

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”

Campus de Botucatu

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

Pós-Graduação em Ciências Biológicas - Zoologia

Tese de Doutorado

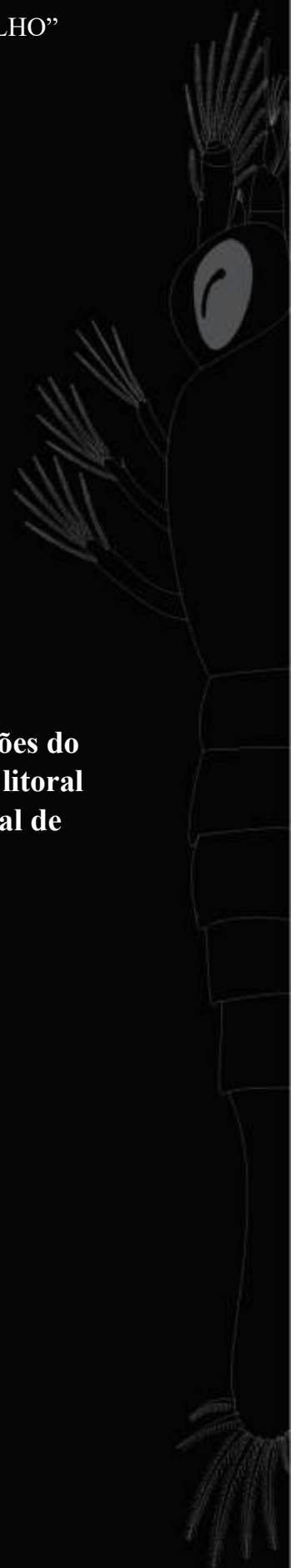
Descrição da morfologia do primeiro estágio larval dos camarões do gênero *Synalpheus* Spence Bate, 1888 (Caridea, Alpheidae) do litoral do estado de São Paulo, incluindo revisão da morfologia larval de *Synalpheus*

Rafael de Carvalho Santos

Orientador: Prof. Dr. Rogerio Caetano da Costa

Botucatu – SP

2022



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
Campus de Botucatu
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
Pós-Graduação em Ciências Biológicas – Zoologia

Descrição da morfologia do primeiro estágio larval dos camarões do gênero *Synalpheus* Spence Bate, 1888 (Caridea, Alpheidae) do litoral do estado de São Paulo, incluindo revisão da morfologia larval de *Synalpheus*

RAFAEL DE CARVALHO SANTOS

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas A/C Zoologia do Instituto de Biociências de Botucatu, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” – UNESP – *Campus* de Botucatu, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas – *Zoologia*.

Orientador: Prof. Dr. Rogerio Caetano da Costa

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

Santos, Rafael de Carvalho.

Descrição da morfologia do primeiro estágio larval dos camarões do gênero *Synalpheus* Spence Bate, 1888 (Caridea, Alpheidae) do litoral do estado de São Paulo, incluindo revisão da morfologia larval de *Synalpheus* / Rafael de Carvalho Santos. - Botucatu, 2022

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

Orientador: Rogerio Caetano da Costa

Capes: 20400004

1. Camarão. 2. Embriões -Desenvolvimento. 3. Morfologia. 4. Decapoda (Crustacea).

Palavras-chave: Camarão-estalo; Decapoda; Decapodito; Desenvolvimento pós-embrionário; Zoea I.

Dedico a todas as pessoas que se ausentaram de casa e de estar perto da família para alcançar um objetivo, mesmo com tantas adversidades.

Dedico a todas as pessoas que vieram de locais sem privilégios e ainda resistem diante de tanta dificuldade, mas também àquelas que por diversos motivos não puderam prosseguir.

Dedico a minha mãe, Marlene de Carvalho Santos e ao meu pai Jailton Melo Santos, e a minhas avós Rivadalva de Carvalho *in memoriam* e Gildete de Melo Santos e meus avôs João Alves de Carvalho e José Domingos dos Santos.

A Deus, e à Minha Fé.

Ao Prof. Dr. Rogerio Caetano da Costa, pela confiança de ter aceitado minha vinda ao LABCAM, depois de vários e-mails, mudanças de projetos e correria, conseguimos dar início a este projeto. Agradeço pela oportunidade, pela orientação ao longo desses anos e por termos chegado até aqui.

Ao Prof. Dr. Gustavo Luis Hirose, por ter acreditado em mim desde o início de minha carreira no comecinho da graduação, e não ter desistido, mesmo com tanto trabalho que dei. Obrigado pelas broncas, por ter me guiado, me incentivado a seguir e por hoje ser um grande amigo e companheiro de trabalho. Obrigado pela confiança.

Ao auxílio financeiro concedido por meio da bolsa de doutorado no âmbito do Convênio FAPESP/CAPES, processo nº 2018/00739-0, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP). Ao temático BIOTA FAPESP – INTERCRUSTA, processo nº 2018/13685-5 sob coordenação do Prof. Dr. Fernando L. Mantelatto juntamente com Prof. Dr. Fernando José Zara, Prof. Dr. Sérgio Bueno e Prof. Dr. Rogerio Caetano da Costa, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP).

À Pós-Graduação em Ciências Biológicas da UNESP de Botucatu e ao Departamento de Zoologia (IB Unesp-Botucatu).

Ao Departamento de Ciências Biológicas, Faculdade de Ciências da Unesp de Bauru do qual o Laboratório de Biologia de Camarões Marinhos e de Água Doce (LABCAM) está vinculado.

Ao Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo (IO USP), base de Ubatuba-SP e ao Centro de Biologia Marinha da Universidade de São Paulo (CEBIMar USP), São Sebastião-SP, por disponibilizar os laboratórios de pesquisa para triagem e cultivo do material amostrado.

Ao Ministério do Meio Ambiente, ao Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (MMA, IBAMA) e ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) Unidade Refúgio dos Alcatrazes, por conceder as licenças de coleta.

À equipe do ICMBio Alcatrazes, Silvia, Apoena, Edineia, Mayra e Kelen por me receber durante o voluntariado ligado à unidade, dando a oportunidade de trabalhar dentro de uma unidade de conservação, e por toda confiança depositada para realizar esse trabalho, além da amizade construída.

Ao Prof. Dr. Fernando L. Mantelatto (USP, Ribeirão Preto) por disponibilizar o depósito do material amostrado na Coleção de Crustáceos do Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia Ciências e Letras, USP – Ribeirão Preto, bem como de seu laboratório para que pudesse realizar as análises moleculares. E a M.Sc. Jeniffer Natalia Teles pelo auxílio na realização das análises moleculares e por toda ajuda e socorros que me deu sobre esse assunto.

Ao Dr. Régis Augusto Pescinelli e ao Dr. João Alberto Farinelli Pantaleão por todas as sugestões apontadas durante a defesa da qualificação. Também agradeço por todo ensinamento acerca do estudo de descrição larval. Obrigado por todas as conversas, dúvidas tiradas, parcerias, auxílio em campo, dicas e esclarecimentos.

À Profa. Dra. Maria Lúcia Negreiros-Fransozo, pelo pioneirismo no âmbito de descrições larvais de crustáceos, e por ter difundido essa linha de pesquisa. Pela inspiração que traz para mim que sigo trabalhando com larvas, e pelas sinceras palavras de apoio e conselhos dados sempre que nos encontramos.

A todos os marinheiros e mergulhadores que me ajudaram a chegar nas ilhas e locais de coleta, Daniel (Ubatuba), Juan (Caraguatatuba), Patrick e Marinho (Cananéia), Ederson e Felipe (Alcatrazes), Braga e Régis (Ilhabela). Sem vocês, suas experiências e parceria nada disso teria sido possível.

Ao amigo Manoel Moraes (Maneco) por diversas vezes disponibilizar sua casa no litoral, onde virou base de campo e laboratório, pelas travessias para as ilhas à nado e por sempre estar de bom humor quando nos recebia.

À minha família, indispensável para meu viver. Obrigado por terem suportado a distância que me submeti. A meus pais, Marlene e Jailton, por sempre terem me dado todo apoio, desde o primeiro momento em que decidi ser biólogo, vocês sempre estiveram ao meu lado, mesmo que longe. Obrigado por tudo que dedicaram a mim, fazendo o possível e o impossível. Aos meus irmãos, Rodrigo e Fátima, vocês foram base pra eu me tornar uma pessoa melhor e conseguir alcançar meus objetivos. E a toda minha família, avôs, avós, tios, tias, primos, primas, cunhadas e cunhados. Amo todos vocês.

À minha companheira Isadora, que eu tenho a sorte de estar ao meu lado. Obrigado por estar na minha vida, por me ouvir, por me aconselhar, por estar presente, pela paciência, por todo auxílio intelectual nesses anos acadêmicos, por sempre acreditar em mim, por ser essa pessoa maravilhosa. Com você essa caminhada se tornou mais serena. Te amo, tudo por nós.

A todos amigos que ganhei ao longo desses 4 anos. Aos meus parceiros de casa, a eterna Rep do Amor, minha segunda família, Caio, Abner, Bruno (Sushi), Victor e Góis. Vocês fizeram a convivência ser mais leve e divertida. Obrigado por me acolherem e por dividirem esse momento, família!

Aos meus parceiros de “caridão da massa”, Caio e Isabela. A nossa parceria vai mais que construir uma página de divulgação, a presença de vocês dois foi diferencial nessa trajetória. Todas as preocupações, alegrias, tristezas, conversas, viagens, coletas que dividimos só fortaleceram nossa amizade, que vou levar pra vida. Obrigado Caio por diariamente me aguentar, em casa e no laboratório. Obrigado Isa por ser minha dupla e por topa encarar tanta maluquice junto sem pensar duas vezes.

À Dra. Mariana Antunes (Magrela), minha mentora. Obrigado por colocar juízo em mim, pelas dicas maravilhosas, pelas broncas, viagens, trabalhos, ajustes em pranchas

e salada de frutas cedo, socorrer meus BOs de banca, e mais importante, por ser uma grande amiga.

Ao Dr. Alexandre Ribeiro (Dino), por toda ajuda que me deu, desde me socorrer em dúvidas estatísticas, me acolher em sua casa e por maravilhosas conversas.

À Dra. Lizandra Miazaki, pela grande ajuda que me deu nessa reta final da tese e por todas as conversas e trocas de experiências durante todo esse tempo.

Aos Dr. Douglas Alves e Dra. Samara Barros-Alves, pela amizade construída ao longo de anos, pela parceria e confiança que já depositaram em mim.

A todos amigos do LABCAM, atuais e antigos, Andrea (Dedeia), Júlia, Milena, Nádia, Natália, Matheus, Leo, Sara, Deluca com que construí grandes laços de amizade, a presença de vocês melhora ainda mais a ida ao laboratório.

Aos amigos de Bauru, Lucas (Marginal), Gi, Tayar, Isabella, Daphine e a família Mourão-Davanso, Chuck, Andreia e Thor, que tornaram o dia a dia aqui mais acolhedor, vocês são incríveis.

Aos amigos de Botucatu, Alexandre (Seu Jorge), Eduardo (Xuxa), Nadayca (Nana) e Bel, que sempre me receberam, abrigaram e acolheram das melhores formas quando fui pra cidade.

Aos meus amigos do famoso Conjunto Eduardo Gomes, Kellisson (Keke), Andrey, Cris, Rafaella, Renan, Adriano (Drica), João, Rodrigo (Boi), Alan, Deyvid (Foguinho), Rodrigo Ventura, Paulo, Renato, Fabíola. Obrigado por esses mais de 10 anos de amizade e por estarem sempre presentes, mesmo longe.

Aos amigos Jucy, Marcos, Francis, Lais, Lynna, Cris, Jay, Day, juntos desde 15 de março de 2010 e a Day, Egival (Gigi), Mari, Arthur, Deborah, Marcelo, Tirzah, Ingrid, Juninho, Thomas, Rebeca, Lucas, dos primórdios do CALB. Da UFS pra vida.

E a todas as pessoas que direta ou indiretamente estiveram presentes de alguma forma, que eu nutro amizade e carinho.

Minha eterna Gratidão.

Sumário

Resumo	1
Abstract	2
Considerações Iniciais	3
Morfologia e desenvolvimento larval de Caridea	3
Caracterização do grupo estudado.....	9
Referências	13

Capítulo 1

Descrição do primeiro estágio larval de cinco espécies de camarões do gênero *Synalpheus* Spence Bate, 1888

Resumo	22
Introdução	23
Material e Métodos	25
Área de estudo	25
Métodos de amostragem.....	26
Análise de distância genética	28
Descrição morfológica das larvas	30
Resultados	30
Análise de distância genética	31
Obtenção das larvas.....	33
Descrição morfológica de <i>Synalpheus apioceros</i> Coutière, 1909.....	35
Descrição morfológica de <i>Synalpheus antillensis</i> Coutière, 1909.....	40
Descrição morfológica de <i>Synalpheus fritzmuelleri</i> Coutière, 1909	45
Descrição morfológica de <i>Synalpheus</i> cf. <i>townsendi</i> Coutière, 1909.....	50
Descrição morfológica de <i>Synalpheus</i> sp.	55
Discussão	60
Chaves de identificação para larvas do gênero <i>Synalpheus</i> do litoral brasileiro. ..	68
Referências	71

Capítulo 2

Revisão da morfologia do primeiro estágio larval do gênero *Synalpheus* Spence Bate, 1888

Resumo	81
Introdução	82
Histórico de descrição larval do Gênero <i>Synalpheus</i>	82

Problemáticas na descrição larval do gênero <i>Synalpheus</i>	85
Material e Métodos	87
Revisão da morfologia do primeiro estágio larval de <i>Synalpheus</i>	87
Análise de similaridade morfológica	89
Resultados	89
Revisão da morfologia	89
Similaridade morfológica	93
Discussão	94
Referências	103
Considerações finais	111
Apêndice I.....	112
Apêndice II.....	113

Resumo

Synalpheus é o segundo gênero mais rico e ecologicamente diverso pertencente à família Alpheidae. Espécies de *Synalpheus* apresentam diferentes tipos de desenvolvimento larval e, apesar disto, informações sobre a sua morfologia larval estão disponíveis apenas para cerca de 9% do total de espécies descritas para o gênero. Desta forma, o objetivo do presente estudo foi descrever o primeiro estágio larval das espécies *Synalpheus antillensis*, *S. apioceros*, *S. fritzmuelleri*, *S. cf. townsendi* e *Synalpheus* sp., amostradas no estado de São Paulo. Além disto, também foi realizada uma revisão da morfologia larval do gênero. Os espécimes foram amostrados ao longo do litoral do estado de São Paulo e a identificação das espécies foi confirmada por meio de análise de distância genética. Os resultados da descrição larval evidenciaram características morfológicas singulares para cada uma das cinco espécies, permitindo a diferenciação e identificação das mesmas no ambiente e contribuindo para a construção de uma chave de identificação para as espécies com ocorrência no litoral brasileiro. Além disto, foram observadas características morfológicas compartilhadas entre as espécies, sendo o pedúnculo antenular com 3 segmentos um possível carácter distintivo para zoeas I de *Synalpheus*. Para *S. fritzmuelleri* foram encontradas diferenças morfológicas quando a descrição desenvolvida nesse estudo foi confrontada com a realizada previamente, indicando a necessidade de revisão para as antigas descrições dentro do gênero. As descrições de *Synalpheus* aqui apresentadas foram comparadas entre si e com outras sete espécies já descritas na literatura. As 12 espécies compartilharam entre si apenas a ausência de espinhos na carapaça, olhos sésseis, e o formato arredondado do telson. As maiores similaridades morfológicas foram encontradas entre as larvas que apresentavam o mesmo tipo de desenvolvimento. Para *S. antillensis*, *S. apioceros*, *S. fritzmuelleri*, *S. minus*, *S. neomeris*, *S. pectiniger*, *S. cf. townsendi*, *S. tumidomanus* e *Synalpheus* sp., o desenvolvimento foi considerado estendido, com eclosão apresentando uma morfologia comumente encontrada em Zoea I de carídeos. Após revisão, para *S. biunguiculatus*, *S. neptunus* e *S. brooksi* foi considerado o desenvolvimento abreviado, entretanto com diferenças na morfologia do primeiro estágio larval entre essas três espécies, o que demonstra a formação de subgrupos morfológicos para este tipo de desenvolvimento larval em *Synalpheus*. Deste modo, os resultados apresentados contribuem com informações para a taxonomia e história de vida do gênero *Synalpheus*, ampliando a literatura disponível sobre a morfologia e o desenvolvimento das larvas do gênero, auxiliando no processo de identificação.

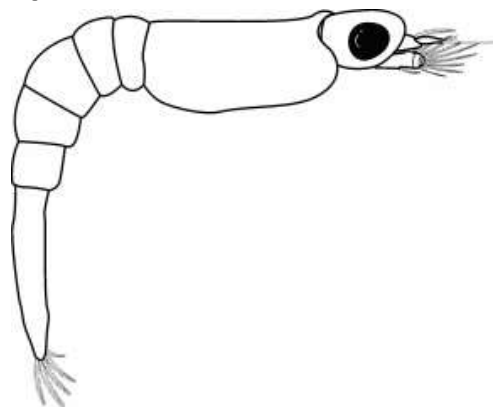
Palavras-chave: Decapoda; Desenvolvimento pós-embrionário; Zoea I; Decapodito; Camarão-estalo.

Abstract

Synalpheus is the second most specious and ecologically diverse genus of the Alpheidae family. *Synalpheus* species present different types of larval development and, nevertheless, information on their larval morphology is available only for about 9% of the total of species described for the genus. This study aims to describe the first larval stage of the species *Synalpheus antillensis*, *S. apioceros*, *S. fritzmuelleri*, *S. cf. townsendi*, and *Synalpheus* sp., sampled in the state of São Paulo. Additionally, a review of the larval first larva morphology of the genus was also carried out. The specimens were sampled along the coast of the state of São Paulo and the species identification was confirmed using genetic distance analysis. The results of the larval description showed unique morphological characteristics for each of the five species, allowing their differentiation and identification in the environment, contributing to the construction of an identification key for the species occurring on the Brazilian coast. In addition, morphological characteristics shared between the species were observed, with an antennule with a 3-segmented peduncle being a possible distinctive character for zoeas I of *Synalpheus*. For *S. fritzmuelleri*, morphological differences were found when the description in this study was compared with the one carried out previously, indicating the need to review the old descriptions within the genus. The descriptions of *Synalpheus* presented here were compared with each other and with seven other species already described in the literature. The 12 species shared among themselves only the absence of spines on the carapace, sessile eyes, and the rounded shape of the telson. The greatest morphological similarities were found among larvae that had the same type of development. For *S. antillensis*, *S. apioceros*, *S. fritzmuelleri*, *S. minus*, *S. neomeris*, *S. pectiniger*, *S. cf. townsendi*, *S. tumidomanus*, and *Synalpheus* sp., development was considered extended, showing a morphology commonly found in Zoea I of carideans after hatching. After review, for *S. biunguiculatus*, *S. neptunus* and *S. brooksi* the abbreviated development was considered, however with differences in the morphology of the first larval stage between these three species, which demonstrates the formation of morphological subgroups for this type of larval development in *Synalpheus*. Thus, the results presented contribute information to the taxonomy and life history of the genus, expanding the available literature on the morphology and development of the larvae of the genus, and helping in the identification process.

Keywords: Decapoda; post-embryonic development; Zoea I; Decapodid; Snapping shrimp.

CONSIDERAÇÕES INICIAIS



Considerações Iniciais

Morfologia e desenvolvimento larval de Caridea

A definição de uma fase ou estágio larval se dá por características morfológicas e comportamentais relacionadas a alimentação e locomoção, que diferem das etapas posteriores da história de vida e desenvolvimento de um indivíduo. De maneira geral, as larvas apresentam um desenvolvimento inicial de vida livre, com hábito planctônico, que explora recursos diferentes dos quais os adultos dependem (Anger 2006).

Há uma grande diversidade de formas larvais encontradas no zooplâncton (Martin *et al.* 2014), e dentre estas, para os crustáceos a primeira fase larval, denominada nauplius, ocorre na maioria dos táxons, como por exemplo, para a classe Malacostraca (Scholtz 2000). Para a ordem Decapoda três fases são encontradas principalmente: nauplius; zoea; e decapodito, as quais podem apresentar diferentes números de estágios a depender do grupo taxonômico, variando principalmente nos aspectos morfológicos (Anger, 2001, 2006; Vogt 2013). A larva nauplius pode ser encontrada de forma livre na natureza, como ocorre nos camarões Dendrobranchiata; ou encontrada como uma fase naupliar que ocorre dentro dos ovos, como para a maioria dos Decapoda, como é encontrado nos camarões Caridea Dana, 1852 (Scholtz 2000; Dahms 2000; Anger 2001).

Para as espécies de Caridea, a primeira fase larval a eclodir, geralmente, é a zoea (Anger 2001). Esta fase é conhecida por apresentar apêndices cefálicos adaptados às funções de percepção e processamento de alimento e apêndices pleonais completamente ausentes ou presentes e não funcionais, a depender do estágio de desenvolvimento da larva (Anger 2006; Guerao & Cuesta 2014). Geralmente, na primeira zoea de Caridea estão presentes os seguintes apêndices: Primeiro par de antenas (antênulas), segundo par de antenas, um par de mandíbula, primeiro par de maxilas (maxílulas), segundo par de

maxilas, três pares de maxilípedes birremes, diferentes números de pares de pereópodos (Guerao & Cuesta 2014).

A fase decapodito é considerada a fase transicional entre a fase de zoea e juvenil, que ocorre de maneira gradual, não sendo considerada totalmente metamórfica. Geralmente apresenta apenas um estágio, contendo uma morfologia similar à um adulto (como a presença de pleópodos funcionais), porém retendo algumas características morfológicas de estágios larvais, tal como exopoditos dos apêndices torácicos desenvolvidos e com cerdas natatórias (Anger 2001; Guerao & Cuesta 2014). É a forma larval de assentamento, na qual ocorre a transição do estilo de vida planctônico para o bentônico, podendo ser caracterizada com um estilo de vida demersal ou bento-pelágico (Anger 2006).

Diferente de outros grupos de decápodes, como os Brachyura, Anomura e Achelata, que apresentam uma alta diferença morfológica entre as fases larvais e adultas, os camarões da infraordem Caridea contém larvas que apresentam uma morfologia bem similar à forma adulta. A variabilidade morfológica ao longo dos estágios de desenvolvimento de zoea, bem como destas para o decapodito é sutil. Estas mudanças ocorrem principalmente na variação de espinhos e cerdas na carapaça, no grau de desenvolvimento de alguns apêndices e nos tipos de cerdas presentes nestes (Guerao & Cuesta 2014). Além disso, o número de fases e estágios larvais pode variar durante o processo de desenvolvimento entre espécies de um mesmo táxon (Guerao & Cuesta 2014).

Na família Alpheidae, o desenvolvimento larval pode ocorrer de maneiras distintas (Knowlton 1973): estendido (desenvolvimento completo em mais de 4 estágios de zoea), como observado para *Alpheus macrochaeles* (Hailstone, 1835) (9 estágios de zoea) (Lebour 1932) e *Synalpheus fritzmuelleri* e *S. pectiniger* (pelo menos 5 estágios de zoea) (Weise 1975); abreviado (desenvolvimento completo em 4 ou menos estágios de

zoea), como observado para *Alpheus heterochaelis* (3 estágios de zoea) (Knowlton 1973) e *Synalpheus goodei* (3 estágios de zoea) (Gurney 1949) e *S. brevicarpus* (2 estágios); ou direto (eclodindo com morfologia semelhante à adulta, como juvenil), como observado para *Synalpheus longicarpus* (Brooks & Herrick 1892).

Estudos com descrição larval fornecem não somente informações sobre a morfologia do estágio de vida desses organismos, como também podem influenciar em outros estudos que envolve a fauna planctônica (Anger 2001). Ao avaliar uma descrição do desenvolvimento larval é possível observar características morfológicas que contribuem para diferenciação interespecífica (i.e. complexos de espécies) (Marques & Pohle 1995; Pantaleão *et al.* 2020) ou intraespecíficas (i.e. subespécies e/ou futuras sinonímias) (Sedova & Grigoriev 2018); além de verificar possíveis caracteres que contribuam para relações filogenéticas (Marques & Pohle 1995; Pohle & Marques 2000); e podem fornecer subsídios para estudos ecológicos, como comportamento, distribuição e dispersão das populações no plâncton, e biologia ecológica do desenvolvimento (Eco-Devo) (Anger 2006; Sanvicente-Añorve *et al.* 2018; Torres *et al.* 2021). Além disto, o processo de descrição de larvas pode complementar a classificação de novas espécies que vem sendo descritas de acordo com informações adquiridas por meio da genética molecular dos organismos adultos (Mathews 2006; Pescinelli *et al.* 2017), uma vez que, organismos em fase larval devem expressar os mesmos caracteres genotípicos dos adultos (Dahms 2000).

É importante ressaltar que, muitas vezes a identificação de larvas de Decapoda pode ser uma tarefa complexa, especialmente em relação a diferenças morfológicas de indivíduos de um mesmo grupo (Negreiros-Fransozo *et al.* 2002). Em muitos casos há um conhecimento disperso e escasso a respeito das diferentes formas larvais, contendo apenas uma breve descrição dos caracteres morfológicos, poucas ilustrações e um baixo

número de indivíduos parentais identificados ao nível de espécie (González-Gordillo *et al.* 2001; Negreiros-Fransozo *et al.* 2002). Sendo assim, o aumento no número de estudos contendo a descrição de estágios larvais proporcionam novas informações e complementam dados que já foram relatados (Negreiros-Fransozo *et al.* 2002).

A fim de apresentar uma padronização na descrição das larvas utilizada na tese, optou-se por aplicar definições de cerdas baseadas em literatura específica para ordem Decapoda (Pohle & Telford 1981; Clark *et al.* 1998; Garm 2004; Clark & Cuesta 2015; Pantaleão *et al.* 2017). As cerdas encontradas nas espécies do gênero *Synalpheus* estão descritas e ilustradas abaixo, adaptada do descrito no estudo de Pohle & Telford (1981) e Pantaleão *et al.* (2017):

Cerda: caracterizada pela presença da haste, estrutura principal de todas as cerdas, podendo conter ornamentações distintas chamadas sétulas, ou dentículos (Figura 1 A).

Sétula: ornamentação de cerdas, são articuladas na base e contém variações no tamanho, distribuição e abundância ao longo da haste. Nas sétulas também pode haver ornamentações menores chamadas setuletas (Figura 1 A).

Setuleta: ornamentações em forma de pequenos ramos laterais que podem estar presentes nas sétulas (Figura 1 A).

Dentículo: ornamentações da cerda que surgem diretamente da haste, sem articulações (Figura 1 A).

Espínulo: pequenas ornamentações afiadas, ocorrendo em grupos. Geralmente nas superfícies de alguns apêndices bucais, ou telson (Figura 1 A).

Cerda simples: fina, lisa, com extremidade apical aguda e soquete na base; comprimento variável; podendo apresentar dobra distal (Figura 1 B e C).

Cerda plumosa: com sétulas flexíveis ao longo de quase todo comprimento da haste e disposto em duas filas opostas; normalmente as sétulas apresentam setuletas. Podendo variar em relação ao tamanho, e distribuição de sétulas (Figura 1 D e E).

Cerda esparsamente plumosa: cerda plumosa com número de sétulas reduzido e uma distribuição alternada ao longo das duas filas opostas presentes na haste (Figura 1 F).

Cerda cuspidada: haste em forma de cone com denticulos pequenos e irregulares (Figura 1 G).

Cerda plumodenticulada: com sétulas flexíveis ao longo da porção proximal até a mediana da haste e com denticulos na porção distal, ambos dispostos em duas filas opostas e com variação de tamanho e da distribuição da ornamentação (Figura 1 H).

Cerda serrada: haste robusta com sétulas rígidas ou denticulos finos de diferentes tamanhos, normalmente dispostos em duas fileiras voltadas para mesmo lado do eixo da haste (Figura 1 I).

Esteto: liso e com comprimento variável, ápice obtuso ou arredondado; tipo de cerda especializada encontrada em antênulas de crustáceos (Figura 1 J).

Espinho: robusto, sem a presença de articulação e soquetes na base (Figura 1 K).

Microtríquia: extremamente pequena, delgada e flexível, encontrada normalmente em regiões ao longo das maxílulas e maxilas.

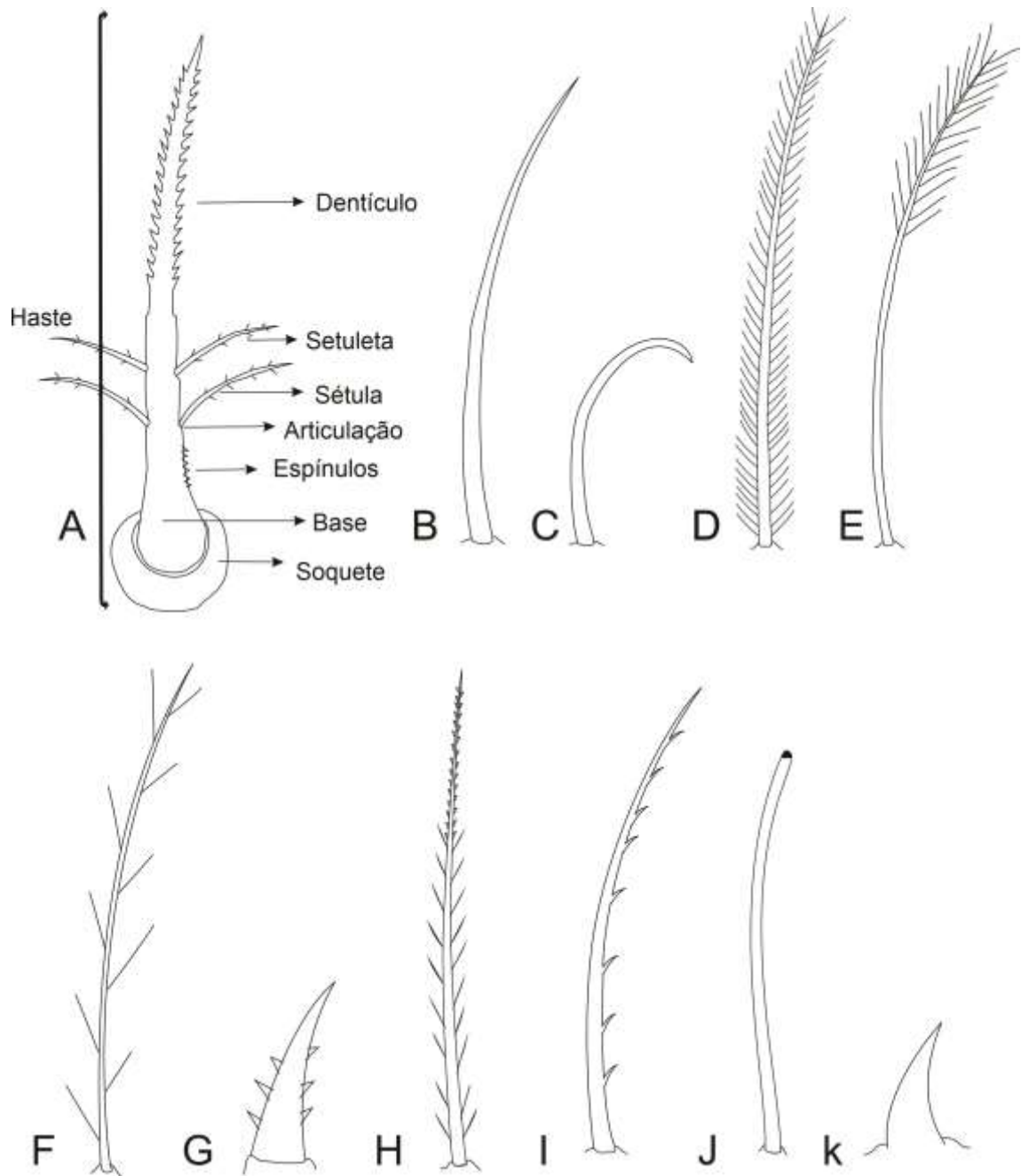


Figura 1. Representação das cerdas encontradas nos apêndices das Zoea I das espécies do gênero *Synalpheus* do litoral do Estado de São Paulo, modificado de Pohle & Telford (1981) e Pantaleão *et al.* (2017). A. Esquema ilustrado de uma cerda; B-C. Cerda simples; D-E. Cerda plumosa; F. Cerda esparsamente plumosa; G. Cerda cuspidada H. Cerda plumodenticulada; I. Cerda serrada; J. Esteto; K. espinho.

Caracterização do grupo estudado

A família Alpheidae Rafinesque, 1815, é a segunda maior dentre os Caridea, com mais de 700 espécies válidas, aproximadamente, e 50 gêneros descritos, com representantes ao longo de habitats marinhos, salobros e dulcícolas, de regiões tropicais, subtropicais e temperados (Anker 2008, 2022; Komai & Fujita 2018; Sha et al. 2019). *Synalpheus* Spence Bate, 1888 é o segundo gênero mais rico e ecologicamente diverso pertencente à Alpheidae, com espécies distribuídas ao longo de todo mundo, podendo ser encontradas desde regiões estuarinas até áreas profundas em plataformas continentais (Ríos & Duffy 2007; Anker et al. 2012; Almeida et al. 2015). Geralmente são componentes de uma criptofauna de organismos que compõem recifes de corais, sendo considerados simbioses obrigatórios ou facultativos de seus hospedeiros, apesar de haverem representantes de vida livre, vivendo em fundos marinhos com rochas, substrato biogênico e algas (Duffy 1996; Ríos & Duffy 2007; Hultgren & Duffy 2010).

Espécies de *Synalpheus*, assim como outros gêneros de Alpheidae, como os representantes de *Alpheus* Fabricius, 1798, apresentam um mecanismo que gera um som semelhante a um estalo. No caso dos *Synalpheus*, este mecanismo é efetuado por um dos quelípodos do primeiro par de pereópodos modificado no qual o dátilo contém uma estrutura em formato de dente robusto (*plunger*), que ao ser encaixado rapidamente em uma cavidade presente no pólex do própodo, produz este som, tornando esta característica um diferencial para estes camarões serem reconhecidos popularmente como “camarão-pistola” ou “camarão-de-estalo” (Knowlton 1973; Bauer 2004; Anker et al. 2006). Este mecanismo é conhecido como dente-acidade (tooth-cavity system), e é utilizado para predação (Goldberg 1971), defesa, proteção contra predadores, e até comunicação intraespecífica (Duffy et al. 2002; Duffy & Macdonald 1999; Anker et al. 2006).

Estão descritas, até o presente momento, 167 espécies de *Synalpheus* (De Grave & Fransen 2011; Anker & Pachelle 2014; Koo & Kim 2014; Hultgren & Brandt 2015; Wang & Sha 2015; Anker *et al.* 2016; 2017; Almeida *et al.* 2018; Ramos-Tafur & Franke-Ante 2019; Ashrafi *et al.* 2020; Ashrafi & Hultgren 2022), dessas, cerca de 60 ocorrem no Oceano Atlântico (Anker *et al.* 2012; Anker & Pachelle 2014; Almeida *et al.* 2018; Ramos-Tafur & Franke-Ante 2019), das quais a maioria ocorre, principalmente, nas regiões de água rasa do Caribe e Golfo do México e Flórida (Anker & Pachelle 2014).

O número de espécies descritas para *Synalpheus* pode apresentar uma variação, devido a presença de vários complexos de espécies crípticas, tal como os conhecidos para *S. brevicarpus* Herrick, 1891; *S. brooksi* Coutière, 1909; *S. longicarpus* (Herrick, 1891); *S. pandionis* Coutière, 1909; *S. paranepetunus* Coutière 1909; *S. rathbunae* Coutière, 1909; *S. townsendi* Coutière, 1909 e *S. tumidomanus* (Paul'son, 1875). Além disto, são apontados como prováveis complexos as espécies: *S. apioceros* Coutière, 1909; *S. minus* (Say, 1818) e *S. ul* (Ríos & Duffy, 2007) (Anker *et al.*, 2012).

Muitas espécies de *Synalpheus* ainda apresentam registros incertos devido a imprecisões quanto à sua taxonomia (Christoffersen 1979; Almeida *et al.* 2012; Anker 2012; Santos *et al.* 2012; Anker & Pachelle 2014; Oliveira *et al.* 2015; Anker *et al.* 2016), um problema reportado historicamente dentro do gênero (Ríos & Duffy 2007). A nomenclatura de *Synalpheus* foi regularizada apenas em 1888 por Spence Bate, porém não completamente consolidada por ainda conter incoerências na sua identificação, como por exemplo a para a espécie tipo utilizada na descrição do gênero, *Synalpheus falcatus* Spence Bate, 1888 (hoje *Synalpheus comatularum* (Haswell, 1882)), que havia sido descrita inicialmente como *Alpheus comatularum* Haswell, 1882 (Ríos & Duffy 2007).

Revisões taxonômicas de *Synalpheus* foram propostas inicialmente por Coutière (1908, 1909), sendo em seguida aceita por De Man (1911), consistindo em uma divisão

do gênero em seis grupos informais, não taxonômicos: *Brevicarpus*; *Comatularum*, *Laevimanus* (renomeado para *Gambarelloides*); *Biunguiculatus* (renomeado para *Coutièrei*); *Neomeris*; e *Paulsoni* (Banner & Banner, 1975). Apesar de não ser considerada uma classificação taxonômica, a separação destes grupos se baseou em características morfológicas que, a princípio, demonstram padrões evolutivos e afinidades subgenéricas (Banner & Banner 1975; Ríos & Duffy 2007).

Posteriormente, a reavaliação da definição dos grupos propostos por Coutière (1908, 1909) concluiu que dentre os seis mencionados acima, somente os três primeiros apresentam morfologias distintas o suficiente para permanecerem separados, sendo os demais grupos considerados como relações duvidosas e que não auxiliam sua classificação (Banner & Banner 1975). Ainda dentro do gênero *Synalpheus*, uma revisão mais recente proposta por Ríos & Duffy (2007) sugeriu a mudança de algumas espécies inclusas no grupo *Gambarelloides*, para um novo gênero, *Zuzalpheus* Ríos & Duffy, 2007.

A mudança proposta por Ríos & Duffy (2007) teve como base aspectos morfológicos, como também um suporte molecular que sugeriu a existência de um grupo monofilético dentro de *Synalpheus* (Duffy *et al.* 2000; Morrison *et al.* 2004; Hultgren *et al.* 2011; Duffy & Hultgren 2011). Entretanto, por meio de uma nova revisão, Anker & De Grave (2008) consideraram o gênero descrito por Ríos & Duffy (2007) como um sinônimo júnior de *Synalpheus*, incluindo *Zuzalpheus* como um nome ainda válido taxonomicamente, podendo ser utilizado como classificação subgenérica.

Synalpheus é o grupo com a maior diversidade de organização social já descrita dentre os organismos marinhos. Para os *Gambarelloides*, são observados dois tipos de organização social, exclusivas deste grupo: 1- a “comunal”, que contém indivíduos da mesma espécie que vivem em comunidade, na qual diversos casais vivem simultaneamente no mesmo hospedeiro, em proporção dos sexos aproximadamente igual,

e com todos indivíduos apresentando capacidade reprodutiva; e 2- a eussocial, ou seja, colônias com presença de uma ou mais “rainhas” (fêmeas funcionalmente reprodutivas), com alto enviesamento reprodutivo, sobreposição de gerações e defesa cooperativa do hospedeiro, e, em alguns casos específicos como em *Synalpheus regalis* Duffy, 1996 que utilizam o mecanismo de estalo para comunicação entre espécimes da mesma colônia (Duffy *et al.* 2002). (Brooks *et al.* 2017; Hultgren *et al.* 2017). Dentre os organismos marinhos, a eussocialidade é uma característica encontrada apenas em algumas espécies de *Synalpheus* (Duffy 1996; Hultgren *et al.* 2017). Já para a maioria das espécies do gênero, que inclui os chamados “não Gambarelloides”, apresentam pares monogâmicos, descrito como comportamento de “pair bond”, no qual vivem em pares heterossexuais em tocas ou hospedeiros.

Os estudos recentes com o gênero exibem, majoritariamente, taxonomia, morfologia dos adultos e a correlação destes com outros biologia molecular, tamanho dos ovos, e tamanho do genoma (Anker *et al.* 2017; Chak *et al.* 2017; Hultgren *et al.* 2017; 2021; Ashrafi & Hultgren 2022). Seguindo essa abordagem, os estudos que utilizam aspectos das larvas, as utilizam apenas como uma ferramenta que considera somente o padrão de desenvolvimento, se abreviado ou estendido (Duffy & Macdonald 2009; Hultgren *et al.* 2021), sem analisar detalhadamente as características morfológicas das larvas de cada espécie. Sendo assim, a morfologia larval é pouco utilizada em estudos recentes envolvendo *Synalpheus*, apesar de ser um importante método dentro da biologia dos crustáceos (Anger 2001).

Deste modo, o objetivo geral da presente tese foi descrever a morfologia externa das zoeas I de cinco espécies de *Synalpheus* registrados no estado de São Paulo e comparar com demais descrições disponíveis na literatura, a fim de encontrar padrões na morfologia larval e no desenvolvimento pós-embriônico deste gênero que possam auxiliar a

esclarecer aspectos da taxonomia e história de vida do grupo. Assim, a tese consiste em dois capítulos: i) Descrição do primeiro estágio larval de cinco espécies dos camarões do gênero *Synalpheus* Spence Bate, 1888; ii) Revisão da morfologia do primeiro estágio larval dos camarões do gênero *Synalpheus* Spence Bate, 1888.

Referências

- Almeida, A., Boehs, G., Araujo-Silva, C.L. & Bezerra, L.E.A. (2012). Shallow-water caridean shrimps from southern Bahia, Brazil, including the first record of *Synalpheus ul* (Ríos & Duffy, 2007) (Alpheidae) in the southwestern Atlantic Ocean. *Zootaxa*, 3347, 1–35.
- Almeida, A.O., Santos, P.S., Soledade, G.O., Santos, J.P. & Pérez, C.D. (2015). New invertebrate host records (Porifera and Cnidaria) for some caridean shrimps in estuaries of north-eastern Brazil. *Marine Biodiversity Records*, 8, e38.
- Almeida, A.O., Terossi, M., Buranelli, R.C., Castilho, A.L., Costa, R.C. & Zara, F.J., Mantelatto, F.L. (2018). Checklist of decapods (Crustacea) from the coast of São Paulo State (Brazil) supported by integrative molecular and morphological data: II. Infraorder Caridea: family Alpheidae. *Zootaxa*, 4450, 331–358.
- Anger, K. (2001). *The Biology of Crustacean Larvae*. Lisse, A. A. Balkema Publishes, 405pp.
- Anger, K. (2006). Contributions of larval biology to crustacean research: a review. *Invertebrate Reproduction & Development*, 49 (3), 175–205.
- Anker, A. (2008). A worldwide review of stygobiotic and stygophilic shrimps of the family Alpheidae (Crustacea, Decapoda, Caridea). *Subterranean Biology*, 6, 1–16.

Anker, A. (2022). *Crosnierocaris athanasoides* gen. et sp. nov., a new deep-water alpheid shrimp from Mozambique Channel (Malacostraca: Decapoda: Caridea). *Zootaxa*, 5105 (2), 269–280.

Anker, A. & De Grave, S. (2008). *Zuzalpheus* Ríos and Duffy, 2007: a junior synonym of *Synalpheus* Bate, 1888 (Decapoda: Alpheidae). *Journal of Crustacean Biology* 28, 735–740.

Anker, A., Ahyong, S.T., Noël, P.Y. & Palmer, A.R. (2006). Morphological phylogeny of alpheid shrimps: Parallel predation and the origin of a key morphological innovation, the snapping claw. *Evolution*, 60 (12), 2507–2528.

Anker, A., Pachelle, P., De Grave, S. & 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.

Anker, A. & Pachelle, P.P.G. (2014). Taxonomic notes on some Brazilian species of *Synalpheus* Spence Bate, 1888, with new records and description of a new species (Decapoda, Alpheidae). *Zootaxa* 3815, 215–232.

Anker, A., Tavares, M. & Mendonça, J., B. (2016). Alpheid shrimps (Decapoda: Caridea) of the Trindade and 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.

Anker, A., Hultgren, K.M. & De Grave, S. (2017). *Synalpheus pinkfloydi* sp. nov., a new pistol shrimp from the tropical eastern Pacific (Decapoda: Alpheidae). *Zootaxa*, 4254 (1), 111–119.

Ashrafi, H., Sari, A. & Naderloo, R. (2020) A new sponge-dwelling species of *Synalpheus* Spence Bate, 1888 (Decapoda: Caridea: Alpheidae) from the Persian Gulf. *Zootaxa*, 4861 (3), 338–348.

Ashrafi, H. & Hultgren, K.M. (2022). Integrative methods resolve taxonomy and relationships of snapping shrimps in the genus. *Invertebrate Systematics*, 36 (5), 389–418.

Banner, D.M. & Banner, A.H. (1975). The alpheid shrimp of Australia. Part 2: the genus *Synalpheus*. *Records of the Australian Museum*, 29, 267–389.

Bauer, R.T. (2004). Remarkable shrimps: adaptations and natural history of the carideans. University of Oklahoma Press, Norman, 282 pp.

Brooks, W.K., & Herrick, F.H. (1892). The embryology and metamorphosis of the Macroura. *National Academy of Sciences*, 5, 319–380.

Brooks, K.C., Maia, R., Duffy, J.E., Hultgren, K.M. & Rubenstein, D.R. (2017). Ecological generalism facilitates the evolution of sociality in snapping shrimps. *Ecological Letters*, 20, 1516–1525.

Chak, S.T., Duffy, J.E., Hultgren, K.M. & Rubenstein, D.R. (2017). Evolutionary transitions towards eusociality in snapping shrimps. *Nature ecology & evolution*, 1(4), 1–7.

Christoffersen, M.L. (1979). Decapod Crustacea: Alpheoidea. Campagne de la Calypso au large des côtes atlantiques de l'Amérique du Sud (1961-1962). I. 36, *Annales de l'Institut Océanographique*, Monaco, (Suppl.), 55, 297–377.

Clark, P.F. & Cuesta, J. (2015). Larval systematics of Brachyura. In: Castro, P., Davie, P.J.F., Guinot, D., Schram, F., Von Vaupel Klein, C. (Eds.), *Treatise on Zoology—*

Anatomy, Taxonomy, Biology—The crustacea, complementary to the volumes translated from the French of the Traité de Zoologie, 9(C) (I), Decapoda: Brachyura (Part 2). Brill, Leiden, 981–1148.

Clark, Paul F., Calazans, D., & Pohle, G.W. (1998). Accuracy and standardization of brachyuran larval descriptions. *Invertebrate Reproduction & Development*, 33, 127–144.

Coutière, H. (1908). Sur les Synalphees américaines. *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie de Sciences*, 146, 710–712.

Coutière, H. (1909). The American species of snapping shrimps of the genus Synalpheus. *Proceedings of the United States National Museum*, 36, 1–93.

Dahms, H.-U. (2000). Phylogenetic implications of the crustacean nauplius. *Hydrobiologia*, 417, 91–99.

De Grave, S. & Fransen, C.H.J.M. (2011). Carideorum catalogus: the recent species of the dendrobranchiate, stenopodidean, procarididean and caridean shrimps (Crustacea: Decapoda). *Zoologische Mededelingen*, 85, 195 - 588.

De Man, J.G. (1911). The Decapoda of the Siboga Expedition. Part II. Family Alpheidae. *Siboga-Expédition Report*, 22, 133–465.

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.

Duffy, J.E. & Macdonald, K.S. (1999). Colony structure of the social snapping shrimp *Synalpheus filidigitus* in Belize. *Journal of Crustacean Biology*, 19 (2), 283–292.

- Duffy, J.E. & Macdonald, K.S. (2009). Kin structure, ecology and the evolution of social organization in shrimp: a comparative analysis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277, 575–584.
- Duffy, J.E., Morrison, C. & Rios, R. (2000). Multiple origins of eusociality among spongedwelling shrimps (*Synalpheus*). *Evolution*, 54, 503–516.
- Duffy, J.E., Morrison, C.L. & Macdonald, K.S. (2002). Colony defense and behavioral differentiation in the eusocial shrimp *Synalpheus regalis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 51, 488–495.
- Duffy, J.E. & Hultgren, K.M. (2011). Multi-Locus Phylogeny of Sponge-Dwelling Snapping Shrimp (Caridea: Alpheidae: *Synalpheus*) Supports Morphology-Based Species Concepts. *Journal of Crustacean Biology*, 31, 352–360.
- Garm, A. (2004). Revising the definition of the crustacean seta and setal classification systems based on examinations of the mouthpart setae of seven species of decapods. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 142, 233–252.
- Goldberg, W.M. (1971). A note on the feeding behavior of the snapping shrimp *Synalpheus fritzmuelleri* Coutière (Decapoda, Alpheidae). *Crustaceana*, 21 (3), 318–320.
- González-Gordillo, J.I., Santos, A. & Rodríguez, A. (2001). Checklist and annotated bibliography of decapod crustaceans larvae from the Southwestern European coasts (Gibraltar Strait area). *Scientia Marina*, 65, 275–305.
- Guerao, G. & Cuesta, J.A. (2014). Caridea. In: Martin, J.W., Olesen, J. & Hoeg, J.T. (Eds). *Atlas of Crustacea Larvae*. MD: Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. 250–255.

Gurney, R. (1949). The larval stages of the Snapping-Shrimp, *Synalpheus goodei* Coutière. *Proceedings of the Zoological Society of London* 119, 293–295.

Hultgren, K. & Duffy, J. (2010). Sponge host characteristics shape the community structure of their shrimp associates. *Marine Ecology Progress Series* 407, 1–12.

Hultgren, K.M. & Brandt, A. (2015). Taxonomy and phylogenetics of the *Synalpheus paraneptunus*-species-complex (Decapoda: Alpheidae), with a description of two new species. *Journal of Crustacean Biology*, 35 (4), 547–558.

Hultgren, K.M., Macdonald III, K.S. & Duffy, J.E. (2011). Sponge-dwelling snapping shrimps (Alpheidae: *Synalpheus*) of Barbados, West Indies, with a description of a new eusocial species. *Zootaxa*, 2834, 1–16.

Hultgren, K., Duffy, J.E. & Rubenstein, D.R. (2017). Sociality in shrimps. In: Rubenstein, D.R. & Abbot, P. (Eds). *Comparative social evolution*. Cambridge University Press, pp. 224–250.

Hultgren, K.M., Chak, S.T., Bjelajac, J. & Macdonald, K.S. (2021). Correlated evolution of larval development, egg size and genome size across two genera of snapping shrimp. *Journal of Evolutionary Biology*, 34 (11), 1827–1839.

Komai, T. & Fujita, Y. (2018). A new genus and new species of alpheid shrimp from a marine cave in the Ryukyu Islands, Japan, with additional record of *Salmones antricola* Komai, Yamada & Yunokawa (Crustacea: Decapoda: Caridea). *Zootaxa*, 4369 (4), 575–586.

Koo, H. & Kim, W. (2014). *Synalpheus jejuensis* n. sp. (Crustacea: Decapoda: Alpheidae) from Korea based on morphological and molecular study. *Animal Cells and Systems*, 18 (5), 351–357.

- Knowlton, R.E. (1973). Larval development of the snapping shrimp *Alpheus heterochaelis* Say, reared in the laboratory. *Journal of Natural History*, 7, 273–306.
- Lebour M. (1932). The larval stages of the Plymouth Caridea – IV The Alpheidae. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 102 (2), 463-469.
- Marques, F. & Pohle, G. (1995). Phylogenetic analysis of the Pinnotheridae (Crustacea, Brachyura) based on larval morphology, with emphasis on *Dissodactylus* species complex. *Zoologica Scripta*, 24 (4), 347–364.
- Martin, J.W., Olesen, J., Hoeg, J.T. & Hoeg, J. (2014). *Atlas of crustacean larvae*. JHU Press, Baltimore, 370 pp.
- Mathews, L.M. (2006). Cryptic biodiversity and phylogeographical patterns in a snapping shrimp species complex: Cryptic Diversity in Tropical Snapping Sh. *Molecular Ecology*, 15, 4049–4063.
- Morrison, C.L., Rios, R. & Duffy, J.E. (2004). Phylogenetic evidence for an ancient rapid radiation of Caribbean sponge-dwelling snapping shrimps (Synalpheus). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 30, 563–581.
- Negreiros-Fransozo, M.L., González-Gordillo, J.I., Fransozo, A. (2002). First larval stage of *Exhippolysmata oplophoroides* (Holthuis, 1948) (Decapoda, Caridea, Hippolytidae) obtained in laboratory. *Nauplius*, 10, 67–71.
- Oliveira, M.V., Santos, P.S. & Almeida, A.O. (2015). First record of the sponge-dwelling shrimp *Synalpheus dardeai* (Crustacea: Decapoda: Alpheidae) in the south-western Atlantic. *Marine Biodiversity Records*, 8, 1–4.
- Pantaleão, J.A.F., Gregati, R.A., Costa, R.C., López-Greco, L.S. & Negreiros-Fransozo, M.L.N. (2017). Post-hatching development of the ornamental ‘Red Cherry Shrimp’

Neoacaridina davidi (Bouvier, 1904) (Crustacea, Caridea, Atyidae) under laboratory conditions. *Aquaculture Research*, 48, 553–569.

Pantaleão, J.A.F., Pescinelli, R.A., Costa, R.C., Cuesta, J.A. & Mantelatto, F.L. (2020). First zoeal stage morphology of *Alpheus carlae* and *A. intrinsecus*, (Decapoda, Caridea, Alpheidae) obtained in the laboratory. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 100 (6), 949–961.

Pescinelli, R.A., Pantaleão, J.A.F., Mantelatto, F.L. & Costa, R.C. (2017). Morphological description of early zoeal stages of *Alpheus brasileiro* Anker, 2012 reared in the laboratory, including a revision of the larval morphology of the first zoeal stage of the genus *Alpheus* Fabricius, 1798 (Caridea: Alpheidae). *Zootaxa*, 4269, 265–276.

Pohle, G.W. & Telford, M. (1981). Morphology and classification of decapod crustacean larval setae: a scanning electron microscopy study of *Dissocactylus crinitichelis* Moreira, 1901 (Brachyura, Pinotheridae). *Bulletin of Marine Science*, 31, 736–752.

Pohle, G. & Marques, F. (2000). Larval stages of *Paradasygyus depressus* (Bell, 1835) (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Majidae) and phylogenetic analysis for 21 genera of Majidae. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 113 (3), 739–760.

Ramos-Tafur, G.E. & Franke-Ante, R. (2019). *Synalpheus amintae* sp. nov., a new species of sponge-dwelling snapping shrimp (Crustacea: Decapoda: Alpheidae) from Parque Nacional Natural Isla Gorgona, Pacific Coast of Colombia. *Zootaxa*, 4646, 1, 173–188.

Ríos, R. & Duffy, J.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. *Zootaxa*, 1602, 1–89.

Santos, R.S., Soledade, G.O. & Almeida, A.O. (2012). Decapod crustaceans on dead coral from reef áreas on the coast of Bahia, Brazil. *Nauplius*, 20 (2), 145–169.

Sanvicente-Añore, L., Zavala-Hiadalgo, J., Allende-Arandía, E. & Hermoso-Salazar, M. (2018). Larval dispersal in three coral reef decapod species: Influence of larval duration on the metapopulation structure. *PloS One*, 13 (3), e0193457.

Scholtz, G. (2000). Evolution of the nauplius stage in malacostracan crustaceans. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 38 (3), 175–187.

Sedova, N.A. & Grigoriev, S.S. (2018). Morphological features of larvae of the genus *Argis* (Decapoda, Crangonidae) from coastal Kamchatka and adjacent waters. *Zoosystematica Rossica*, 27 (1), 11–33.

Sha, Z.L., Wang, Y.R. & Cui, D.L. (2019). *The Alpheidae from China Seas*. Springer Nature, Singapore, 323p.

Torres, G., Melzer, R.R., Spitzner, F., Sargac, Z., Harzsh, S. & Gimenez, L. (2021). Methods to study organogenesis in decapod crustaceans larvae. I. larval rearing, preparation, and fixation. *Helgoland Marine Research*, 75 (1), 1–21.

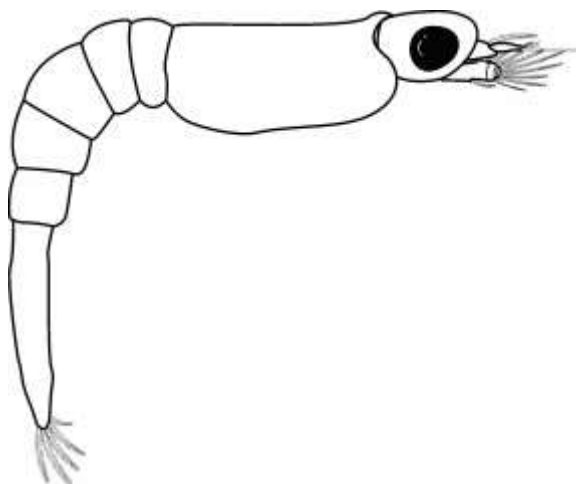
Vogt, G. (2013). Abbreviation of larval development and extension of brood care as key features of the evolution of freshwater Decapoda. *Biological Reviews* 88, 81–116.

Wang, Y.R. & Sha, Z.L. (2015). A review of the genus *Synalpheus* (Crustacea: Decapoda: Caridea: Alpheidae) from China seas. *Zoological Systematics*, 40 (4), 357–435.

Weise, J.G. (1975). A Contribution to the Knowledge of the Larval Development of *Synalpheus pectiniger*, *S. Minus*, and *S. Fritzmuelleri* (Decapoda, Alpheidae). Florida Atlantic University, Boca Raton, 85 pp.

CAPÍTULO 1

Descrição do primeiro estágio larval de cinco
espécies de camarões do gênero *Synalpheus* Spence
Bate, 1888



Resumo

O objetivo do presente estudo é descrever a morfologia do primeiro estágio larval de cinco espécies de camarões do gênero *Synalpheus*. Os indivíduos foram amostrados ao longo do litoral do Estado de São Paulo, por meio de coletas de substrato biogênico e instalação de substrato artificial de refúgio (SAR). As fêmeas parentais foram mantidas em aquários individuais até a eclosão das larvas. Após a eclosão, as fêmeas foram acondicionadas em etanol (98%) para análise molecular, na qual foi extraído o gene mitocondrial citocromo oxidase I (COI) para confirmação da identificação. As sequências obtidas foram comparadas com disponíveis no GenBank por meio da análise de distância, utilizando o parâmetro Kimura 2. As larvas eclodidas foram acondicionadas em uma solução de etanol (70%) e glicerina, na proporção 1:1, para posterior dissecação e ilustração dos apêndices. Cinco espécies foram obtidas, *S. antillensis*, *S. apioceros*, *S. fritzmuelleri*, *S. cf. townsendi* e *Synalpheus* sp. Na confirmação da identificação, apenas *S. cf. townsendi*, demonstrou alto valor de distância genética, colocando a mesma como *conferatum*, impasse que pode ser solucionado com a morfologia descrita para suas larvas, em uma abordagem integrativa com a morfologia dos adultos. Foram descritas em detalhes a morfologia da zoea I das cinco espécies, ampliando de 16 para 20 o número total de espécies de *Synalpheus* com informação sobre a morfologia larval. Foram encontradas características morfológicas compartilhadas entre as espécies, sendo a maioria destas comuns para Caridea. Entretanto, o pedúnculo da antênula com 3 segmentos, compartilhado entre as cinco espécies, pode ser considerada uma característica distintiva para *Synalpheus*, visto que geralmente não é encontrado em primeiras zoeas de demais carídeos. Apesar das semelhanças, foi possível diferenciar cada uma das cinco espécies por um conjunto de características morfológicas singulares. Para *S. fritzmuelleri*, a presente descrição foi comparada com a realizada previamente, demonstrando diferenças entre as duas, evidenciando a dificuldade de comparar descrições realizadas em diferentes épocas e com equipamentos e padrões de descrição distintos. Os resultados contribuem com novas informações sobre a morfologia larval do gênero, principalmente para espécies com ocorrência para o estado de São Paulo, ampliando o conhecimento sobre aspectos do desenvolvimento pós-embrionário de *Synalpheus*, além de contribuir para construção de uma chave de identificação larval para as espécies do gênero com ocorrência para o litoral brasileiro.

Introdução

Synalpheus Spence Bate, 1888 é o segundo gênero mais diverso da família Alpheidae Rafinesque, 1815, contendo 167 espécies descritas (De Grave & Fransen 2011; Anker & Pachelle 2014; Koo & Kim 2014; Hultgren & Brandt 2015; Wang & Sha 2015; Anker *et al.* 2016; 2017; Ramus-Tafur & Franke-Ante 2019; Ashrafi *et al.* 2020; Ashrafi & Hultgren 2022). Apesar de ser diverso, os estudos referentes à descrição larval do gênero são escassos, contendo apenas 16 espécies com informações sobre a morfologia de suas larvas, com estudos realizados com espécies provenientes do Indo-Pacífico (Coutière 1899; Gurney, 1927, 1938; Al kholy & Mahmoud 1967; Bhutti *et al.* 1977; Ghory & Siddiqui 2001; Yang 2009; Ghory *et al.* 2011); do Pacífico Americano (Albornoz & Whertmann 1997); do Atlântico Leste (Coutière 1899; Bourdillon-Casanova 1960); e do Atlântico Ocidental (Brooks & Herrick 1892; Gurney 1949; Dobkin 1965; Weise 1975; Dardeau 1986; Ríos & Duffy 1999; Santos *et al.* 2020).

Dentre as espécies de *Synalpheus* com ocorrência para o litoral do Brasil (Ramos-Porto *et al.* 1996; Spivak 1997; Nogueira 2003; Bezerra & Coelho 2006; Coelho-Filho 2006; Coelho *et al.* 2006; Anker *et al.* 2012; Anker & Pachelle 2014; Barros-Alves *et al.* 2015; Oliveira *et al.* 2015; Soledade *et al.* 2015; Anker *et al.* 2016; Almeida *et al.* 2018), 10 podem ser encontradas no estado de São Paulo: *S. antillensis* Coutière, 1909; *S. apioceros* Coutière, 1909; *S. cf. brevicarpus* (Herrick, 1891); *S. fritzmuelleri* Coutière, 1909; *S. longicarpus* (Herrick, 1891); *S. minus* (Say, 1818); *S. sanctithomae* Coutière, 1909; *S. scaphoceris* Coutière, 1910; *S. tenuispina* Coutière, 1909; *S. townsendi* Coutière, 1909 (Almeida *et al.* 2018). Dentre estas, apenas cinco espécies contêm pelo menos a morfologia primeiro estágio larval descrita: *S. cf. brevicarpus*, com espécimes provenientes da Bahamas (Brooks & Herrick 1892) *S. fritzmuelleri* e *S. minus* com

espécimes da Flórida (Weise 1975), *S. scaphoceris*, também proveniente da Flórida, que contém poucos detalhes descritos sobre suas larvas (Dardeu 1986) e recentemente, *S. apioceros* (Santos *et al.* 2020) proveniente do presente estudo. Entretanto, com exceção de *S. apioceros*, nessas espécies mencionadas nem todos os apêndices ou artigos estão totalmente descritos, porém a descrição completa é necessária visto que podem fornecer informações importantes sobre a morfologia da larva (Garm 2004).

A caracterização do desenvolvimento larval para *Synalpheus* é considerado, em sua maioria, como estendido e planctônico, atingindo diversos estágios até alcançar a metamorfose juvenil (Brooks *et al.* 2017; Hultgren *et al.* 2017). Porém, é possível encontrar uma redução dos estágios larvais em certas espécies do gênero (Dobkin 1965; Knowlton 1973; Weise 1975). Dentre as cinco espécies mencionadas para o estado de São Paulo, cuja descrição já foi realizada, *S. apioceros*, *S. fritzmuelleri* e *S. minus* foram classificadas como tendo um desenvolvimento estendido (Weise 1975), *S. cf. brevicarpus* como tendo um desenvolvimento abreviado (Brooks & Herrick 1892) e para *S. scaphoceris* ainda não há detalhes suficientes acerca da morfologia larval desta espécie que permita inferir o padrão de desenvolvimento (Dardeu 1986).

Considerando a variabilidade existente de tipos de desenvolvimento larval dentro de *Synalpheus*, o presente estudo tem como objetivo descrever o primeiro estágio larval de cinco espécies deste gênero que ocorrem no litoral do estado de São Paulo, que terão sua identificação confirmada utilizando morfologia do adulto e análise de distância genética, a fim de observar o tipo de desenvolvimento encontrado para estas espécies. Além disto, complementar o número de espécies com descrição larval para o gênero, por meio de novas descrições e de redescrições, visto a escassez de informações sobre a morfologia das larvas em *Synalpheus*. Deste modo, as informações fornecidas podem contribuir com o estudo de descrição larval, que podem fornecer dados sobre a ecologia, taxonomia e

sistemática de crustáceos Decapoda, por meio da contribuição do aumento de espécies descritas com relação a morfologia das larvas.

Material e Métodos

Área de estudo

Os indivíduos foram capturados em cinco grandes regiões do litoral do estado de São Paulo: Ubatuba; Caraguatatuba; São Sebastião e Ilhabela; Santos e São Vicente; e Cananéia e Ilha Comprida (Figura 1). Dentre as regiões exploradas, foram obtidas fêmeas ovígeras apenas nos municípios de Ubatuba: na Praia de Itaguá (23°27'05" S; 45°02'48" W) e Ilha das Couves (23°25'05" S; 44°51'27" W); Caraguatatuba: na Ilha do Tamanduá (23°35'40" S; 45°17'35" W); Ilhabela: na Ilha das Cabras (23°49'47" S; 45°23'31" W); São Sebastião: no Arquipélago dos Alcatrazes (24°05'43,69' S; 45°41'35,51" W); e Cananéia: na Ilha da Figueira (25°20'50" S; 48°01'40" W). Para região de Santos e São Vicente, apesar de terem sido realizadas amostragens, no Píer do Pescador (23°58'28" S; 46°23'13" W) e na Ilha do Porchat (23°58'54" S; 46°22'04" W), nenhum dos exemplares coletados portavam ovos.

As áreas de amostragem foram selecionadas devido à presença de substratos biogênicos, em que as espécies de *Synalpheus* são comumente encontradas (Almeida *et al.*, 2018). Para o presente estudo, foram encontrados espécimes de *Synalpheus* em colônias de poliquetos do gênero *Phragmatopoma* Mörch, 1863, briozoários do gênero *Schizoporella* Hinks, 1877, cnidários da classe Anthozoa, como o coral *Madracis decactis* (Lyman, 1859), e em poríferos, principalmente de classe Demospongiae, como a esponja *Amphimedon viridis* (Duchassaing & Michelloti, 1864).

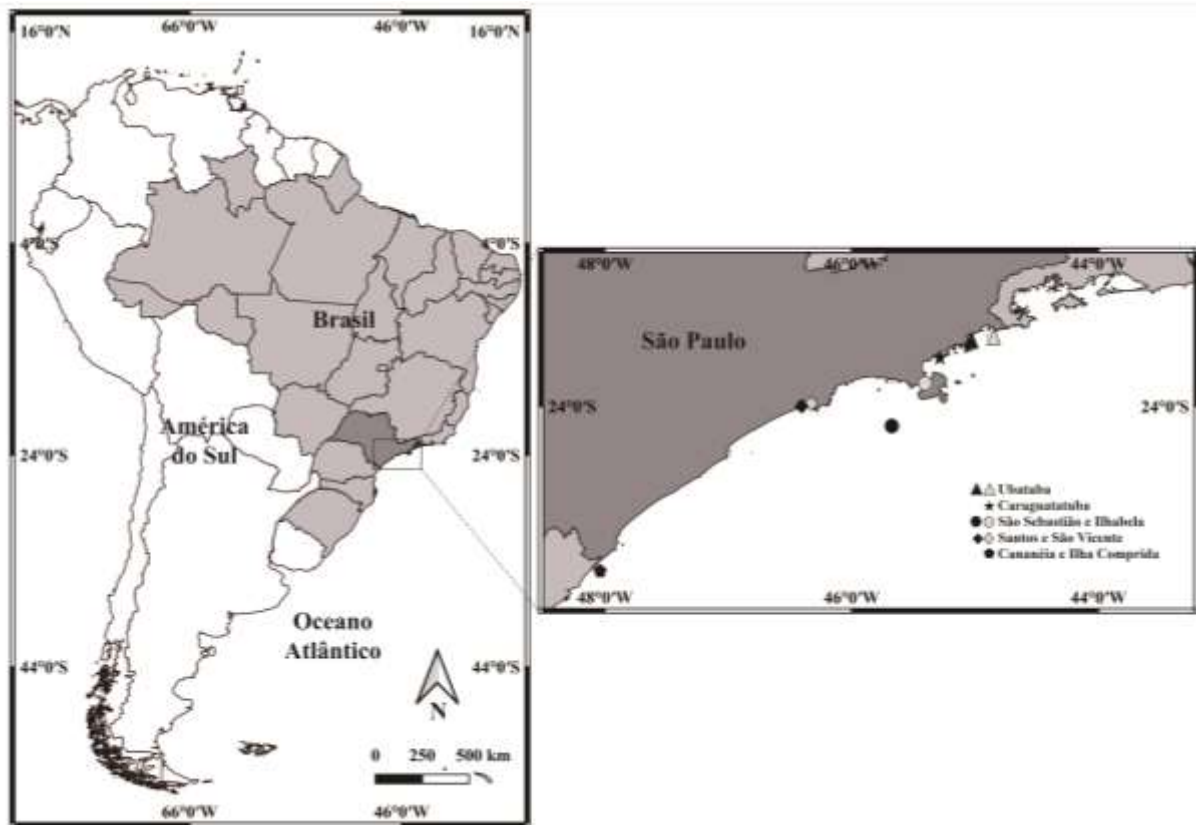


Figura 1. Mapa com os locais de amostragem das fêmeas parentais de *Synalpheus* obtidas nas cinco grandes áreas do litoral do estado de São Paulo. Símbolos indicam os pontos específicos de cada grande área.

Métodos de amostragem

As fêmeas ovígeras foram amostradas por meio de substratos artificiais de refúgio (SAR) (ver Alves et al. 2019 e Moraes et al. 2021 para detalhes sobre SARs) (Figura 2 A), instalados em regiões de substrato biogênico e recuperados após 3 meses, utilizando o método de mergulho autônomo, em profundidades que variaram de 6 a 12 metros (Figura 2 B,C,D); e por esforço manual pela coleta de substratos biogênicos, utilizando o método de mergulho livre, em profundidades de até 5 metros (Figura 2 E,F). Foram realizadas as diversas campanhas, que ocorreram em: junho, agosto e dezembro de 2018; janeiro, abril, junho e setembro de 2019; fevereiro, outubro e novembro de 2020; maio e junho e outubro 2021; e fevereiro 2022. Após coletados, ambos os substratos artificiais de refúgio e os substratos biogênicos foram triados (Figura 2 G, H) as fêmeas ovígeras de

Synalpheus foram separadas e acondicionadas em sacos plásticos individuais contendo água do local de coleta. Os exemplares foram transportados para o laboratório e mantidos vivos em aquários com volume aproximado de 10 L de água e aeração constante. A temperatura foi mantida entre 22 e 26 °C e a salinidade entre 30 e 35.

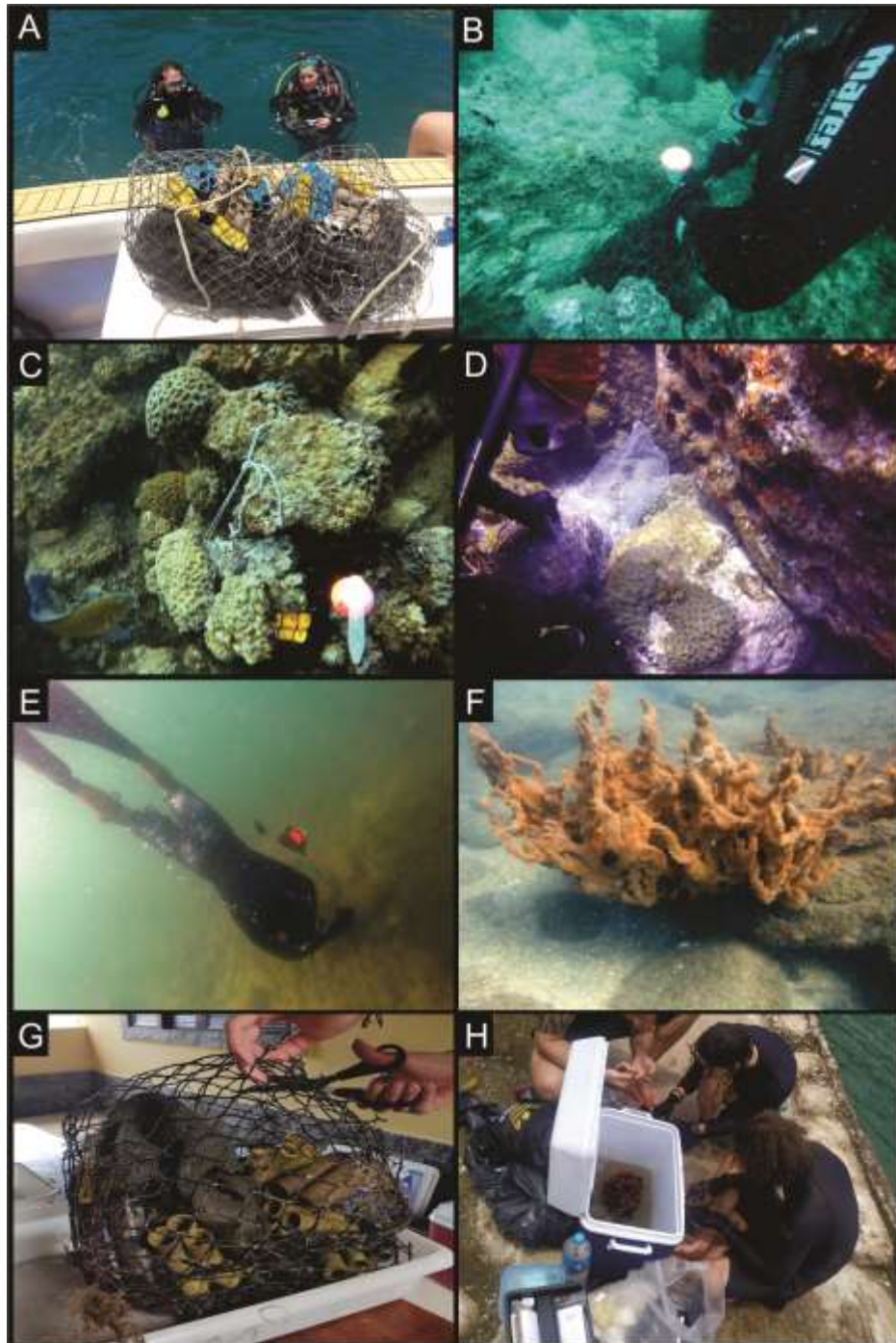


Figura 2. Demonstração da instalação (A, B e C) e a retirada (D) do substrato artificial de refúgio por meio de mergulho autônomo e a coleta de substrato biogênico por meio de mergulho livre (E, F), e posterior das triagens do material (G, H).

Fêmeas parentais foram mantidas em aquários individuais, os quais eram inspecionados a cada duas horas para verificar a presença de larvas recém-eclodidas. Após a eclosão, as larvas (primeiro estágio) foram removidas dos aquários utilizando um foco luminoso, devido a atração fotopositiva que ocorre em larvas iniciais de crustáceos (Thorson, 1964), e uma pipeta de pasteur. Em seguida, foram preservadas em uma solução de etanol (70%) e glicerina na proporção de 1:1. As fêmeas adultas foram retiradas dos aquários, fotografadas utilizando uma câmera Nikon Coolpix P100, e identificadas de acordo com a literatura específica, utilizando uma chave de identificação para espécies do gênero *Synalpheus* do Atlântico Ocidental (Anker *et al.*, 2012). Posteriormente, as fêmeas foram fixadas individualmente em etanol (98%) e juntamente com algumas larvas (voucher) foram depositadas na Coleção de Crustáceos do Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo (CCDB/FFCLRP/USP).

Análise de distância genética

As análises moleculares foram realizadas para confirmar a identificação morfológica dos espécimes utilizados. Todos os exemplares adultos amostrados foram acondicionados em etanol (98%) e submetidos a estas análises, seguindo o proposto por Morrison *et al.* (2004), Hultgren & Duffy (2011) e Mantelatto *et al.* (2016, 2018). As análises focaram no gene mitocondrial citocromo oxidase I (COI), contendo aproximadamente 700 pares de base. O DNA genômico foi extraído da musculatura de cada espécime utilizando Chelex[®] resin (Estoup *et al.*, 1996) seguindo o protocolo do fabricante. Para ampliação do segmento do gene COI, foram utilizados os primers COIAL2o (5' ACGCAACGATGATTATTTTCTAC 3') e COIAH2m (5' GACCRAAAAATCARAATAAATGTTG 3') (Mantelatto *et al.* 2016).

A amplificação dos genes foi realizada por meio de uma reação em um volume total de 25 µL contendo água destilada e deionizada, 3 µL de tampão de PCR, 3 µL de MgCl₂ (25 mM), 5 µL de betaína (5M), 4 µL de solução de dNTPs (10 mM cada), 1 µL de cada *primer* (10 µM cada), 0.5 µL *Thermus aquaticus* (Taq) polimerase (5 U/µL) e quantidades previamente calculadas do DNA extraído (Morrison et al., 2004; Mantelatto et al., 2016). Os ciclos PCR procederam da seguinte forma: desnaturação inicial a 94°C por 4 minutos; 40 ciclos de 94°C por 45 segundos, 50°C por 60 segundos, e 72°C por 60 segundos; e a extensão final a 72°C por 10 minutos (Morrison et al., 2004; Mantelatto et al. 2016; 2018). Controles negativos (água destilada) foram utilizados em todas as reações. Os resultados dos produtos de PCR tiveram sua purificação realizada utilizando o kit SureClean Plus® seguindo os protocolos do fabricante e sequenciados por meio de um sequenciador automático ABI Prism 3100 Genetic Analyzer® (Applied Biosystems automated sequencer) no Departamento de Tecnologia da Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias de Jaboticabal (FCAV) da Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho.

As sequências obtidas foram confirmadas pela análise do sequenciamento de ambas as fitas (senso e antisenso) e a sequência consenso foi obtida por meio do programa Geneious 2022.1 (Kearse et al. 2012). A presença de stop códons foi checado utilizando a plataforma Emboss Sixpack (http://www.ebi.ac.uk/Tools/st/emboss_sixpack/). As sequências obtidas foram comparadas com as disponíveis para as respectivas espécies no GenBank, fornecidas após a confirmação no BLAST (Tabela A-I, Apêndice I). A comparação entre as sequências de DNA utilizando as disponíveis em bancos de dados permite usar algoritmos que avaliam distâncias entre espécimes, determinando graus de similaridade genética (Raupach & Radulovici 2015; Mantelatto et al. 2018). As sequências de *Synalpheus* foram alinhadas utilizando o programa ClustalW por meio do

Bioedit. Sequências de outros gêneros de Alpheidae também foram inclusos no alinhamento para servir como grupamento externo (Tabela A-II, Apêndice I). Para comparação das sequências obtidas no presente estudo com as demais de *Synalpheus* disponíveis no GenBank, bem como as do grupo externo de Alpheidae, foram calculadas as distâncias genéticas, utilizando o modelo do parâmetro Kimura 2 (Kimura 1980) utilizando o software MEGA X (Kumar *et al.* 2018).

Descrição morfológica das larvas

As larvas foram descritas com base nas recomendações da literatura, proposto por Clark *et al.* (1998) e atualizado por Clark & Cuesta (2015), utilizando a terminologia das cerdas proposta por Garm (2004). Para cada fêmea foram escolhidas 10 larvas, aleatoriamente, para o processo de descrição. Em seguida, as larvas foram mensuradas quanto ao comprimento da carapaça (CC, mm), da margem posterior da órbita ocular até a margem posterior da carapaça, e comprimento total (CT, mm) da extremidade do rostro até o telson, excluindo as cerdas. Os apêndices foram dissecados a partir das larvas de cada espécie, por meio de um estereomicroscópio Zeiss Stemi 2000C trinocular. As ilustrações e medidas foram realizadas por meio do uso de um microscópio Leica DM 750 por meio do software Leica Application Suite (LAS) V 4.3, equipado com câmara clara. Em casos que os espécimes de zoea I apresentassem o processo de muda para o estágio seguinte no momento em que foi fixado, as características morfológicas dos apêndices do primeiro estágio larval foram descritas baseados na exúvia.

Resultados

Foram encontradas 10 fêmeas ovígeras de cinco espécies de *Synalpheus* durante as campanhas de amostragem, identificadas por meio da morfologia como *S. antillensis*

(Figura 3 A), *S. apioceros* (Figura 3 B), *S. fritzmuelleri* (Figura 3 C), *S. cf. townsendi* (Figura 3 D), e *Synalpheus* sp. (Figura 3 E).

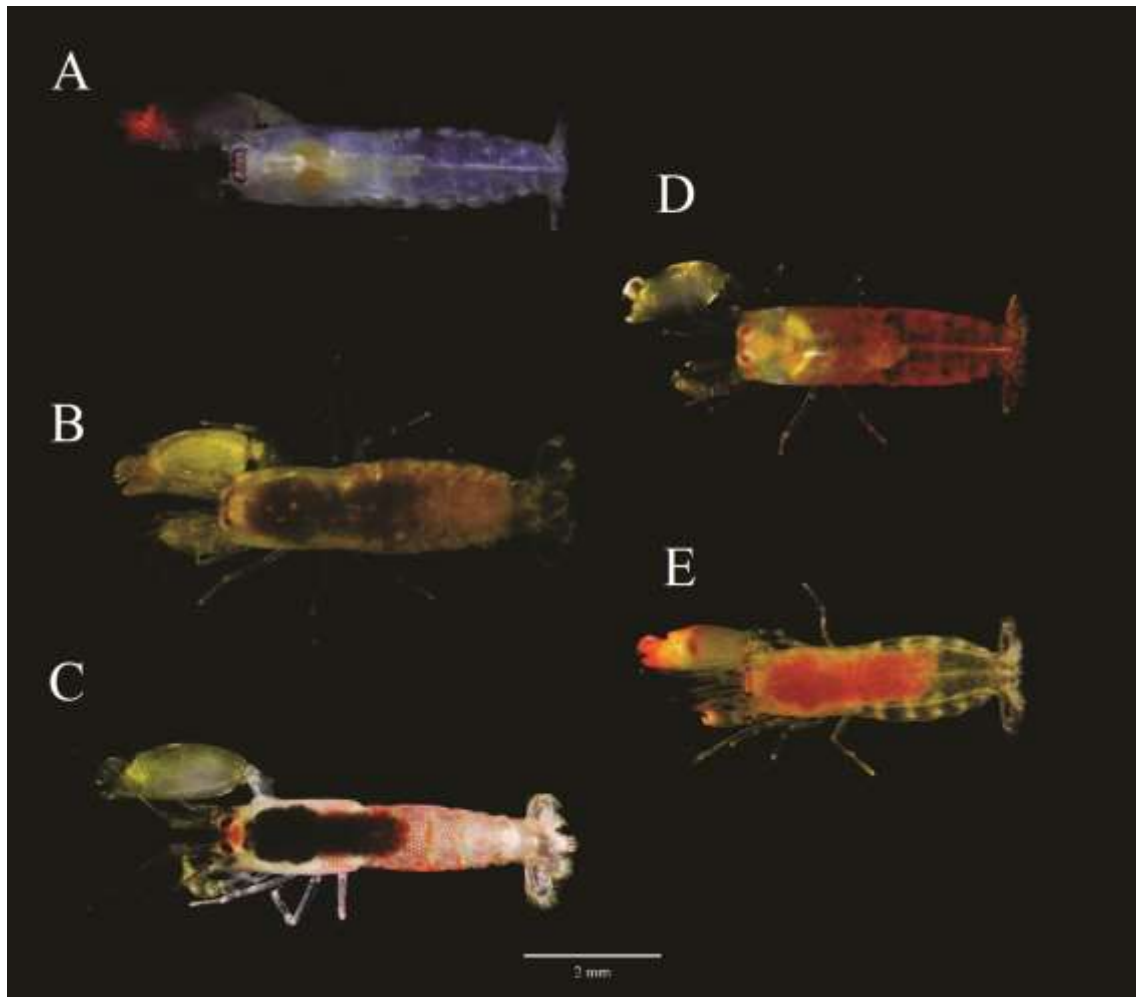


Figura 3. Espécies de *Synalpheus* amostradas no litoral do estado de São Paulo utilizadas para descrição do primeiro estágio larval. A = *S. antillensis*; B = *S. apioceros*; C = *S. fritzmuelleri*; D = *S. cf. townsendi*; E = *Synalpheus* sp. Fotos: Isabela Ribeiro Rocha de Moraes.

Análise de distância genética

Novas sequências de gene COI foram obtidas para quatro das cinco espécies das fêmeas parentais, utilizadas para as análises de distância genética. Para fêmea parental de *Synalpheus* sp. não foi possível obter a sequência até o momento. A distância genética dentro de *Synalpheus* variou de 0,19 a 26,11% e a distância para os grupos externos

variaram de 21,82 a 28,49% para *Salmonus carvachoi* Anker, 2007, de 23,57 a 27,51% para *Auatomate dolichognattha* de Man, 1888, 24,12 a 29,34% para os camarões do gênero *Alpheus* (*A. formosus* Gibbes, 1850 e *A. thomasi* Hendrix & Gore, 1973) e de 28,02 a 33,89% para *Athanas nitescens* Leach, 1814 (Tabela I).

Tabela I. Valores de distância genética pareada (%) Kimura-2 entre as espécies de *Synalpheus* amostradas no presente estudo e espécies de Alpheidae utilizadas como grupo externo. Valores em negrito destacam a distância dentro da mesma espécie.

	A1	A2	A3	B1	B2	B3	C1	C2	C3	C4	D1	D2	D3	E1	E2	E3	E4	E5
A1																		
A2	0,19																	
A3	0,40	0,19																
B1	25,25	25,19	25,19															
B2	24,66	24,60	24,60	0,90														
B3	23,11	23,05	23,05	1,60	1,40													
C1	20,84	21,06	21,06	24,84	24,51	24,97												
C2	20,56	20,79	20,79	25,13	24,80	25,26	0,40											
C3	20,79	21,02	21,02	25,07	24,74	24,91	0,40	0,40										
C4	19,95	20,17	20,17	25,05	24,72	24,89	1,80	1,80	1,80									
D1	23,39	23,62	23,62	26,11	25,53	24,85	23,33	23,33	23,28	23,26								
D2	20,86	20,53	20,81	24,80	24,22	23,82	21,00	20,72	20,95	19,81	22,18							
D3	20,72	20,95	21,23	25,88	25,55	25,72	13,88	13,88	13,35	12,62	21,63	18,68						
E1	26,94	27,17	27,17	26,41	26,11	24,84	25,32	25,03	24,97	24,13	27,32	28,69	26,18					
E2	24,68	24,34	24,62	29,34	28,73	27,09	26,27	26,27	26,50	26,18	25,78	27,02	25,93	19,90				
E3	30,32	30,57	30,89	29,48	30,11	28,13	33,28	33,61	33,19	33,49	28,03	33,89	32,84	30,28	31,69			
E4	23,58	23,80	24,09	25,76	25,16	24,75	27,06	27,06	27,30	26,07	25,07	27,52	24,27	26,45	23,10	27,11		
E5	24,95	25,18	25,47	28,49	28,19	27,15	26,60	26,30	25,93	24,78	26,15	21,83	22,77	26,97	28,87	29,25	25,24	

A1 – A3 = *S. antillensis*; B1 – B3 = *S. apioceros*; C1 – C4 = *S. fritzmuelleri*; D1 – D3 = *S. cf. townsendi*; E1 – E5 = Grupo externo de Alpheidae.

Para *S. antillensis*, *S. apioceros*, e *S. fritzmuelleri* foram encontrados baixos valores de distância genética dentro dos respectivos grupos de cada espécie separadamente, variando de 0,19 a 1,80% (Tabela I), demonstrando uma clara separação entre os grupos para estas espécies. Para *S. cf. townsendi* a distância dentro do grupo apresentou um alto valor (20,8%). Devido ao valor encontrado de distância genética em *S. cf. townsendi*, considerando tanto a sequência obtida no presente estudo e quanto ambas

obtidas do GenBank, para esta espécie foi considerada apenas a identificação morfológica prévia, colocando a mesma como *conferatum*.

Obtenção das larvas

As larvas foram obtidas de uma fêmea de *S. antillensis*, duas fêmeas de *S. apioceros*, três fêmeas de *S. fritzmuelleri*, três fêmeas de *S. cf. townsendi*, uma fêmea de *Synalpheus* sp.

O primeiro estágio larval ocorreu dentro de um intervalo de até duas horas após a eclosão, sendo que todas as larvas descritas como zoea I do presente estudo foram adquiridas dentro deste período. Larvas obtidas após este intervalo já apresentavam características morfológicas do estágio seguinte (zoea II). Para *S. antillensis*, *S. fritzmuelleri* e *S. cf townsendi* foram observados exemplares do primeiro e do segundo estágio larval dentro do período de duas horas após a eclosão, demonstrando que o tempo de muda entre os estágios de zoea I para zoea II dentro de uma mesma ninhada pode ser variável (entre 1:30 e 2:00 horas). Para *S. apioceros* e *Synalpheus* sp., foram as únicas espécies em alguns indivíduos foi constatado o momento do processo de muda, no qual a exúvia da zoea I aparece sendo separada da larva (Figura 4).

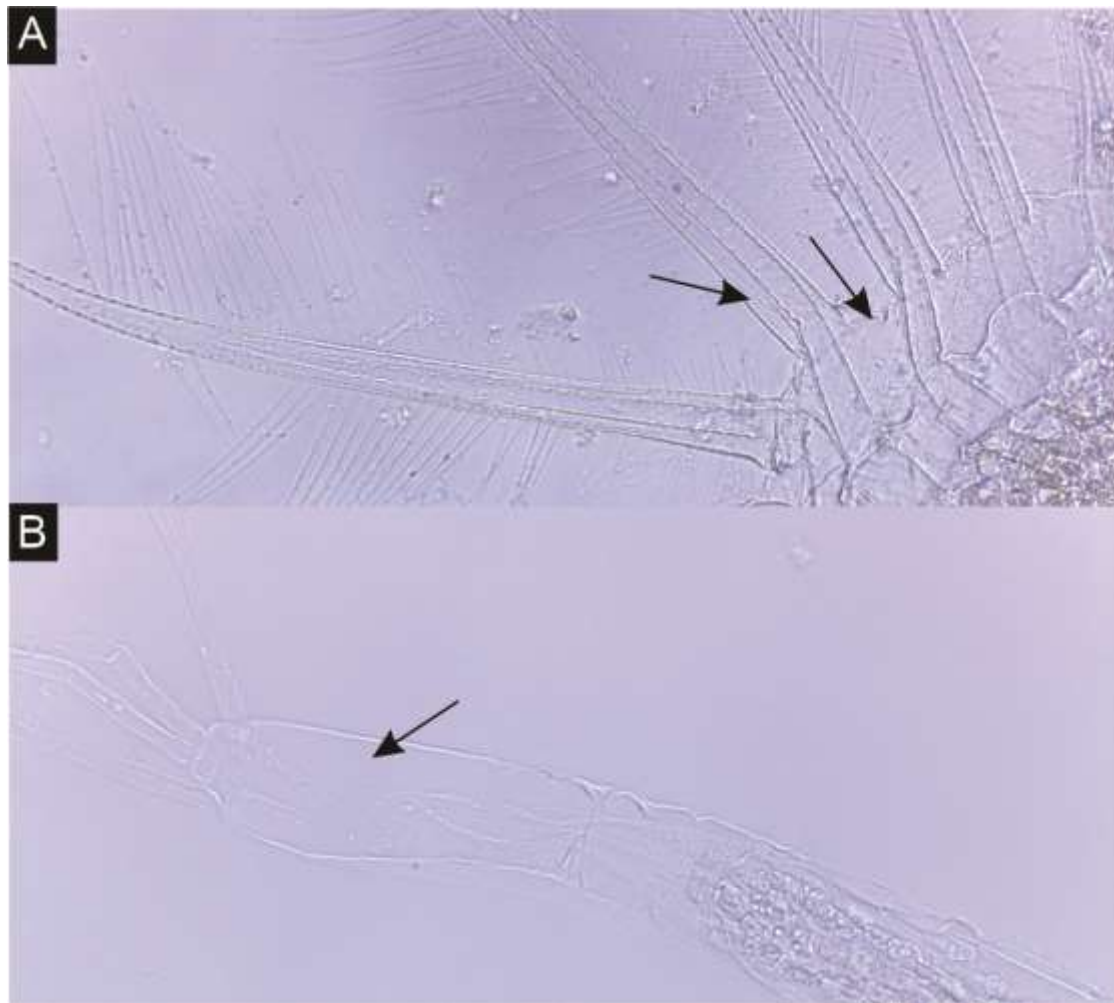


Figura 4. Demonstração do processo de muda da zoea I para zoea II das estruturas morfológicas das larvas de *S. apioceros* (A) – telson; e *Synalpheus* sp. (B) – exopodito do segundo maxilípede. Setas pretas indicam a exúvia da zoea I em processo de muda. Fora de escala.

Descrição morfológica de *Synalpheus apioceros* Coutière, 1909

Description of the first zoeal stage of *Synalpheus apioceros* (Caridea: Alpheidae), including a comparative analysis with larval morphology from the genus *Synalpheus* Spence Bate, 1888. *Zootaxa*, 4838(1): 071–082. 2020.

Rafael de Carvalho Santos; Régis Augusto Pescinelli & Rogerio Caetano da Costa.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4838.1.3>

<https://www.biotaxa.org/Zootaxa/article/view/zootaxa.4838.1.3>

A descrição de *S. apioceros* passou por um processo de revisão após sua publicação, e será emitida uma *corrigenda* à *Zootaxa* incluindo a versão corrigida da morfologia larval desta espécie, incluindo a Figura 5. A seguir, está a descrição submetida em forma de *corrigenda*. Informações em negrito correspondem as alterações na descrição após a revisão.

Zoea I

Dimensões: CC: $0,63 \pm 0,05$ mm CT: $2,39 \pm 0,10$ – n = 10.

Carapace (Figura 5a, b, c): rostrum present and short; spines absent; eyes sessile.

Antennule (Figura 5a, b; 6a): Peduncle 3-segmented; inner flagellum as a long plumose seta; outer flagellum with 4 terminal aesthetascs, one longer than others, and 1 short terminal plumose seta.

Antenna (Figura 5a, b; 6b): Peduncle unsegmented **with a small distal spine in the inner margin**; endopod with 1 terminal plumose seta and 1 inner simple seta; exopod (antennal scale) **4-segmented with 11 plumose setae, 9 in the inner side (2, 2, 1, 4), 2 on the outer side (1, 1, 0, 0) plus 1 small simple seta on the outer side of fourth segment.**

Maxillule (Figura 6c): coxal endite unilobed with 2 simple setae plus 2 plumose setae; basal endite with 2 **stout spines** plus 2 short spines; endopod with 1 plumose seta plus **1 simple setae.**

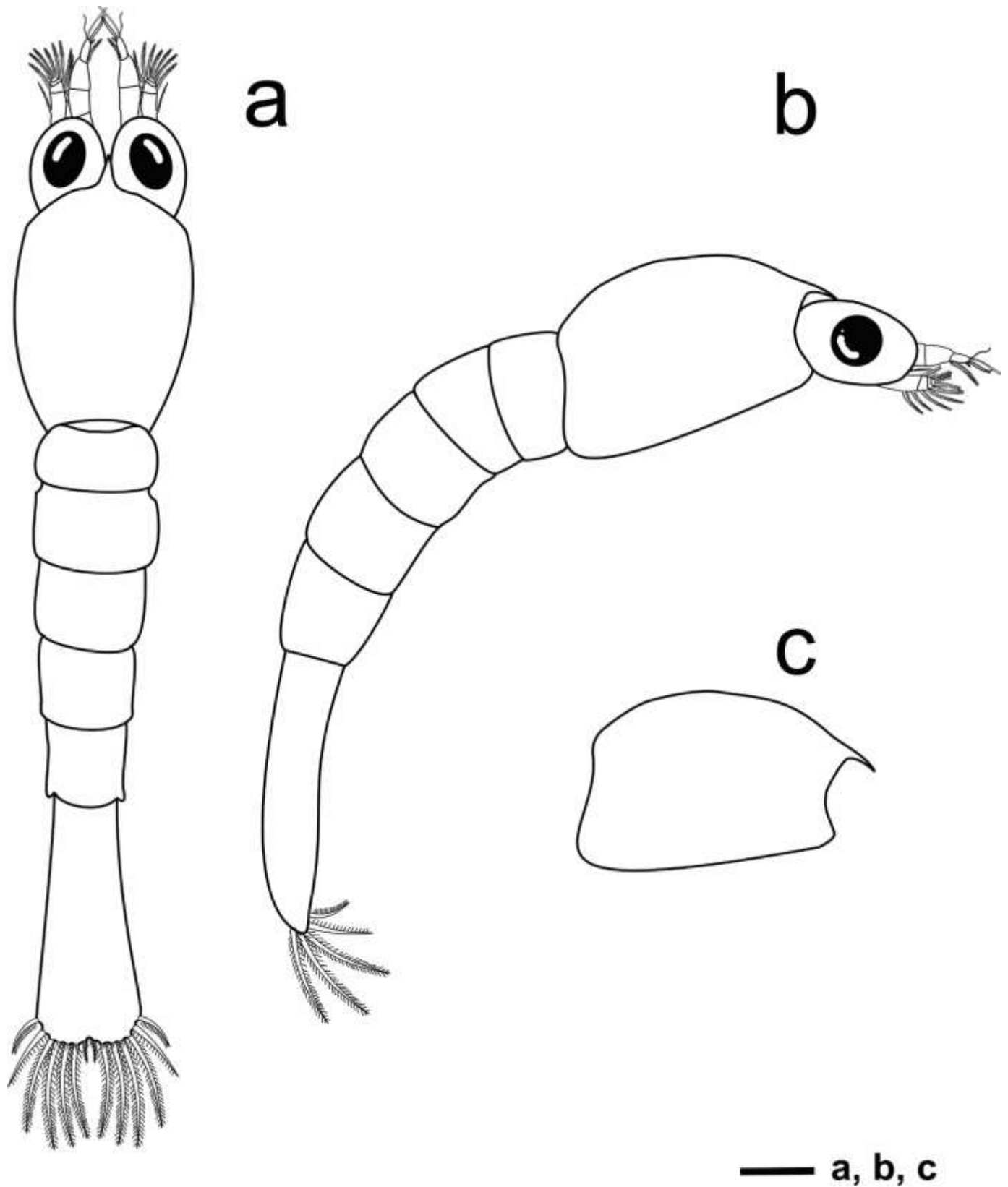


Figura 5. *Synalpheus apioceros* Coutière, 1909, Zoea I. a. Dorsal View; b. Lateral View; c. carapace. (Scale bars: a, b, c = 0,2 mm).

Maxilla (Figura 6d): coxal endite **unilobed**, with **3 plumose setae (1 proximal and 2 distal)**; basal endite bilobed with **3 (1 plumose and 2 simple)** setae in each lobe; endopod unsegmented with 2 simple setae on base and 3 terminal (1 plumose and 2 simple) setae; exopod (scaphognathite) with 3 long terminal plumose setae plus **1 short marginal simple setae**.

First Maxilliped (Figura 7a): **coxa with 1 simple seta**; basis with 5 spines **and 2 simple setae**; endopod unsegmented with 3 terminal simple setae, the median longer than lateral; exopod unsegmented with 4 plumose natatory setae.

Second Maxilliped (Figura 7b): coxa without seta; **basis with 1 simple seta**; endopod **4-segmented** with 0, 0, **1 serrate, 5 (1 serrate + 4 simple)** setae; exopod **unsegmented with 2 (1 small simple and 1 long plumose) subterminal, and 4 long terminal plumose natatory setae**.

Third Maxilliped (Figura 7c): coxa without seta; **basis with 1 simple seta**; endopod 5-segmented with 0, 0, 0, **2 subterminal simple, 4 terminal simple** setae; exopod **unsegmented with 2 subterminal long plumose, and 4 long terminal plumose natatory setae**.

Pereopods (Figura 7d-h): 5 pairs; first and second rudimentary biramous (j and k); third as a biramous bud (l); fourth as a uniramous bud (m); fifth rudimentary uniramous (n).

Pleon (Figura 5a, b): with 5 pleonites, unarmed and rounded; sixth somite undifferentiated; pleopods absent.

Telson (Figura 7i): rounded, with deep posteromedial concavity; margin with 7+7 plumose setae, outermost 2 pairs of plumose only in the inner margin, inner pair shorter. **One row of minute spines on distal margin between bases of the 4+4 inner setae and above the 3+3 inner setae, and setulate between the inner pair.**

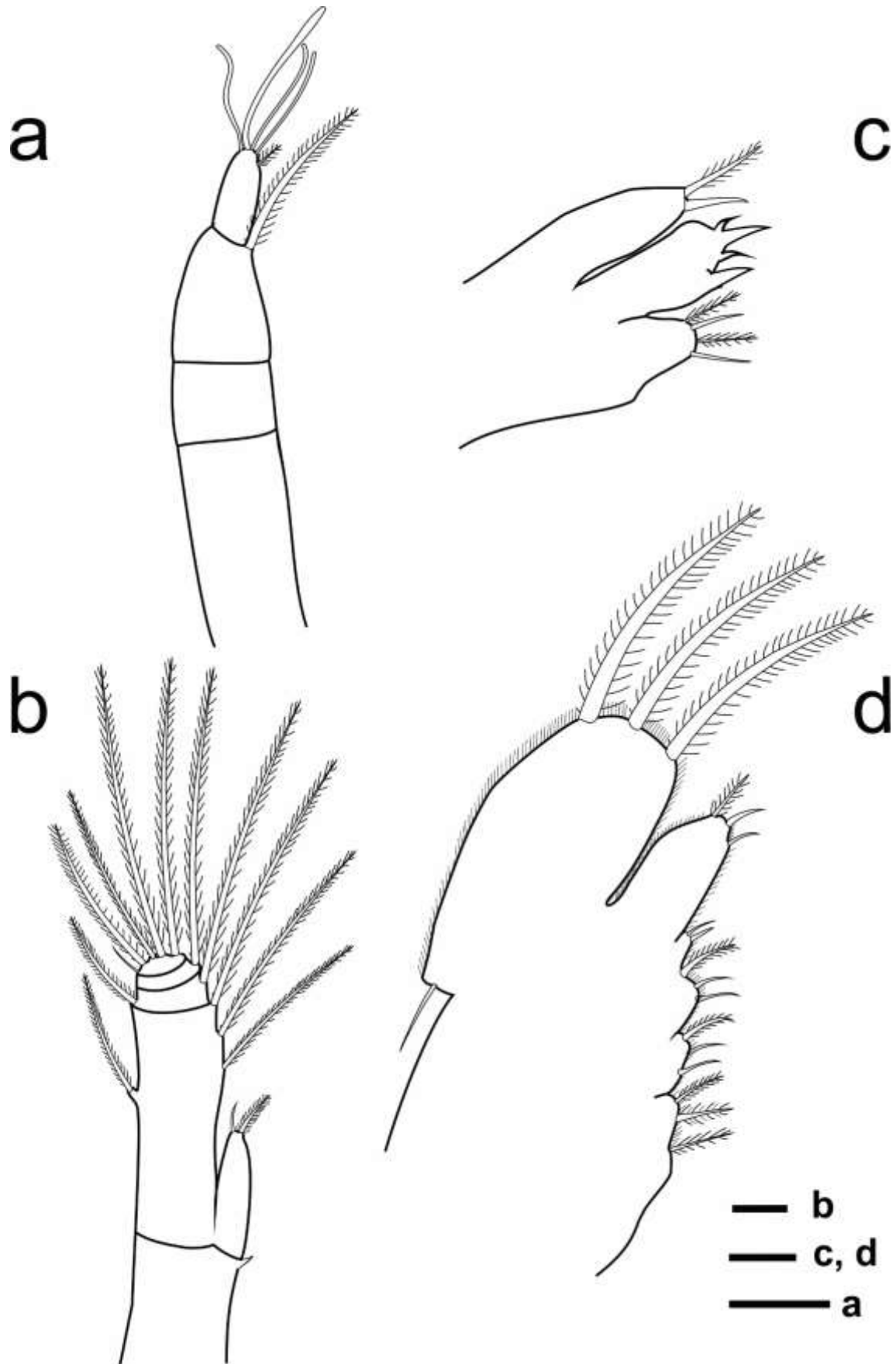


Figura 6. *Synalpheus apioceros* Coutière, 1909, Zoea I. a. Antennule; b. Antenna; c. Maxillule; d. Maxila. (Scale bars: a = 0.1 mm; b = 0.05 mm; c, d = 0.02 mm).

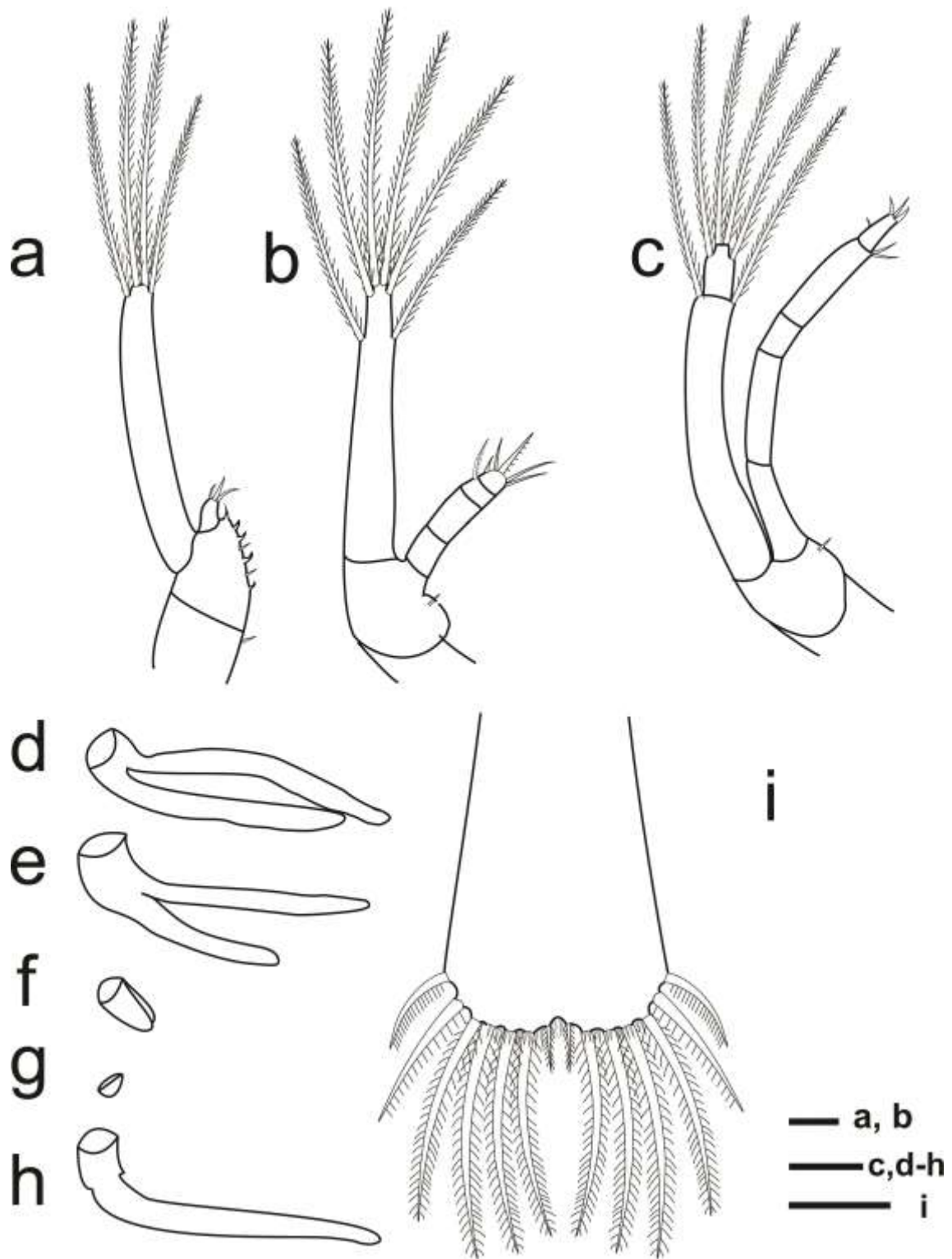


Figura 7. *Synalpheus apioceros* Coutière, 1909, Zoea I. a First maxilliped; b. Second Maxilliped; c. Third Maxilliped; d-h. Pereiopods I–V; i. Telson. . (Scale bars: b, d-h = 0.1 mm; a, c = 0.05 mm)

Descrição morfológica de *Synalpheus antillensis* Coutière, 1909

A fêmea parental apresentou 5,56 mm de comprimento de carapaça (CC). O primeiro estágio larval de *Synalpheus antillensis* foi descrito detalhadamente pela primeira vez. Comparações dentre as características morfológicas com os demais primeiros estágios de zoea estão listadas na tabela II.

Zoea I

Dimensões: CC - $0,56 \pm 0,05$ mm; CT - $1,92 \pm 0,12$ mm – n = 10 larvas.

Carapaça (Figura 8a, b, c): rostró presente e curto, não atingindo a porção final dos olhos, espinho pterogostomial ausente, olhos sésseis.

Antênula (Figura 8a, b; 9a): pedúnculo com 3 segmentos; flagelo interno reduzido, na forma de uma cerda plumosa; flagelo externo com 4 estetos terminais (um mais longo e mais espesso) e uma cerda plumosa curta.

Antena (Figura 8a, b; 9b): pedúnculo não segmentado com 1 espinho curto distal na região interna; endopodito com duas cerdas simples terminais; exopodito (escama antenal) com 4 segmentos com 11 cerdas plumosas, 9 na margem interna (2, 2, 1, 4), 2 na margem externa (1, 1, 0, 0) e 1 cerda simples curta na face externa do último segmento.

Maxílula (Figura 9c): endito coxal com 3 cerdas plumosas + 1 cerda simples; endito basal com 2 espinhos robustos + 3 espinhos curtos; endopodito com 1 cerda simples + 1 cerda plumosa, com sétulas da região mediana para distal.

Maxila (Figura 9d): endito coxal não bilobado com 3 cerdas plumosas (1 proximal e 2 distais); endito basal bilobado com 1 cerda plumosa e 2 cerdas simples em cada lobo; endopodito bilobado com 5 cerdas (1 plumosa e 1 simples proximais, e 1 plumosa e 2

simples distais); exopodito (escafognatito) com 3 cerdas plumosas terminais + 1 cerda simples curta marginal. Microtríquias ao longo de parte do endopodito e escafognatito.

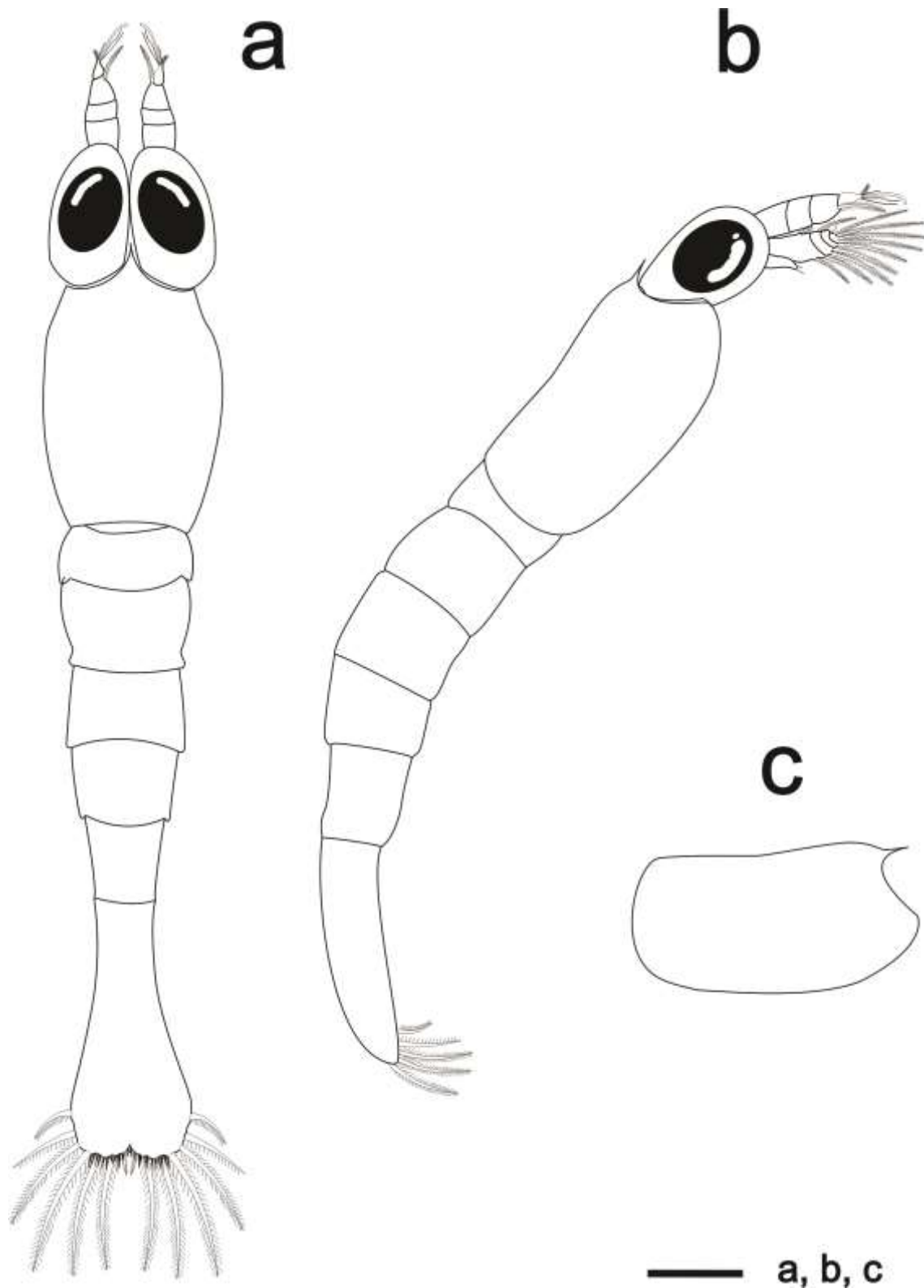


Figura 8. *Synalpheus antillensis* Coutière, 1909. Primeiro estágio larval. a. Vista dorsal; b. Vista lateral; c. Carapaça. (Barras de escala: a, b, c = 0,2 mm).

Primeiro Maxilípede (Figura 10a): coxa com uma cerda simples; base com 4 espinhos + 2 cerdas simples curtas; endopodito não segmentado com 4 cerdas simples (1 proximal curta e 3 distais); exopodito não segmentado com 4 cerdas plumosas natatórias terminais longas.

Segundo Maxilípede (Figura 10b): coxa desarmada, base com 2 cerdas simples curtas; endopodito com 4 segmentos com 0, 0, 1 cerda serrada, 5 cerdas (1 serrada + 4 simples); exopodito não segmentado com 2 (1 plumosa longa interna + uma simples curta externa) subterminais, e 4 cerdas plumosas natatórias terminais longas.

Terceiro Maxilípede (Figura 10c): coxa desarmada; base com 1 cerda simples curta; endopodito com 5 segmentos com 0, 0, 0, 2 cerdas serradas, 4 cerdas simples; exopodito não segmentado 2 cerdas plumosas subterminais, e 4 cerdas plumosas natatórias terminais longas.

Pereópodos (Figura 10d-f): 3 pares; primeiro e segundo rudimentares birremes; quinto rudimentar e unirreme.

Pleon (Figura 8a, b): com 5 pleonitos, desarmados e arredondados; sexto pleonito não diferenciado; pleópodos ausentes.

Telson (Figura 10g): arredondado, com concavidade posteromediana profunda, margem com 7+7 cerdas plumosas, 2 pares mais externos com sétulas apenas na região interna; par mediano é mais curto em relação aos demais. Presença de pequenos espínulos na margem, entre as bases dos 4+4 e sobre os 3+3 pares mais internos, e com sétulas entre o par mais interno.

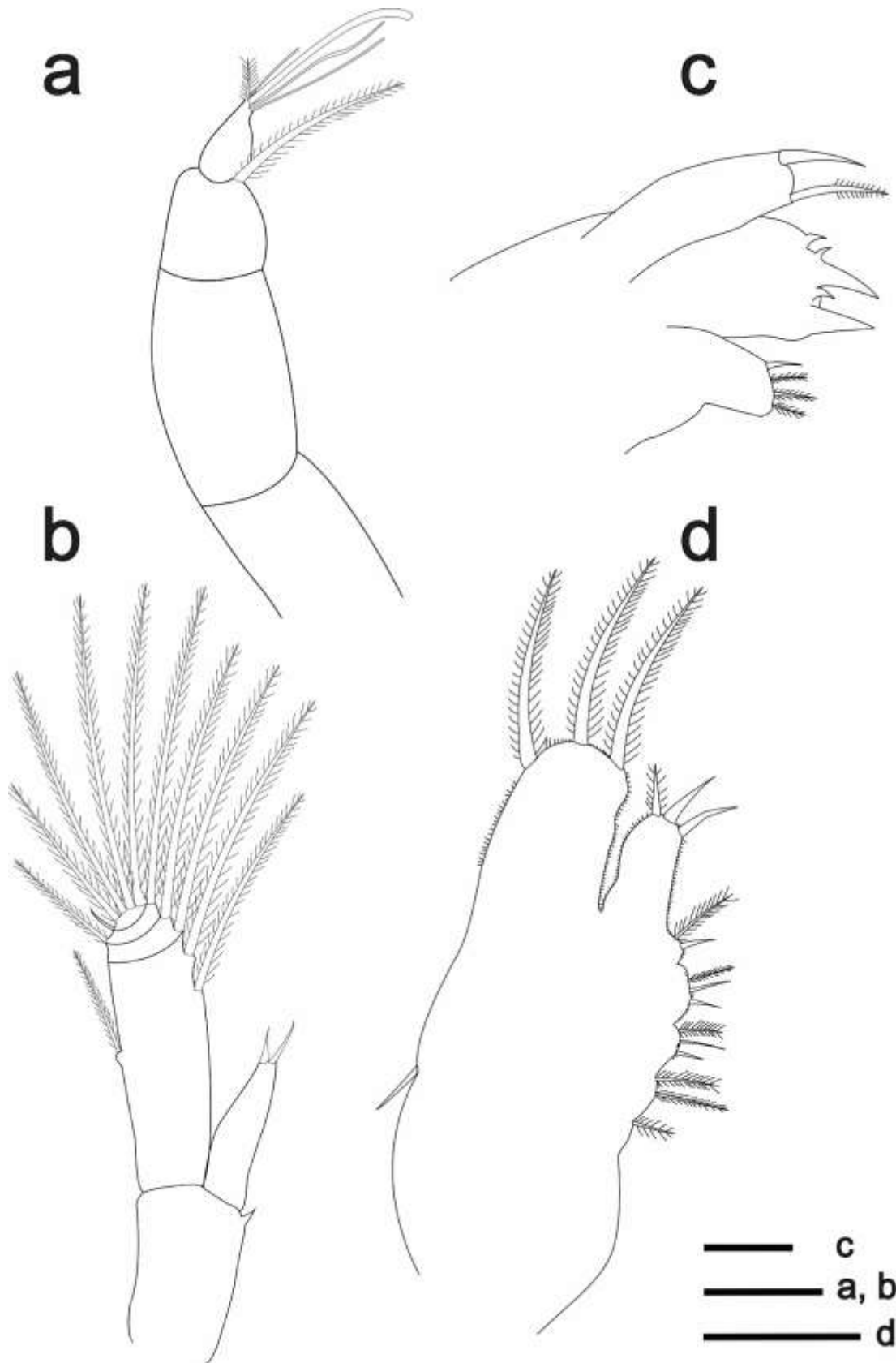


Figura 9. *Synalpheus antillensis* Coutière, 1909. Primeiro estágio larval. a. Antênula; b. Antena; c. Maxílula; d. Maxila. (Barras de escala: a, b = 0,1 mm; d = 0,05 mm; c = 0,02mm).

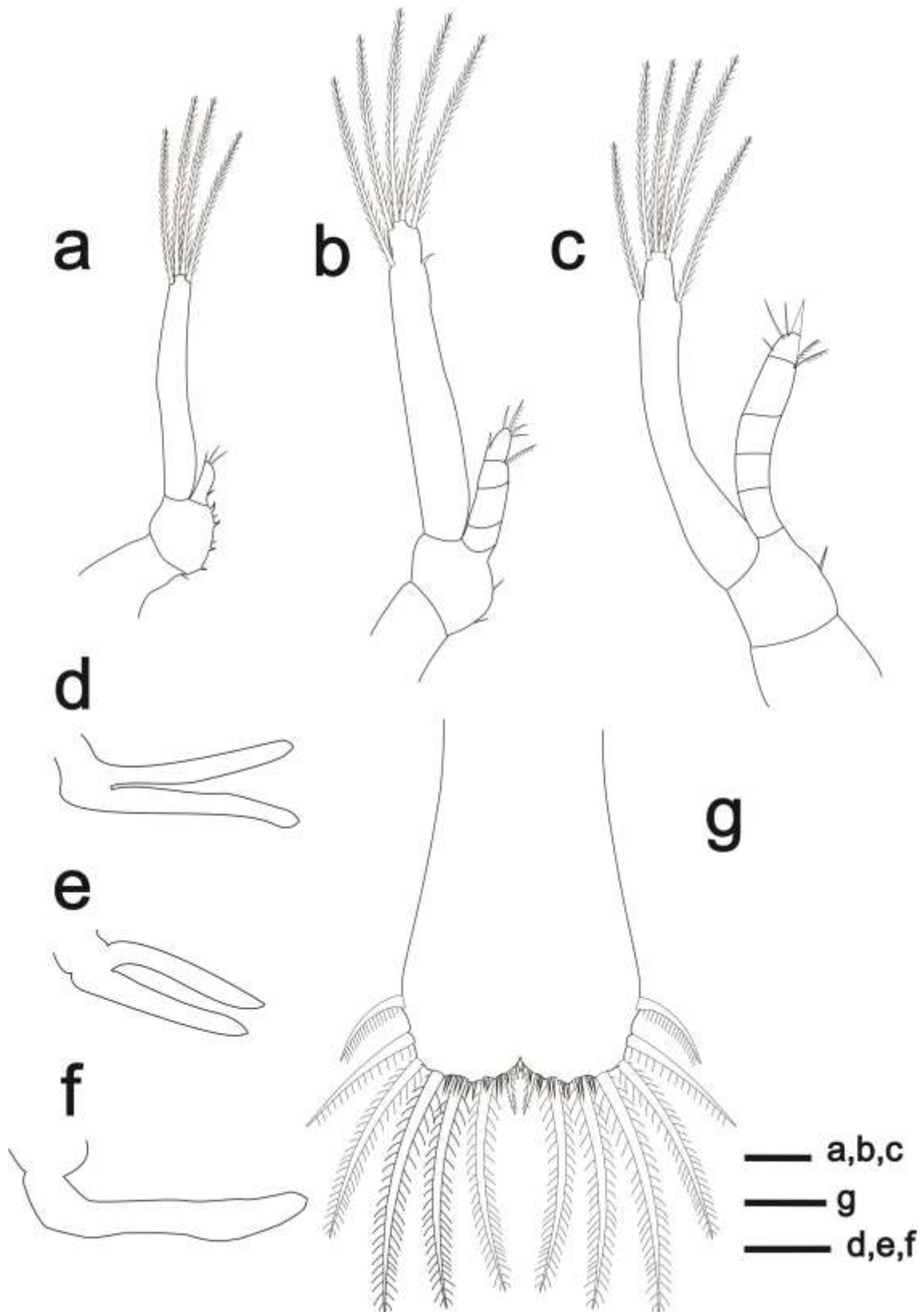


Figura 10. *Synalpheus antillensis* Coutière, 1909. Primeiro estágio larval. a. Primeiro maxilípede; b. Segundo maxilípede; c. Terceiro maxilípede; d. Pereópodo I; e. Pereópodo II; f. Pereópodo III; g. Telson. (Barras de escala: a - c, d - f, g= 0,1 mm).

Descrição morfológica de *Synalpheus fritzmuelleri* Coutière, 1909

O tamanho das fêmeas variou de 5,03 até 5,47 mm de comprimento de carapaça (CC) com uma média de $5,52 \pm 0,80$ mm de CC. O primeiro estágio larval de *Synalpheus fritzmuelleri* foi redescrito detalhadamente a partir das larvas das três fêmeas ovígeras amostradas. Comparações dentre as características morfológicas com os demais primeiros estágios de zoea estão listadas na tabela II e, comparação com a primeira descrição na tabela III.

Zoea I

Dimensões: CC: $0,63 \pm 0,05$ mm CT: $1,67 \pm 0,15$ – n = 10.

Carapaça (Figura 11a, b, c): rostró presente e curto, não atingindo a porção final dos olhos, espinho pterogostomial ausente, olhos sésseis.

Antênula (Figura 11a, b; 12a): pedúnculo com 3 segmentos; flagelo interno reduzido, na forma de uma cerda plumosa longa; flagelo externo com 4 estetos terminais (um mais longo e mais espesso) e 1 cerda plumosa terminal curta.

Antena (Figura 11a, b; 12b): pedúnculo não segmentado com 1 espinho curto distal na região interna; endopodito com 1 cerda simples + 1 cerda plumosa terminais; exopodito (escama antenal) com 4 segmentos com 11 cerdas plumosas, 9 na margem interna (2, 2, 1, 4), 2 na margem externa (1, 1, 0, 0) e 1 cerda simples curta na face externa do último segmento.

Maxílula (Figura 12c): endito coxal com 4 cerdas simples; endito basal com 2 espinhos robustos + 1 espinho curto; endopodito com 1 cerda simples + 1 cerda plumosa, com sétulas da região mediana para distal.

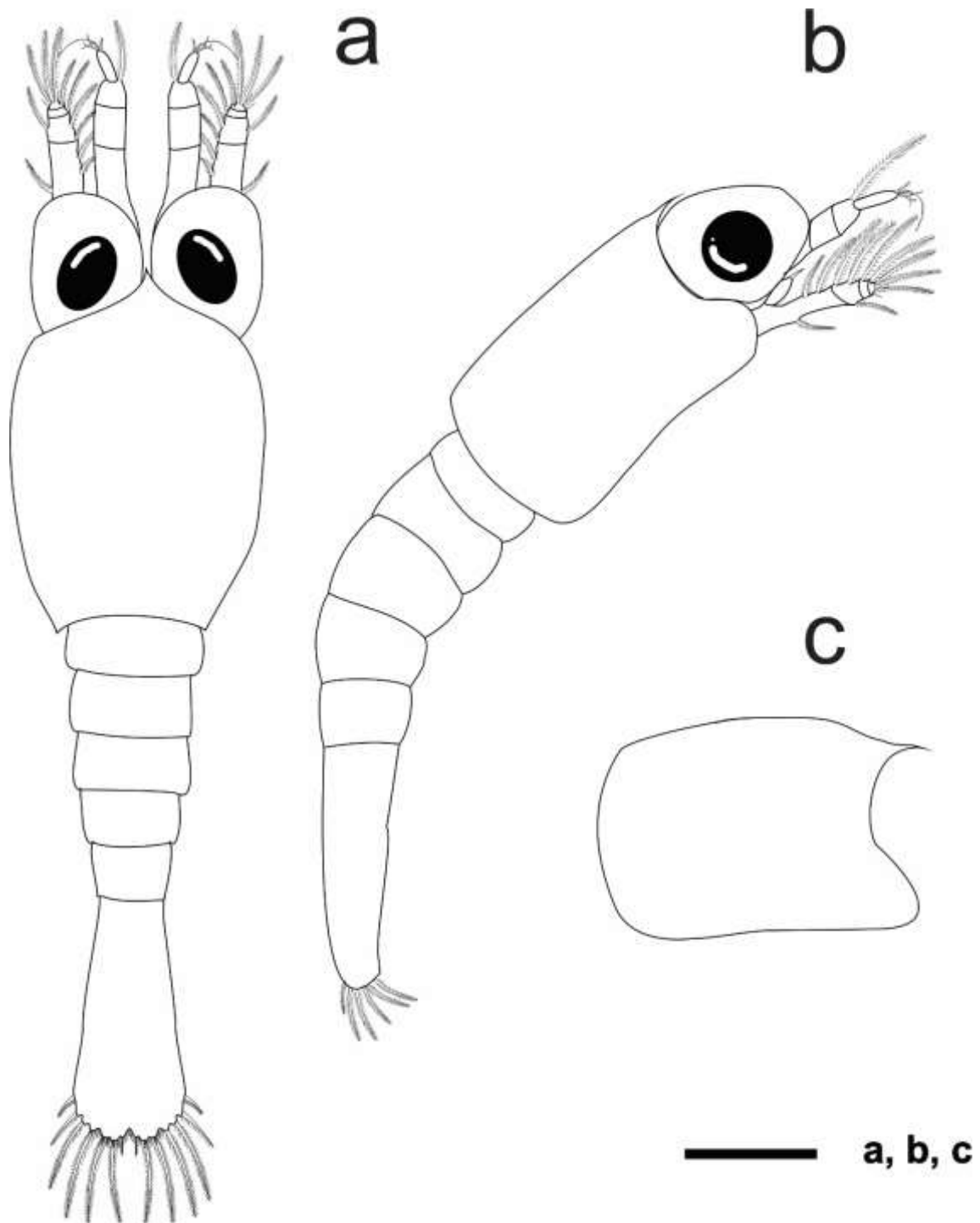


Figura 11. *Synalpheus fritzmuelleri* Coutière, 1909, primeiro estágio larval. a. Vista dorsal; b. Vista lateral; c. Carapaça. (Barras de escala: a, b, c = 0,2 mm).

Maxila (Figura 12d): endito coxal não bilobado com 3 cerdas plumosas (1 proximal e 2 distais); endito basal bilobado com 3 cerdas simples em cada lobo; endopodito bilobado com 5 cerdas (2 proximais e 2 distais simples, e 1 distal plumosa); exopodito

(escafognatito) com 4 cerdas plumosas (3 terminais e 1 marginal). Microtríquias ao longo de parte do endopodito e escafognatito.

Primeiro Maxilípede (Figura 13a): coxa com 1 cerda simples; base com 4 espinhos e 3 cerdas simples; endopodito não segmentado com 3 cerdas simples (1 proximal curta e 2 distais); exopodito não segmentado com 4 cerdas plumosas natatórias terminais longas.

Segundo Maxilípede (Figura 13b): coxa desarmada; base com 1 cerda simples; endopodito com 4 segmentos com 0, 0, 1 cerda serrada, 5 cerdas (1 serrada + 4 simples); exopodito não segmentado com 2 (1 plumosa longa interna + uma simples curta externa) subterminais, e 4 cerdas plumosas natatórias terminais longas.

Terceiro Maxilípede (Figura 13c): coxa desarmada; base com 1 cerda simples; endopodito com 5 segmentos com 0, 0, 0, 2, 4 cerdas simples; exopodito não segmentado 2 cerdas plumosas subterminais, e 4 cerdas plumosas natatórias terminais longas.

Pereópodos (Figura 13d-f): 3 pares; primeiro e segundo rudimentares birremes (j e k); quinto rudimentar e unirreme (l).

Pleon (Figura 11a, b): com 5 pleonitos, desarmados e arredondados; sexto pleonito não diferenciado; pleópodos ausentes.

Telson (Figura 12g): arredondado, com concavidade posteromediana profunda, margem com 7+7 cerdas plumosas, 2 pares mais externos com sétulas apenas na região interna; par mediano é mais curto em relação aos demais. Presença de pequenos espínulos na margem, entre as bases dos 4+4 e sobre os 3+3 pares mais internos, e com sétulas entre o par mais interno.

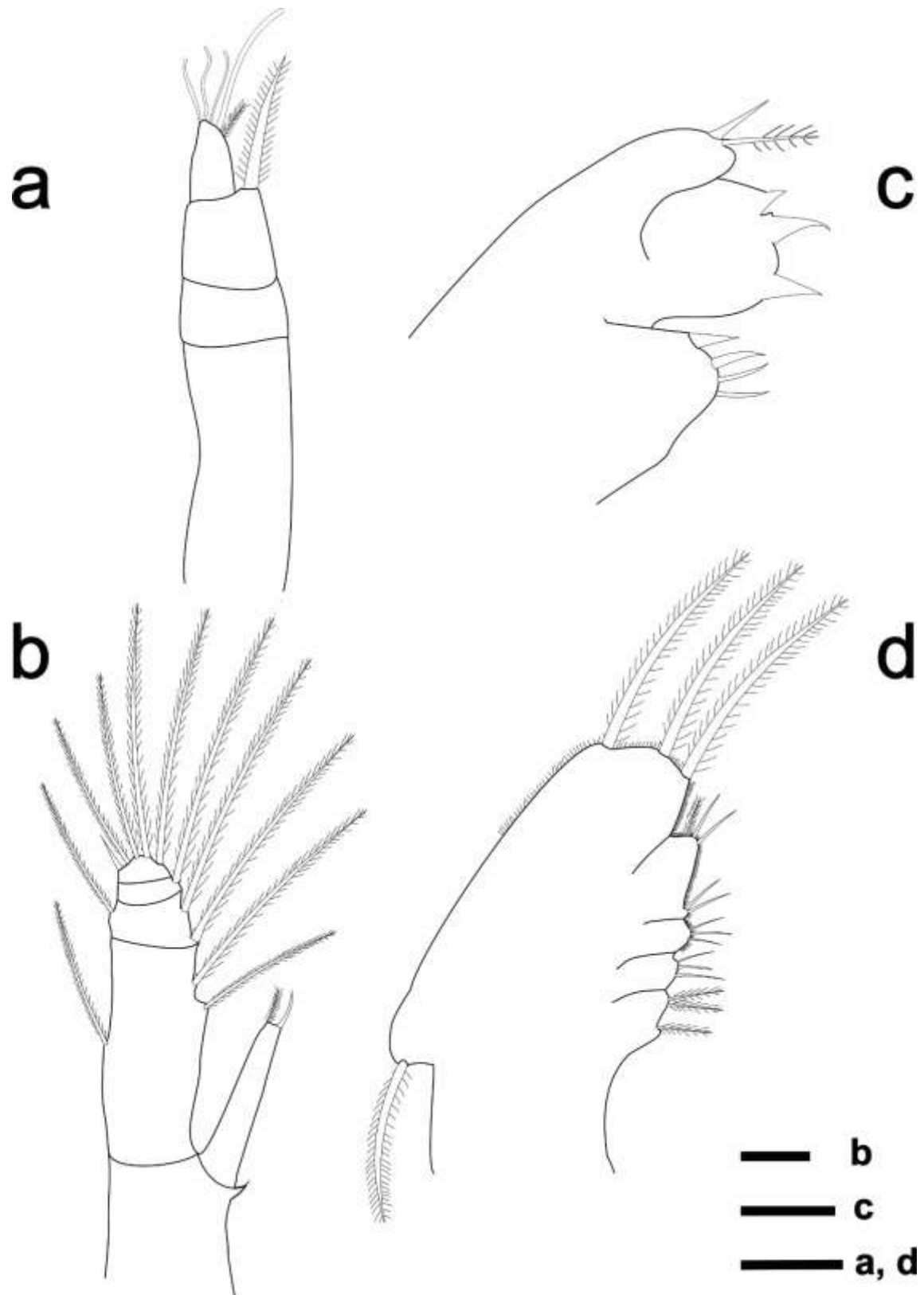


Figura 12. *Synalpheus fritzmuelleri* Coutière, 1909, primeiro estágio larval. A. Antênula; b. Antena; c. Maxílula; d. (Barras de escala: a = 0,1 mm; b, d = 0,05 mm; c = 0,02mm).

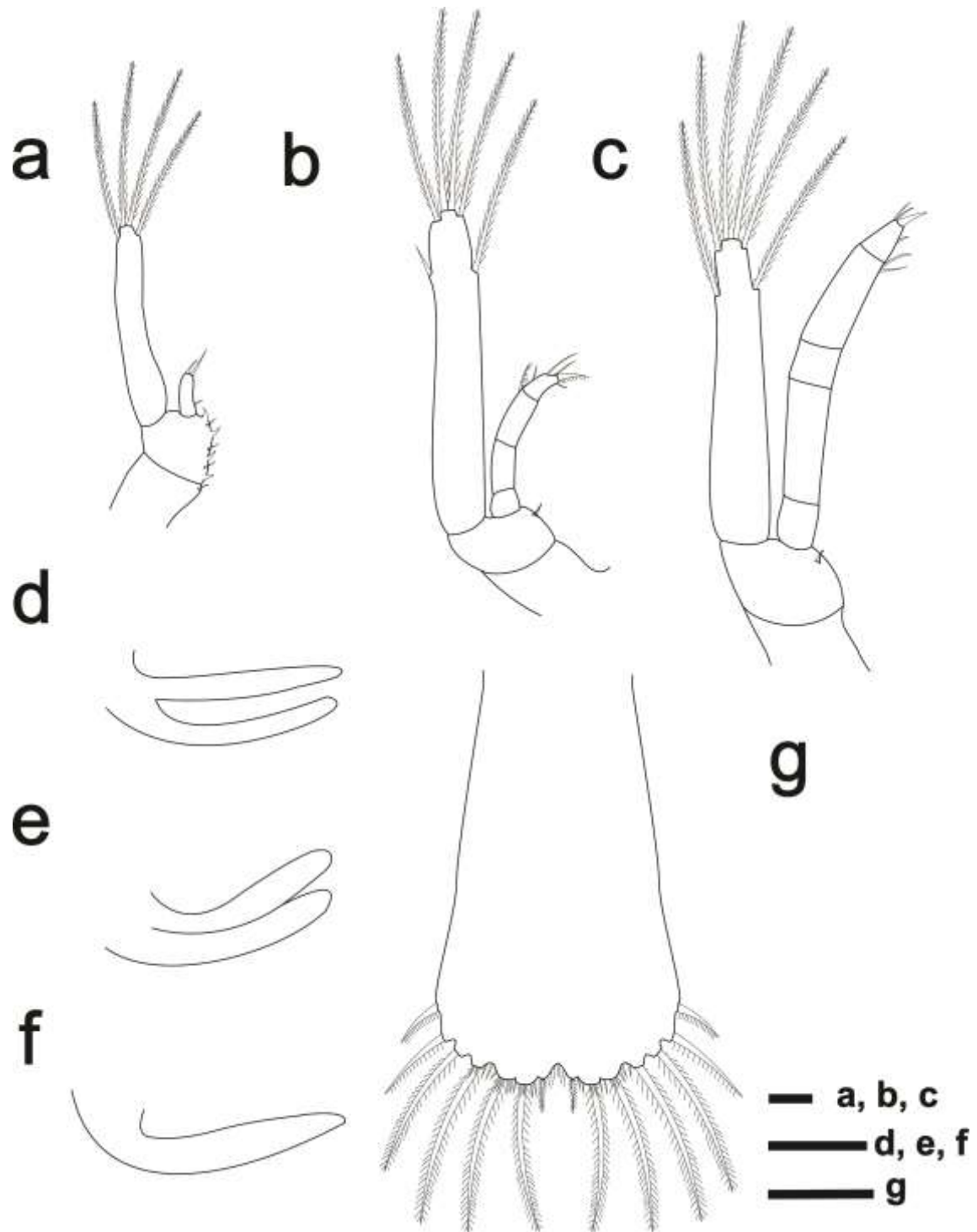


Figura 13. *Synalpheus fritzmuelleri* Coutière, 1909, primeiro estágio larval. a. Primeiro maxilípede; b. Segundo maxilípede; c. Terceiro maxilípede; d. Pereópodo I; e. Pereópodo II; f. Pereópodo V; g. Telson. (Barras de escala: d-e, g = 0,1 mm; a-c = 0,05 mm).

Descrição morfológica de *Synalpheus* cf. *townsendi* Coutière, 1909

O tamanho das fêmeas variou de 3,97 até 4,25 mm de comprimento de carapaça (CC) com uma média de $4,14 \pm 0,15$ mm. O primeiro estágio larval de *Synalpheus* cf. *townsendi* foi descrito detalhadamente, a partir das larvas das três fêmeas ovígeras amostradas. Comparações dentre as características morfológicas com os demais primeiros estágios de zoea estão listadas na tabela II.

Zoea I

Dimensões: CC - $0,59 \pm 0,03$ mm; CT - $1,61 \pm 0,03$ mm – n = 10 larvas.

Carapaça (Figura 14a, b, c): rostro presente e curto, não atingindo a porção final dos olhos, espinho pterogostomial ausente, olhos sésseis.

Antênula (Figura 14a, b; 15a): pedúnculo com 3 segmentos; flagelo interno reduzido na forma de uma cerda plumosa; flagelo externo com 4 estetos terminais (um mais longo e mais espesso) e uma cerda plumosa curta.

Antena (Figura 14a, b; 15b): pedúnculo não segmentado com 1 espinho curto distal na região interna; endopodito com 1 cerda simples + 1 cerda plumosa terminais; exopodito (escama antenal) com 4 segmentos com 11 cerdas plumosas, 9 na margem interna (2, 2, 1, 4), 2 na margem externa (1, 1, 0, 0) e 1 cerda simples curta na face externa do último segmento.

Maxílula (Figura 15c): endito coxal com 4 cerdas simples; endito basal com 2 espinhos robustos + 1 espinho curto; endopodito com projeção externa e 1 cerda plumosa, com sétulas da região mediana para distal.

Maxila (Figura 15d): endito coxal não bilobado com 3 cerdas plumosas (1 proximal + 2 distais); endito basal bilobado com 3 cerdas simples em cada lobo; endopodito bilobado

com 5 cerdas (2 proximais e 2 distais simples, e 1 distal plumosa); exopodito (escafognatito) com 3 cerdas plumosas terminais + 1 cerda simples curta marginal. Microtríquias ao longo de parte do endopodito e escafognatito.

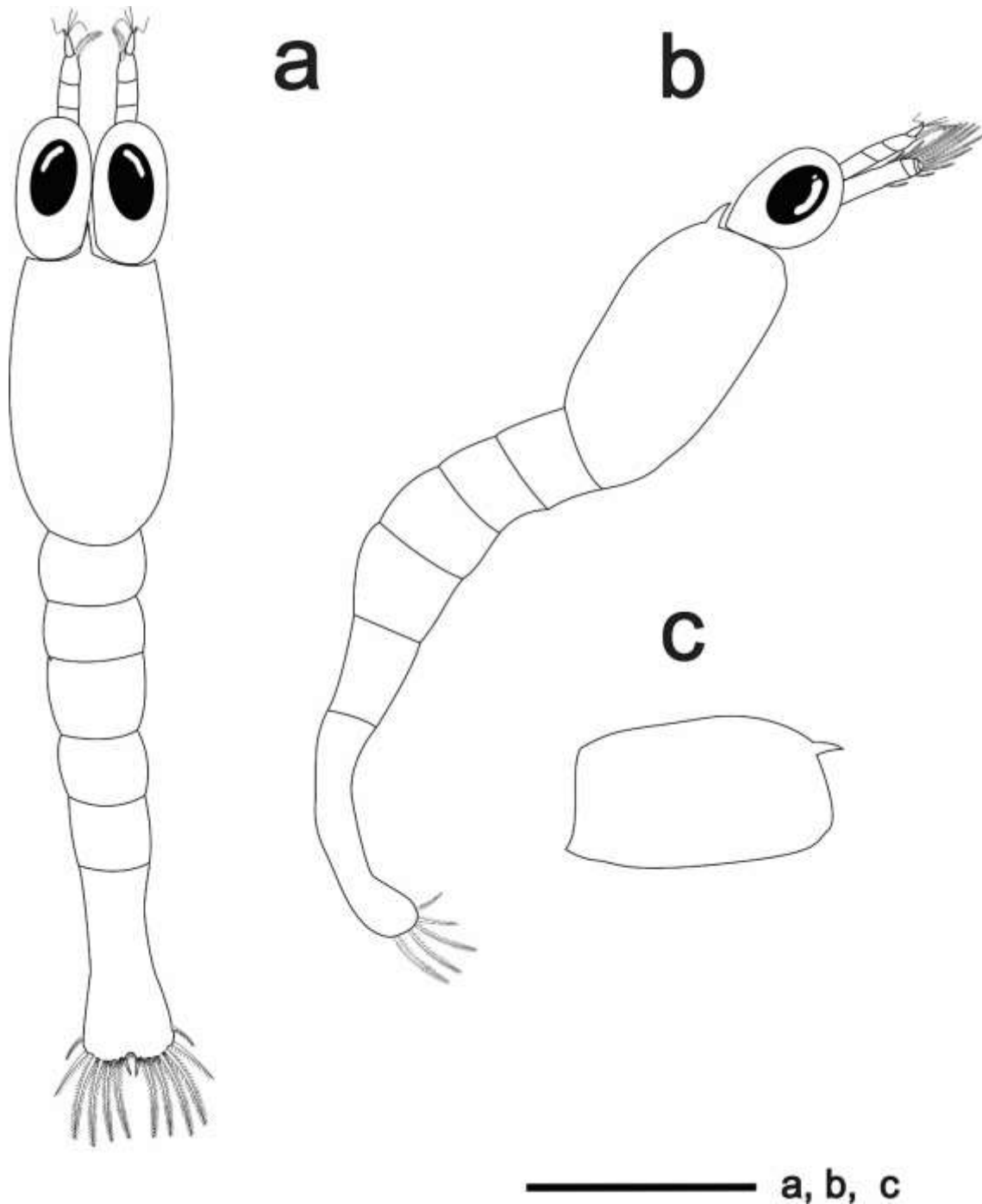


Figura 14. *Synalpheus* cf. *townsendi* Coutière, 1909. Primeiro estágio larval. a. Vista dorsal; b. Vista lateral; c. Carapaça. (Barras de escala: a, b, c = 0,5 mm).

Primeiro Maxilípede (Figura 16a): coxa com 1 cerda simples; base com 4 espinhos + 2 cerdas simples; endopodito não segmentado com 4 cerdas simples (1 proximal curta e 3 distais); exopodito não segmentado com 4 cerdas plumosas natatórias terminais longas.

Segundo Maxilípede (Figura 16b): coxa base desarmada; base com 1 cerda simples; endopodito com 4 segmentos 0, 0, 1 cerda serrada, 5 (4 cerdas simples + 1 cerda serrada); exopodito não segmentado com 2 (1 plumosa longa interna + uma simples curta externa) subterminais, e 4 cerdas plumosas natatórias terminais longas.

Terceiro Maxilípede (Figura 16c): coxa desarmada; base com 1 cerda simples; endopodito com 5 segmentos com 0, 0, 0, 2, 4 cerdas simples; exopodito não segmentado 2 cerdas plumosas subterminais, e 4 cerdas plumosas natatórias terminais longas.

Pereópodos (Figura 16d-f): 3 pares; primeiro e segundo rudimentar birremes; quinto rudimentar unirreme.

Pleon (Figura 14a, b): com 5 pleonitos, desarmados e arredondados; sexto pleonito não diferenciado; pleópodos ausentes.

Telson (Figura 16g): arredondado, com concavidade posteromediana profunda, margem com 7+7 cerdas plumosas, 2 pares mais externos com sétulas apenas na região interna; par mediano é mais curto em relação aos demais. Presença de pequenos espínulos na margem, entre as bases dos 4+4 e sobre os 3+3 pares mais internos, e com sétulas entre o par mais interno.

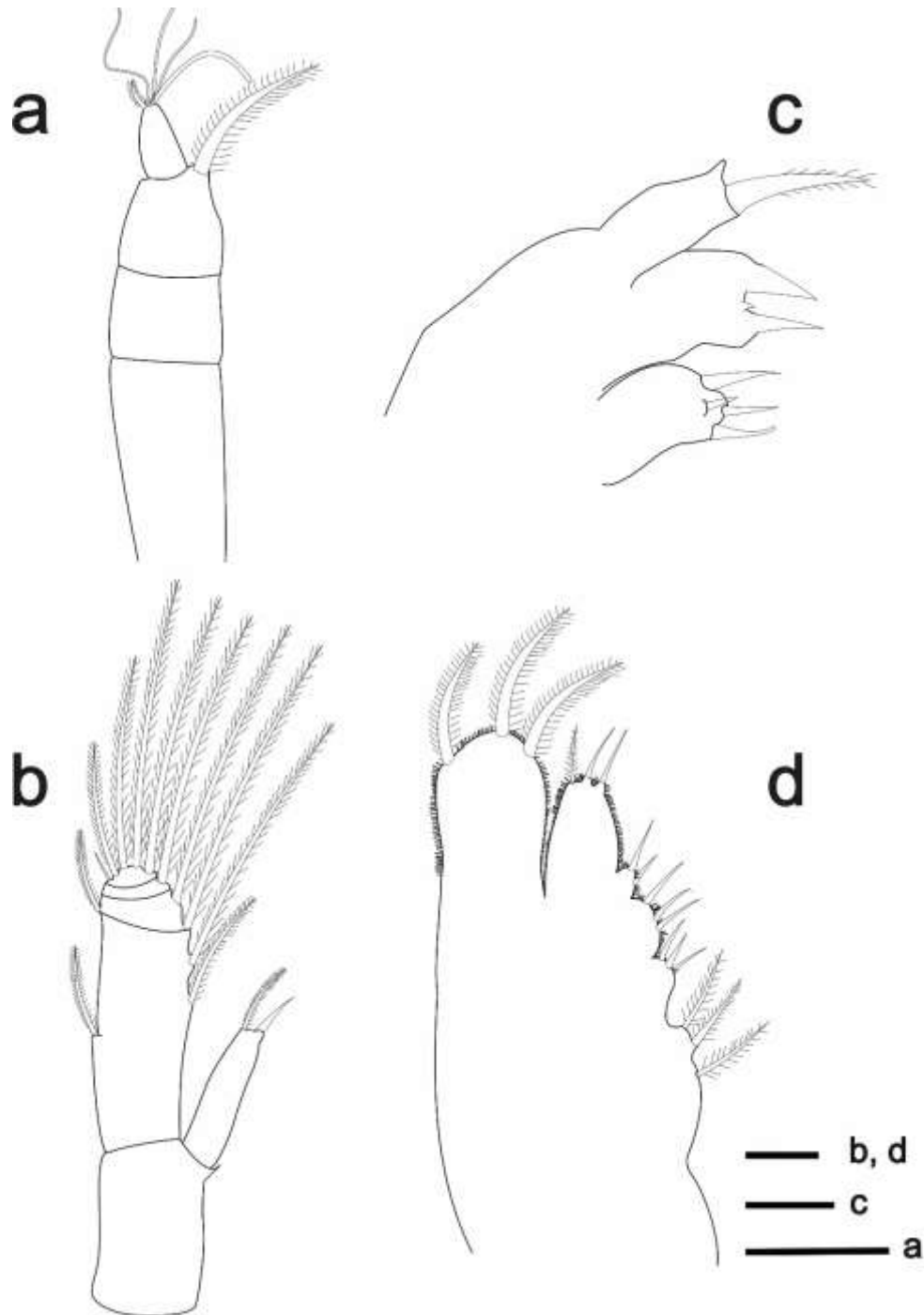


Figura 15. *Synalpheus* cf. *townsendi* Coutière, 1909. Primeiro estágio larval. a. Antênula; b. Antena; c. Maxílula; d. Maxila.. (Barras de escala: a = 0,1 mm; b = 0,05 mm; c, d = 0,02mm).

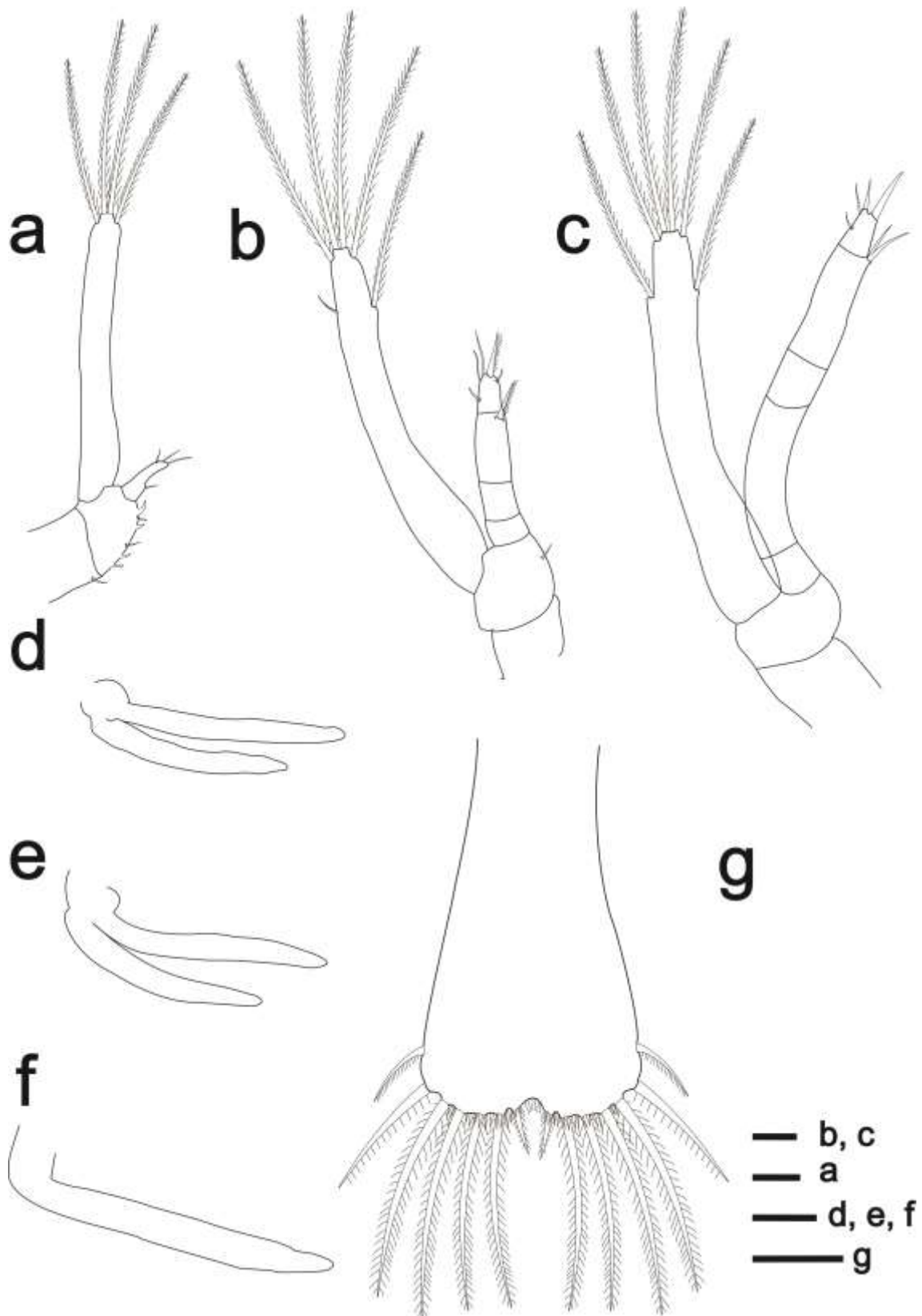


Figura 16. *Synalpheus* cf. *townsendi* Coutière, 1909. Primeiro estágio larval. a. Primeiro maxilípede; b. Segundo maxilípede; c. Terceiro maxilípede; d. Pereópodo I; e. Pereópodo II; f. Pereópodo V; g. Telson. (Barras de escala: d-f, g = 0,1 mm; a-c = 0,05 mm).

Descrição morfológica de *Synalpheus* sp.

A fêmea parental apresentou 5,12 mm de comprimento de carapaça (CC). O primeiro estágio larval de *Synalpheus* sp. foi descrito detalhadamente. Comparações dentre as características morfológicas com os demais primeiros estágios de zoea estão listadas na tabela II.

Zoea I

Dimensões: CC – $0,60 \pm 0,03$ mm; CT – $1,65 \pm 0,25$ mm – n = 10 larvas.

Carapaça (Figura 17a, b, c): rostró presente e curto, não atingindo a porção final dos olhos, espinho pterogostomial ausente, olhos sésseis.

Antênula (Figura 17a, b; 18a): pedúnculo com 3 segmentos; flagelo interno reduzido, na forma de uma cerda plumosa; flagelo externo com 4 estetos terminais (um mais longo e mais espesso) e uma cerda plumosa curta.

Antena (Figura 17a, b; 18b): pedúnculo não segmentado com um espinho curto distal na região interna; endopodito com duas cerdas simples terminais; exopodito (escama antenal) com 4 segmentos com 11 cerdas plumosas, 9 na margem interna (2, 2, 1, 4), 2 na margem externa (1, 1, 0, 0) e 1 cerda simples curta na face externa do último segmento.

Maxílula (Figura 18c): endito coxal com 3 cerdas plumosas e 1 cerda simples; endito basal com 3 espinhos robustos e 1 espinho curto; endopodito com 1 cerda simples + 1 cerda plumosa, com sétulas da região mediana para distal.

Maxila (Figura 18d): endito coxal não bilobado com 3 cerdas plumosas (1 proximal e 2 distais); endito basal bilobado com 3 cerdas simples em cada lobo; endopodito com 5 cerdas (2 proximais e 2 distais simples, e 1 distal plumosa); exopodito (escafognatito) com 3 cerdas plumosas terminais + 1 cerda simples curta marginal. Microtríquias ao longo de parte do endopodito e escafognatito.

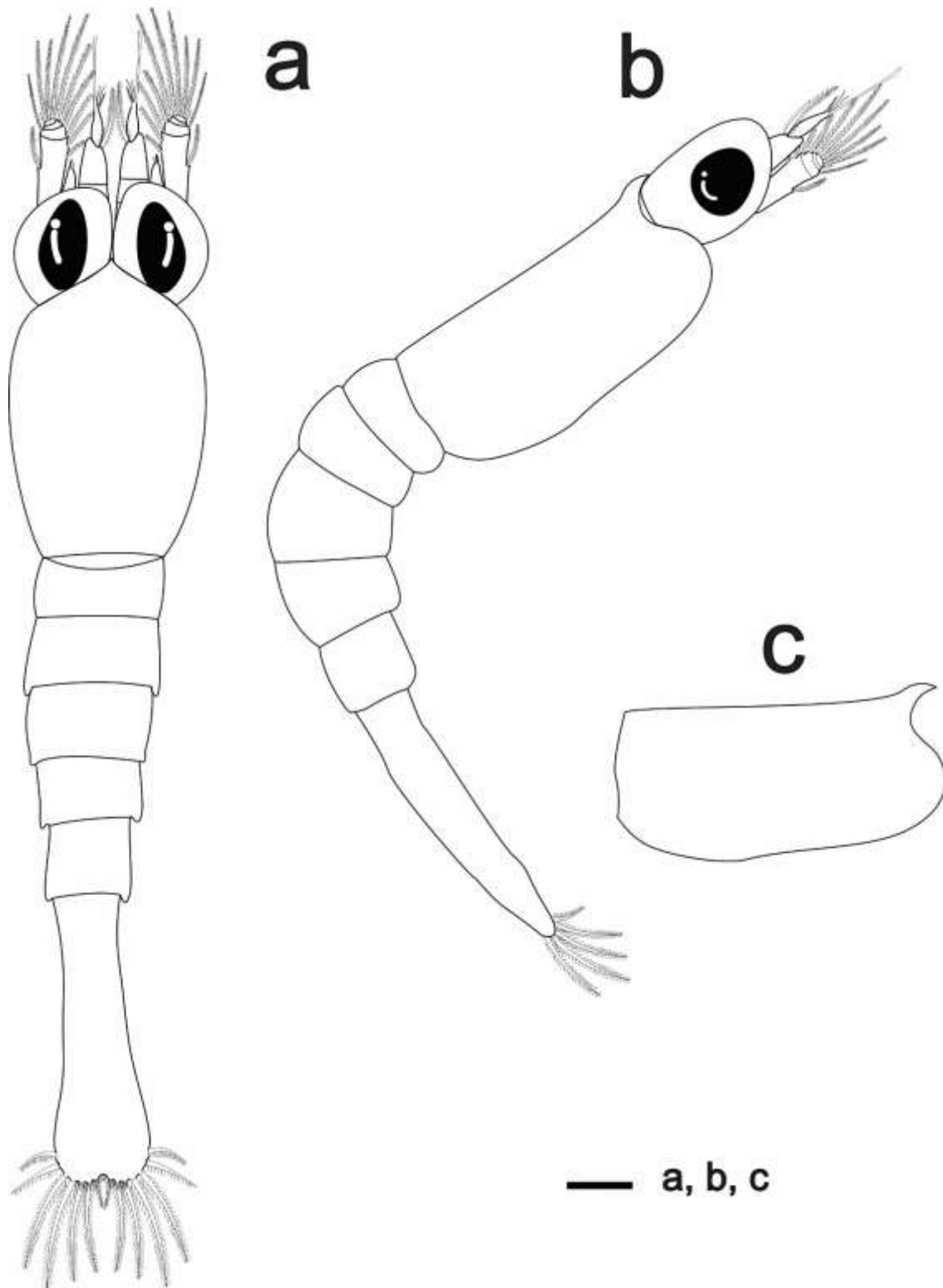


Figura 17. *Synalpheus* sp. Primeiro estágio larval. a. Vista dorsal; b. Vista lateral; c. Carapaça. (Barras de escala: a, b, c = 0,5 mm).

Primeiro Maxilípede (Figura 19a): coxa com 1 cerda simples; base com 4 espinhos + 2 cerdas simples curtas; endopodito não segmentado com 4 cerdas simples (1 proximal

curta e 3 terminais); exopodito não segmentado com 4 cerdas plumosas natatórias terminais longas.

Segundo Maxilípede (Figura 19b): coxa desarmada; base com 1 cerda simples; endopodito com 4 segmentos com 0, 0, 1 cerda serrada, 5 (4 simples + 1 serrada) cerdas; exopodito não segmentado 2 (1 plumosa longa interna + 1 simples curta externa) subterminais, e 4 cerdas plumosas natatórias terminais longas.

Terceiro Maxilípede (Figura 19c): coxa desarmada; base com 1 cerda simples; endopodito com 5 segmentos com 0, 0, 0, 2 (1 serrada + 1 simples), 4 cerdas simples; exopodito não segmentado 2 cerdas plumosas subterminais, e 4 cerdas plumosas natatórias terminais longas.

Pereópodos (Figura 19d-h): 5 pares; primeiro e segundo rudimentares birremes; terceiro broto birreme, quarto com broto unirreme e quinto rudimentar e unirreme.

Pleon (Figura 17a, b): com 5 pleonitos, desarmados e arredondados; sexto pleonito não diferenciado; pleópodos ausentes.

Telson (Figura 19i): arredondado, com concavidade posteromediana profunda, margem com 7+7 cerdas plumosas, 2 pares mais externos com sétulas apenas na região interna; par mediano é mais curto em relação aos demais. Presença de pequenos espínulos na margem, entre as bases dos 4+4 e sobre os 3+3 pares mais internos, e com sétulas entre o par mais interno.

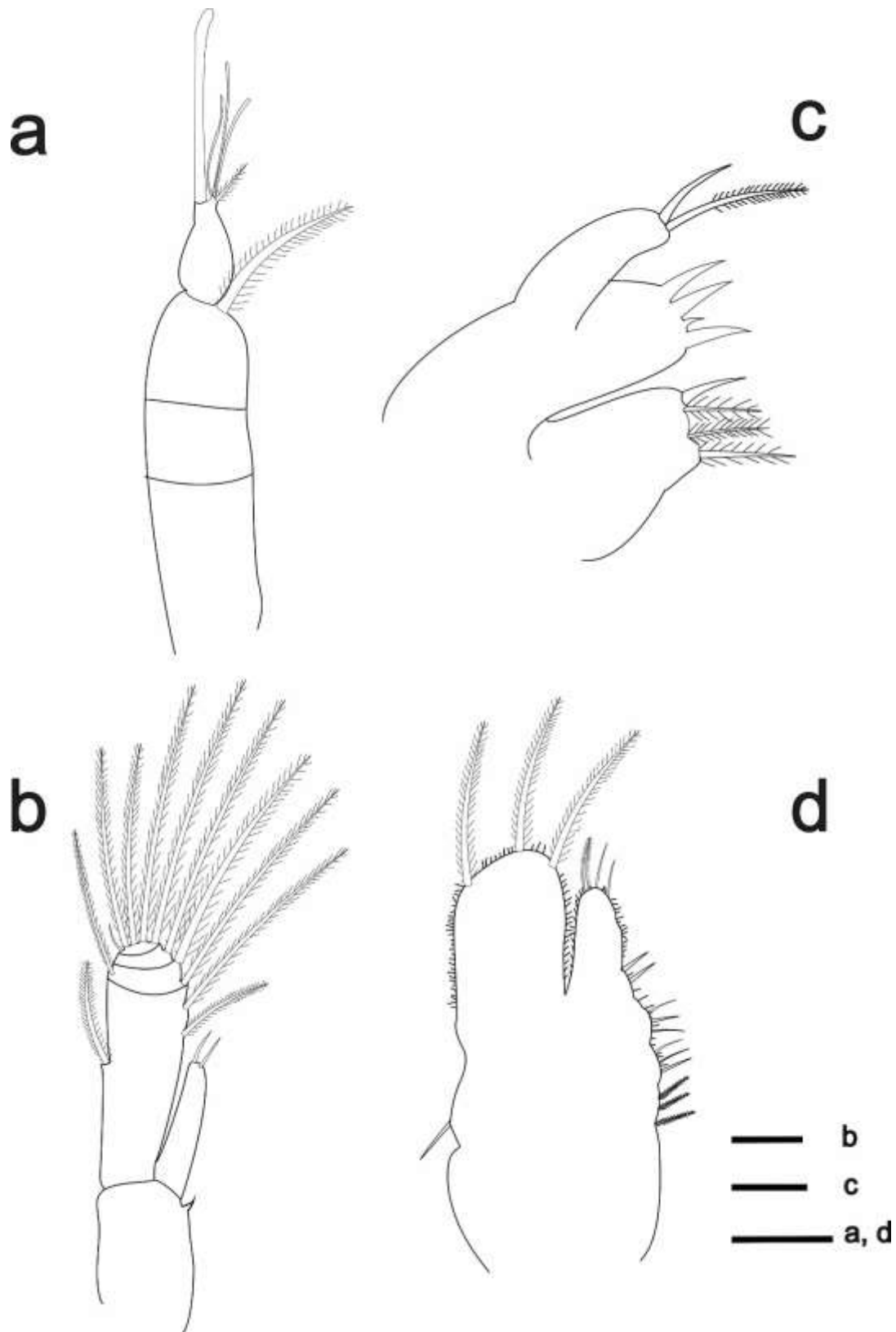


Figura 18. *Synalpheus* sp. Primeiro estágio larval. a. Antênula; d. Antena; e. Maxílula; f. Maxila; g. Primeiro maxilípede; h. Segundo maxilípede; i. Terceiro maxilípede; j. Pereópodo I; k. Pereópodo II; l. Pereópodo III; m. Pereópodo IV; n. Pereópodo V; o. Telson. (Barras de escala: a, b = 0,1 mm; d, c = 0,01mm).

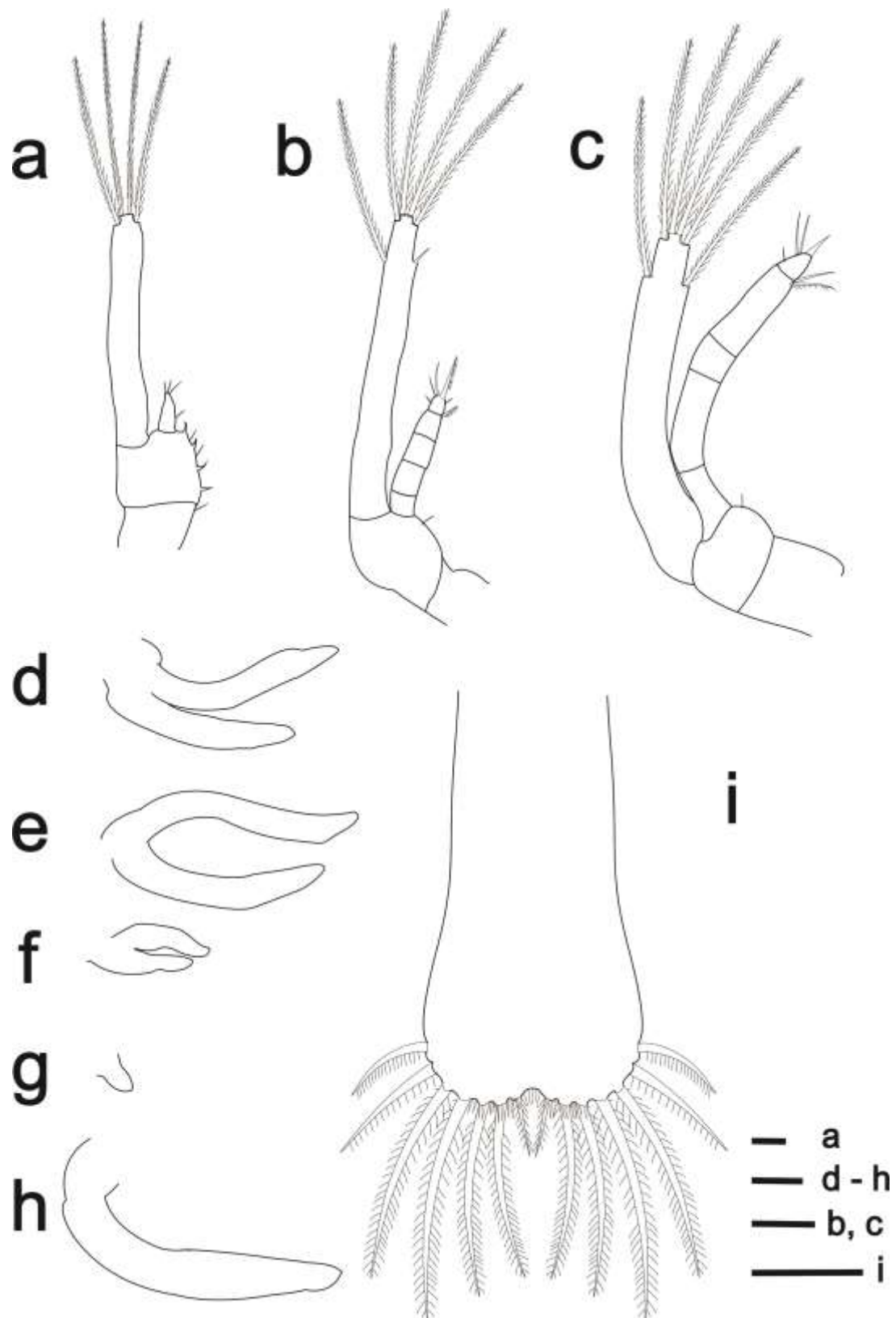


Figura 19. *Synalpheus* sp. Primeiro estágio larval. a. Primeiro maxilípede; b. Segundo maxilípede; c. Terceiro maxilípede; d. Pereópodo I; e. Pereópodo II; f. Pereópodo III; g. Pereópodo IV; h. Pereópodo V; i. Telson. (Barras de escala: i = 0,2 mm; b, c, d-h = 0,1 mm; a = 0,05 mm).

Discussão

Neste estudo foi descrito o primeiro estágio de zoea de quatro espécies de *Synalpheus*, sendo estas *S. antillensis*, *S. apioceros*, *S. cf. townsendi* e *Synalpheus* sp., e também realizou a redescrição do primeiro estágio de zoea de *S. fritzmuelleri*, a fim de observar possíveis diferenças morfológicas, comparando com o descrito por Weise (1975), a partir de exemplares da espécie provenientes da região costeira da Flórida (EUA). A literatura disponível acerca da morfologia do primeiro estágio larval (ou primeiro estágio pós-embrionário) de *Synalpheus* se limitava a 16 espécies (aproximadamente 9%) do total de espécies (Brooks & Herrick 1892; Gurney 1927, 1938, 1949; Bourdillon-Casanova 1960; Dobkin 1965; Al-Kholy & Mahmoud 1967; Weise 1975; Dardeu 1986; Albornoz & Whertmann 1997; Ríos & Duffy 1999; Yang 2009; Ghory *et al.* 2011). Agora, elevou-se para 20 espécies (cerca de 11%) com as descritas no presente estudo. As descrições aqui apresentadas contribuem de forma efetiva com características diagnósticas fundamentais que possibilitam identificar o primeiro estágio larval destas espécies dentro do gênero.

A identificação das fêmeas parentais de *S. antillensis*, *S. apioceros* e *S. fritzmuelleri* foi corroborada por meio da análise molecular, a qual apresentou valores dentro do padrão de distância intraespecífica observada em *Synalpheus* (Hultgren *et al.* 2014). Para *S. cf. townsendi*, o valor observado para as três sequências desta espécie (presente estudo, GenBank KU313018 e GenBank KJ595159 – Tabela A-I) é similar à observada entre congêneres (aproximadamente 20%), deste modo é possível que os três espécimes avaliados na análise de distância genética sejam de espécies diferentes. Apesar de *S. cf. townsendi* ser considerado parte de um complexo de espécies (Hermoso-Salazar *et al.* 2005), os valores de distância aqui encontrados não corroboram com esta hipótese para os espécimes utilizados. Espécies pertencentes ao mesmo complexo (espécies

agrupadas por similaridades morfológicas) em *Synalpheus*, ao serem observadas quanto o valor de distância genética, apresentam um limite de aproximadamente 10% (Hultgren *et al.* 2014; Anker *et al.* 2017). Deste modo, como nossos resultados revelam que há características singulares na morfologia larval desse táxon, bem como não houve diferenças na morfologia larval entre as larvas das três fêmeas parentais utilizadas para a descrição da zoea I da espécie, inferimos que a descrição da morfologia larval também será útil, com uma abordagem integrativa, juntamente com a morfologia do adulto, em auxiliar na solução deste empasse taxonômico observado quanto a distância genética nesta espécie.

De modo geral, a morfologia larval (zoea I) apresentou um número alto de características morfológicas compartilhadas nas espécies aqui descritas. Dentre estas, apesar de haver exceções, algumas são comumente encontradas em zoeas I de Alpheidae e em outros carídeos em geral: carapaça sem espinhos; olhos sésseis; rostro presente; flagelo interno da antênula em formato de uma cerda plumosa; flagelo externo da antênula com 4 estetos + 1 cerda plumosa curta; pedúnculo da antena não segmentado com um espinho curto distal; exopodito da antena (escama antenal) segmentado distalmente; exopodito do primeiro maxilípede não segmentado com 4 cerdas plumosas natatórias; exopodito do terceiro maxilípede com 6 cerdas plumosas; pleon com 5 pleonitos, com sexto não diferenciado do telson; pleópodos ausentes; telson apresentando 7+7 cerdas plumosas, com 2 pares externos portando sétulas apenas na face interna e urópodos ausentes (Yang *et al.*, 2003; Guerao & Cuesta, 2014; Pantaleão *et al.*, 2020) (Tabela II).

As demais características compartilhadas foram encontradas de maneira conjunta apenas nas cinco espécies aqui descritas: pedúnculo da antênula com 3 segmentos; escama antenal com 4 segmentos, portando 11 cerdas plumosas e uma cerda simples curta; base do segundo maxilípede com 1 cerda simples curta; endopodito do segundo

maxilípede com 4 segmentos 0, 0, 1 serrada, 5 (1 serrada + 4 simples) cerdas (Tabela II). O número de segmentos observados no pedúnculo da antênula (3 segmentos) é uma característica morfológica comum para na maioria das zoeas I das espécies de *Synalpheus* (Gurney 1927, 1938; Al-Kholy & Mahmoud 1967; Dardeau 1986; Ríos & Duffy 1999; Yang 2009), incluindo as descritas aqui, sendo as únicas exceções *S. minus* e *S. pectiniger* (Weise, 1975).

A presença de segmentos antenulares também são observados na primeira zoea de outros gêneros de Alpheidae, porém aparenta ser uma característica pouco comum para *Alpheus*, com apenas seis dentre as 22 espécies com zoeas I descritas tem esta característica (Lebour 1932; Albornoz & Whertmann 2002; Pasinatto *et al.* 2020). O mesmo ocorre para *Athanas*, com *A. nitescens* (Leach, 1814 [in Leach, 1813-1815]) sendo a única do gênero a apresentar antênula pedunculada. Para a maioria dos casos de Caridea, pedúnculo antenular em zoeas I geralmente não apresentam segmentação (Guerao & Cuesta 2014). Deste modo, é possível que esta seja uma característica frequente, ou até mesmo distintiva para o gênero, caso as exceções encontradas possam vir a apresentar esta característica morfológica se revisada a sua descrição. Assim, uma revisão mais aprofundada, envolvendo novas descrições, bem como redescrições das zoeas I de *Synalpheus* são necessárias para estabelecer este padrão.

Tabela II. Comparação das características morfológicas das Zoea I de cinco espécies de *Synalpheus* amostradas no Estado de São Paulo.

Estrutura	Característica	<i>S. antillensis</i>	<i>S. apioceros</i>	<i>S. fritzmülleri</i>	<i>S. cf. townsendi</i>	<i>Synalpheus</i> sp.
Carapaça	Olho	Sésseis	Sésseis	Sésseis	Sésseis	Sésseis
	Rostro	Presente	Presente	Presente	Presente	Presente
Antêntula	Pedúnculo	3-seg.	3-seg.	3-seg.	3-seg.	3-seg.
	Flagelo interno	1cp	1cp	1 cp	1 cp	1cp
Antena	Flagelo externo	4es + 1cp	4es + 1cp	4es + 1cp	4es + 1cp	4es + 1cp
	Pedúnculo	N-seg., 1e	N-seg., 1e	N-seg., 1e	N-seg., 1e	N-seg., 1e
Antena	Escama	4-seg. 11cp + 1cs	4-seg. 11cp + 1cs	4-seg. 11cp + 1cs	4-seg. 11cp + 1cs	4-seg. 11cp + 1cs
	Flagelo	2cs	1cs + 1cp	1cs + 1cp	1cs + 1cp	2cs
Maxílula	Endopodito	1cs + 1cp	1cs + 1cp	1cs + 1cp	1cp	1cs + 1cp
	Endito basal	2er + 3e	2er + 2e	2er + 1e	2er + 1e	3er + 1e
Maxílula	Endito coxal	3cp + 1cs	2cp + 2cs	4cs	4cs	3cp + 1cs
	Endopodito	2 (1cs + 1cp), 3 (2cs + 1cp)	2cs, 3 (2cs + 1cp)	2cs, 3 (2cs + 1cp)	2cs, 3 (2cs + 1 cp)	2cs, 3 (2cs + 1cp)
Maxila	Exopodito	3cp + 1cs	3cp + 1cs	3 + 1cp	3cp	3cp + 1cs
	Endito basal	Bilobado, 3 (2cs + 1 cp), 3 (2cs + 1 cp)	Bilobado 3 (2cs + 1 cp), 3 (2cs + 1 cp)	Bilobado, 3, 3 cs	Bilobado, 3, 3 cs	Bilobado, 3, 3 cs
Maxila	Endito coxal	3cp	3 cp	3cp	3cp	3cp
	Endopodito	1 + 3cs	3cs	1 + 2cs	1 + 3cs	1 + 3cs
1º Maxilípode	Exopodito	4cp	4cp	4cp	4cp	4cp
	Base	4e + 2 cs	5e + 2cs	4e + 3cs	4e + 2cs	4e + 2cs
1º Maxilípode	Coxa	1cs	1cs	1cs	1cs	1cs
	Endopodito	4-seg. 0, 0, 1cse, 5 (4cs + 1cse)	4-seg. 0, 0, 1cse, 5 (4cs + 1cse)	4-seg. 0, 0, 1 cse, 5 (4cs + 1cse)	4-seg. 0, 0, 1cse, 5 (4cs + 1cse)	4-seg. 0, 0, 1cse, 5 (4cs + 1cse)
2º Maxilípode	Exopodito	5cp + 1cs	6cp	5cp + 1cs	5cp + 1cs	5cp + 1cs
	Base	2cs	1cs.	1cs	1cs	1cs
2º Maxilípode	Coxa	des.	des.	des.	des.	des.
	Endopodito	5-seg. 0, 0, 0, 2cse, 4cs	5-seg. 0, 0, 0, 2, 4 cs	5-seg. 0, 0, 0, 2, 4cs	5-seg. 0, 0, 0, 2, 4cs	5-seg. 0, 0, 0, 2 (1cse + 1cs), 4cs
3º Maxilípode	Exopodito	6cp	6cp	6cp	6cp	6cp
	Base	1cs	1cs.	1cs	des.	1cs
3º Maxilípode	Coxa	des.	des.	des.	des.	des.
Pereópodos	Nº	3 (1, 2 birremes, 5 unirreme)	5 (1- 3 birreme, 4 e 5 Unirreme)	3 (1, 2 birremes, 5 unirreme)	3 (1, 2 birremes, 5 unirreme)	5 (1- 3 birremes, 4 e 5 unirreme)
Abdômen	Divisão 6º segmento/Telson	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente
	Pleópodos	Ausente	Ausente	Ausentes	Ausente	Ausente
Telson	Número de setas	7 – 7 cp, 2 pares exteriores com set apenas internamente	7 – 7 cp, 2 pares exteriores com set apenas internamente	7 – 7 cp, 2 pares exteriores com set apenas internamente	7 – 7 cp, 2 pares exteriores com set apenas internamente	7 – 7 cp, 2 pares exteriores com set apenas internamente

cs = cerda simples; cp = cerda plumosa; cse = cerda serrada; e = espinho; set = sétulas; est = esteto; seg. = segmento; des. = desarmado; N-seg. = não segmentado. Semelhanças entre as espécies destacadas em cinza.

Apesar das semelhanças observadas na morfologia larval das cinco espécies (Tabela II), é possível diferenciá-las por meio de algumas características morfológicas singulares. Foram encontradas cinco dessas características para *S. apioceros*: endito basal da maxílula com 2 espinhos robustos e 2 espinhos curtos; endito coxal da maxílula com 2 cerdas plumosas e 2 cerdas simples; endopodito do primeiro maxilípode com 3 cerdas simples distais; base do primeiro maxilípode com 5 cerdas espinhos + 2 cerdas simples; exopodito do segundo maxilípode com 6 cerdas plumosas. Quatro para *S. antillensis*: endito basal da maxílula com 2 espinhos robustos e 3 espinhos curtos; endopodito da maxila com 2 cerdas proximais (1 plumosa + 1 simples) e 3 distais (1 plumosa + 2 simples); base do segundo maxilípode com 2 cerdas simples; e endopodito do terceiro

maxilípede com 4 segmentos 0, 0, 2 cerdas serradas, 4 cerdas simples. Três para *S. fritzmuelleri*: exopodito da maxila com 4 cerdas plumosas, 3 terminais e 1 marginal; endopodito do primeiro maxilípede com 3 cerdas simples, 1 proximal e 2 distais; e base do primeiro maxilípede com 4 espinhos + 2 cerdas simples. Três para *S. cf. townsendi*: endopodito da maxílula com 1 cerda plumosa; exopodito da maxila com 3 cerdas plumosas terminais; base do terceiro maxilípede desarmada. E para *Synalpheus* sp. apenas duas: endito basal da maxílula com 3 espinhos robustos e 1 espinho curto; e endopodito do terceiro maxilípede com 5 segmentos 0, 0, 0, 2 (1 simples + 1 serrada), 4 cerdas simples.

A partir das características morfológicas encontradas para as cinco espécies, é possível inferir que apresentem o mesmo tipo de desenvolvimento larval. Apesar de não haver um padrão de caracterização sobre o tipo de desenvolvimento na família Alpheidae (Knowlton 1973), a maioria das espécies, principalmente nos gêneros *Alpheus* e *Synalpheus*, apresentaram características morfológicas similares entre as larvas, típicas de um desenvolvimento estendido. Tais similaridades foram compartilhadas entre as 5 espécies aqui descritas: a muda do 1º para 2º estágio dentro de algumas horas após a eclosão; carapaça sem espinhos; olhos sésseis; ausência de pleópodo no abdômen; telson apresentando 7+7 cerdas com urópodos ausentes (Lebour 1932; Weise 1975; Knowlton 1973; Yang & Kim 2002; Yang *et al.* 2003; Pescinelli *et al.* 2017). Para *S. apioceros* e *S. fritzmuelleri* foi observado que estas espécies atingem até o quinto estágio de zoea, com estimativa de novas mudas até atingir a fase de decapodito (Dobkin 1969; Weise 1975).

O desenvolvimento estendido em larvas de *Synalpheus* abre margem para certos questionamentos devido ao estilo de vida associado a outros organismos, visto que o inquilinismo aponta uma tendência a um desenvolvimento abreviado ou direto para o gênero (Dobkin 1969; Duffy & Macdonald 2009; Hultgrern *et al.* 2021). Entretanto, para

espécies de *Synalpheus*, a maioria das larvas são livre natantes, passando por um período no plâncton, enquanto as larvas com desenvolvimento abreviado ou direto (não planctônicas) estariam mais associadas a um padrão de eussocialidade (Duffy & MacDonald 2009; Brooks *et al.* 2017). Para as espécies aqui descritas, todas as cinco apresentam larvas livre natantes, corroborando com o fato de nenhuma destas apresentar organização eussocial (Duffy *et al.* 2000; Hultgren *et al.* 2017).

As espécies não-eussociais de *Synalpheus* podem apresentar algumas vantagens por possuir desenvolvimento estendido. Larvas planctônicas dispersas no ambiente podem auxiliar na ampliação da distribuição da espécie, bem como diminuir a competição entre indivíduos dentro do hospedeiro, uma vez que, a chance de a larva assentar em outro indivíduo é maior (Mazzei & Rubenstein 2021). Além de apresentar uma estratégia generalista com relação a diferentes tipos de hospedeiros que podem ser ocupados (Weise 1975; Hultgren *et al.* 2017).

A partir as descrições realizadas no presente estudo foi possível verificar que há diferenças morfológicas nas espécies cuja primeira zoea havia sido descrita anteriormente, como no caso de *S. fritzmuelleri* (Weise 1975). São observadas diferenças quanto ao número e tipo de cerdas, e a presença ou ausência de segmentos (Tabela III). Em alguns apêndices há uma variação expressiva quando as duas descrições são comparadas. O endopodito do terceiro maxilípede é relatado na primeira descrição como um artículo curto que não atinge a porção mediana do exopodito, enquanto na zoea I analisada aqui este ramo é relativamente maior que o exopodito, além de apresentar segmentação. O mesmo ocorre para o número de pereópodos, com apenas dois pares de pereópodos birremes (1º e 2º) presentes na primeira descrição, enquanto o quinto par unirreme também foi observado no presente estudo (Tabela III). Ademais, ambas as características (endopodito do terceiro maxilípede e número de pereópodos) descritas no

presente estudo, são as que possuem uma morfologia similar com a maioria das zoeas I das demais espécies de *Synalpheus* (Gurney 1927, 1938; Al-Kholy & Mahmoud 1967; Ríos & Duffy 1999; Yang 2009), demonstrando que a presente descrição provavelmente está de acordo com o encontrado para o gênero.

Tabela III. Comparação das descrições dos caracteres morfológicos do primeiro estágio larval de *Synalpheus fritzmuelleri* Coutière, 1909.

Estrutura	Característica	<i>S. fritzmuelleri</i> – Presente estudo – São Paulo - Brazil	<i>S. fritzmuelleri</i> – Weise 1975 – Flórida - EUA
Carapaça	Espinhos	Ausentes	Ausentes
	Olho	Sésseis	Sésseis**
	Rostro	Presente	Presente
Antênula	Pedúnculo	3-seg.	N-seg.
	Flagelo interno	1 cp	1 cp
	Flagelo externo	4es + 1cp	4 es + 1 cp*
Antena	Pedúnculo	N-seg., 1e	N-seg.**
	Escala	4-seg. 11cp + 1cs	12 cp + 1 cs
	Flagelo	1cs + 1cp	2 cp
Maxílula	Endopodito	1cs + 1cp	Dobrada, distorcida, 1 e, diversos dentes
	Endito basal	2er + 1e	
	Endito coxal	4cs	
Maxila	Endopodito	2cs, 3 (2cs + 1cp)	Bilobado, 3 + 2 cs
	Exópodo	1 + 3cp	1 + 3 cp
	Endito basal	Bilobado, 3, 3 cs	NA
	Endito coxal	3cp	NA
1º Maxilípede	Endopodito	1 + 2cs	2 cs
	Exopodito	4cp	4 cp
	BaseProtópodo	4e + 3cs	2 e
2º Maxilípede	Coxa	1cs	des.
	Endopodito	4-seg. 0, 0, 1 cse, 5 (4cs + 1cse)	1 e
	Exopodito	5cp + 1cs	Seg. 1 e + 1cp, 4 (2 + 2) cp
	Coxa	1cs	NA
3º Maxilípede	Coxa	des.	NA
	Endopodito	5-seg. 0, 0, 0, 2, 4cs	2 es
	Exopodito	6cp	Seg. 2 cp, 4 (2 + 2) cp,
	Base	1cs	NA
Pereópodos	Coxa	des.	NA
	Nº	3 (1, 2 birremes, 5 unirreme)	1 e 2 rudimentares birremes
Abdômen	Divisão 6º segmento/Telson	Ausente	Ausente
	Péópodos	Ausentes	Ausentes
Telson	Número de setas	7 – 7 cp, 2 pares exteriores com set apenas internamente	7 – 7 cp, 2 pares exteriores menores que todos, exceto o par mediano.

cs = cerda simples; cp = cerda plumosa; cse = cerda serrada; e = espinho; set = sétulas; est = esteto; seg. = segmento; des. = desarmado; NA = não disponível. * = descrito em Weise, 1975 como *bristled setae*; ** = Caracteres observados via pranchas de imagens. Semelhanças morfológicas entre as espécies destacadas em cinza.

Outras variações na morfologia entre as duas descrições de *S. fritzmuelleri* ocorrem devido à ausência de informações sobre a morfologia de alguns apêndices ou artículos no descrito anteriormente. Isto é observado para maxílula, na qual apenas é relatada como uma peça dobrada e distorcida com 1 espinho e diversos dentes; para os enditos coxal e basal da maxila, para coxa dos três maxilípedes e base dos segundo e

terceiro maxilípedes nos quais não é descrita a quantidade nem os tipos de cerda. A partir desta falta de informações não é possível concluir se de fato apresentam mais diferenças ou não entre as descrições destes apêndices. Sendo assim, presume-se que a morfologia de *S. fritzmuelleri* aqui descrita esteja condizente com o encontrado dentro do gênero.

Variações morfológicas encontradas no comparativo de descrições foram observadas também para as duas de *S. minus* (Brooks & Herrick 1892; Weise 1975), sendo a primeira como seu sinônimo júnior, *Alpheus minor* De Haan, 1844 [in De Haan, 1833-1850] e as duas de *S. tumidomanus* (Bhuti *et al.* 1977; Yang 2009). Para estas espécies foram relatadas, respectivamente, que as diferenças encontradas ocorrem devido a serem diferentes espécies, ou por “observações insuficientes”, relacionadas ao tamanho diminuto das larvas (Weise 1975, Yang 2009). Entretanto para a variação encontrada entre as descrições de *S. fritzmuelleri*, é prematuro concluir que qualquer tipo de “observação insuficiente” ou identificação errônea da fêmea parental ocorreu nas descrições prévias. Todavia, essa variação evidencia a dificuldade em se comparar descrições realizadas em diferentes épocas e equipamentos, bem como distintos padrões de descrição (Vela & González-Gordillo 2016; Pescinelli *et al.* 2017; Pantaleão *et al.* 2020), que podem ser fatores decisivos nas principais diferenças morfológicas encontradas.

Os resultados demonstrados permitiram constatar que um conjunto de características morfológicas são compartilhados entre as cinco espécies de *Synalpheus* aqui descritas, bem como relata características singulares que permitem identifica-las no plâncton. As descrições apresentadas neste estudo contribuem com novas informações sobre a morfologia do primeiro estágio larval do gênero, principalmente, com relação as espécies com ocorrência para o estado de São Paulo. Além disto, contribuem também

para um melhor entendimento da história de vida destas espécies, ao reiterar que indivíduos não-eussociais tendem a apresentar um desenvolvimento do tipo estendido.

Chaves de identificação para larvas do gênero *Synalpheus* do litoral brasileiro.

Com base nas características morfológicas descritas no presente estudo, foi proposta uma chave de identificação para primeira larva de *Synalpheus*, abrangendo as espécies com ocorrência para o litoral brasileiro. Para além das cinco espécies descritas no presente estudo (*S. antillensis*, *S. apioceros*, *S. fritzmuelleri*, *S. cf. townsendi*, *Synalpheus* sp.), foram também incluídas mais duas espécies cuja primeira larva está descrita e as com ocorrência para o litoral brasileiro, descritas na literatura: *S. brooksi* e *S. pectiniger*. A chave proposta permite identificar espécies, considerando o atual conhecimento sobre a morfologia larval deste gênero. Além disto, *S. brooksi* é a única espécie presente na chave que não ocorre no litoral do estado de São Paulo, sendo assim, a chave se pode também se restringir para as espécies com ocorrência no litoral paulista.

- 1 (a) Divisão entre 6º somito abdominal/telson ausente; pleópodos e urópodos ausentes; cerdas do telson seguindo padrão 7+7 cerdas plumosas com dois pares externos com sétulas apenas na região interna (Figura 2 a, c).....2
- 1 (b): Divisão entre 6º somito abdominal/telson presente; pleópodos e urópodos presentes; cerdas do telson fora do padrão 7+7 cerdas plumosas com dois pares com sétulas apenas na região interna (Figura 2 b, d).....*S. brooksi*

Espécies com ocorrência para o litoral do Estado de São Paulo:

- 2 (a): Exopodito da Antena com 12 cerdas plumosas..... 3
- 2 (b): Exopodito da Antena com 11cerdas plumosas e uma simples curta (Figura 2 f).....4
- 3 (a): Somitos abdominais com espinhos; exopodito da maxila com 3 cerdas plumosas terminais; endito basal da maxila bilobado com 1 cerda plumosa e 3 cerdas simples; base do primeiro maxilípede desarmada (Figura 2 g, h).....*S. minus*
- 3 (b): Somitos abdominais desarmados; exopodito da maxila com 3 cerdas plumosas terminais e 1 cerda plumosa + 1 espinho marginais; endito basal da maxila unilobado com

2	cerdas simples; base do primeiro maxilípede com 2 cerdas.....	<i>S. petiniger</i>
4 (a):	5 pares de pereópodos.....	5
4 (b):	3 pares de pereópodos (Figura 2 a).....	6
5 (a):	Exopodito do segundo maxilípede com 5 cerdas plumosas e 1 cerda simples; endito coxal da maxílula com 3 espinhos robustos + 1 espinho curto; base do primeiro maxilípede com 4 espinhos e 2 cerdas simples (Figura 2 k).....	<i>Synalpheus</i> sp.
5 (b):	Exopodito do segundo maxilípede com 6 cerdas plumosas; endito coxal da maxílula com 2 espinhos robustos + 2 espinho curto; base do primeiro maxilípede com 5 espinhos e 2 cerdas simples (Figura 2 i).....	<i>S. apioceros</i>
6(a):	Endopodito da maxílula com 1 cerda plumosa; exopodito da maxila com 3 cerdas plumosas terminais; base do terceiro maxilípede desarmada (Figura 2, e, g).....	<i>S.cf. townsendi</i>
6(b):	Endopodito da maxílula com 1 cerda plumosa e uma cerda simples; exopodito da maxila com 3 cerdas plumosas terminais + 1 cerda simples curta, ou 1 cerda plumosa marginais; base do terceiro maxilípede com 1 cerda simples....(Figura 2 j, l).....	7
7(a):	Exopodito da maxila com 3 cerdas plumosas terminais + 1 cerda simples curta marginal; endopodito do primeiro maxilípede com 3 cerdas simples distais e 1 cerda simples proximal; base do segundo maxilípede com 2 cerdas simples; endopodito do terceiro maxilípede com 5 segmentos, 0, 0, 0, 2 cerdas serradas, 4 cerdas simples (Figura 2 j, k, l).....	<i>S. antillensis</i>
7(b):	Exopodito da maxila com 3 cerdas plumosas terminais + 1 cerda plumosa marginal; endopodito do primeiro maxilípede com 2 cerdas simples distais e 1 cerda simples proximal; base do segundo maxilípede com 1 cerda simples; endopodito do terceiro maxilípede com 5 segmentos, 0, 0, 0, 2, 4 cerdas simples.....	<i>S. fritzmuelleri</i>

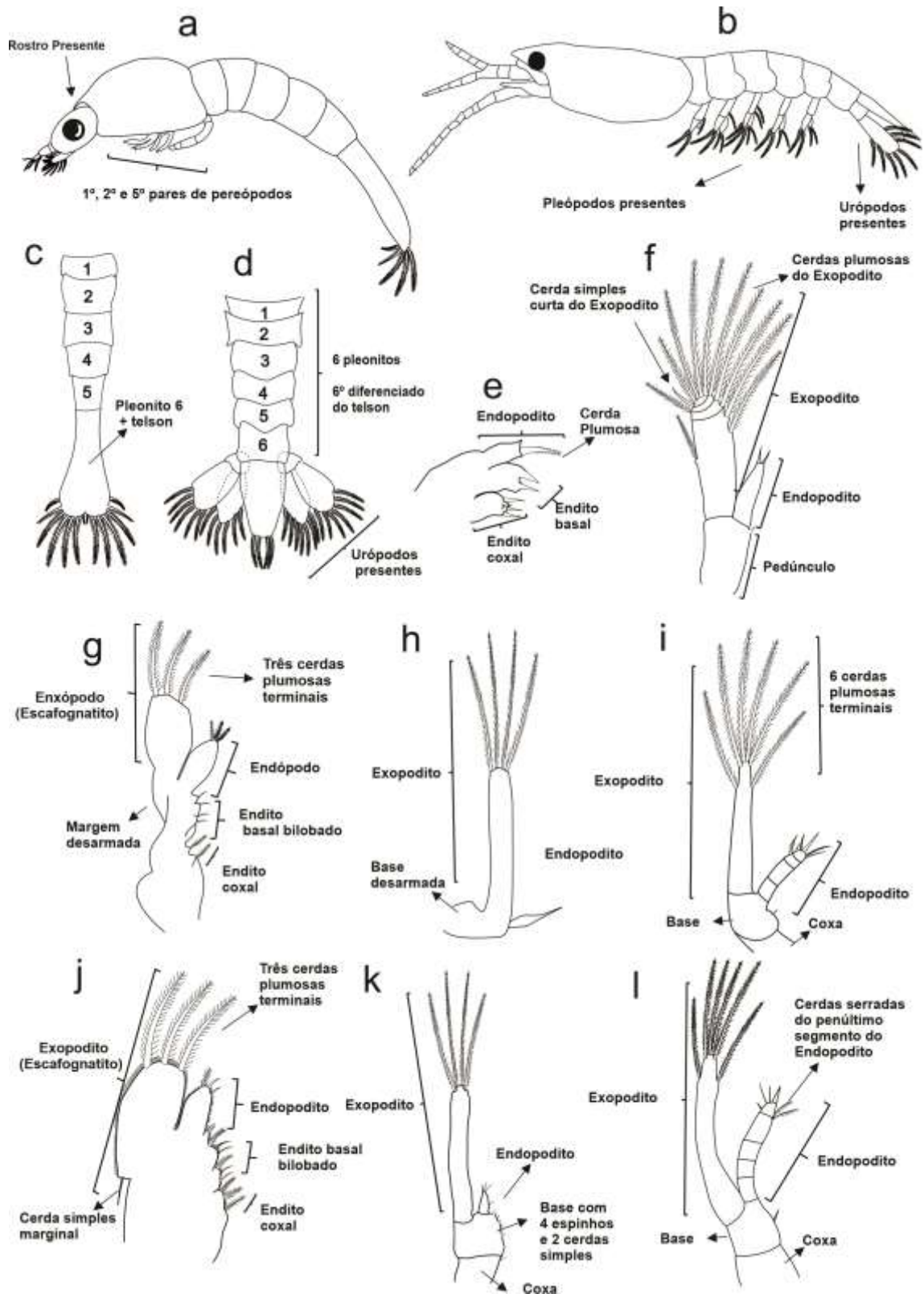


Figura 2. Exemplos de apêndices de espécies pertencentes ao gênero *Synalpheus* utilizados nas chaves de identificação. a) vista lateral (zoea); b) vista lateral (decapodito) (adaptado de Dobkin, 1965); c) vista dorsal abdômen (zoea); d) vista dorsal abdômen

(decapodito) (adaptado de Dobkin, 1965); e) maxílula com 1 cerda plumosa no endopodito; f) antena com cerda simples no exopodito; g) maxila com 3 cerdas plumosas terminais (adaptado de Weise, 1975); h) maxilípede I com base desarmada (adaptado de Weise, 1975); i) maxilípede II com 6 cerdas plumosas no exopodito; j) maxila com 3 cerdas plumosas terminais e 1 cerda simples marginal; k) maxilípede I com 4 espinhos e 2 cerdas simples na base; l) maxilípede III com duas cerdas serradas no penúltimo segmento do endopodito (Fora de escala).

Referências

- Al Kholy, A.A. & Mahmoud, M.F. (1967). Some larval stages of *Sergestes* sp. and *Synalpheus biunguiculatus* (Stimpson). *Publications of the Marine Biological Station*, 14, 168–175.
- Albornoz, L. & Whertmann, I. (1997). Descripción y clave de los primeiros estadíos larvales de camarones carídeos (Decapoda: Hippolityidae, Alpheidae, Rhynchochinetidae) de aguas costeras de Chile. *Investigaciones Marinas Valparaíso*, 25, 121–133.
- Almeida, A.O., Terossi, M., Buranelli, R.C., Castilho, A.L., Costa, R.C., Zara, F.J. & Mantelatto, F.L. (2018). Checklist of decapods (Crustacea) from the coast of São Paulo State (Brazil) supported by integrative molecular and morphological data: II. Infraorder Caridea: family Alpheidae. *Zootaxa*, 4450, 331–358.
- Alves, D.F.R., López-Greco, L.S., Barros-Alves, S.P. & Hirose, G.L. (2019). Sexual system, reproductive cycle and embryonic development of the red-striped shrimp *Lyasmata vittata*, an invader in the western Atlantic Ocean. *Plos One*, 14, 1–8.

Anker, A. & Pachelles, P.P.G. (2014). Taxonomic notes on some Brazilian species of *Synalpheus* Spence Bate, 1888, with new records and description of a new species (Decapoda, Alpheidae). *Zootaxa*, 3815, 215–232.

Anker, A., Pachelles, P.P.G., De Grave, S., & 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.

Anker, A., Tavares, M. & 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.

Anker, A., Hultgren, K.M. & De Grave, S. (2017). *Synalpheus pinkfloydi* sp. nov., a new pistol shrimp from the tropical eastern Pacific (Decapoda: Alpheidae). *Zootaxa*, 4254 (1), 111–119.

Ashrafi, H., Sari, A. & Naderloo, R. (2020). A new sponge-dwelling species of *Synalpheus* Spence Bate, 1888 (Decapoda: Caridea: Alpheidae) from the Persian Gulf. *Zootaxa*, 4861 (3), 338–348.

Ashrafi, H. & Hultgren, K.M. (2022). Integrative methods resolve taxonomy and relationships of snapping shrimps in the genus. *Invertebrate Systematics*, 36 (5), 389–418.

Barros-Alves, S.P., Alves, D.F.R., Silva, S.L.R., Guimarães, C.R.P. & Hirose, G.L. (2015). New records of decapoda crustaceans from the coast of Sergipe state, Brazil. *Check List*, 11, 1768.

Bezerra, L.E.A. & Coelho, P.A. (2006). Crustáceos associados a esponjas no litoral do Estado do Ceará. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23 (3), 699–702.

Bhuti, G.S., Shenoy, S. & Sankolli, K.N., (1977). Laboratory reared alpheid larvae of the genera *Automate*, *Athanas* and *Synalpheus* (Crustacea, Decapoda, Alpheidae). *Proceedings of the symposium on Warm Water Zooplankton, Special Publication of National Institute of Oceanography*, Goa, 588–600.

Bourdillon-Casanova, L. (1960). Le méroplancton du Golfe de Marseille: les larves de Crustacés Décapodes. *Recueil Des Travaux de La Station Marine d'Endoume*, 30, 1–286.

Brooks, W.K., & Herrick, F.H. (1892). The embryology and metamorphosis of the Macroura. *National Academy of Sciences*, 5, 319–380.

Brooks, K.C., Maia, R., Duffy, J.E., Hutgren, K.M. & Rubenstein. (2017). Ecological generalism facilitates the evolution of sociality in snapping shrimps. *Ecology Letters*, 20: 1516–1525.

Clark, Paul F., Calazans, D. & Pohle, G.W. (1998). Accuracy and standardization of brachyuran larval descriptions. *Invertebrate Reproduction & Development*, 33, 127–144.

Clark, P.F. & Cuesta, J. (2015). Larval systematics of Brachyura. In: Castro, P., Davie, P.J.F., Guinot, D., Schram, F. & Von Vaupel Klein, C. (Eds.), *Treatise on Zoology—Anatomy, Taxonomy, Biology—The crustacea, complementary to the volumes translated from the French of the Traité de Zoologie, 9(C) (I), Decapoda: Brachyura (Part 2)*. Brill, Leiden, pp. 981–1148.

Coelho Filho, P.A. (2006). Checklist of the decapods (Crustacea) from the outer continental shelf and seamounts from Northeast of Brazil – REVIZEE Program (NE III). *Zootaxa*, 1184, 1–27.

Coelho, P.A., Almeida, A.O., Souza-Filho, J.F., Bezerra, L.E.A. & Giraldes, B.W. (2006). Diversity and distribution of the marine and estuarine shrimps (Dendrobranchiata, Stenopodidea and Caridea) from North and Northeast Brazil. *Zootaxa*, 1221, 41–62.

Coutière, H. (1899). Les “Alpheidae” morphologie externe et interne, formes larvaires, binomie. *Anales des Scienses Naturalles. Zoologie et Paléontologie*, 9 (8), 1–599.

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.

De Grave, S. & Fransen, C.H.J.M. (2011). Carideorum catalogus: the recent species of the dendrobranchiate, stenopodidean, procarididean and caridean shrimps (Crustacea: Decapoda). *Zoologische Mededelingen*, 85, 195–588.

Dobkin, S. (1965). The first post-embryonic stage of *Synalpheus brooksi* Coutière. *Bulletin of Marine Science*, 15, 450–462.

Dobkin, S. (1969). Abbreviated larval development in caridean shrimps and its significance in the artificial culture of these animals. *FAO Fisheries Reports*, 57, 935–946.

Duffy, J.E. & Macdonald, K.S. (2009). Kin structure, ecology and the evolution of social organization in shrimp: a comparative analysis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277, 575–584.

Duffy, J.E., Morrison, C. & Rios, R. (2000). Multiple origins of eusociality among spongedwelling shrimps (*Synalpheus*). *Evolution*, 54, 503–516.

Estoup, A., Largiader, C.R., Perrot, E. & Chourrout, D. (1996). Rapid one-tube DNA extraction for reliable PCR detection of fish polymorphic markers and transgenes. *Molecular marine biology and biotechnology*, 5 (4), 295–298.

- Garm, A. (2004). Revising the definition of the crustacean seta and setal classification systems based on examinations of the mouthpart setae of seven species of decapods. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 142, 233–252.
- Guerao, G. & Cuesta, J.A. (2014). Caridea. In: Martin, J.W., Olesen, J. & Hoeg, J.T. (Eds). *Atlas of Crustacea Larvae*. MD: Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. 250–255.
- Ghory, F.S., & F.A. Siddiqui. (2001). Advance developmental stages of *Synalpheus tumidomanus* (Paulson, 1875) (Crustacea, Decapoda, Alpheidae) reared under laboratory conditions. *Pakistan Journal of Marine Science*, 10 (2), 113–127.
- Ghory, F.S., Kazmi, Q.B., & Siddiqui, F.A. (2011). Advanced developmental stages of *Synalpheus neptunus* (Crustacea, Decapoda, Alpheidae) reared under laboratory conditions. *FUUAST Journal of Biology*, 1, 33–39.
- Gurney, R. (1927). Report on the Larvae of the Crustacea Decapoda. *The Transactions of the Zoological Society of London*, 22, 231–286.
- Gurney, R. (1938). The larvae of Decapod Crustacea. Palaemonidae and Alpheidae. *Great Barrier Reef Expedition* 6, 1–60.
- Gurney, R. (1949). The larval stages of the Snapping-Shrimp, *Synalpheus goodei* Coutière. *Proceedings of the Zoological Society of London* 119, 293–295.
- Hermoso-Salazar, M.H., Wicksten, M. & Morrone, J.J. (2005). Redescription and taxonomic notes of the *Synalpheus townsendi* Coutière, 1909 complex (Decapoda: Caridea: Alpheidae). *Zootaxa*, 1027, 1–26.

- Hultgren, K.M. & Brandt, A. (2015). Taxonomy and phylogenetics of the *Synalpheus paraneptunus*-species-complex (Decapoda: Alpheidae), with a description of two new species. *Journal of Crustacean Biology*, 35 (4), 547–558.
- Hultgren, K.M. & Duffy, J.E. (2011). Multi-Locus phylogeny of sponge-dwelling snapping shrimp (Caridea: Alpheidae: *Synalpheus*) supports morphology-based species concepts. *Journal of Crustacean Biology*, 31 (2), 352–360.
- Hultgren, K.M., Hurt, C. & Anker, A. (2014). Phylogenetic relationships within the snapping shrimp genus *Synalpheus* (Decapoda: Alpheidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 77, 116–125.
- Hultgren, K., Duffy, J.E. & Rubenstein, D. R. (2017). Sociality in shrimps. In: Rubenstein, D.R. & Abbot, P. (Eds). *Comparative social evolution*. Cambridge University Press, pp. 224–250.
- Hultgren, K.M., Chak, S.T., Bjelajac, J. & Macdonald, K.S. (2021). Correlated evolution of larval development, egg size and genome size across two genera of snapping shrimp. *Journal of Evolutionary Biology*, 34 (11), 1827–1839.
- Kearse, M., Moir, R., Wilson, A., Stones-Havas, S., Cheung, M. & Sturrock, S. (2012). Geneious Basic: An integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics*, 28, 1647–1649.
- Kimura, M. (1980). A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution*. 16, 111–120.
- Knowlton, R.E. (1973). Larval development of the snapping shrimp *Alpheus heterochaelis* Say, reared in the laboratory. *Journal of Natural History*, 7, 273–306.

- Koo, H. & Kim, W. (2014). *Synalpheus jejuensis* n. sp. (Crustacea: Decapoda: Alpheidae) from Korea based on morphological and molecular study. *Animal Cells and Systems*, 18 (5), 351–357.
- Kumar, S., Stecher, G., Li, M., Knyaz, C. & Tamura, K. (2018). MEGA X: Molecular Evolutionary Genetic Analysis across Computing Platforms. *Molecular Biology and Evolution*, 35 (6), 1547–1549.
- Lebour M. (1932). The larval stages of the Plymouth Caridea – IV The Alpheidae. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 102 (2), 463-469.
- Mantelatto, F.L., Carvalho, F.L., Simões, S.M, Negri, M., Spuza-Carvalho, E.A. & Terossi, M. (2016). New primers for amplification of cytochrome c oxidase subunit I barcode region designed for species of Decapod (Crustacea). *Nauplius*, 24, e2016030.
- Mantelatto, F.L., Terossi, M., Negri, M., Buranelli, R.C., Robles, R., Magalhães, T., Tamburis, A.F., Rossi, N. & Miyazaki, M.J. (2018). DNA sequence database as a tool to identify decapod crustaceans on the São Paulo coastline. *Mitochondrial DNA Part A*, 29(5), 805–815.
- Mazzei, R. & Rubenstein, D.R. (2021). Larval ecology, dispersal, and the evolution of sociality in the sea. *Ethology*, 127 (10), 808–820.
- Moraes, I.R.R., Almeida, A.O., Cobo, V.J., Davanzo, T.M. & 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.
- Morrison, C.L., Rios, R., & Duffy, J.E. (2004). Phylogenetic evidence for an ancient rapid radiation of Caribbean sponge-dwelling snapping shrimps (*Synalpheus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 30, 563–581

Nogueira, J.M.M. (2003). Fauna living in colonies of *Mussismilia hispida* (Verrill) (Cnidaria: Scleratinia) in four south-eastern Brazil islands. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 46, 421–432.

Oliveira, M.V., Santos, P.S. & Almeida, A.O. (2015). First record of the sponge-dwelling shrimp *Synalpheus dardeui* (Crustacea: Decapoda: Alpheidae) in the south-western Atlantic. *Marine Biodiversity Records*, 8 (1), 1–4.

Pantaleão, J.A.F., Pescinelli, R.A., Costa, R.C., Cuesta, J.A. & Mantelatto, F.L. (2020). First zoeal stage morphology of *Alpheus carlae* and *A. intrinsecus*, (Decapoda, Caridea, Alpheidae) obtained in the laboratory. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 100 (6), 949–961.

Pasinatto, K., Mantelatto, F.L. & Terossi, M. (2020). First zoeal stage of the snapping shrimps *Alpheus formosus* Gibbes, 1850 and *Alpheus malleator* Dana, 1852 (Caridea: Alpheidae), with new characters to the genus. *Zootaxa*, 4820 (3), 540–550.

Pescinelli, R.A., Pantaleão, J.A.F., Mantelatto, F.L. & Costa, R.C. (2017). Morphological description of early zoeal stages of *Alpheus brasileiro* Anker, 2012 reared in the laboratory, including a revision of the larval morphology of the first zoeal stage of the genus *Alpheus* Fabricius, 1798 (Caridea: Alpheidae). *Zootaxa* 4269, 265–276.

Ramos-Porto, M., Torres, M.F.A. & Viana, G.F.S. (1996). Crustáceos decápodos coletados durante as Expedições Nordeste III e Pavaas I (Penaeidae e Caridea). *Trabalhos Oceanográficos da Universidade Federal de Pernambuco*, 24, 211–227.

Ramos-Tafur, G.E. & Franke-Ante, R. (2019). *Synalpheus amintae* sp. nov., a new species of sponge-dwelling snapping shrimp (Crustacea: Decapoda: Alpheidae) from Parque Nacional Natural Isla Gorgona, Pacific Coast of Colombia. *Zootaxa*, 4646 (1), 173–188.

Raupach, M.J. & Radulovici, A.E. (2015). Looking back on a decade of barcoding crustaceans. *Zookeys*, 539, 53–81.

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

Santos, R.C., Pescinelli, R.A. & Costa, R.C. 2020. Description of the first zoeal stage of *Synalpheus apioceros* Coutière, 1909 (Caridea: Alpheidae), including a comparative analysis with larval morphology from the *Synalpheus* Spence Bate, 1888. *Zootaxa*, 4838(1), 071–082.

Soledade, G.O., Fonseca, M.S. & Almeida, A.O. (2015). Shallow-water stenopodidean and caridean shrimps from Abrolhos Archipelago, Brazil: new records and updated checklist. *Zootaxa*, 3905 (1), 52–68.

Spivak, E.D. (1997). Los crustáceos decápodos del Atlántico sudoccidental (25°-55°S): distribución y ciclos de vida. *Investigaciones marinas*, 25, 69–91.

Thorson, G. (1964). Light as an ecological factor in the dispersal and settlement of larvae of marine bottom invertebrates. *Ophelia*, 1 (1), 167–208.

Vela, M.J. & Gonzáles-Gordillo, J.I. (2016). Larval descriptions of the family Porcellanidae: A worldwide annotated compilation of the literature (Crustacea, Decapoda). *ZooKeys*, 564, 47–70.

Wang, Y.R. & Sha, Z.L. (2015). A review of the genus *Synalpheus* (Crustacea: Decapoda: Caridea: Alpheidae) from China seas. *Zoological Systematics*, 40 (4), 357–435.

Weise, J.G. (1975). A Contribution to the Knowledge of the Larval Development of *Synalpheus pectiniger*, *S. Minus*, and *S. Fritzmuelleri* (Decapoda, Alpheidae). Florida Atlantic University, Boca Raton, 85 pp.

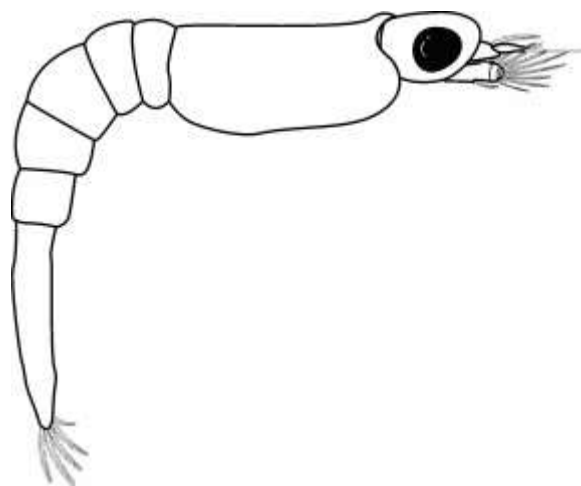
Yang, H.J. & Kim, C.H. (2002). Early zoeas of two snapping shrimps *Alpheus digitalis* de Haan, 1850 and *Alpheus japonicus* Miers, 1879 (de capo da, Caridea, Alpheidae) with notes on the larval character of the Alpheidae. *Korean Journal of Biological Sciences*, 6, 95–105.

Yang, H.J., Kim, M.J. & Kim, C.H. (2003). Early zoeas of *Alpheus lobidens* De Haan, 1850 and *Alpheus sudara* Banner and Banner, 1966 (Decapoda, Caridea, Alpheidae) reared in the laboratory. *Korean Journal of Biological Sciences*, 7, 15–24.

Yang, H.J. (2009). Zoeal Stages of Fat-Handed Snapping Shrimp *Synalpheus tumidomanus* (Decapoda: Caridea: Alpheidae) Reared in the laboratory. *Journal of Biological Sciences*, 24, 275–281.

CAPÍTULO 2

Revisão da morfologia do primeiro estágio larval do
gênero *Synalpheus* Spence Bate, 1888



Resumo

O objetivo do presente estudo é revisar a morfologia do primeiro estágio larval de *Synalpheus*, a fim de encontrar padrões de similaridade morfológica e de tipos de desenvolvimento pós-embriônico encontrados no gênero, associados à sua história de vida. Para análise comparativa, foram compiladas e revisadas todas as espécies com pelo menos seu primeiro estágio descrito. Para avaliar o grau de similaridade morfológica, foi realizada uma análise de distância, por meio de uma matriz de similaridade, utilizando a métrica de distância euclidiana (DE). Dentre as 20 espécies com informações sobre a morfologia da primeira larva, apenas 12 foram utilizadas por apresentarem a maioria dos apêndices descritos com detalhes: *S. antillensis*, *S. apioceros*, *S. biunguiculatus*, *S. brooksi*, *S. fritzmuelleri*, *S. minus*, *S. neomeris*, *S. pectiniger*, *S. peptunus*, *S. cf. townsendi*, *S. tumidomanus* e *Synalpheus* sp. As únicas características compartilhadas entre elas foram, ausência de espinhos na carapaça, olhos sésseis e formato arredondado do telson, sendo a última um possível caráter distintivo para *Synalpheus*, quando comparado com demais gêneros de Alpheidae. As maiores similaridades entre as espécies estão associadas aos tipos de desenvolvimento, que podem estar relacionados com as possíveis organizações sociais encontradas no gênero (eussociais, comunais e monogâmicas). Para *S. antillensis*, *S. apioceros*, *S. fritzmuelleri*, *S. minus*, *S. neomeris*, *S. pectiniger*, *S. cf. townsendi*, *S. tumidomanus* e *Synalpheus* sp., o desenvolvimento foi considerado estendido. Após revisão, para *S. biunguiculatus*, *S. neptunus* e *S. brooksi* foi considerado o desenvolvimento abreviado, entretanto, apesar apresentarem o mesmo tipo de desenvolvimento, a morfologia do primeiro estágio larval dessas três espécies difere, formando então subgrupos de desenvolvimento larval para o gênero que podem estar ligados a um processo de transição à eussocialidade. Os resultados aqui apresentados demonstram a necessidade de ampliar a descrição larval do gênero, incluindo revisões e redescrições. Apesar disto, é possível averiguar as características detalhadas da morfologia dos apêndices das larvas podem contribuir no entendimento de como os diferentes tipos de desenvolvimento estão relacionados com as distintas organizações sociais encontradas no gênero.

Introdução

Apesar de a família Alpheidae ser a segunda mais diversa dentro da infraordem Caridea, apenas sete gêneros dentre os 50 descritos, contêm representantes cuja descrição larval foi previamente realizada, sendo estes, *Alpheus*, *Athanas* Leach, 1814 [in Leach 1813-18114], *Automate* de Man, 1888 [in de Man, 1887-1888], *Betaeus* Dana, 1852, *Synalpheus*, *Racilius* Paulson, 1875 e *Vexillipar* Chace, 1988 (Gurney 1927; Bruce 1974; Bhuti *et al.* 1977; Saito 1998; Thatje & Bacardit 2001; Yang 2003; Yang & Kim 2003; Bartilotti *et al.* 2005; Santos *et al.* 2020; Pantaleão *et al.* 2020). Dentre estes gêneros, *Automate*, *Racilius* e *Vexillipar* contêm apenas uma espécie com pelo menos sua primeira larva descrita, sendo os dois últimos monoespecíficos: *Automate dolichognatha* de Man, 1888 [in de Man, 1887-1888] (Bhuti *et al.* 1977); *Racilius compressus* (Bruce, 1984) e *Vexillipar repandum* Chace, 1988 (Saito 1998), respectivamente, demonstrando a lacuna existente perante a morfologia larval da família.

Histórico de descrição larval do Gênero *Synalpheus*

A primeira menção acerca do desenvolvimento de um indivíduo de *Synalpheus* foi realizada por Herrick (1891) com *S. laevimanus* var. *longicarpus*, provável sinonímia de *S. longicarpus* (Herrick, 1891) ou de *S. rathbunae* Coutière 1909 (Rathbun 1901; Ríos & Duffy 2007; Anker *et al.* 2012). Herrick (1891) relatou a presença de uma larva que aparentava estar em fase de mysis, com apêndices torácicos semelhantes a um indivíduo adulto.

As primeiras descrições de indivíduos em estágio larval pertencente a *Synalpheus* ocorreram no estudo de Brooks & Herrick (1892), no qual as larvas de três espécies foram descritas, *S. brevicarpus* (Herrick, 1891), como *Alpheus saulciy* var. *brevicarpus*, *S. longicarpus* como *A. saulciy* var. *longicarpus* e *S. minus* (Say, 1818 [in Say, 1817-1818]) como *Alpheus minor*. Entretanto, algumas inconsistências foram relatadas nesta descrição

pós-embrionária, bem como na identificação de espécimes adultos e na conclusão acerca dos tipos de desenvolvimento dos Alpheidae realizada por Brooks & Herrick (1892).

Após as primeiras descrições realizadas, Coutière (1898) descreveu algumas informações acerca do desenvolvimento de *S. gambarelloides* (Nardo, 1847), como *S. laevimanus* (Heller, 1862), detalhando a presença de alguns apêndices e declarando que poderia existir diferenças quanto ao estágio de desenvolvimento quando comparado com *S. laevimanus* var. *longicarpus* informada por Herrick (1891). Mais uma menção foi feita para *S. gambarelloides*, no estudo de Bourdillon-Casanova (1960), também como *S. laevimanus*, sendo este o último a mencionar a espécie. Nessa descrição, o autor afirma que a larva eclodiu com todos seus apêndices e aparentemente passa por quatro estágios larvais.

Coutière (1899) também relatou com detalhes a descrição do primeiro estágio larval de *S. neptunus* (Dana, 1852), informando caracteres de seus apêndices e determinando uma eclosão em estágio inicial, uma possível Zoea I. Outro tipo de eclosão foi encontrado para a mesma espécie no estudo realizado por Ghory *et al.* (2011), onde foi relatado um estágio avançado de eclosão. Além disto, os autores relataram para esta espécie que mais de um estágio larval deveria ocorrer antes de atingir a fase juvenil, em comparação ao feito por Coutière (1899), além de incluírem mais detalhes acerca dos apêndices, como tipos e quantidade de cerda e padrão de segmentação.

Após um hiato de descrições de indivíduos larvais de espécies do gênero, desde Coutière (1899), Robert Gurney desenvolveu três estudos nos quais descreveu zoeas para três espécies: *S. neomeris* (de Man, 1897 [in de Man, 1895-1898]), como *S. gravieri* Coutière, 1905, detalhando alguns caracteres da primeira larva dentro de um estudo sobre larvas de Decapoda (Gurney 1927); *S. triunguiculatus* (Paulson, 1875), descrevendo com

poucos detalhes as três primeiras zoeas, em um estudo de larvas da família Alpheidae e Palaemonidae (Gueney 1938); e de *S. goodei* Coutière, 1909, no qual, são descritas também as três primeiras zoeas, relatando um desenvolvimento abreviado, porém com poucas informações sobre seus apêndices (Gurney 1949).

Em seguida, houve uma sequência de descrições inéditas para larvas de *Synalpheus*, com estudos específicos para espécies deste gênero. Dobkin (1965) descreveu com detalhes *S. brooksi* Coutière, 1909, informando um possível desenvolvimento direto para esta espécie. Al-Kholy & Mahmoud (1967) descreve a espécie *S. biunguiculatus* (Stimpson, 1860), relatando também um possível desenvolvimento abreviado na espécie, tendo a sua eclosão em zoea II. E por fim, Weise (1975) realizou duas novas descrições, sendo para *S. fritzmuelleri* Coutière, 1909 e *S. pectiniger* Coutière, 1907, bem como também realizou uma descrição de *S. minus*, comparando essa com a realizada por Brooks & Herrick (1892) (como *A. minor*).

A primeira descrição de *S. tumidomanus* (Paulson, 1975) foi efetuada por Bhuti *et al.* (1977), e evidencia um desenvolvimento estendido com três estágios de zoea. Porém, no estudo de Ghory & Siddiqui (2001), foi relatado a descrição de estágios de ‘pós-larva’ (quatro estágios) que contradizem o mencionado por Bhuti *et al.* (1977), por afirmarem que os estágios larvais avançados descritos eclodiram diretamente do ovo. Por outro lado, o estudo de Yang (2009) também afirmou que a espécie *S. tumidomanus* apresenta um desenvolvimento estendido ao descrever os três primeiros estágios de zoea para esta espécie, não só corroborando ao descrito por Bhuti *et al.* (1977) como realizando uma comparação morfológica entre as duas descrições.

Os estudos de Dardeau (1986) e de Ríos & Duffy (1999) não são focados na descrição de indivíduos larvais, mas na descrição de indivíduos adultos, de *S. scaphoceris*

Coutière, 1910 e *S. williamsi* Ríos & Duffy, 1999, respectivamente. Porém, ambos apresentaram informações sobre as respectivas larvas de cada espécie, sendo indicada apenas a coloração para *S. scaphoceris* e para *S. williamsi* descrevendo com detalhes apenas a carapaça e antena. Durante este período, apenas um estudo focou em descrição de larvas (Albornoz & Wehrtmann 1997), no qual descreve as larvas de *S. spinifrons* (H. Milne Edwards, 1837 [in H. Milne Edwards, 1834-1840]), informando algumas características dos apêndices presentes nas larvas, porém sem destacar números e tipos de cerdas.

Ao longo do histórico de descrições de indivíduos larvais do gênero *Synalpheus*, existem extensos períodos de hiato no qual não há nenhuma informação disponível na literatura. De Coutière (1899) à Gurney (1927) é o mais longo, com 28 anos sem nenhuma informação sobre morfologia larval para o gênero, e alguns períodos com aproximadamente uma década sem qualquer estudo relacionados à larvas de *Synalpheus*: de Gurney (1949) a Bourdillon-Casanova (1960) (11 anos); de Al-Kholy & Mahmoud (1967) a Weise (1975) (8 anos); de Bhuti *et al.* (1977) a Dardeau (1986), (9 anos), e deste a Albornoz & Wehrtmann (1997), (11 anos); de Ghory & Siddiqui (2001) a Yang (2009), (8 anos); e de Ghory *et al.* (2011) até Santos *et al.* (2020), advindo da presente tese (9 anos). Estas lacunas dificultam o acesso às informações sobre a morfologia larval do gênero, o que torna complexo o processo de comparação morfológica entre as larvas das espécies.

Problemáticas na descrição larval do gênero *Synalpheus*

Além da escassez de descrições larvais disponíveis e dos longos períodos sem a realização de estudos nessa temática para as espécies do gênero *Synalpheus*, é possível encontrar uma ausência de padronização no processo de descrição dos estágios larvais iniciais disponíveis na literatura. Tal fato é observado, principalmente, para a espécie *S.*

scaphoceris no estudo de Dardeau (1986), onde não são descritos os apêndices das larvas e sim apenas caracteres do rostro e abdômen; para a espécie *S. longicarpus*, é relatado apenas que o desenvolvimento da espécie é direto e que os apêndices torácicos e abdominais das larvas possuem semelhanças aos indivíduos dos adultos (Brooks & Herrick 1892); e para *S. williamsi*, onde apenas características da carapaça e certos apêndices como maxila, maxílula e maxilípedes tiveram sua morfologia detalhada, destacando apenas a presença ou ausência de cerdas e artículos (Ríos & Duffy, 1999).

Outros exemplos ocorreram como na descrição larval de *S. fritzmulleri* (Weise 1975), em que algumas estruturas não foram descritas para o primeiro estágio larval; na descrição das espécies *S. brevicarpus*, *S. goodei*; e *S. triunguiculatus* (Brooks & Herrick 1892; Gurney 1938; 1949), os apêndices ou tipos de cerdas não foram descritos, e apenas informações superficiais sobre sua morfologia geral foram inseridas. Desse modo, diante do déficit em relação ao conhecimento morfológico das larvas de *Synalpheus*, é indiscutível afirmar a lacuna sobre informações relevantes que estabelecem uma relação sólida entre os aspectos da biologia, morfologia e ecologia desses camarões.

Novos estudos de descrição larval podem auxiliar a complementar o conhecimento sobre o grupo, uma vez que, contribuem com um importante papel nas estratégias de história de vida e dinâmica populacional, como também em estudos filogenéticos e sistemáticos (González-Gordillo & Rodríguez 2000; Yang & Kim 2002; Vela & González-Gordillo 2016; Pescinelli *et al.* 2017). Deste modo, o objetivo do presente estudo foi realizar uma revisão do primeiro estágio larval (pós-embrionário) de todas as descrições feitas até o momento para o primeiro estágio larval de *Synalpheus*, a fim de compilar e comparar todas as espécies cuja morfologia larval está disponível na literatura e encontrar possíveis padrões de similaridade morfológicas e correlacionar com os distintos tipos de desenvolvimento pós-embrionário encontrados dentro do gênero,

associados a história de vida de *Synalpheus*. Além disto, destacar possíveis inconsistências ao longo do histórico de descrições realizados dentro do gênero que possam dificultar o acesso de informação da morfologia larval do gênero.

Material e Métodos

Revisão da morfologia do primeiro estágio larval de *Synalpheus*

Para análise comparativa da morfologia dos apêndices do primeiro estágio larval do gênero *Synalpheus*, foram compiladas e revisadas todas as espécies com pelo menos seu primeiro estágio descrito na literatura (Tabela I). A revisão foi realizada utilizando todos os apêndices presentes foram analisados, com exceção da mandíbula, por não constar em todas as descrições. Em cada apêndice foi observado número de segmentos dos artículos, número de cerdas presentes em cada artículo e os tipos destas cerdas.

Tabela I. Espécies de *Synalpheus* Spence Bate, 1888 no qual o primeiro estágio larval já foi descrito.

Espécies	Código	Localidade	Desenvolvimento	Coleta dos espécimes	Estágios descritos	CC mm	CT mm	Referências
<i>S. antillensis</i>	S-ant	São Paulo	Estendido	a	Z I	0,56	1,92	<i>Presente estudo</i>
<i>S. apioceros</i>	S-api	São Paulo	Estendido	a	Z I	0,63	2,39	Santos <i>et al.</i> 2020 (<i>Presente estudo</i>)
<i>S. biuguiculatus</i>	S-biu	Mar Vermelho	Abreviado (?)	a	Z II-III	NA	NA	Al Kholy & Mahmoud 1967
<i>S. brevicarpus</i>	S-bre	Bahamas	Abreviado	a	Z I-II	NA	NA	Brooks & Herrick 1892
<i>S. brooksi</i>	S-bro	Florida	Direto*	a	Decapodito	NA	2,70-2,95	Dobkin 1965
<i>S. fritzmulleri</i>	S-fri	Flórida	Estendido	a	Z I-V	NA	2,10-2,30	Weise 1975
		São Paulo	Estendido	a	Z I	0,63	1,67	<i>Presente estudo</i>
<i>S. goodei</i>	S-goo	Bermudas	Abreviado	NA	Z I-III	NA	3,60	Gurney 1949
<i>S. gambarelloides</i>	S-gam	Mediterrâneo	Abreviado(?)	a	Z I	NA	NA	Coutière 1898
		Mediterrâneo	Abreviado	b	Z I-IV	NA	NA	Bourdillon-Casanova 1960
<i>S. longicarpus</i>	S-lon	Bahamas	Direto	a	Decapodito	NA	NA	Brooks & Herrick 1892
<i>S. minus</i>	S-min	Carolina do Norte	Estendido	a	Z I-V	NA	NA	Brooks & Herrick 1892
		Flórida	Estendido	a	Z I-V	NA	2,60-3,20	Weise 1975
<i>S. neptunus</i>	S-nep	Djibout	Estendido(?)	a	Z I-V	1,50	NA	Coutière 1899
		Buleji	Abreviado	a	Decapodito I-III	NA	3,39	Ghory <i>et al.</i> 2011
<i>S. neomeris</i>	S-neo	Mar Vermelho	Estendido	a	Z I-III	NA	2,10-2,37	Gurney 1927
<i>S. pectiniger</i>	S-pec	Flórida	Estendido	a	Z I-V	NA	2,40-2,80	Weise 1975
<i>S. scaphoceris</i>	S-sca	Golfo do México	NA	a	Z I	0,28	4,00	Dardeau 1986
<i>S. spinifrons</i>	S-spi	Chile	Abreviado	a	Z II	1,24	3,26	Albornoz & Wertmann 1997
<i>S. triunguiculatus</i>	S-tri	Mar Vermelho	Estendido	a + b	Z I-III (ou IV)	NA	2,50	Gurney 1938
<i>S. cf. townsendi</i>	S-town	São Paulo	Estendido	a	Z I	0,59	1,61	<i>Presente estudo</i>
<i>S. tumidomanus</i>	S-tum	Índia	Estendido	a	Z I-III	NA	NA	Bhuti <i>et al.</i> 1977
		Buleji	Abreviado	a	Decapodito I-III	NA	3,75	Ghory & Siddiqui 2001
		Coreia do Sul	Estendido	a	Z I-IV	0,63	1,88	Yang 2009
<i>S. williamsi</i>	S-wil	Belize/Panamá	NA	a	Z I	NA	NA	Ríos & Duffy 1999
<i>Synalpheus</i> sp.	Syn-sp	São Paulo	Estendido	a	ZI	0,60	1,65	<i>Presente estudo</i>

NA = não disponível; Desenvolvimento Estendido = desenvolvimento completo em mais de quatro estágios; Desenvolvimento Abreviado = desenvolvimento completo em quatro ou menos estágios; Desenvolvimento Direto = eclodem em forma semelhante à adulta. * = desenvolvimento definido pelo autor, porém aparenta ser decapodito; a = criado em laboratório; b = coletado no plâncton.

Análise de similaridade morfológica

Para avaliar o grau de similaridade morfológica entre o primeiro estágio larval das espécies de *Synalpheus*, foi realizada uma análise de distância. Uma matriz de similaridade foi construída por meio das características morfológicas das larvas descritas, para cada espécie (Tabela B-I). Para construção da matriz, apenas as estruturas morfológicas com informações completas sobre a presença e ausência de segmentos e o número e tipo de cerdas foram utilizados. A definição das características morfológicas utilizadas na matriz está no Apêndice-II.

A análise de distância foi realizada por meio do cálculo de dissimilaridade pareada entre as espécies, utilizando a métrica de distância euclidiana (DE) a partir da função *daisy* do pacote *cluster* (Maechler *et al.* 2022). Esta análise foi utilizada para a construção do dendrograma que demonstra como as espécies estão distribuídas de acordo com as características morfológicas das larvas, construído a partir do método do centróide, por meio da função *hclust*. As análises foram realizadas no software R, versão 4.1.3 (R Core Team 2022).

Resultados

Revisão da morfologia

Devido a maioria de estudos relacionados a descrição dos estágios larvais iniciais de *Synalpheus* não relatarem todos os detalhes morfológicos das espécies, dentre as 20 espécies com informações de sua morfologia larval (Tabela I), apenas sete disponíveis na literatura foram utilizadas aqui, por apresentarem o mínimo de informações acerca de seus apêndices para uma comparação entre o primeiro estágio larval, sendo estas *S. biunguiculatus*, *S. brooksi*, *S. minus*, *S. neomeris*, *S. pectiniger*, *S. neptunus* e *S. tumidomanus*, bem como as cinco espécies descritas no capítulo I do presente estudo, *S.*

antillensis, *S. apioceros*, *S. fritzmuehleri*, *S. cf. townsendi* e *Synalpheus* sp., totalizando assim 12 espécies para revisão (Tabela II).

É importante ressaltar que a descrição de *S. brooksi* por Dobkin (1965) apresentou dois estágios, o primeiro chamado de “pseudo-larva” que ocorria normalmente ainda no embrião, não possuindo apêndices funcionais e com cerdas incompletas; e o segundo, chamado de “pós-larva”. Sendo assim, para esta espécie os registros da morfologia contidas na revisão corresponderam a pós-larva, uma vez que, esta é a forma majoritária que ocorre após a eclosão dos ovos e apresenta todos apêndices com informações morfológicas.

Para a espécie *S. neptunus* na descrição feita por Ghory *et al.* (2011) foi descrito que a antênula é 4-segmentada, permitindo concluir que o pedúnculo deste apêndice apresenta este número de segmentos. Entretanto, a descrição apresenta que este o último segmento é birreme, com as ornamentações (tipos de cerda) presentes nesses ramos. Devido a isto, para presente revisão entende-se que o referido por Ghory *et al.* (2011) como último segmento da antênula trata-se de fato do flagelo interno (endopodito) e flagelo externo (exopodito) deste apêndice (como observado na Figura 1 B de Ghory *et al.* 2011). Sendo assim, o número de segmentos do pedúnculo antenular para *S. neptunus* é interpretado como 3-segmentado.

Tabela II. Características morfológicas do primeiro estágio larval descritos para as espécies do gênero *Synalpheus* Spence Bate, 1888.

Estrutura	Característica	S-ant	S-api	S-biun	S-bro*	S-frit	S-min	S-nep*	S-neom	S-pec	S-tow	S-tum	Syn-sp
Carapaça	Espinhos	Ausentes	Ausente	Ausente	Ausente	Ausentes	Ausentes	Ausente	Ausente	Ausentes	Ausentes	Ausente	Ausente
	Rostro	Presente	Presente	Presente	Presente	Presente	Presente	Presente	Ausente	Presente	Presente	Ausente	Presente
Antenula	Pedúnculo	3-seg.	3-seg.	3-seg. 2 cs + 1 cp, 2 cs, 1 cs + 1 cp	3-seg.	3-seg.	N-seg.	3-seg. 5 cerdas + 1 e, 2, 2 cerdas	3-seg.	N-seg.	3-seg.	2-seg.	3-seg.
	Flagelo interno	1cp	1cp	1cp	6 à 7 Seg., várias cs	1 cp	1 cp	Seg.	1 cp	1 cp	1 cp	1 cp	1cp
	Flagelo externo	4es + 1cp	4es + 1cp	2 es + 1 cp	5-seg., várias cs + 3 es	4es + 1cp	4 es + 1 cp**	seg. 3 es + 7 cerdas	3 es + 1 cp**	4 es + 1 cp	4es + 1cp	3 es + 1 cp	4es + 1cp
Antena	Pedúnculo	N-seg., 1e	N-seg., 1e	N-seg.	N-seg**	N-seg., 1e	N-seg.**	3-seg.	N-seg.**	N-seg.**	N-seg., 1e	N-seg., 1 e	N-seg., 1e
	Escama	4-seg. 11cp + 1cs	4-seg. 11cp + 1cs	N-seg. 19 + 1 + 1 cerdas	N-seg. 1 e + 3 à 4 cs	4-seg. 11cp + 1cs	N-seg. 10 to 11 cp + 1 cp	N-seg. 1 es + 15 cp	N-seg., 10 (9 cp + 1 cs) + 2 (1 cp + 1 cs)**	N-seg. 11** cp + 1 cp	4-seg. 11cp + 1cs	3-seg., 11 cp, 1 e	4-seg. 11cp + 1cs
	Flagelo	2cs	1cs + 1cp	1 s + 1 cp**	11 à 12 seg.	1cs + 1cp	1 cp + 1cs	Seg.	2 cs**	2 cp**	1cs + 1cp	2 cp	2cs
Maxilula	Endopodito	1cs + 1cp	1cs + 1cp	2 cerdas	Bilobado, 1 cerda	1cs + 1cp	3 cs	1 cpd	2 cs**	1 cp	1cp	Seg., 0, 2 cs**	1cs + 1cp
	Endito basal	2er + 3e	2er + 2e	5 cerdas	11 cse, 2 cp + 3 cr, 4 cs	2er + 1e	4 e	6 cc + 4 cpd	1 cs**	2 e	2er + 1e	3 es	3er + 1e
	Endito coxal	3cp + 1cs	2cp + 2cs	4 cerdas	10 cr	4cs	1 cp	4 cpd	des.	1 cp	4cs	2 cep**	3cp + 1cs
Maxila	Endopodito	2 (1cs + 1cp), 3 (2cs + 1cp)	2cs, 3 (2cs + 1cp)	4 + 3 cerdas	N-seg. des.	2cs, 3 (2cs + 1cp)	3 cp + 1 cp	1 cerda	Bilobado, 3 + 1 cs**	3 seg., 3 cs + 3 cs	2cs, 3 (2cs + 1 cp)	Bilobado, 3 + 2 cs**	2cs, 3 (2cs + 1cp)
	Exopodito	3cp + 1cs	3cp + 1cs	4 + 1 cerdas	31 cp	3 + 1cp	3 cp	26 cp	3 cp**	3 cp + 1 e + 1 cp	3cp	3 + 2cp	3cp + 1cs
	Endito basal	Bilobado, 3 (2cs + 1 cp), 3 (2cs + 1 cp)	Bilobado 3 (2cs + 1cp), 3 (2cs + 1 cp)	Bilobado, 3+ 3 cerdas	Bilobado, 12 cr + 11 cep + 5 cp	Bilobado, 3, 3 cs	Bilobado 3 cs + 1cp	Bilobado 5 + 5 cerdas	Bilobado, 3 + 3 cs**	2 cs	Bilobado, 3, 3 cs	Bilobado, 2 + 4 cep**	Bilobado, 3, 3 cs
	Endito coxal	3cp	3 cp	3 cerdas	1 cp + 1 cs	3cp	1 cp	2 cerdas	Bilobado, 1 + 1 cs**	des.	3cp	3 cep**	3cp
	Endopodito	N-seg., 1 + 3cs	N-seg., 3cs	N-seg., 2 cerdas	N-seg., 1 cs + 4 cp	N-seg., 1 + 2cs	N-seg., 1 cs	N-seg., des.	N-seg., des.	N-seg., 1 cs	N-seg., 1 + 3cs	Seg. 3 + 1 cs**	N-seg., 1 + 3cs
1º Maxilipede	Exopodito	4cp	4cp	des.	4 cp + 1 cp + 1 e	4cp	2-seg. 4 cp	4 cp + 3 cerdas	4 cerdas	4 cp	4cp	4 cp	4cp
	Base	4e + 2 cs	5e + 2cs	7 e**	40 cerdas (cp + cs + cep)	4e + 3cs	des.	Bilobado, 2 + 4 cerdas	NA	2 cerdas**	4e + 2cs	4 es + 3 cs**	4e + 2cs
	Coxa	1cs	1cs	NA	ausente	1cs	NA	des.	NA	NA	1cs	des.	1cs
2º Maxilipede	Endopodito	4-seg. 0, 0, 1cse, 5 (4cs + 1cse)	4-seg. 0, 0, 1cse, 5 (4cs + 1cse)	3-seg., 1 cs, 1 cerda	4-seg. 0, 0, 10 cerdas, 18 cp	4-seg. 0, 0, 1 cse, 5 (4cs + 1cse)	1 e, 2 cs	seg. 3 + 4 cerdas	des.	2 seg. 1 cs, 1 e + 3 cs	4-seg. 0, 0, 1cse, 5 (4cs + 1cse)	4-seg. 0, 0, 1 cep, 4(1 cs + 2 cse + 1 e)**	4-seg. 0, 0, 1cse, 5 (4cs + 1cse)
	Exopodito	5cp + 1cs	6cp	5 cp	15-seg. des. proximal, 2 + 4 cp distal	5cp + 1cs	4-seg. 0, 0, 1 cp + 1 cs, 4 cp	2 + 4 cp	6 cerdas	1 + 4 cp	5cp + 1cs	5 cp	5cp + 1cs
	Base	2cs	1cs.	NA	4cs	1cs	NA	des.	NA	NA	1cs	des.	1cs
	Coxa	des.	des.	NA	3cs	des.	NA	des.	NA	NA	des.	des.	des.

Tabela II. Continuação

	Endopodito	5-seg. 0, 0, 0, 2cse, 4cs	5-seg. 0, 0, 0, 2, 4 cs	4-seg., 1 cs, 1 cerda	3-seg. 20 cerdas, 3 cp + 4 cs, 40 cerdas	5-seg. 0, 0, 0, 2, 4cs	1 cs	2-seg. poucas cerdas	des.	3 e + 2 cs	5-seg. 0, 0, 0, 2, 4cs	5-seg. 0, 0, 0, 2 (1cs + 1 cep), 2 cep	5-seg. 0, 0, 0, 2 (1cse + 1 cs), 4cs
3° Maxilipede	Exopodito	6cp	6cp	5 cp	14-seg. 6 cp	6cp	4 seg. 0, 0, 2, 4 cp	2 + 4 cp	6 cerdas	4-seg. 0, 0, 2, 4 cp	6cp	2-seg. 2, 4 cp	6cp
	Base	1cs	1cs.	NA	NA	1cs	NA	des.	NA	NA	des.	des.	1cs
	Coxa	des.	des.	NA	NA	des.	NA	des.	NA	NA	des.	des.	des.
Pereiopodos	N°	3 (1, 2 birremes, 5 unirreme)	5 (1-3 birreme, 4 e 5 Unirreme	4 (1-2 birreme, 3 rudimentar, 5 broto unirreme	5 unirremes, 1 e 2 com quelados	3 (1, 2 birremes, 5 unirreme)	1, 2 birremes	5 (1, 2 quelados, 3-5 birremes com cp)	5 (1-4 birramous, 5 unirramous)	1, 2 birremes	3 (1, 2 birremes, 5 unirreme)	3 (1-2 birramous, 5 bud, 5 unirramous	5 (1-3 birremes, 4 e 5 unirreme
Abdomen	Divisão 6° segmento/Telson	Ausente	Ausente	Presente	Presente	Ausente	Ausente	Presente	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente
	Pleópodos	Ausente	Ausente	Ausente	Presente	Ausentes	Ausente	Presente	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente
Telson	Número de setas	7 – 7 cp, 2 pares exteriores com set apenas internamente	7 – 7 cp, 2 pares exteriores com set apenas internamente	7-7 cp, set entre 2-7	3 (2 e + 1 cp) + 3 (2 e + 1 cp); urópodos presentes; ex. 2 e + 15 cp + 6-8 cs, end. 13 cp	7 – 7 cp, 2 pares exteriores com set apenas internamente	7 – 7 cp, 2 pares exteriores com set apenas internamente.	7-7 cerdas 1 par cs e 6 cp; urópodo presente com cp	7 – 7 cp, 2 pares exteriores com set apenas internamente	7 – 7 cp, 2 pares exteriores com set apenas internamente	7 – 7 cp, 2 pares exteriores com set apenas internamente	7 – 7 cp, 2 pares exteriores com set apenas internamente	7 – 7 cp, 2 pares exteriores com set apenas internamente

c = cerda não diferenciada; cs = cerda simples; cp = cerda plumosa; cse = cerda serrada; cep = cerda esparsamente plumosa; cpd = cerda plumodenticulada; e = espinho; d = denticulos; set = sétulas; cc = cerda cuspidada; est = estete; seg. = segmento; des. = desarmado; NA = não disponível; ** observação da estrutura via ilustração. Semelhanças morfológicas entre as espécies destacadas na tabela em cinza. S-ant = *S. antillensis*; S-api = *S. apioceros*; S-biun = *S. biunguiculatus*; S-bro = *S. brooksi*; S-frit = *S. fritzmulleri*; S-min = *S. minus*; S-nep = *S. neptunus*; S-neom = *S. neomeris*; S-pec = *S. pectiniger*; S-town = *S. cf. townsendi*; S-tum = *S. tumidomanus*; Syn-sp = *Synalpheus* sp.

Similaridade morfológica

A análise de similaridade demonstrou menor distância entre *S. antilliensis* e *S. fritzmuelleri* (DE = 0,00), seguidas de *S. apioceros* e *Synalpheus* sp. (DE = 2,99); *S. neomeris* e *S. tumidomanus* (DE = 7,20); *S. minus* e *S. pectiniger* (DE = 7,54); e *S. brooksi* e *S. neptunus* (DE = 18,36). A menor distância de *S. biunguiculatus* foi com *S. tumidomanus* (DE = 19,52), apesar desta estar mais próxima de *S. neomeris* e apresentar um valor de DE menor com outras oito espécies quando comparada a de *S. biunguiculatus*. O mesmo é observado para *S. cf. townsendi*, com menor distância com *S. antilliensis* e *S. fritzmuelleri* (DE = 3,86), as quais além de serem mais próximas entre si, apresentam uma menor distância com *Synalpheus* sp. (DE = 3,79) anteriormente a *S. cf. townsendi* (Tabela III).

Tabela III. Matriz de distância euclidiana entre a morfologia do primeiro estágio larval das espécies de *Synalpheus*.

	S-ant	S-api	S-biun	S-bro	S-frit	S-min	S-nep	S-neom	S-pec	S-tow	S-tum	Syn-sp
S-ant	0,00											
S-api	5,18	0,00										
S-biun	25,01	23,45	0,00									
S-bro	31,68	29,42	23,22	0,00								
S-frit	0,00	5,18	25,01	31,68	0,00							
S-min	11,00	10,66	20,45	27,33	11,00	0,00						
S-nep	30,41	28,13	22,70	18,36	30,41	26,68	0,00					
S-neom	9,39	8,22	21,22	27,79	9,39	9,36	26,58	0,00				
S-pec	13,85	13,07	19,55	25,76	13,85	7,54	25,21	11,31	0,00			
S-tow	3,86	5,14	23,64	30,01	3,86	10,53	28,74	8,54	12,30	0,00		
S-tum	11,42	10,94	19,52	26,84	11,42	9,98	25,68	7,20	12,21	10,46	0,00	
Syn-sp	3,79	2,99	23,93	30,41	3,79	10,87	29,12	8,86	13,50	4,38	10,87	0,00

S-ant = *S. antilliensis*; S-api = *S. apioceros*; S-biun = *S. biunguiculatus*; S-bro = *S. brooksi*; S-frit = *S. fritzmuelleri*; S-min = *S. minus*; S-nep = *S. neptunus*; S-neom = *S. neomeris*; S-pec = *S. pectiniger*; S-tow = *S. cf. townsendi*; S-tum = *S. tumidomanus*; Syn-sp = *Synalpheus* sp.

De modo geral, dois grupamentos principais são propostos de acordo com a similaridade morfológica (Figura 1). O primeiro contém as espécies *S. brooksi*, *S. neptunus* e *S. biunguiculatus*, sendo que a última é mais distante das outras duas. O segundo grupamento formado pelas outras espécies, demonstra uma maior proximidade entre *S. pectiniger*, *S. minus*, *S. tumidomanus* e *S. neomeris* mais distante das demais,

seguidas de *S. apioceros*, *S. cf. townsendi* e *Synalpheus* sp 1, e por fim, *S. antillensis* juntamente com *S. fritzmuelleri* (Figura 1).

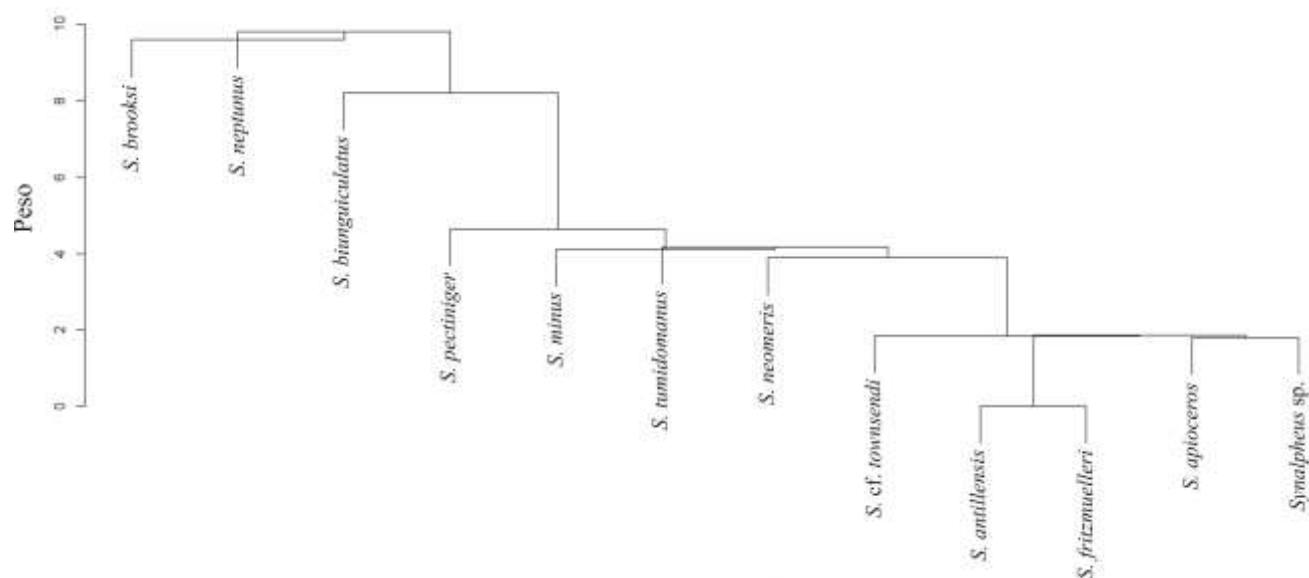


Figura 1. Dendrograma de similaridade morfológica do primeiro estágio larval das espécies de *Synalpheus* com descrição completa da morfologia larval.

Discussão

Dentre as 167 espécies descritas para *Synalpheus* apenas 20 contém informações acerca da sua morfologia larval (Ver tabela I), cerca de 11% do total de espécies, das quais somente 12 (cinco provenientes do presente estudo) possuem descrição de todos os apêndices, mesmo que incompleta. Apenas três características morfológicas são compartilhadas entre as 12 espécies: ausência de espinhos na carapaça; olhos sésseis não pedunculados; e telson com formato arredondado. As maiores variações na morfologia foram observadas para *S. brooksi* e *S. neptunus*, compartilhando exclusivamente entre si: exopodito da maxila (escafognatito) com mais de 20 cerdas plumosas; os dois primeiros pares de pereópodos quelados; 5 pares de pleópodos birremes presentes; e urópodes birremes presentes, portando cerdas plumosas nos dois ramos. Esta variação está

relacionada a uma eclosão larval avançada destas duas espécies, descritas como pós-larvas para ambas (Dobkin 1965; Ghory *et al.* 2011).

A definição de pós-larva para *S. brooksi* e *S. neptunus* é ambígua, bem como para demais espécies de Caridea, uma vez que pode ser utilizada para indicar estágios larvais finais (decapodito), com apêndices torácicos (maxilípedes e pereópodos) ainda contendo exopoditos bem desenvolvidos; ou estágios juvenis iniciais (não larvais) (Felder *et al.* 1985; Anger 2001; Guerao & Cuesta 2014). Apesar de variar no número de estágios (três para *S. neptunus* e um para *S. brooksi*), ambas as espécies apresentam exopoditos bem desenvolvidos em todos os maxilípedes, e somente para *S. neptunus* nos cinco pares de pereópodos (pós-larva I). Deste modo, a pós-larva descrita para *S. brooksi* trata-se de um decapodito, enquanto para *S. neptunus*, pode ser um decapodito, ou uma zoea avançada, visto que a transição zoea-decapodito é gradual e com poucas variações morfológicas, gerando uma subjetividade em definir quando determinada espécie eclode em uma destas fases, critério geralmente definido pelo descritor (Felder *et al.* 1985; Anger 2001; Guerao & Cuesta 2014).

De acordo com os distintos tipos de desenvolvimento larval encontrados em *Synalpheus* (Dobkin 1969; Knowlton 1973) e com as descrições originais de suas larvas (Dobkin 1965; Ghory *et al.* 2011), *S. neptunus* e *S. brooksi* são classificadas com desenvolvimento abreviado e direto, respectivamente. Porém, a ocorrência de desenvolvimento direto em *S. brooksi* pode ser questionável, uma vez que este tipo de desenvolvimento pode ser caracterizado pela total ausência de características morfológicas larvais (diretamente em juvenil) ou com a eclosão de um indivíduo que seja similar ao adulto, retraindo algumas poucas características larvais (decapodito) (Williamson 1982; Magalhães 1988; Rabalais & Gore 1985; Vogt 2013). Ambas as situações são observadas em *Synalpheus*.

Na descrição das larvas de *S. longicarpus* (Brooks & Herrick 1892) também foi considerado desenvolvimento direto, com combinação de características morfológicas que não a incluem dentro da fase de decapodito, como o primeiro par de pereópodos desiguais bem desenvolvidos, típica em adultos do gênero, (Anker *et al.* 2006) e todos os apêndices torácicos com exopoditos rudimentares não natatórios (Guerao & Cuesta 2014). Sugere-se que o desenvolvimento direto para *Synalpheus* esteja relacionado à espécie cuja eclosão segue um padrão similar à *S. longicarpus*, e que para os demais casos, como observado para *S. brooksi*, seja um desenvolvimento abreviado, eclodindo como decapodito, por estes organismos ainda preservarem algumas características morfológicas que podem defini-los como uma larva (Felder *et al.* 1985; Guerao & Cuesta 2014).

Algumas espécies de *Synalpheus* também já foram identificadas por possuírem desenvolvimento direto: *S. chacei* Duffy, 1998, *S. elizabethae* (Ríos & Duffy, 2002), *S. filidigitus* Armstrong, 1949, *S. regalis* Duffy, 1996, *S. paraneptunus* Coutière, 1909 e *S. rathbunae*, entretanto, não foram descritos detalhes da morfologia dos apêndices dos indivíduos recém eclodidos dos ovos, apenas são relatadas como “larvas bentônicas rastejantes”, correlacionadas com estilo de vida eussocial encontrado no gênero (Duffy *et al.* 2002; Duffy & Macdonald 2009 Brooks *et al.* 2017; Chak *et al.* 2017; Mazzei & Rubenstein 2021). Para assegurar as definições propostas entre desenvolvimento direto, ou abreviado em decapoditos, novas descrições detalhadas e completas necessitam ser feitas, a fim de observar se existe um padrão entre estes estágios pós-embrionários.

Para as demais espécies avaliadas no presente estudo, verificou-se que apresentam uma morfologia caracterizada por diferentes estágios iniciais de zoea (Guerao & Cuesta 2014), compartilhando entre si o flagelo interno da antênula rudimentar em forma de uma cerda plumosa; pleópodos ausentes; telson com 7+7 cerdas plumosas; e urópodes

ausentes. Dentre estas, *S. biunguiculatus* apresenta algumas características que a distingue das demais: 2 estetos no exopodito da antênula; pedúnculo antenular com cerdas ao longo dos segmentos; o exopodito da antena com 21 cerdas; o escafognatito da maxila com quatro cerdas plumosas terminais; exopodito do primeiro maxilípede desarmado; exopodito do terceiro maxilípede com 5 cerdas plumosas terminais; e sexto somito abdominal diferenciado do telson.

Foi descrito para *S. biunguiculatus* que sua primeira zoea ocorre ainda dentro do ovo (Al-Kholy & Mahmoud 1967), o que pode explicar essas variações em sua morfologia. Uma hipótese relacionada à ausência do primeiro estágio em *S. biunguiculatus* pode estar ligada possivelmente sua primeira larva não ter sido coletada após a eclosão. Isto também foi sugerido para a descrição de *S. triunguiculatus* (Gurney 1938), considerando o curto período (aproximadamente 2 horas) no qual zoeas I de *Synalpheus* mudam para o próximo estágio (Weise 1975; presente estudo). Entretanto, no caso de *S. biunguiculatus* as diferenças encontradas no número de cerdas da antena, no exopodito da antênula e nos olhos, em relação a demais zoeas II descritas para o gênero (Weise 1975; Yang 2009), pode contrapor o argumento de que a zoea I não tenha sido amostrada.

Uma segunda hipótese pode ser levantada, correlacionando a perda de estágios larvais iniciais para *S. biunguiculatus*. A supressão de estágios larvais é uma característica evolutivamente recente em *Synalpheus* e está associada inicialmente à diferentes pressões ecológicas que estão ligadas ao seu estilo de vida simbiote (facultativo ou obrigatório), à dispersão, e à disponibilidade e escolha de hospedeiros (Chak & Rubenstein 2019; Hultgren *et al.* 2021). Essa supressão é majoritariamente observada em espécies que apresentam eussocialidade (Duffy & Macdonald 2009), porém é possível que para *S. biunguiculatus* ela esteja relacionada com o início de um processo evolutivo que envolve

a perda de estágios larvais e uma transição para o estilo de vida eussocial. Possivelmente isto ocorre devido parte da história de vida de *Synalpheus* indicar que, evolutivamente, apresenta origem independente da eussocialidade, a partir de espécies que inicialmente eram monogâmicas e com estágios larvais planctônicos (Duffy *et al.* 2000; Chak *et al.* 2017; Chak & Rubenstein 2019; Hultgren *et al.* 2021).

Considerando essa possível abreviação, a larva de *S. biunguiculatus* difere morfológicamente das demais espécies de *Synalpheus* que possuem desenvolvimento abreviado (Brooks & Herrick *et al.* 1892; Knowlton 1973; Ghory *et al.* 2011). Esta distinção dentro do mesmo tipo de desenvolvimento já foi observada em larvas de *Macrobrachium* Spence Bate, 1868 (Jalihal *et al.* 1993), no qual foram definidos subgrupos dentro de um mesmo desenvolvimento, sendo: para estendido, grupo I-A com mais de 10 estágios de zoea e grupo I-B de 8 a 9 estágios de zoea; e para abreviado, grupo II-A com 3 estágios de zoea e grupo II-B com 2 estágios. Desse modo, em *Synalpheus* possivelmente pode ocorrer algo similar, e sugerimos que haja presença de subgrupos em espécies que possuam desenvolvimento abreviado: I – espécies com uma estimativa de mais de 4 estágios de zoea (*S. biunguiculatus*); II – com 3 a 4 estágios de zoea (*S. neptunus*, *S. brevicarpus*, *S. goodei*; *S. gambarelloides*) (Brooks & Herrick 1892; Gurney 1949; Bourdillon-Casanova 1960; Ghory *et al.* 2011), e III – eclosão em decapodito, de acordo com o proposto no presente estudo (*S. brooksi*).

De acordo com o observado na morfologia das demais espécies, o desenvolvimento foi considerado estendido para *S. antillensis*, *S. apioceros*, *S. fritzmuelleri*, *S. minus*, *S. neomeris*, *S. pectiniger*, *S. cf. townsendi*, *S. tumidomanus* e *Synalpheus* sp. (Gurney 1927; Dobkin 1969; Knowlton 1973; Weise 1975; Yang 2009). Estima-se que essas espécies possam atingir até 9 estágios de zoea, padrão sugerido para desenvolvimento estendido em Alpheidae (Lebour 1932). Porém, para as espécies aqui

avaliadas, o número de estágios obtidos durante a criação em laboratório não foi superior a zoea V, com as larvas morrendo antes da próxima muda, impossibilitando a definição do número total de zoeas para o desenvolvimento estendido completo dentro do gênero (Gurney 1927; Dobkin 1969; Weise 1975; presente estudo).

A partir dos resultados da análise de similaridade morfológica observou-se que a distância encontrada entre as espécies corrobora com o discutido acerca do tipo de desenvolvimento. Isto é verificado a partir da similaridade entre *S. brooksi* e *S. neptunus*, seguidas de *S. biunguiculatus* e no grupamento formado pelas demais espécies. As espécies que possuem desenvolvimento estendido, apesar de próximas entre si demonstram uma variação na distância morfológica observada entre as mesmas. Para *S. neomeris* e *S. tumidomanus*, a distância encontrada ocorre devido à ausência do rostro nestas duas espécies. Em *Synalpheus*, a presença do rostro aparenta ser uma característica que se mantém nas larvais iniciais (Tabela II). Entretanto, rostro ausente não é atípico dentro de Alpheidae, como visto para algumas espécies de *Alpheus* e *Athanas* (Yang 2003; Yang & Kim 2003; Pantaleão *et al.* 2020), logo, esta característica pode servir como caráter diagnóstico quando comparadas com congêneres.

Para *S. minus* e *S. pectiniger* a baixa distância encontrada ocorre principalmente por serem as únicas espécies a não apresentar segmentos no pedúnculo da antênula, o espinho curto distal no pedúnculo da antena e o 5º par de pereópodos unirreme. A ausência destas características morfológicas também foi observada na primeira descrição de *S. fritzmuelleri* (Weise 1975), que ao ser redescrita no presente estudo (Capítulo I) demonstra um padrão morfológico que se assemelha as demais espécies de *Synalpheus* com desenvolvimento estendido (Gurney 1927; Yang 2009; Guerao & Cuesta 2014; presente estudo). Deste modo, recomenda-se uma revisão e possivelmente uma redescrição para *S. minus* e *S. pectiniger* a fim de avaliar se haverá alguma diferença na

morfologia da primeira larva destas espécies. Espera-se que para *S. minus* ocorra uma maior similaridade com *S. antillensis*, por fazerem parte do mesmo complexo de espécies (Hultgren *et al.* 2014; Anker *et al.* 2017). Para *S. pectiniger*, é possível que os detalhes de sua morfologia larval possam apresentar alguma singularidade relacionada à esta ser a única espécie descrita, com desenvolvimento estendido, a qual pertencente ao grupo dos gambarelloides, além de também apresentar uma organização social comunal e uma relação espécie-específica com seu hospedeiro, a esponja *Spheciospongia vesparium* (Lamarck, 1815) (Duffy 2003; Ríos & Duffy 2007).

As demais espécies são as que demonstram uma maior similaridade morfológica entre si. A maior distância observada entre as cinco espécies foi observada em *S. cf. townsendi*, principalmente por ser a única dentre estas a apresentar apenas 1 cerda no endopodito da maxílula. De maneira similar, *S. apioceros* e *Synalpheus* sp., se distanciaram por apresentarem 5 pares de pereópodos e, além disso, por *S. apioceros* conter 6 cerdas plumosas no exopodito do segundo maxilípede. As características morfológicas distintivas na separação destas três espécies, juntamente com a presença de segmentos no pedúnculo da antênula, encontrado na maioria das zoeas I de *Synalpheus*, são comumente encontradas em zoeas mais avançadas (Gurney 1927; Yang 2009; Guerao & Cuesta 2014; Pantaleão *et al.* 2020; presente estudo). Isto sugere que o possível processo de supressão de estágios larvais iniciais advindo da história de vida deste gênero (Chak *et al.* 2017; Chak & Rubenstein 2019; Hultgren *et al.* 2021) também ocorra nestas espécies, porém, em um processo mais recente do que o observado para *S. biunguiculatus*.

Para as espécies *S. fritzmulleri* e *S. antillensis*, todas as estruturas utilizadas para matriz de distância foram compartilhadas, demonstrando total similaridade. As diferenças entre estas duas espécies são observadas em características não utilizadas na matriz, o que poderia deixar a distância entre elas mais robusta, porém, não foram inclusas por

apresentarem uma alta variabilidade morfológica entre as 12 espécies revisadas no presente estudo, ou por não haver essas informações disponíveis para que fosse possível realizar uma comparação com as demais espécies. Foram observadas variações principalmente no número de cerdas do endito basal e endito coxal da maxílula; no endopodito, endito coxal e endito basal da maxila; na base do primeiro maxilípede; e no endopodito do segundo e do terceiro maxilípedes. Essas oscilações dentro de um mesmo artigo podem ocorrer por possíveis imprecisões durante o processo de descrição (Yang & Kim 2002; Pescinelli *et al.* 2017; Pasinatto *et al.* 2020; Pantaleão *et al.* 2020). Além disso, para algumas espécies existe uma escassez de detalhes referente ao tipo de cerdas presentes na descrição e nas ilustrações. Isto é encontrado para maioria dos apêndices de *S. neomeris*, bem como para alguns de *S. biunguiculatus*, *S. minus*, *S. neptunus*, *S. pectiniger* e *S. tumidomanis* (Gurney 1927; Al-Kholy & Mahmoud 1967; Weise 1975; Yang 2009).

A ausência de informações nos apêndices descritos na literatura pode gerar dificuldades em relação as possíveis semelhanças e diferenças entre características morfológicas das espécies (Vela & González-Gordillo 2016). Isto pode ser exemplificado em *S. tumidomanus* (Yang 2009), no qual o endopodito da maxila é descrito como bilobado portando 3+2 cerdas, sem designar os seus tipos. Deste modo, *S. tumidomanus* pode assemelhar a *S. antillensis* (caso apresente 3 (2 simples+1 plumosa) + 2 (1 simples+1 plumosa)) ou a *S. apioceros*, *S. fritzmuelleri*, *S. cf. townsendi* e *Synalpheus* sp. (se apresentar 3 (2 simples+1 plumosa)+2 cerdas simples).

Apesar da variabilidade morfológica e de algumas incongruências encontradas dentro das descrições larvais de *Synalpheus*, foi possível identificar alguns padrões que podem auxiliar na identificação das larvas deste gênero. A forma arredondada do telson em *Synalpheus* foi considerada como característica morfológica útil para separação de

suas larvas, dentre os demais gêneros de Alpheidae, visto que foi observado um telson triangular para espécies de *Alpheus*, *Athanas*, *Automate*, *Betaeus* e *Vexillipar* (Bhuti *et al.* 1977; Albornoz & Whertmann 1997; Saito *et al.* 1998; Yang & Kim 1999, 2002; Thatje & Bacardit 2001; Bartilotti *et al.* 2005; Pantaleão *et al.* 2020). Para o gênero *Racilius*, a forma do telson também foi descrita como arredondada, porém o padrão de cerdas demonstrado para única espécie descrita do gênero, *R. compressus*, com 7+7 cerdas plumosas, com apenas último par apresentando sétulas apenas na face interna (Bruce, 1984), difere do encontrado para *Synalpheus*. Além disso, *R. compressus* apresenta desenvolvimento abreviado, com apêndices abdominais presentes, semelhante ao encontrado para *S. neptunus* e *S. brooksi*, e se diferencia destas espécies por não apresentar urópodos diferenciados do telson.

A partir dos resultados apresentados no presente estudo, fica evidente a escassez no número de descrições larvais para *Synalpheus*, além do mais, o fato de diversos trabalhos que relatam a morfologia larval deste gênero serem muito antigos, e não detalhar diversas características morfológicas tanto em sua descrição, quanto em suas ilustrações. Desta forma, reforça-se a necessidade de uma revisão na morfologia larval das espécies que já foram descritas, bem como da demanda de novas descrições, complementando informações necessárias para estabelecer uma relação sólida de sua morfologia larval. Apesar disto, os padrões morfológicos encontrados, juntamente com a relação da variedade nos tipos de desenvolvimento larval observados para *Synalpheus*, junto com os seus subgrupos propostos no presente estudo, demonstram que averiguar características detalhadas da morfologia dos apêndices das larvas podem auxiliar na compreensão de algumas relações entre os distintos tipos de desenvolvimento (estendido, abreviado e direto) com as organizações sociais encontradas no gênero (eussociais, comunais e monogâmicas).

Referências

- Albornoz, L. & Wehrtmann, I.S. (1997). Descripción y clave de los primeiros estadios larvales de camarones carideos (Decapoda: Hippolytidae, Alpheidae, Rhynchocinetidae) de aguas costeras de Chile. *Investigaciones Marinas*, 25, 121–133.
- Al Kholy, A.A. & Mahmoud, M.F. (1967). Some larval stages of *Sergestes* sp. and *Synalpheus biunguiculatus* (Stimpson). *Publications of the Marine Biological Station*, 14, 168–175.
- Anger, K. (2001). *The Biology of Crustacean Larvae*. Lisse, A. A. Balkema Publishes, 405pp.
- Anker, A., Hultgren, K.M. & De Grave, S. (2017). *Synalpheus pinkfloydi* sp. nov., a new pistol shrimp from the tropical eastern Pacific (Decapoda: Alpheidae). *Zootaxa*, 4254 (1), 111–119.
- Anker, A., Ahyong, S.T., Noël, P.Y. & Palmer, A.R. (2006). Morphological phylogeny of alpheid shrimps: Parallel predation and the origin of a key morphological innovation, the snapping claw. *Evolution*, 60 (12), 2507–2528.
- Anker, A., Pachelle, P., De Grave, S. & 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.
- Bartilotti, C., Calado, R. & Santos, A. (2005). Correct diagnosis of early zoeal stages of *Athanas nitescens* (Leach, 1814) (Decapoda, Caridea, Alpheidae) using laboratory-raised larvae. *Journal of Plankton Research*, 27 (11), 1189–1194.
- Bhuti, G.S., Shenoy, S. & Sankolli, K.N., (1977). Laboratory reared alpheid larvae of the genera *Automate*, *Athanas* and *Synalpheus* (Crustacea, Decapoda, Alpheidae).

Proceedings of the symposium on Warm Water Zooplankton, Special Publication of National Institute of Oceanography, Goa, 588–600.

Bourdillon-Casanova, L. (1960). Le méroplancton du Golfe de Marseille: les larves de Crustacés Décapodes. *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume*, 30, 1–286.

Brooks, W.K., & Herrick, F.H. (1892). The embryology and metamorphosis of the Macroura. *National Academy of Sciences*, 5, 319–380.

Brooks, K.C., Maia, R., Duffy, J.E., Hultgren, K.M. & Rubenstein, D.R. (2017). Ecological generalism facilitates the evolution of sociality in snapping shrimps. *Ecology Letters*, 20, 1516–1525.

Bruce, A.J. (1974). Abbreviated larval development in the Alpheid shrimp *Racilus compressus* Paulson. *Journal of the East Africa Natural History Society and National Museum*, 147, 1–8.

Chak, S.T.C., Duffy, J.E., Hultgren, K.M. & Rubenstein, D.R. (2017). Evolutionary transitions towards eusociality in snapping shrimps. *Nature Ecology & Evolution*, 1, 1–7.

Chak, S.T. & Rubenstein. (2019). Social transitions in sponge-dwelling snapping shrimp. *Current opinion in insect science*, 34, 33–39.

Coutière, H. 1898. Note sur le développement de *Synalpheus laevimanus* Heller [Crust.]. In: *Bulletin de la Société entomologique de France*, 3(10), 220–222.

Coutière, H. (1899). Les “Alpheidae” morphologie externe et interne, formes larvaires, binomie. *Annales des Sciences Naturalles. Zoologie et Paléontologie*, 9 (8), 1–599.

- 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.
- Dobkin, S. (1965). The first post-embryonic stage of *Synalpheus brooksi* Coutière. *Bulletin of Marine Science*, 15, 450–462.
- Dobkin, S. (1969). Abbreviated larval development in caridean shrimps and its significance in the artificial culture of these animals. *FAO Fisheries Reports*, 57, 935–946.
- Duffy, J.E. (2003). The ecology and evolution of eusociality in sponge-dwelling shrimp. In: Kikuchi, T (Ed). *Genes, behavior, and evolution in social insects*, University of Hokkaido press, Sapporo, Japan, pp. 1–38.
- Duffy, J.E. & Macdonald, K.S. (2009). Kin structure, ecology and the evolution of social organization in shrimp: a comparative analysis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277, 575–584.
- Duffy, J.E., Morrison, C. & Rios, R. (2000). Multiple origins of eusociality among sponge dwelling shrimps (*Synalpheus*). *Evolution*, 54, 503–516.
- Duffy, J.E., Morrison, C.L. & Macdonald, K.S. (2002). Colony defense and behavior differential in the eusocial shrimp *Synalpheus regalis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 51 (5), 488–495.
- Felder, D.L., Martin, J.W. & Goy, J.W. (1985). Patterns in early postlarval development of decapods. In: Wenner, A. (Ed) *Crustacean Issues 2: larval growth*. CRC Press, pp. 163–225.

Ghory, F.S., & F.A. Siddiqui. (2001). Advance developmental stages of *Synalpheus tumidomanus* (Paulson, 1875) (Crustacea, Decapoda, Alpheidae) reared under laboratory conditions. *Pakistan Journal of Marine Science*, 10 (2), 113–127.

Ghory, F.S., Kazmi, Q.B., & Siddiqui, F.A. (2011). Advanced developmental stages of *Synalpheus neptunus* (Crustacea, Decapoda, Alpheidae) reared under laboratory conditions. *FUUAST Journal of Biology*, 1, 33–39.

González-Gordillo, J.I. & Rodríguez, A. (2000). Larval development of *Philocheras fascitus* (Risso, 1816) (Decapoda, Caridea) reared in the laboratory, comparison with plankton larvae and occurrence of accelerate development. *Journal of Plankton Research*, 22 (10), 1909–1923.

González-Gordillo, J.I., Santos, A. & Rodríguez, A. (2001). Checklist and annotated bibliography of decapod crustaceans larvae from the Southwestern European coast (Gibraltar Strait area). *Scientia Marina* 65, 275–305.

Guerao, G. & Cuesta, J.A. (2014). Caridea. In: Martin, J.W., Olesen, J. & Hoeg, J.T. (Eds). *Atlas of Crustacea Larvae*. MD: Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. 250–255.

Gurney, R. (1927). Report on the larvae of the Crustacea Decapoda. *The Transactions of the Zoological Society of London*, 22, 231–286.

Gurney, R. (1938). The larvae of Decapod Crustacea. Palaemonidae and Alpheidae. *Great barrier reef expedition*, 6, 1–60.

Gurney, R. (1949). The larval stages of the snapping-shrimps, *Synalpheus goodei* Coutière. *The Transactions of the Zoological Society of London* 119, 293–295.

Herrick, F.H. (1891). *Alpheus*: a study in the development of Crustacea. In: Brooks, W.K. & Herrick, F.H. *The embryology and metamorphosis of macrura. Memoirs of the National Academy of Sciences, Washington*, 5, pp. 370–463.

Hultgren, K.M., Hurt, C. & Anker, A. (2014). Phylogenetic relationships within the snapping shrimp genus *Synalpheus* (Decapoda: Alpheidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 77, 116-125.

Hultgren, K.M., Chak, S.T., Bjelajac, J. & Macdonald, K.S. (2021). Correlated evolution of larval development, egg size and genome size across two genera of snapping shrimp. *Journal of Evolutionary Biology*, 34 (11), 1827–1839.

Jahilal, K., Sankoli, K.N. & Shenoy, S. (1993). Evolution of Larval Development Patterns and the Process of Freshwaterization in the Prawn Genus *Macrobrachium* Bate, 1868 (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana*, 65 (3), 365–376.

Lebour M. (1932). The larval stages of the Plymouth Caridea – IV The Alpheidae. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 102 (2), 463-469.

Knowlton, R.E. (1973). Larval development of the snapping shrimp *Alpheus heterochaelis* Say, reared in the laboratory. *Journal of Natural History*, 7, 273–306.

Magalhães, C. (1988). The larval development of Palaemonid Shrimps from the Amazon Region Reared in the Laboratory. II. Extremely Abbreviated Larval Development in *Euryrhynchus* Miers, 1877 (Decapoda, Euryrhynchinae). *Crustaceana*, 55 (1), 39–52.

Mazzei, R. & Rubenstein, D.R. (2021). Larval ecology, dispersal, and the evolution of sociality in the sea. *Ethology*, 127 (10), 808-820.

Meachler, M., Rousseeuw, P., Sturyf, A., Hubert, M. & Hornik, K. (2022). *Cluster: Cluster Analysis Basics and Extensions*. R package version 2.1.3.

- Pantaleão, J.A.F., Pescinelli, R.A., Costa, R.C., Cuesta, J.S. & Mantelatto, F.L. (2020). First zoeal stage morphology of *Alpheus carlae* and *A. intrinsecus* (Decapoda, Caridea, Alpheidae) obtained in the laboratory. *Journal of The Marine Biological Association of the United Kingdom*, 100 (6), 949-961.
- Pasinatto, K., Mantelatto, F.L. & Terossi, M. (2020). First zoeal stage of the snapping shrimps *Alpheus formosus* Gibbes, 1850 and *Alpheus malleator* Dana, 1852 (Caridea: Alpheidae), with new characters to the genus. *Zootaxa*, 4820 (3), 540-550.
- Pescinelli, R.A., Pantaleão, J.A.F., Mantelatto, F.L. & Costa, R.C. (2017). Morphological description of early zoeal stages of *Alpheus brasileiro* Anker, 2012 reared in the laboratory, including a revision of the larval morphology of the first zoeal stage of the genus *Alpheus* Fabricius, 1798 (Caridea: Alpheidae). *Zootaxa*, 4269, 265–276.
- R Core Team. (2022). R: A language and environment for statistical computing. R. Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>
- Rabalais, N.N. & Gore, R.H. (1985). Abbreviated development in decapods. In: Wenner, A. (Ed) *Larval growth*. Balkema, Rotterdam, pp. 67–126.
- Rathbun, M.J. (1901). *The Brachyura and Macrura of Porto Rico*. US Government Printing Office.
- Ríos, R. & Duffy, E. (1999). Description of *Synalpheus williamsi*, a new species of sponge-dwelling shrimp (Crustacea: Decapoda: Alpheidae), with remarks on its first larval stage. *Proceedings-Biological Society of Washington*, 112, 541–552.
- Ríos, R. & Duffy, J.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. *Zootaxa*, 1602, 1–89.

Saito, T., Nakajima, K. & Konishi, K. (1998). First zoea of a rare deep-sea shrimp *Vexillpar repandum* Chace, 1988 (Crustacea, Decapoda, Caridea, Alpheidae), with special reference to larval characters of the family. *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory*, 38, 147–153.

Santos, R.C., Pescinelli, R.A. & Costa, R.C. (2020). Description of the first zoeal stage of *Synalpheus apioceros* Coutière, 1909 (Caridea: Alpheidae), including a comparative analysis with larval morphology from the genus *Synalpheus* Spence Bate, 1888. *Zootaxa*, 4838 (1), 071–082

Thatje, S. & Bacardit, R. (2001). Two zoeal stages of *Betaeus truncatus* (Dana, 1852) (Decapoda: Caridea: Alpheidae) from Argentine Coastal Waters. *Anales del Instituto de la Patagonia, Series Natural Sciences*, 29, 95-104.

Vela, M.J. & González-Gordillo, J.I. (2016). Larval descriptions of the family Porcellanidae: A worldwide annotated compilation of the literature (Crustacea, Decapoda). *ZooKeys*, 564, 47–70.

Vogt, G. (2013). Abbreviation of larval development and extension of brood care as key features of the evolution of freshwater Decapoda. *Biological Reviews* 88, 81–116.

Weise, J.G. (1975). A Contribution to the Knowledge of the Larval Development of *Synalpheus pectiniger*, *S. Minus*, and *S. Fritzmuelleri* (Decapoda, Alpheidae). Florida Atlantic University, Boca Raton, 85 pp.

Williamson, D.I. (1982). The larval characters of *Dorhynchus thomsoni* Thomson (Crustacea, Brachyura, Majoidea) and their evolution. *Journal of Natural History*, 16 (5), 727–744.

Yang, H.J. (2003). Early zoeas of *Athanas japonicus* Kubo, 1936 (Decapoda, Caridea, Alpheidae) reared in the laboratory. *Crustaceana*, 76 (4), 443–452.

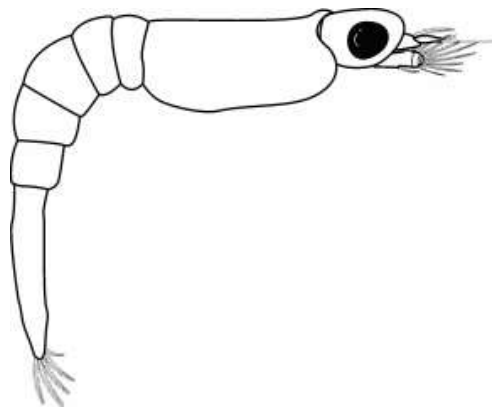
Yang, H.J. (2009). Zoeal Stages of Fat-Handed Snapping Shrimp *Synalpheus tumidomanus* (Decapoda: Caridea: Alpheidae) Reared in the laboratory. *Korean Journal of Biological Sciences*, 25 (3), 275–81.

Yang, H.J. & Kim, C.H. (1999). The early zoeal stages of *Alpheus heeia* Banner & Banner, 1975 reared in the laboratory (Decapoda, Caridea, Alpheidae). *Crustaceana*, 72 (1), 25–36.

Yang, H.J. & Kim, C.H. (2002). Early zoeas of two snapping shrimps *Alpheus digitalis* de Haan, 1850 and *Alpheus japonicus* Miers, 1879 (Decapoda, Caridea, Alpheidae) with notes on the larval character of the Alpheidae. *Korean Journal of Biological Sciences*, 6, 95–105.

Yang, H.J. & Kim, C.H.K. (2003). Early zoeas of *Athanas parvus* De Man, 1910 (Decapoda: Caridea: Alpheidae) reared in the laboratory. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 116 (3): 710–718.

CONSIDERAÇÕES FINAIS



Considerações finais

O presente estudo amplia as informações sobre a morfologia larval de *Synalpheus*, trazendo descrições adicionais após um hiato de mais de 10 anos depois da publicação do último estudo sobre o tema. Por meio dos resultados encontrados foi possível diferenciar as espécies capturadas no litoral do estado de São Paulo utilizando a morfologia externa do primeiro estágio larval. Além disso, a revisão da morfologia das larvas do gênero, incluindo aquelas disponíveis na literatura, demonstra que há características morfológicas compartilhadas entre as espécies de *Synalpheus* que podem servir como caracteres distintivos para sua identificação no meroplâncton no litoral brasileiro, bem como para o estado de São Paulo, por meio da chave de identificação elaborada, o que reforça a importância de utilizar dessas características morfológicas para aprimorar os estudos referentes à morfologia larval.

É evidente a necessidade de novas descrições larvais para espécies de *Synalpheus*, bem como de revisões e redescrições de algumas já descritas. Apesar disto, os resultados aqui apresentados demonstram alguns padrões, como por exemplo de abreviação de estágios larvais, que podem auxiliar na compreensão das relações filogenéticas complexas presentes neste grupo, juntamente com demais aspectos morfológicos de adultos, de desenvolvimento, moleculares e ecológicos. Além disto, é possível acessar informações contribuam para a compreensão de processos de especiação que vem ocorrendo em complexos de espécies do *Synalpheus*, e no entendimento de como a morfologia e o desenvolvimento larval podem contribuir no esclarecimento das distintas relações sociais encontradas no gênero, incluindo os possíveis processos recentes de transições para eussocialidade.

Apêndice I.

Tabela A-I. Lista dos espécimes de *Synalpheus* spp. usados para comparação da sequência do gene COI com respectivos números de acesso do GenBank.

Espécies	Número do Catálogo	Localidade da amostra	Números de acesso do GenBank
<i>S. antillensis</i>	SYN_523	Trinidade e Tobago	KJ595033.1
	SYN_524	Panamá	KJ595034.1
<i>S. apioceros</i>	CCDB 3422	São Paulo, Brasil	KU313013.1
<i>S. fritzmuelleri</i>	BOC-172b	Panamá	MN183951.1
	CCDB 3416	São Paulo, Brasil	KU313015.1
<i>S. townsendi</i>	480_towns	Belize	KJ595159.1
	CCDB 5630	São Paulo, Brasil	KU313018.1

Tabela A-II. Lista dos espécimes de Alpheidae utilizados para comparação do grupo externo com os grupos de *Synalpheus*, com respectivos números de acesso do GenBank.

Espécie	Número do Catálogo	Localidade da amostra	Números do Genbank
<i>Alpheus formosus</i> Gibbes, 1850	D_1298_form	Panamá	MZ229855
<i>Alpheus thomasi</i> Hendrix & Gore, 1973	CCDB 2799	São Paulo, Brasil	KU313008
<i>Athanas nitescens</i> Leach, 1814	SFCM7-002	Portugal	HM422229
<i>Automate dolichognatha</i> de Man, 1888	BOC-043	Panamá	MN184105
<i>Salmones carvachoi</i> Anker, 2007	CCDB 4834	São Paulo, Brasil	KU313014

Apêndice II.

Tabela B-I. Matriz de dados das características morfológicas do primeiro estágio larval de *Synalpheus*

Espécie	Número do atributo morfológico																	
	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	13	14	15	16	17	18
<i>S. antillensis</i>	1	2	1	2	1	0	0	1	1	3	1	1	1	1	0	0	0	0
<i>S. apioceros</i>	1	2	1	2	1	0	0	1	1	3	1	2	1	3	0	0	0	0
<i>S. biunguiculatus</i>	1	2	1	0	0	3	0	1	1	3	0	0	0	2	1	0	0	0
<i>S. brooksi</i>	1	3	2	3	0	1	2	0	2	2	2	2	1	3	1	1	1	1
<i>S. fritzmuelleri</i>	1	2	1	2	1	0	0	1	1	3	1	1	1	1	0	0	0	0
<i>S. minus</i>	1	0	1	2	0	0	0	2	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>S. neomeris</i>	1	3	0	3	2	2	1	0	2	2	2	2	1	3	1	1	1	1
<i>S. pectiniger</i>	0	2	1	1	1	0	0	1	1	2	1	2	1	1	0	0	0	0
<i>S. neptunus</i>	1	0	1	2	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>S. townsendi</i>	1	2	1	2	1	0	0	0	1	3	1	1	1	1	0	0	0	0
<i>S. tumidomanus</i>	0	1	1	1	1	0	0	1	2	3	1	0	1	1	0	0	0	0
<i>Synalpheus</i> sp. 1	1	2	1	2	1	0	0	1	1	3	1	1	1	3	0	0	0	0

1. Rostro: ausente (0), presente (1).
2. Pedúnculo da antênula: não segmentado, desarmado (0), 2 segmentos, desarmado (1), 3 segmentos, desarmado (2), 3 segmentos, com cerdas no pedúnculo (3).
3. Endopodito da antênula: desarmado (0), rudimentar com 1 cerda plumosa (1), diferenciado armado com diversas cerdas (2).
4. Exopodito da antênula: 2 estetos + 1 cerda plumosa (0), 3 estetos + 1 cerda plumosa (1), 4 estetos + 1 cerda plumosa (2), 3 estetos + diversas cerdas simples (3).
5. Pedúnculo da antena: não segmentado, desarmado (0), não segmentado, com 1 espinho (1), segmentado, desarmado (2).
6. Exopodito da antena: padrão de 12 cerdas (0), 8 cerdas (1), 16 cerdas (2), 21 cerdas (3)
7. Endopodito da antena: não segmentado com 2 cerdas (0), segmentado, desarmado (1), segmentado com 11-12 cerdas (2).
8. Endopodito da maxílula: 1 cerda (0); 2 cerdas (1); 3 cerdas (2).
9. Lobo distal do endito basal da maxila: 2 cerdas (0); 3 cerdas (1); mais de 3 cerdas (2);
10. Endito coxal da maxila: desarmado (0), 1 cerda (1), 2 cerdas (2), 3 cerdas (3).
11. Exopodito do primeiro maxilípede: desarmado (0), 4 cerdas plumosas (1), 4 cerdas plumosas + cerdas simples (2).
12. Exopodito do segundo maxilípede: 5 cerdas plumosas (0), 5 cerdas plumosas + 1 cerda simples curta (1), 6 cerdas plumosas (2).
13. Exopodito do terceiro maxilípede: 5 cerdas (0), 6 cerdas (1).
14. Número de pereópodos: 2 pares (0), 3 pares (1), 4 pares (2), 5 pares (3).
15. Divisão do 6º somito abdominal/Telson: ausente (0), presente (1).
16. Pleópodos: ausente (0), presente (1).
17. Urópodos: ausente (0), presente (1).
18. Telson: padrão 7+7 cerdas plumosas (0), fora do padrão 7+7 cerdas plumosas.