bauer, R. T. (2008). *Synalpheus paraneptunus* (crustacea: Decapoda: caridea) populations with intersex gonopores: A sexual enigma among sponge-dwelling snapping shrimps. *Invertebr. Reprod. Dev.* 51, 49–59.

Tsang, L. M., Ma, K. Y., Ahyong, S. T., Chan, T. Y., and Chu, K. H. (2008). Phylogeny of Decapoda using two nuclear protein-coding genes: Origin and evolution of the Reptantia. *Mol. Phylogenetics Evol.* 48(1), 359–368.

Valenti, W. C. (1985). Cultivo de camarões de água-doce. Editora Nobel, São Paulo. 82 pp.

Vandenspiegel, D., Eeckhaut, I., and Jangoux, M. (1998). Host selection by *Synalpheus stimpsoni* (De Man), an ectosymbiotic shrimp of comatulid crinoids, inferred by a field survey and laboratory experiments. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 225, 185–196.



Capítulo 02

Pleopods and Gonopore as morphology tools to assess the sexual dimorphism in *Synalpheus* shrimps

Abstract

The definition of sexual dimorphism is the external morphological differences between sexes. In caridean shrimps, those characteristics are most found in appendix masculina and gonopores opening positions. *Synalpheus* shrimps are an exception to Infraorder Caridea and cannot be sexing by classical morphologies. The present study aims to describe alternatives tools to prove if there is sexual dimorphism in *Synalpheus* spp.. We described reproductive features of non-gambarelloides shrimps *Synalpheus apioceros* and *S. fritzmuelleri* applying: classical and geometric morphometrics tools to compare carapace vs second pleura length and 1st pleura/1st major chela morphologies, respectively; Scanning Electron Microscopy to morphological description of gonopores; and Light Microscopy to describe pleopods and appendix interna. Integrative methods turned possible to evaluate and to propose some new sexual discrimination strategy. Morphologic differences are present at: the pattern of first pleura's posterior projection in males with acute angle and rounded in females and ovigerous female, more robust first chela in males, pleopods with distinct setae in females, and appendix interna position in a more apical portion of females' pleopod than the males' midpoint position. Gonopores have different morphology with much simplest pore formation in males and complex opening-close formation in females. Classical morphometry indicates positive allometry in growing second pleura and carapace length in females. We were able to provide evident sexual dimorphism in *Synalpheus* shrimps, even lacking the masculina appendix and sometimes lacking appendix interna. It also proposed that females invest much more energy in body change to a successful reproduction and breeding process.

Keywords: caridean shrimps, geometric morphometrics, mating behavior, reproductive features.

in determined area, or event treats with certain biological studies looking for sure the sexes of animals.

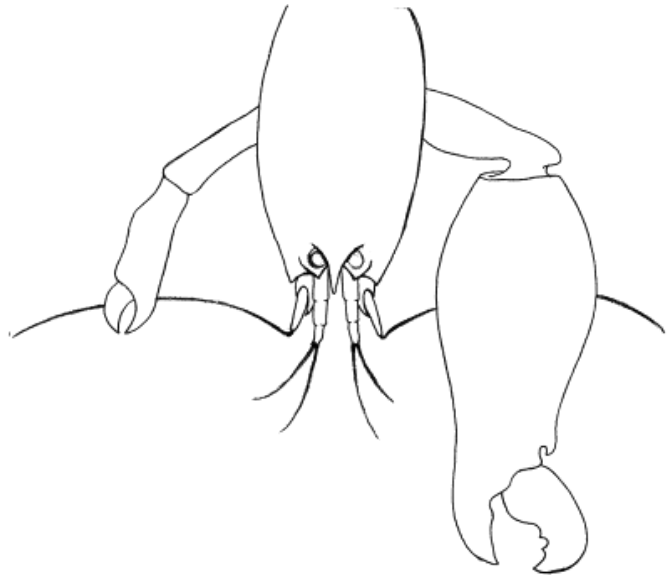
Synalpheus non-gambarelloid groups seem do not present intersex or hermaphroditism conditions. Still, it is an exceptionally poorly known and understood group that needs much attention and deserves the effort to understand and compare biology with gambarelloides congeneres. This first morphological and explained sexual patterns might turn more straightforward future works and make more evident the entire natural history of this remarkable genera.

References

- Anker, A.; Pachelle, P.P.G.; De Grave, S. and Hultgren, K.M. 2012. *Taxonomic and biological notes on some Atlantic species of the snapping shrimp genus Synalpheus Spence Bate, 1888 (Decapoda, Alpheidae)*. Zootaxa 3598.
- Baeza, J.A. 2018. Sexual System in Shrimps (Infraorder Caridea Dana, 1852), with special reference to the historical origin and adaptative value of protandric simultaneous hermaphroditism. p. 269–310, *Transitions Between Sexual Systems*.
- Banner, D.M. and Banner, A.H. 1975. The alpheid shrimp of Australia. Part 2: The Genus *Synalpheus*. *Records of the Australian Museum*, 29: 267–389, doi:10.3853/j.0067-1975.34.1982.435.
- Bauer, R.T. 2004. Remarkable Shrimps: Adaptations and natual history of the carideans. Norman, University of Oklahoma Press, 316p
- Bildstein, K.L.; McDowell, S.G. and Brisbin, I.L. 1989. Consequences of sexual dimorphism in sand fiddler crabs, *Uca pugilator*: differential vulnerability to avian predation. *Animal Behaviour*, 37: 133–139, doi:10.1016/0003-3472(89)90014-6.
- Cardoso, I. and Young, P. 2005. Deep-sea Oplophoridae (Crustacea Caridea) from the

- southwestern Brazil. *Zootaxa*, 1031: 1–76.
- Chace, F.A. 1986. The Caridean Shrimps (Crustacea: Decapoda) of the Albatross Philippine Expedition, 1907-1910, Part 4: Families Oplophoridae and Nematocarinidae. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 1907–1910.
- Chak, S.T.C.; Duffy, J.E. and Rubenstein, D.R. 2015. Reproductive skew drives patterns of sexual dimorphism in sponge-dwelling snapping shrimps. *Proceedings. Biological sciences*, 282: 20150342, doi:10.1098/rspb.2015.0342.
- Chak, S.T.C.; Rubenstein, D.R. and Duffy, J.E. 2015. Social Control of Reproduction and Breeding Monopolization in the Eusocial Snapping Shrimp *Synalpheus elizabethae*. *The American Naturalist*, 186: 000–000, doi:10.1086/683132.
- Coutière, H. 1909. The american species of snapping shrimps of the genus *Synalpheus*. *Proceedings of the United States National Museum*, 36: 1–93.
- Dardeau, M.R. 1986. Redescription of *Synalpheus scaphoceris* Coutiere, 1910 (Decapoda: Alpheidae) with new records from the Gulf of Mexico. *Journal of Crustacean Biology*, 6: 491–496, doi:10.2307/1548188.
- Duffy, J.E. 1996. *Synalpheus Regalis*, New Species , a Sponge- Dwelling Shrimp From the Belize Barrier Reef , With Comments on Host Specificity in *Synalpheus*. *Journal of Crustacean Biology*, 16: 564–573, doi:10.2307/1548748.
- Hermoso-Salazar, M. and Hendrickx, M.E. 2005. Two New Species of *Synalpheus* Bate, 1888 (Decapoda , Caridea , Alpheidae) from the SE Gulf of California , Mexico. *Crustaceana*, 78: 1099–1116.
- Holthuis, L.B. 1952. A general revision of the Palaemonidae (Crustacea Decapoda Natantia) of the Americas . I I. The Subfamily Palaemoninae. *Allan Hancock Foundation Occasional Papers*, 11: 1–335.
- Martínez, R.M. and Dupré, E. 2010. Morfología comparada de los pleópodos del macho

- de *Rhynchocinetes typus* (Caridea: Rhynchocinetidae). *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 45: 187–194.
- Melo, M.S. and Masunari, S. 2017. Sexual dimorphism in the carapace shape and length of the freshwater palaemonid shrimp *Macrobrachium potiuna* (Müller, 1880) (Decapoda: Caridea: Palaemonidae): Geometric and traditional morphometric approaches. *Animal Biology*, 67: 93–103, doi:10.1163/15707563-00002522.
- Moraes, I.R.R.; Almeida, A.O.; Cobo, V.J.; Alves, D.F.R.; Davanzo, T.M. and Castilho, A.L. 2021. Biodiversity of caridean shrimps on rocky bottoms of two preserved islands on the southeastern Brazilian coast. *Marine Biology Research*, 16: 616–631, doi:10.1080/17451000.2020.1864830.
- Ríos, R. and Duffy, E. 2007. A review of the sponge-dwelling snapping shrimp from Carrie Bow Cay, Belize, with description of *Zuzalpheus*, new genus, and six new species (Crustacea: Decapoda: Alpheidae). *Zootaxa*, 1602: 1–89.
- Ríos, R. and Duffy, J.E. 1999. Description of *Synalpheus williamsi*, a new species of sponge-dwelling shrimp (Crustacea: Decapoda: Alpheidae), with remarks on its first larval stage. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 112: 541–552.
- Salazar, M.H.; Wicksten, M. and Morrone, J.J. 2005. Redescriptions and taxonomic notes on species of the *Synalpheus townsendi* Couti??re, 1909 complex (Decapoda: Caridea: Alpheidae). *Zootaxa*, 1: 1–26, doi:10.11646/zootaxa.1027.1.1.
- Tóth, E. and Bauer, R.T. 2007. Gonopore sexing technique allows determination of sex ratios and helper composition in eusocial shrimps. *Marine Biology*, 151: 1875–1886, doi:10.1007/s00227-007-0618-z.
- Tóth, E. and Bauer, R.T. 2008. *Synalpheus paranephtunus* (crustacea: decapoda: caridea) populations with intersex gonopores: A sexual enigma among sponge-dwelling snapping shrimps. *Invertebrate Reproduction and Development*, 51: 49–59, doi:10.1080/07924259.2008.9652255.



Capítulo 03

Sexual dimorphism and relative growth of the snapping shrimp *Synalpheus fritzmuelleri*: classical and geometric morphometric perspectives

Abstract

The caridean shrimps *Synalpheus fritzmuelleri* is widely distributed into the Atlantic Ocean. It lives associated with invertebrate animals as sponges and corals or as free-living in consolidated substrates. The species evidence poorly kind of sexual dimorphism on secondary sexual characteristics, like other *Synalpheus* spp.. The use of the analyzes of the first pleura and Cheliped morphology to evidence this sexual dimorphism can be a useful strategy since those structures were never been statistically explored before. Here we used geometric and classical morphometry analyses to answer if there are evidences of sexual dimorphism of the first pleura and the cheliped morphology. For the geometric morphometry, we used the first major cheliped with 5 landmarks and 15 semilandmarks, the second pleura with 2 landmarks and 19 semilandmarks, and the second pleura with 2 landmarks and 20 semilandmarks. Classical morphometry was based on carapace length, major cheliped propodus length and width, minor cheliped propodus length and width, and second pleura length. The shape of the first pleura was statistically different into demographic classes with the male-form showing a pointed hooked. The first major cheliped was not evident in morphology to separate sexes. The relative growth of the structures shows that the first major cheliped seems to reach a bigger size, in bigger animals as ovigerous females, but when comparing specimens overlapping the carapace length size, we can observe that males tend to present both larger cheliped in width and length perspectives. So, despite not being evident in morphology, males may use this structure to fight or protect females and territories. We were able to determine sexual dimorphism based on morphology and relative growth of the first pleura and first major cheliped (less evident) for *S. fritzmuelleri* and it can be considered as the first statistical register of those structures on literature. It can be used as tool to apply in other *Synalpheus* shrimps turning much easier future works with this group since the difficult to determine the sex of the specimens nowadays

Keywords: Caridean Morphology, Cheliped, Landmarks, Second Pleura.

Also, *S. frizmuelleri* represents an example of behavior and physiological patterns reflected on morphological features, since pair-bond animals tend to present growth patterns in the same way as seen in our results. Those morphological characteristics studied here will be usefull in future works with this and other *Synalpheus* species, being confident in the application of the “non-usual” secondary sexual appendages morphology.

References

- Almeida, A.C.; Hiyodo, C.M.; Cobo, V.J.; Bertini, G.; Fransozo, V. and Teixeira, G.M. 2013. Relative growth, sexual maturity, and breeding season of three species of the genus *Persephona* (Decapoda: Brachyura: Leucosiidae): A comparative study. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 93: 1581–1591, doi:10.1017/S002531541200197X.
- Alves, D.F.R.; Barros-Alves, S.D.P.; Almeida, A.C.; Cobo, V.J. and Bauer, R.T. 2021. Mating system of the snapping shrimp *Synalpheus brevicarpus* (Caridea, alpheididae) inhabiting sponges dysidea sp. (demospongiae). *Biological Bulletin*, 240: 132–143, doi:10.1086/713005.
- Anker, A.; Pachelle, P.P.G.; De Grave, S. and Hultgren, K.M. 2012. *Taxonomic and biological notes on some Atlantic species of the snapping shrimp genus Synalpheus Spence Bate, 1888 (Decapoda, Alpheididae)*. *Zootaxa* 96: 3598.
- Anker, A.; Tavares, M. and Mendonça, J.B. 2016. Alpheid shrimps (Decapoda: Caridea) of the Trindade & Martin Vaz Archipelago, off Brazil, with new records, description of a new species of *Synalpheus* and remarks on zoogeographical patterns in the oceanic islands of the tropical southern Atlantic. *Zootaxa*, 4138: 1–58, doi:10.11646/zootaxa.4138.1.1.
- Banner, D.M. and Banner, A.H. 1975. The alpheid shrimp of Australia. Part 2: The

Genus *Synalpheus*. *Records of the Australian Museum*, 29: 267–389,
doi:10.3853/j.0067-1975.34.1982.435.

Bauer, R.T. 2004. Remarkable Shrimps: Adaptations and natural history of the
carideans. Norman, University of Oklahoma Press, 316p.

Bissaro, F.G.; Gomes-Jr, J.L. and Ana Paula Madeira di Beneditto. 2013. Morphometric
variation in the shape of the cephalothorax of shrimp *Xiphopenaeus kroyeri* on the
east coast of Brazil. *Journal of the marina biological association of the United
Kingdom*, 93: 683–691, doi:10.1017/S0025315412000409.

Bookstein, F.L. 1991. *Morphometric tools for landmark data*. Cambridge, Cambridge
University Press. 200p.

De Camargo, willian R.F.; De Camargo, N.F.; Corrêa, D. do C.V.; De Camargo, A.J.A.
and Diniz, I.R. 2015. Sexual dimorphism and allometric effects associated with the
wing shape of seven moth Species of Sphingidae (Lepidoptera: Bombycoidea).
Journal of Insect Science, 15: 1–9, doi:10.1093/jisesa/iev083.

Chak, S.T.C.; Duffy, J.E. and Rubenstein, D.R. 2015. Reproductive skew drives
patterns of sexual dimorphism in sponge-dwelling snapping shrimps. *Proceedings.
Biological Sciences*, 282: 20150342, doi:10.1098/rspb.2015.0342.

Christoffersen, M.L. 1982. Distribution of warm water alphaeoid shrimp (Crustacea,
Caridea) on the continental shelf of eastern South America between 23 and 35
degree lat. South. *Boletim do Instituto Oceanografico*, 31: 93–112.

Costa-Souza, A.C.; de Souza, J.R.B. and Almeida, A.O. 2019. Growth, Sexual
Maturity, and Dimorphism in Six Species of Snapping Shrimps of the Genus
Alpheus (Decapoda: Alpheidae). *Thalassas*, 35: 451–464, doi:10.1007/s41208-
019-00146-2.

Coutière, H. 1909. The American species of snapping shrimps of the genus *Synalpheus*.

- 540 *Proceedings of the United States National Museum*, 36: 1–93.
- 541 Dardeau, M. R. 1984. *Synalpheus* shrimps (Crustacea: Decapoda: Alpheidae). I. The
- 542 Gambarelloides group, with a description of a new species. *Memoirs of the*
- 543 Hourglass Cruises 2, pp. 1–125, 1984.
- 544 Duffy, J.E. 1996. *Synalpheus Regalis*, New Species , a Sponge- Dwelling Shrimp From
- 545 the Belize Barrier Reef , With Comments on Host Specificity in *Synalpheus*.
- 546 *Journal of Crustacean Biology*, 16: 564–573, doi:10.2307/1548748.
- 547 Felder, D.L. 1982. Reproduction of the snapping shrimps *Synalpheus fritzmuelleri* and
- 548 *S. apioceros* (Crustacea: Decapoda: Alpheidae) on a sublittoral reef off Texas.
- 549 *Journal of Crustacean Biology*, 2: 535–543.
- 550 Goldberg, W.M. 1971. A Note on the Feeding Behavior of the Snapping Shrimp
- 551 *Synalpheus fritzmuelleri* Coutière (Decapoda, Alpheidae), 21: 318–320.
- 552 Gunz, P. and Mitteroecker, P. 2013. Semilandmarks: A method for quantifying curves
- 553 and surfaces. *Hystrix*, 24, doi:10.4404/hystrix-24.1-6292.
- 554 Hammer, Ø.; Harper, D.A.T. and Paul D. Ryan. 2001. Past: Paleontological statistics
- 555 software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4:
- 556 1–9.
- 557 Hartnoll, R.G. 1978. The Determination of Relative Growth in Crustacea. *Crustaceana*,
- 558 34: 281–293.
- 559 Hartnoll, R.G. 2001. Growth in Crustacea - Twenty years on. *Hydrobiologia*, 449: 111–
- 560 122, doi:10.1023/A:1017597104367.
- 561 Hughes, M.; Williamson, T.; Hollowell, K. and Vickery, R. 2014. Sex and Weapons:
- 562 Contrasting Sexual Dimorphisms in Weaponry and Aggression in Snapping
- 563 Shrimp. *Ethology*, 120: 982–994, doi:10.1111/eth.12270.
- 564 Jormalainen, V. 1998. Precopulatory mate guarding in crustaceans: male competitive

strategy and intersexual conflict. *The Quarterly Review of Biology*, 51: 3–47.

Mariappan, P.; Balasundaram, C. and Schmitz, B. 2000. Decapod crustacean chelipeds: an overview. *Journal of Biosciences*, 25: 301–313.

Melo, M.S. and Masunari, S. 2017. Sexual dimorphism in the carapace shape and length of the freshwater palaemonid shrimp *Macrobrachium potiuna* (Müller, 1880) (Decapoda: Caridea: Palaemonidae): Geometric and traditional morphometric approaches. *Animal Biology*, 67: 93–103, doi:10.1163/15707563-00002522.

Pescinelli, R.A.; Almeida, A.O. and Costa, R.C. 2018. Population structure, relative growth, and morphological sexual maturity of the snapping shrimp *Alpheus brasileiro* Anker, 2012 (Caridea: Alpheidae) from the south-eastern coast of Brazil. *Marine Biology Research*, 14: 610–620, doi:10.1080/17451000.2018.1472383.

Pescinelli, R.A.; Miazaki, Izandra F. and Costa, R.C. 2020. Growth, age at sexual maturity, longevity, and natural mortality of. *Nauplius*, in press: 1–10, doi:10.1590/2358.

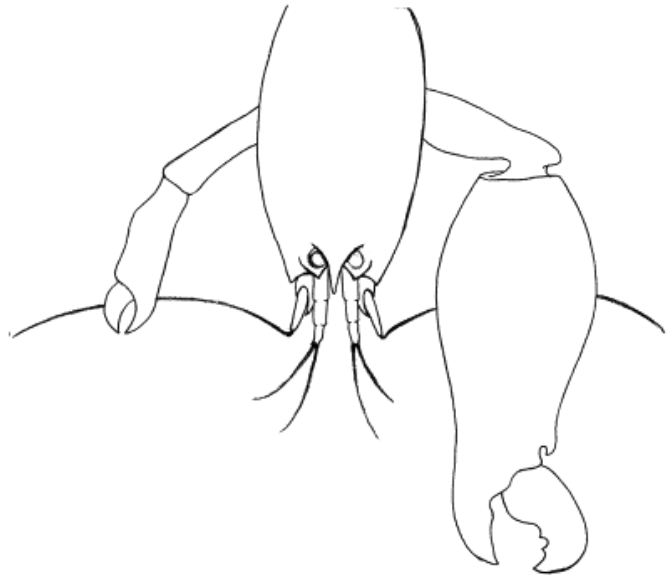
R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Ríos, R. and Duffy, E. 2007. A review of the sponge-dwelling snapping shrimp from Carrie Bow Cay, Belize, with description of *Zuzalpheus*, new genus, and six new species (Crustacea: Decapoda: Alpheidae). *Zootaxa*, 1602: 1–89.

Ríos, R., and Duffy, J.E. 1999. Description of *Synalpheus williamsi*, a new species of sponge-dwelling shrimp (Crustacea: Decapoda: Alpheidae), with remarks on its first larval stage. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 112: 541–552.

- Rohlf, F.J. 2004a. *TpsRelw*, relative warps analysis, version 1.54. New York, Department of Ecology and Evolution.
- Rohlf, F.J. 2004b. *TpsUtil*, file utility program, version 1.6. New York, Department of Ecology and Evolution.
- Rohlf, F.J. 2005. *TpsDig*, digitize landmarks and outlines, version 2.22. New York, Department of Ecology and Evolution.
- Rohlf, F.J. and Marcus, L.F. 1992. A revolution in Morphometrics. *Trends in Ecology and Evolution*, 8: 129–132, doi:10.2307/20047487.
- Salazar, M.H.; Wicksten, M. and Morrone, J.J. 2005. Redescriptions and taxonomic notes on species of the *Synalpheus townsendi* Coutière, 1909 complex (Decapoda: Caridea: Alpheidae). *Zootaxa*, 1: 1–26, doi:10.11646/zootaxa.1027.1.1.
- Sganga, D.E.; Piana, L.R.F. and Greco, L.S.L. 2016. Sexual dimorphism in a freshwater atyid shrimp (Decapoda: Caridea) with direct development: A geometric morphometrics approach. *Zootaxa*, 4196: 120–128, doi:10.11646/zootaxa.4196.1.7.
- Silveira Simão, D.; Pérez Gil, J.L. and Abelló, P. 2017. Sexual dimorphism and associated population characteristics in the benthopelagic shrimp *Pasiphaea sivado* (Crustacea: Caridea: Pasiphaeidae). *Scientia Marina*, 81: 57, doi:10.3989/scimar.04378.20a.
- Soledade, G.O.; Fonseca, M.S. and Almeida, A.O. 2015. Shallow-water stenopodidean and caridean shrimps from Abrolhos Archipelago, Brazil: new records and updated checklist. *Zootaxa*, 3905: 052–068, doi:10.11646/zootaxa.3905.1.3.
- Thiel, M. and Baeza, J.A. 2001. Factors affecting the social behavior of crustaceans living symbiotically with other marine invertebrates: A modeling approach. *Symbiosis*, 30: 163–190.

- Torres, M.V.; Giri, F. and Collins, P.A. 2014. Geometric morphometric analysis of the freshwater prawn *Macrobrachium borelli* (Decapoda: Palaemonidae) at a microgeographical scale in a floodplain system. *Ecological Research*, 29: 959–968, doi:10.1007/s11284-014-1184-8.
- Tóth, E. and Bauer, R.T. 2007. Gonopore sexing technique allows determination of sex ratios and helper composition in eusocial shrimps. *Marine Biology*, 151: 1875–1886, doi:10.1007/s00227-007-0618-z.
- Tóth, E. and Bauer, R.T. 2008. *Synalpheus paranephtunus* (Crustacea: Decapoda: caridea) populations with intersex gonopores: A sexual enigma among sponge-dwelling snapping shrimps. *Invertebrate Reproduction and Development*, 51: 49–59, doi:10.1080/07924259.2008.9652255.
- Warton, D.I.; Duursma, R.A.; Falster, D.S. and Taskinen, S. 2012. smatr 3- an R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods in Ecology and Evolution*, 3: 257–259, doi:10.1111/j.2041-210X.2011.00153.x.
- Warton, D.I.; Wright, I.J.; Falster, D.S. and Westoby, M. 2006. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 81: 259–291, doi:10.1017/S1464793106007007.
- Williams, A.B. 1984. *Shrimps, lobsters, and crabs of the Atlantic Coast of the Eastern United States, Maine to Florida*. Smithsonian.



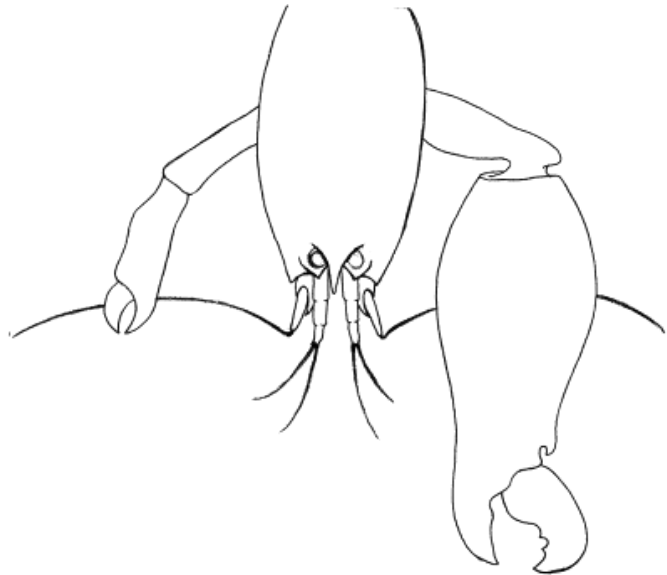
Capítulo 04

Patterns of genome size variation in caridean shrimps: a new data for nongambarelloides *Synalpheus* genus

Abstract

Genome size (GS) or DNA nuclear content is considered a useful index for making inferences about evolutionary models and life history in animals, including taxonomic, biogeographical, and ecological scenarios. However, patterns of GS variation and their causes in crustaceans are still poorly understood. This study aimed to describe the GS of five Neotropical *Synalpheus* nongambarelloides shrimps (*S. apioceros*, *S. minus*, *S. brevicarpus*, *S. fritzmueller*, and *S. scaphoceris*) and compare the C-values of all Caridea Infraorder in terms of geography and phylogenetics. All animals were sampled in the coast of São Paulo State, Brazil and GS was assessed by flow cytometry analysis (FCA). The C-values ranged from 7.89 pg in *S. apioceros* to 12.24 pg in *S. scaphoceris*. Caridean shrimps had higher GS than other Decapoda crustaceans. The results reveal a tendency of obtaining larger genomes in species with direct development in *Synalpheus* shrimps. In addition, a tendency of positive biogeographical correlation with Caridea Infraorder was also observed. This study provides remarkable and new protocol for FCA, which led to the discovery of new information regarding GS of caridean shrimps, especially for Neotropical *Synalpheus*, which represents the second-largest but poorly studied group in the Caridea Infraorder.

Keywords: C-value, caridean shrimps, Decapoda, DNA content



Considerações finais

Conclusões e considerações para futuras pesquisas

Synalpheus não *gambarelloides* devem receber um esforço em estudos para além de revisões taxonômicas e terem descrições biológicas e ecológicas bem elucidadas para comparações com o grupo dos *Gambarelloides* e a posição evolutiva do gênero dentro de Caridea.

Sobre os aspectos reprodutivos, *Synalpheus* aparentam possuir uma formação prioritariamente simplista, podendo padronizar um caráter primitivo ao grupo quando comparado a outros gêneros e famílias da Infraordem Caridea. Apesar de a Infraordem como um todo ser um grupo bem heterogêneo em morfologias, comportamentos e formações dos aparelhos reprodutores, a ausência de glândulas acessórias, secreções e a morfologia tão distinta neste grupo fazem alusão a caracteres mais primitivos que outros.

O dimorfismo sexual das espécies gonocóricas foi comprovado com base nas morfologias das primeiras pleuras e pleópodos, sendo complementada pela posição dos apêndices internos que, comprovadamente surgem na posição apical do endópodo em fêmeas e fêmeas ovígeras, caracterizando não só o dimorfismo, como também mais uma estratégia acessória ao “breeding dress” para aprimorar a capacidade das fêmeas de incubar ovos.

Por fim, a associação entre os aspectos reprodutivos e biológicos e o padrão do “genome size” ainda permanecem inconclusivos, porém, com as comparações disponíveis na presente tese, pode-se propor que a evolução do tamanho do genoma em camarões carídeos (incluindo *Synalpheus*) seja fortemente relacionada ao padrão biogeográfico com tendência à distribuição polar apresentar os maiores conteúdos de DNA nuclear.

As perspectivas de estudo para o gênero podem ser reformuladas a partir dos presentes resultados, sendo as espécies comprovadamente diferenciadas entre os sexos, os padrões celulares de reprodução esclarecidos, e os primeiros aspectos comparativos do tamanho do genoma elucidados. Os próximos passos para completo entendimento evolutivo do gênero é a descrição de cada vez mais “c-values” para outras espécies de camarões carídeos e a evolução da ciência básica para descrição comportamental e biológica dos *Synalpheus* não gambarelloides, que poderão ser comparados aos presentes resultados e corroborar a hipótese do padrão primitivo do gênero.