

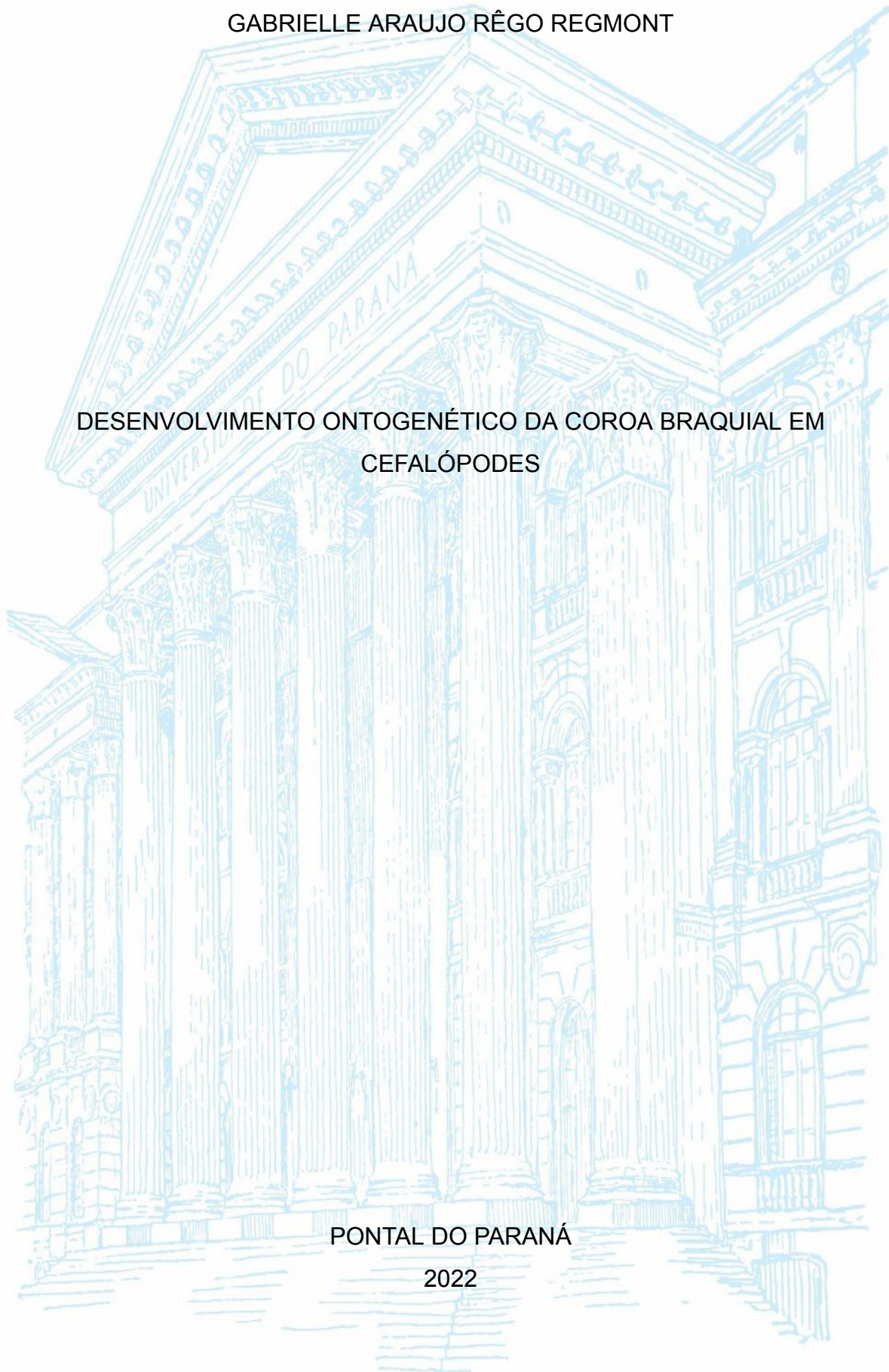
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

GABRIELLE ARAUJO RÊGO REGMONT

DESENVOLVIMENTO ONTOGENÉTICO DA COROA BRAQUIAL EM
CEFALÓPODES

PONTAL DO PARANÁ

2022



GABRIELLE ARAUJO RÊGO REGMONT

DESENVOLVIMENTO ONTOGENÉTICO DA COROA BRAQUIAL EM
CEFALÓPODES

Monografia apresentada como requisito parcial
à obtenção do título de Bacharel em
Oceanografia, no Centro de Estudos do Mar
da Universidade Federal do Paraná.

Orientadora: Prof^a. Dra. Érica Alves González
Vidal.

PONTAL DO PARANÁ

2022



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
COORDENAÇÃO DO CURSO DE OCEANOGRAFIA
Avenida Deputado Aníbal Khury, 2033, - Bairro Balneário Pontal do Sul, Pontal do
Paraná/PR, CEP 83255-976
Telefone: (41) 3511-8626 - <http://www.ufpr.br/>

ATA DE REUNIÃO

TERMO DE APROVAÇÃO

Gabrielle Araujo Rêgo Regmont

“DESENVOLVIMENTO ONTOGENÉTICO DA COROA BRAQUIAL EM CEFALÓPODES”

Monografia aprovada como requisito parcial para a obtenção do grau de Bacharela em Oceanografia, da Universidade Federal do Paraná, pela Comissão formada pelos membros:

Profa. Dra. Érica Alves Gonzalez Vidal

Profa. Orientadora - Centro de Estudos do Mar (CPP-CEM) - UFPR

Prof. Dr. Maikon Di Domenico

Centro de Estudos do Mar (CPP-CEM) - UFPR

Dra. Simone Sühnel

Pesquisadora em Malacocultura

Pontal do Paraná, 13 de setembro de 2022

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente aos meus pais, Flávia e Carlos, por simplesmente tudo. Sem vocês nada disso seria possível. Obrigada por serem minha maior base, por sempre impulsionar meus sonhos e acreditarem em mim. Amo vocês!

Agradeço também ao meu avô, Nilson, por todo apoio e carinho ao longo dessa caminhada. Obrigada por ser minha base e por estar sempre comigo.

Agradeço à minha orientadora, Prof^ª Dra. Erica Vidal, por todos esses anos de companheirismo, ensinamentos, paciência e risadas. Principalmente pela sabedoria infinita dos oceanos dos cefalópodes e em despertar minha paixão pelo mundo dos desenhos.

Ao pessoal do LACCEF-UFPR por todos os anos de amizade, aprendizado, experiências incríveis e risadas. Obrigada principalmente à Marcela por ter entrado no mundo dos polvos comigo.

Agradeço profundamente a todas as amigas que foram fundamentais para essa jornada. Obrigada por terem me aguentado nesses anos e fazerem parte da minha vida. Todos tem um lugar mais que especial no meu coração.

Agradeço aos professores do CEM pelos ensinamentos ao longo dos anos e pelo profissionalismo.

Agradeço também os funcionários do CEM por todo zelo ao longo destes anos e todos os cafés. Inclusive muito obrigada, Claudia, por toda ajuda e carinho!

“Que o vento sob suas asas te leve onde o
sol navega e a lua caminha.”

J. R. R. Tolkien

RESUMO

Os cefalópodes possuem grande diversidade morfológica e comportamental, fatores extremamente importantes para sua evolução. A classe é dividida entre Nautiloidea (*Nautilus*) e Coleoidea, onde a última é subdividida em duas subordens, Decapodiformes (lulas e sépias), Octopodiformes (polvos) e *Vampyromorpha*, a qual abrange uma única espécie, *Vampyroteuthis infernalis*. Os coleoides Decapodiformes possuem quatro pares de braços com ventosas e/ou ganchos e um par de braços modificados, os tentáculos. Os Octopodiformes possuem apenas os quatro pares de braços, e *Vampyromorpha* possui quatro pares de braços e, adicionalmente, dois filamentos denominados “cirri”. Todavia, há poucas informações sobre o desenvolvimento da coroa braquial, ou coroa de braços, nas fases iniciais do ciclo de vida dos cefalópodes, pois a mesma possui grande importância na captura de presas, além ser crucial para a compreensão de padrões ontogenéticos e evolutivos entre os diferentes grupos. Neste contexto, o objetivo deste trabalho foi avaliar e comparar padrões ontogenéticos pós-embrionários no desenvolvimento da coroa de braços em cefalópodes de diversos grupos. Através de pesquisa bibliográfica e análise de amostras da coleção de paralarvas de cefalópodes do Laboratório de Cultivo de Cefalópodes e Ecologia Experimental (LACCEF - UFPR), a coroa de braços de 54 espécies pertencentes a 27 famílias de cefalópodes foram analisadas e comparadas. De modo geral, as coroas braquiais em muitos grupos de cefalópodes apresentaram um retardo no crescimento do braço IV, sendo este um padrão observado principalmente nas lulas da Ordem Oegopsida, enquanto lulas da Ordem Myopsida eclodem com os braços I e II pouco desenvolvidos. As sépias analisadas (Ordem Sepiida) possuem um pequeno atraso no desenvolvimento do braço I. Em *Vampyromorpha*, os braços são do mesmo tamanho, e o braço II é modificado em filamentos reduzidos. Foi também possível observar uma certa homogeneidade no desenvolvimento da coroa braquial em espécies analisadas pertencentes a Ordem Sepiidae e Myopsida. Devido a pluralidade da Ordem Oegopsida, e ao pequeno número de espécies analisadas em Octopodidae, não foi possível estabelecer padrões de desenvolvimento pós-embrionário nas coroas braquiais.

Palavras-chave: Ontogenia; Coroa de braços; Coleiodes;

ABSTRACT

Cephalopods show great morphological and behavioral diversity, important factors for their evolution. The class is divided between Nautiloidea (*Nautilus*) and Coleoidea, where the latter is subdivided into two suborders, Decapodiformes (squids and cuttlefish), Octopodiformes (octopus) and Vampyromorpha, which comprises a single species, *Vampyroteuthis infernalis*. Decapodiformes coleoids have four pairs of arms with suckers and/or hooks and a pair of modified arms, the tentacles. Octopodiformes have only four pairs of arms, and Vampyromorpha have four pairs of arms and, additionally, two filaments called "cirri". However, there are scarce information about the development of the brachial crown, or arm crown, especially in the early stages of the cephalopod life cycle. This information has great importance for prey capture, and the understanding of ontogenetic and evolutionary patterns among the Class. In this context, the aims of the present work were to evaluate and compare post-embryonic ontogenetic developmental patterns of the arm crown in different groups of cephalopods. Based on literature research and analysis from the cephalopod paralarvae collection of the Cephalopod Early Life Stages Laboratory (LACCEF - UFPR), the arm crowns of 54 species from 27 families of various taxonomic groups of cephalopods were analyzed and compared. In general, the brachial crowns of the different groups of cephalopods show a delay in the development of the arm pair IV, which is a pattern observed mainly in squids of the Order Oegopsida, while squids of the Order Myopsida hatch with delayed development of the arm pairs I-II. The analyzed species belonging to the Order Sepiida, on the other hand, show a delay in the development of arm pair I. Vampyromorphs have arms of the same size, possessing cirri, and the presence of reduced filaments. With this information, it was possible to observe homogeneity in the development of the brachial crown of the analyzed species belonging to the Order Sepiidae and Myopsida. Due to the plurality of the Order Oegopsida, it was not possible to establish developmental patterns in the brachial crowns of the early life stages.

Key words: Ontogeny; Arm crown; Coleoids.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Representação da coroa braquial da Classe Cephalopoda. A) Vampyromorpha; B) Octopodiformes; C) Decapodiformes.....	15
Figura 2. Coroa braquial Ordem Vampyromorpha - <i>Vampyroteuthis infernalis</i> - 8.0 mm cm.....	19
Figura 3. Coroa braquial da Superordem Octopodiformes - Ordem Cirrata - <i>Grimpoteuthis</i> sp. - 12.0 mm cm.....	20
Figura 4. Coroas braquiais na Superfamília Argonautoidea. a) <i>Argonauta nodosus</i> ; B e C) <i>Argonauta argo</i> (fêmea e macho); D) <i>Tremoctopus</i> sp; C) <i>Tremoctopus violaceus</i>	21
Figura 5. Coroa braquial Superfamília Octopodoidea.....	22
Figura 6. Coroa braquial Superfamília Octopodoidea - <i>Vitroledonella richardi</i>	23
Figura 7. Coroa braquial da Ordem Myopsida - Família Loliginidae. A) <i>Doryteuthis opalescens</i> ; B) <i>Loligo vulgaris</i> ; C) <i>Lolliguncula diomedae</i> ; D) <i>Sepioteuthis lessoniana</i>	24
Figura 8. Coroa braquial da Ordem Oegopsida - Família Chiroteuthidae - a) <i>Planctoteuthis</i> sp.; b) <i>Chiroteuthis</i> sp.....	25
Figura 9. Coroa braquial da Ordem Oegopsida - Família Cranchiidae - A) <i>Leachia lemur</i> .; B) <i>Teuthowenia megalops</i>	25
Figura 10. Coroa braquial da Ordem Oegopsida - Família Gonatidae - <i>Gonatus fabricii</i>	26
Figura 11. Coroa braquial da Ordem Oegopsida - A) <i>Histioteuthis</i> sp.; b) <i>Mastigoteuthis hjorti</i> ; c) <i>Taningia danae</i>	27

Figura 12. Coroa braquial da Ordem Oegopsida - Família Ommastrephidae. A) <i>Ecleoteuthis luminosa</i> ; B) <i>Ornithoteuthis volatis</i> ; C) <i>Illex argentinus</i>	27
Figura 13. Coroa braquial da Ordem Oegopsida - Família Onychoteuthidae. A) <i>Onykia carriboa</i> - 2.2 mm CM; B) <i>Onykia carriboa</i> - 4.0 mm CM; C) <i>Onychoteuthis banksii</i> 1: 3.1 mm CM; 2: 5.5 mm CM; 3: 8.0mm CM.....	28
Figura 14. Coroa braquial da Ordem Oegopsida - Família Pyroteuthidae. A) <i>Pterygioteuthis</i> sp.; B) <i>Pyroteuthis margaritifera</i>	29
Figura 15. Coroa braquial da Ordem Oegopsida - Família Thysanoteuthidae.....	29
Figura 16. Coroa braquial da Superfamília Sepioloidea.....	31
Figura 17. Coroa braquial da Ordem Incerta. A) <i>Bathyteuthis abyssicola</i> ; B) <i>Chtenopteryx sicula</i> ; C) <i>Xipholeptos notoides</i>	34

LISTA DE TABELAS

TABELA 1 - Coroas braquiais da Subclasse Coleiidea, Cephalopoda.....	19
--	----

LISTA DE SIGLAS

AF - Fórmula braquial

C - Cirrus

CM - Comprimento de manto

LACCEF - Laboratório de Ecologia Experimental e Cultivo de Cefalópodes

T - Tentáculo

UFPR - Universidade Federal do Paraná

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	13
1.1	JUSTIFICATIVA	15
1.2	OBJETIVOS	15
1.2.1	Objetivo Geral	15
1.2.2	Objetivos Específicos.....	16
2	METODOLOGIA	18
3	RESULTADOS	19
3.1	Superordem Octopodiformes - Ordem Vampyromorpha.....	19
3.2	Superordem Octopodiformes - Ordem Octopoda - Subordem Cirrata.....	20
3.3	Superordem Octopodiformes - Ordem Octopoda - Subordem Incirrata.....	21
3.4	Superordem Decapodiformes - Ordem Myopsida.....	23
3.5	Superordem Decapodiformes - Ordem Oegopsida.....	24
3.6	Superordem Decapodiformes - Ordem Sepiida - Superfamília Sepioloidea....	30
3.7	Ordem Spirulida - Família Spirulidae.....	30
3.8	Ordem Indefinida.....	33
4	DISCUSSÃO	31
	CONCLUSÕES E RECOMENDAÇÕES	35
	REFERÊNCIAS	35

1.INTRODUÇÃO

A Classe Cephalopoda é a classe mais complexa dentre os Mollusca e do Bilateria devido principalmente a sua orientação, forma e formação dos eixos dos planos corporais, o corpo dos cefalópodes se tornaram alongados dorsoventralmente que geralmente são orientados horizontalmente, de modo que a superfície originalmente anterior é a dorsal e a superfície posterior a ventral (SHIGENO *et al.*, 2008; PONDER *et al.*, 2020). São animais exclusivamente marinhos que habitam quase todos os oceanos do mundo, com exceção do Mar Negro e abrangem cerca de 800 espécies conhecidas (JEREB & ROPER, 2010). Além disso, os cefalópodes exercem um papel chave na composição das teias tróficas marinhas e possuem um papel importante como indicadores de mudanças ambientais e condições dos ecossistemas (ZARAGOSA *et al.*, 2014; PIERCE *et al.*, 2008). A classe Cephalopoda é dividida em duas subclasses: Nautiloidea e Coleoidea, sendo que a primeira inclui os *Nautilus* e a última subclasse é dividida em três ordens: Decapodiformes (lulas e sépias), Octopodiformes (polvos) e Vampyromorpha, a qual inclui uma única espécie, *Vampyroteuthis infernalis*.

Os cefalópodes possuem desenvolvimento direto, sem fases larvais. Os mesmos podem eclodir como paralarvas planctônicas ou como juvenis bentônicos. Em geral, os estágios iniciais do ciclo de vida dos cefalópodes são pouco estudados (FRANCO-SANTOS & VIDAL, 2014, 2020). O termo “paralarva” foi introduzido pela primeira vez por Young & Harman (1998) e é definido como “o primeiro estágio de crescimento após a eclosão, que é pelágico ocupando águas próximas à superfície durante o dia e tem modo de vida distinto dos adultos da mesma espécie”. No que se refere aos juvenis, estes já eclodem relativamente bem desenvolvidos, se assemelham aos adultos e já assumem o hábito de vida dos mesmos.

O conhecimento dos estágios iniciais do ciclo de vida possuem papel crucial na compreensão da história de vida das espécies, suas estratégias reprodutivas e demais processos biológicos (FRANCO-SANTOS & VIDAL, 2014, 2020; VIDAL & SALVADOR, 2019). Entretanto, há poucos estudos sobre os estágios iniciais do ciclo de vida dos cefalópodes, sobretudo no que se refere ao desenvolvimento da coroa de braços, ou coroa braquial.

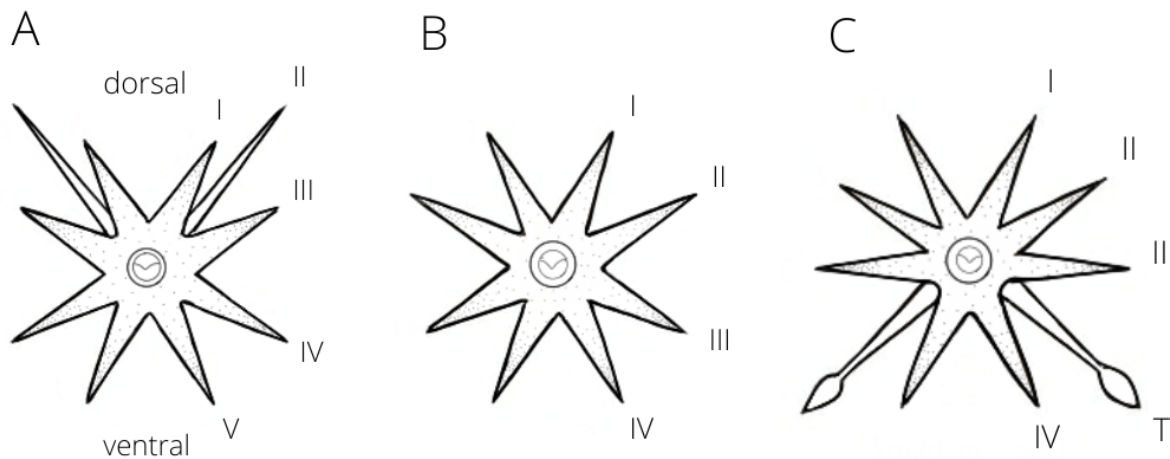
A complexa transformação do pé dos moluscos na coroa de braços dos cefalópodes foi, sem dúvida, crucial para o sucesso evolutivo destes animais. Em

particular, a interação sofisticada de ambos os braços e suas ventosas é única no reino animal (FUCHS *et al.*, 2021). Em termos morfogênicos, a coroa de braços dos cefalópodes surge de uma série emparelhada de concentrações de células embrionárias que se situam em ambos os lados do corpo e na região da cabeça (BOLETZKY, 1993). Os braços do *Nautilus* e dos coleóides modernos funcionam como esqueleto hidrostático, o qual consiste em cavidades preenchidas por fluidos, pois possuem sistemas musculares complexos envolvendo músculos transversais, longitudinais e oblíquos, sendo que neste tipo de estrutura, o próprio músculo é responsável pela sustentação e movimento dos animais (HANASSY *et al.*, 2015).

Os braços e os tentáculos são derivados da região do pé e circundam a boca durante o desenvolvimento embrionário, uma condição única nos moluscos. Essa derivação é adquirida durante a embriogênese pela cabeça, enquanto os tentáculos se desenvolvem a partir de um botão simples ao longo do eixo anteroposterior (PONDER *et al.*, 2020). Segundo Boyle e Rodhouse (2005) é provável que os cefalópodes primitivos possuíam um pequeno número de braços ou tentáculos. Assim, é possível que os oito braços com dois tentáculos vistos em todos os decapodiformes modernos seja, portanto, uma condição derivada. Os octópodes, por sua vez, perderam o segundo par de braço, o qual se transformou-se em filamentos retráteis em *Vampyroteuthis*, enquanto o quarto par de braços se tornou os tentáculos nos decapodiformes (Figura 1) (PONDER *et al.*, 2020; NÖDL *et al.*, 2016). A perda do segundo par de braço no ancestral Octopodidae é sugerido devido a morfologia da coroa de braços dos Vampyromorpha, o que torna este peculiar cefalópode provavelmente um representante da linhagem onde houve a separação das subordens Decapodiformes e Octopodiformes (BOLETZKY, 1993).

Além do arranjo muscular dos braços, suas ventosas, os elementos esqueléticos hidrostáticos e a extensa inervação neuronal permitem que os cefalópodes manipulem objetos com eficiência semelhante aos mamíferos (TESSLER *et al.*, 2013). Sendo assim, a coroa de braços, ou coroa braquial, dos cefalópodes fornece um exemplo interessante de sistemas efetores coordenados em um alto nível estrutural de integração entre a coroa de braços e o sistema lobo braquial (BOLETZKY, 1993).

FIGURA 1: Representação da coroa braquial da Classe Cephalopoda. A) Vampyromorpha; B) Octopodiformes; C) Decapodiformes. (T) Tentáculos; (I-IV) Braços.



Fonte: Adaptado de Ponder et al. (2020)

Na classe Cephalopoda, os estudos referentes aos caracteres homólogos, no caso a coroa braquial, provêm de estudos de diversos estágios do ciclo de vida de *Nautilus* e demais fósseis. Os mesmos mostram que a partir da embriogênese, a cabeça está completamente fundida com o pé, de onde derivam os braços, tentáculos e o funil. Devido a tais registros, acredita-se que os primeiros coleóides tivessem dez braços também (PONDER *et al.*, 2020). Por estas razões, os estudos do desenvolvimento da coroa de braços em diferentes grupos de cefalópodes têm grande importância filogenética e evolutiva.

O arranjo da musculatura dos cefalópodes serve tanto de modo efetor dos movimentos como suporte esquelético (KIER, 2016). Já a musculatura dos braços e tentáculos dos cefalópodes coleóides é caracterizado por uma matriz tridimensional de fibras musculares, as quais carecem de fluido, e possuem cavidades preenchidas que caracterizam o esqueleto hidrostático de muitos invertebrados. Os tentáculos, por sua vez, possuem uma musculatura diferente da dos braços, pois são especializados para a captura de presas e possuem uma capacidade única de alongamento rápido, que permite a captura de presas em milésimos de segundos (KIER, 2016). Dos cinco pares de apêndices originais no coleóide ancestral, os tentáculos evoluíram a partir de modificações no quarto par de braços, dando assim origem aos cefalópodes Decapodiformes (KIER, 1985; 1991).

Os tentáculos e braços circundam a boca durante o desenvolvimento, sendo esta uma condição única dos moluscos. Tal derivação é obtida durante a embriogênese pela cabeça sendo envolta em tecido epidérmico proveniente da região

do pedal, a qual move-se anteriormente, de forma que eventualmente fique na frente da cabeça (PONDER *et al.*, 2020). Todavia, a morfogênese durante o período embrionário não produz morfologias idênticas da coroa de braços em diferentes espécies de cefalópodes. Segundo Boletzky (2003) parece existir uma estreita relação entre tamanho do embrião e desenvolvimento da coroa braquial. Indivíduos recém-eclodidos provenientes de ovos grandes geralmente possuem desenvolvimento completo da coroa braquial. Espécies que produzem ovos grandes geram juvenis bentônicos, que ao eclodir, se assemelham aos adultos e possuem a coroa de braços completa e desenvolvida. Por outro lado, espécies que produzem ovos pequenos, geram paralarvas planctônicas, as quais tendem a possuir uma coroa braquial rudimentar.

Quando se remete às lulas, a Ordem Oegopsida abrange muitas famílias, com diversas características distintas, sendo este o grupo morfologicamente mais diverso de todos os cefalópodes (FERNÁNDEZ-ÁLVAREZ *et al.*, 2021). A família Ommastrephidae, é a família de maior importância pesqueira da subordem, e suas paralarvas possuem uma característica morfológica única dentre todos os cefalópodes, que é a fusão dos tentáculos em uma “tromba” ou probóscide. Durante o início da ontogenia, essas paralarvas sofrem consideráveis mudanças morfológicas na coroa do braço, junto com a divisão da probóscide para formar os tentáculos (FRANCO-SANTOS & VIDAL, 2020). Já em lulas Myopsidas, como observado por Vidal & Salvador (2019) para a espécie *Doryteuthis opalescens*, os tentáculos das paralarvas se assemelham e funcionam como braços durante o comportamento predatório inicial, já que os *clubs* tentaculares ainda não foram formados.

Os braços dos polvos possuem grande diversidade e complexidade de movimentos, os quais utilizam quatro deformidades principais para realização dos mesmos: alongamento, encurtamento, flexão e torção. Estes movimentos podem ocorrer em todo o comprimento dos braços e em vários locais de um braço individual (HANASSY *et al.*, 2015; KIER, 2016). Diferente dos braços dos decapodiformes que possuem pouca mudança no comprimento e maior movimento de flexão, os braços dos polvos realizam tanto a flexão quanto a mudança de comprimento (HANASSY *et al.* 2015).

1.1 JUSTIFICATIVA

Devido a lacuna de informações sobre o desenvolvimento da coroa de braços dos cefalópodes, sobretudo em sua fase pós-embrionária, este trabalho tem como foco compreender o desenvolvimento da coroa braquial das diversas Ordens pertencentes a Classe Cephalopoda, visto que a coroa de braços é crucial para atividades básicas como alimentação, locomoção e atividades reprodutivas dos cefalópodes. Visto que existem poucos estudos sobre a formação da coroa de braços do cefalópodes, em uma perspectiva evolutiva, essas estruturas musculares são consideradas como novas adaptações do plano corporal dos moluscos ao estilo de vida mais ativo e predatório típico dos cefalópodes modernos (ZULLO *et al.*, 2017).

Ao obter uma maior compreensão sobre o desenvolvimento da coroa braquial em diversos grupos que compõem a Classe Cephalopoda, poderemos entender além de seu modo de vida, possíveis relações ontogenéticas da classe e identificar possíveis padrões de desenvolvimento.

1.2. OBJETIVOS

1.2.1 *Objetivo geral*

Avaliar e comparar padrões ontogenéticos no desenvolvimento da coroa de braços dentre os cefalópodes após a eclosão.

1.2.2 *Objetivos específicos*

- Analisar a variabilidade ontogenética da coroa de braços das subordens de cefalópodes;
- Correlacionar os diferentes padrões na disposição dos braços nas coroas braquiais em diferentes grupos de cefalópodes e estabelecer possíveis relações taxonômicas.

2.METODOLOGIA

Este trabalho, baseou-se em uma extensa revisão bibliográfica sobre o tema em revistas científicas e livros, de forma on-line e impressa, para reunir o maior número de coroa de braços de paralarvas e juvenis de diferentes espécies.

As buscas foram realizadas entre os meses de setembro de 2021 a julho de 2022, sendo a ferramenta de busca mais utilizada o *Google Scholar* e base de dados como o *Biodiversity Heritage Library*. O processo de busca e seleção dos artigos e teses foi realizado por meio da leitura do material que foi encontrado, sendo majoritariamente encontradas publicações em inglês. Algumas palavras chaves foram utilizadas para encontrar os trabalhos como “*cephalopod arm crown*”, “*early life development*”, sendo estas palavras-chave ou palavras as quais compunham o título dos artigos que foram encontrados.

Através da pesquisa bibliográfica, houve uma coleta de informações sobre os modos de desenvolvimento, planctônico e bentônico, tamanho dos braços e tentáculos, conhecido como fórmula braquial, dos cefalópodes. Nesta pesquisa literária, buscaram-se informações relevantes sobre o desenvolvimento da coroa de braços, através de descrições morfológicas dos organismos, uso de imagens, fotografias e desenhos.

Como dados complementares, foram utilizadas amostras obtidas a partir da coleção de referência do Laboratório de Ecologia Experimental e Cultivo de Cefalópodes (LACCEF-UFPR). Paralarvas e juvenis foram selecionadas e levadas ao microscópio estereoscópico modelo *Olympus SZ2-LGB*, onde foram fotografados e medidos. Após as medições de comprimento de manto (CM), foram observados também a posição e formato das ventosas e o comprimento relativo de cada braço ou tentáculo para a elaboração de desenhos esquemáticos de cada coroa de braço, primeiramente em papel milimetrado e logo após em papel vegetal com canetas nanquim, utilizando o pontilhismo como principal técnica de desenho. Os desenhos foram feitos acoplados e observados na tentativa de identificar padrões de desenvolvimento nas fases pós-embrionárias dos diferentes grupos de cefalópodes avaliando o tamanho dos pares de braços de toda coroa, denominado fórmula braquial (AF) da coroa de braços. Logo após a produção dos desenhos, foram feitas

análises da coroa de braços dos diversos grupos dos cefalópodes, sendo observada a fórmula braquial (AF) de cada cefalópode.

3.RESULTADOS

Foram analisadas 55 coroas braquiais das quais, 15 de octopodiformes e 37 de decapodiformes, além de Vampyromorpha. Dentre os decapodiformes, estão 32 espécies de lulas e seis espécies de sépias ou sepiolidae (Tabela 1). Em aspectos gerais, foi possível observar que as lulas pertencentes a Ordem Myopsida, em geral, eclode com um retardo no desenvolvimento dos braços I-II-IV, enquanto muitas espécies da Ordem Oegopsida possuem retardo nos braços III e IV. A seguir listamos as principais características das Ordens da Classe Cephalopoda.

Tabela 1 – Coroas braquiais da Subclasse Coleiodea, Cephalopoda.

	Família/Sub-família	Espécie	Comprimento do manto (mm)	Referências
Superordem Octopodiformes				
Ordem Vampyromorpha	Vampyroteuthidae	<i>Vampyroteuthis infernalis</i>	8.0mm	Young & Harman (1999)
Ordem Octopoda – Subordem Cirrata	Cirroctopodidae	<i>Cirroctopus</i> sp.	5.0mm	Ziegler et al. (2021)
	Grimpoteuthidae	<i>Grimpoteuthis</i> sp.	12.0mm	Ziegler et al. (2021)
Ordem Octopoda Subordem Incirrata				
Superfamília Argonautoidea	Argonautidae	<i>Argonauta argo</i>	1.5mm	Vecchione (2001)
		<i>Argonauta nodosus</i>	1.3mm	Vecchione (2001)
	Tremoctopodidae	<i>Tremoctopus</i> sp.	1.6mm	
		<i>Tremoctopus violaceus</i>	2.3mm	Vecchione (2001)
Superfamília Octopodoidea	Eledonidae	<i>Eledone cirrhosa</i>	3mm	Mangold et al.(1971)
	Enteroctopodidae	<i>Enteroctopus megalocyathus</i>	10mm	Carrasco et al. (2012)
	Octopodidae	<i>Macrotritopus defilippi</i>	1mm	Hanlon et al (1985)
		<i>Octopus chierchiae</i>	3.5mm	Grearson et al. (2021)
		<i>Octopus cyanea</i>	1.2mm	Young, Harman & Hochberg (1989)

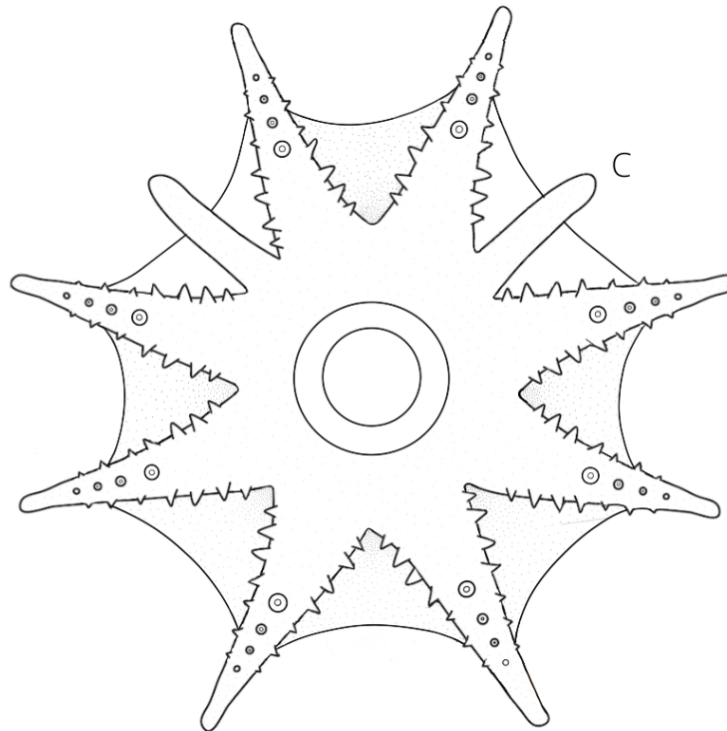
		<i>Octopus huttoni</i>	1.4mm	Carrasco (2014)
		<i>Octopus oliveri</i>	1.02mm	Ylitalo et al. (2014)
		<i>Octopus vulgaris</i>	1.2mm	
		<i>Pinnoctopus cordiformis</i>	3.12mm	Ylitalo et al. (2014)
		<i>Robsonella fontaniana</i>	2.1mm	Carrasco et al. (2012)
	Amphitretidae	<i>Vitreledonella richardi</i>	2.2mm	Nesis (1982)
Superordem Decapodiformes				
Ordem Myopsida				
	Loliginidae	<i>Doryteuthis opalescens</i>	1.1-1.9mm	Vidal et al (2013)
		<i>Loligo vulgaris</i>	1.6mm	Naef (1928)
		<i>Lolliguncula diomedea</i>	1.28 mm	Fernández-Álvarez et al. (2017)
		<i>Sepioteuthis lessoniana</i>	5mm	Kimbara et al (2021)
Ordem Oegopsida				
	Brachioteuthidae	<i>Brachioteuthis</i> sp.	2.0mm	Young & Harman (1985)
	Enoploteuthidae	<i>Abralia veranyi</i>	4.5mm	Vecchione (2001)
		<i>Abralia redfield</i>	3.5mm	
	Chroteuthidae	<i>Chroteuthis</i> sp.	5.6mm	Vecchione (2001)
		<i>Planctoteuthis</i> sp.	4.7mm	Silva-Dávila et al. (2018)
Subfamilia Cranchinae	Cranchidae	<i>Cranchia scabra</i>	5.0mm	
		<i>Egea inermis</i>	10mm	
		<i>Liocranchia reinhardtii</i>	9mm	Chun (1888-1889)
		<i>Leachia lemur</i>	13.8mm	Vecchione (2001)
Subfamilia Taoniinae		<i>Teuthowenia megalops</i>	6.2mm	Vecchione (2001)
	Gonatidae	<i>Gonatus fabricii</i>	6.9mm	Vecchione (2001)
	Histioteuthidae	<i>Histioteuthis</i> sp.	3.2 mm	Vecchione (2001)
	Mastigoteuthidae	<i>Mastigoteuthis hjorti</i>	6.0mm	Vecchione (2001)
		<i>Taningia danae</i>	3.8mm	Chun (1888-1889)
	Ommastrephidae	<i>Ecleoteuthis luminosa</i>	2.2mm	Wakabayashi et al. (2002)
		<i>Illex argentinus</i>	1.0mm	Vidal (1994)

		<i>Ornithoteuthis volatilis</i>	2.5mm	Wakabayashi et al. (2002)
		<i>Todarodes sagittatus</i>	-	Naef (1928)
	Onychoteuthidae	<i>Onykia carriboea</i>	4.0mm	Vecchione (2001)
		<i>Onychoteuthis banksii</i>	3.1mm	Okutani & McGowan (1969)
	Pyroteuthidae	<i>Pterygioteuthis</i> sp.	3.5mm	Vecchione (2001)
		<i>Pyroteuthis margaritifera</i>	1.9mm	Vecchione (2001)
	Thysanoteuthidae	<i>Thysanoteuthis rhombus</i>	1.4mm	Wakabayashi et al (2005)
Ordem Incerta				
	Bathyteuthidae	<i>Bathyteuthis abyssicola</i>	4.3mm	Vecchione (2001)
	Chtenopterygidae	<i>Chtenopteryx sicula</i>	3.6mm	Vecchione (2001)
	Idiosepiidae	<i>Xipholeptos notoides</i>	2.6mm	
Ordem Sepiida - Sepiolidae				
	Subfamília Heteroteuthinae	<i>Semirossia tenera</i>	2.25mm	Vecchione (2001)
		<i>Semirossia patagonica</i>	5.5mm	Carrasco et al (2012)
	Subfamília Sepiolinae	<i>Euprymna scolopes</i>	1.7mm	
	Subfamília Rossiinae	<i>Rossia macrosoma</i>	3.3mm	Boletzky (1973)
		<i>Stoloteuthis leucoptera</i>	9.8mm	Vecchione (2001)
Ordem Spirulida	Spirulidae	<i>Spirula spirula</i>	6mm	Chun (1888-1889)

3.1 Superordem Octopodiformes - Ordem Vampyromorpha

Composta pela família Vampyroteuthidae, único gênero e uma única espécie, *Vampyroteuthis infernalis*. Conhecida por ser um octópode com 4 pares de braços e um par de filamentos, localizados entre o III e o IV pares de braços. A paralarva da espécie analisada possui 8.0 mm de comprimento de manto (CM) e apresenta os quatro pares de braços do mesmo tamanho e os filamentos menores que os braços (Figura 2, Tabela 1).

FIGURA 2: Coroa braquial Ordem Vampyromorpha - *Vampyroteuthis infernalis* - 8.0 mm CM. (C)
Cirrus.

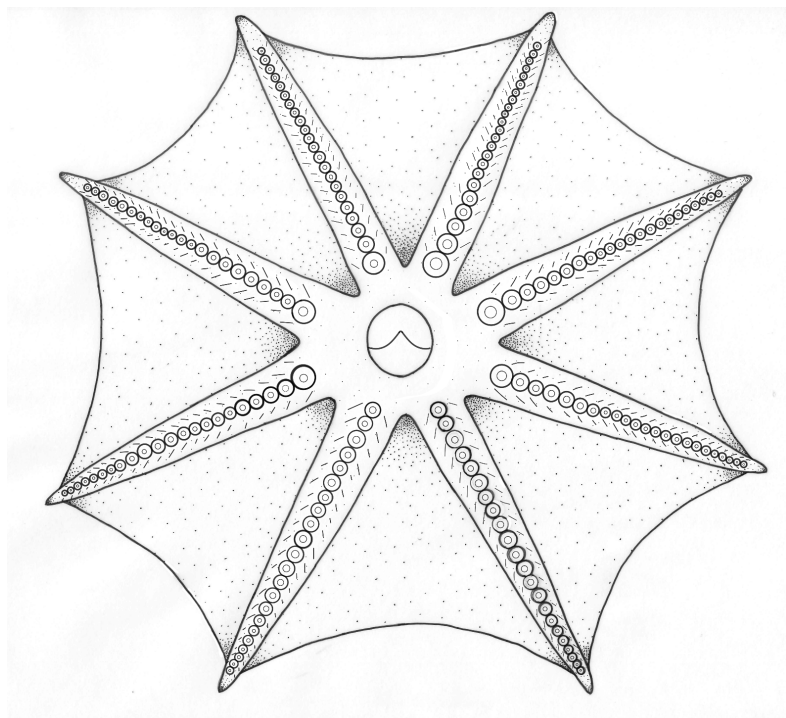


Fonte: Adaptado de Young & Harman (1999).

3.2 Superordem Octopodiformes - Ordem Octopoda - Subordem Cirrata

A subordem *Cirrata* é caracterizada pela presença de cirrus ao longo dos braços, além de ser composta por polvos que habitam águas profundas. Nesta subordem foi possível analisar duas espécies, *Grimpoteuthis* sp. e *Cirroctopus* sp. Ambas as espécies possuem todos os braços do mesmo tamanho, e a fórmula braquial (AF) é: I=II=III=IV, com muitas ventosas em seu comprimento e a presença da cirri posicionada lateralmente a cada ventosa. Nesta subordem os polvos apresentam uma extensa membrana fina entre os braços, conhecido como “rede” dando uma aparência de guarda-chuva quando os braços estão abertos (SWEENEY et al., 1992) (Figura 3, Tabela 1)

FIGURA 3 - Coroa braquial da Superordem Octopodiformes - Ordem Cirrata - *Grimpoteuthis* sp. - 12.0 mm CM.

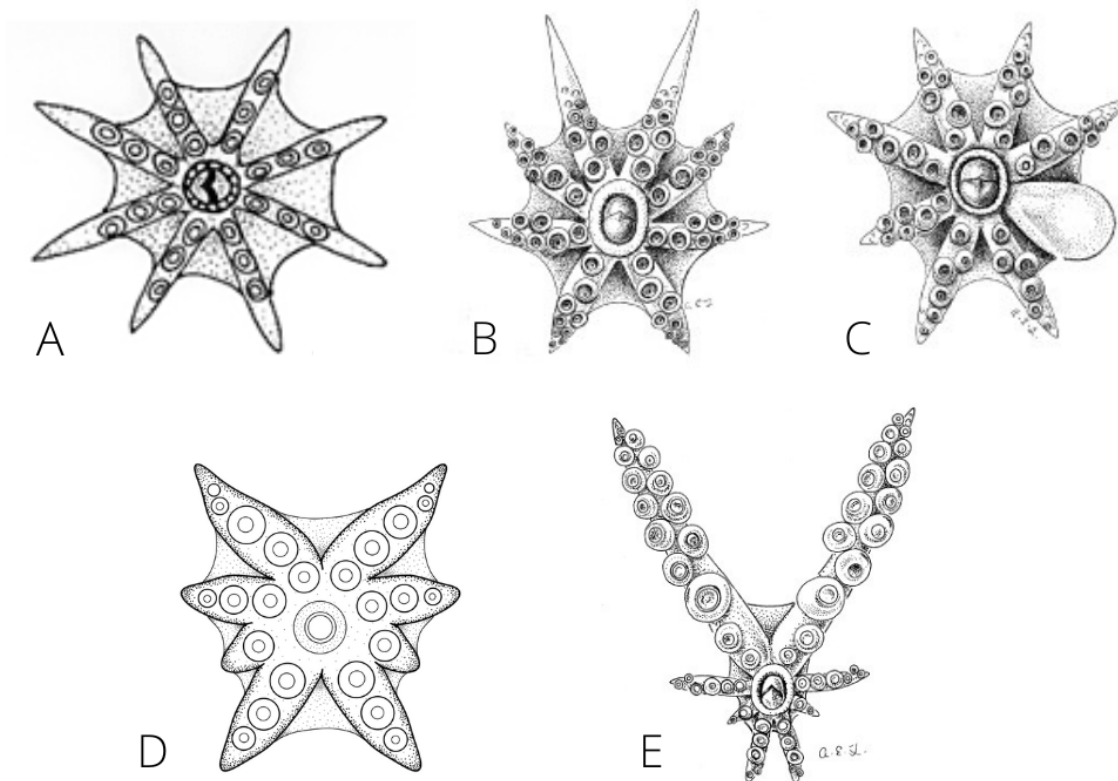


Fonte: Adaptado de Ziegler et al. (2021).

3.3 Superordem Octopodiformes - Ordem Octopoda - Subordem Incirrata

Nesta ordem de polvos, existem duas superfamílias: Argonautoidea e Octopodoidea. Na superfamília Argonautoidea, composta por cefalópodes pelágicos, foi possível analisar duas famílias, sendo elas: Argonautidae, Tremoctopodidae. Os membros da família Argonautidae possuem os braços de mesmo tamanho, AF: I=II=III=IV. Enquanto na família Tremoctopodidae, nas duas espécies analisadas, foi possível observar que alguns braços possuem um desenvolvimento atrasado e com ventosas espalhadas irregularmente pelos braços, sendo a fórmula de braços (AF): I>II>IV>III (FIGURA 4, Tabela 1).

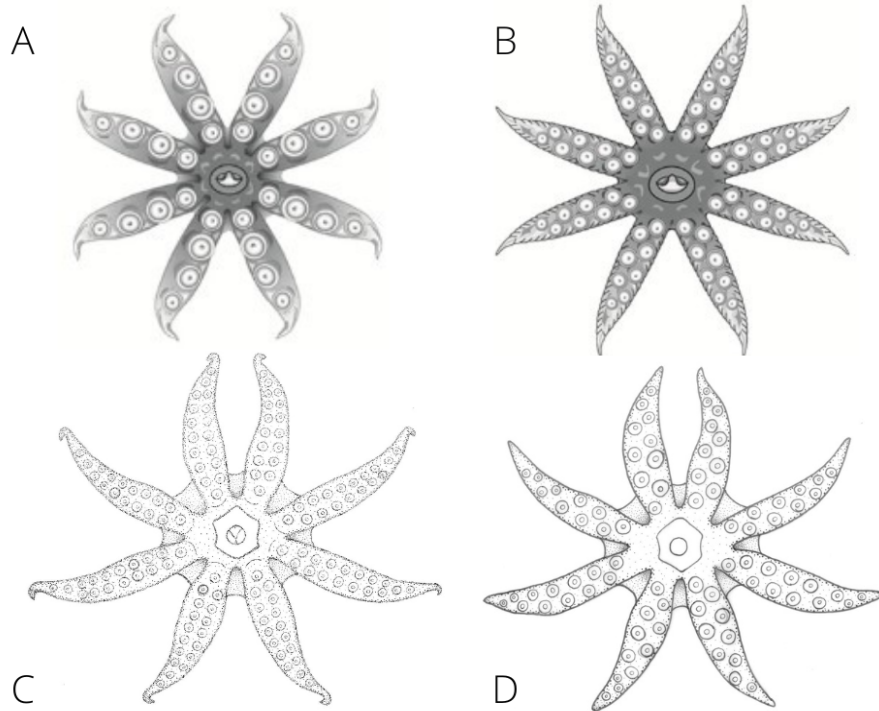
FIGURA 4: Coroas braquiais na Superfamília Argonautoidea. A) *Argonauta nodosus*; B e C) *Argonauta argo* (fêmea e macho, respectivamente); D) *Tremoctopus* sp; C) *Tremoctopus violaceus*.



Fonte: Naef (1928); Vecchione (2001).

Na Superfamília Octopodoidea, foram analisadas paralarvas pertencentes a quatro famílias: Eledonidae, Enteroctopodidae, Octopodidae e Vitreledonellidae. Nas famílias Eledonidae e Enteroctopodidae, assim como as espécies analisadas pertencentes à família Argonautidae (Superfamília Argonotoidea) todas as paralarvas analisadas possuem um desenvolvimento igualitário dos braços I=II=III=IV. Na família Octopodidae, a espécie *Macrotritopus defilippi* possui seu IV par de braços menor que o restante dos braços, enquanto a outra espécie pertencente a essa família, *Robsonella fontaniana*, possui os braços do mesmo tamanho (Figura 5, Tabela 1).

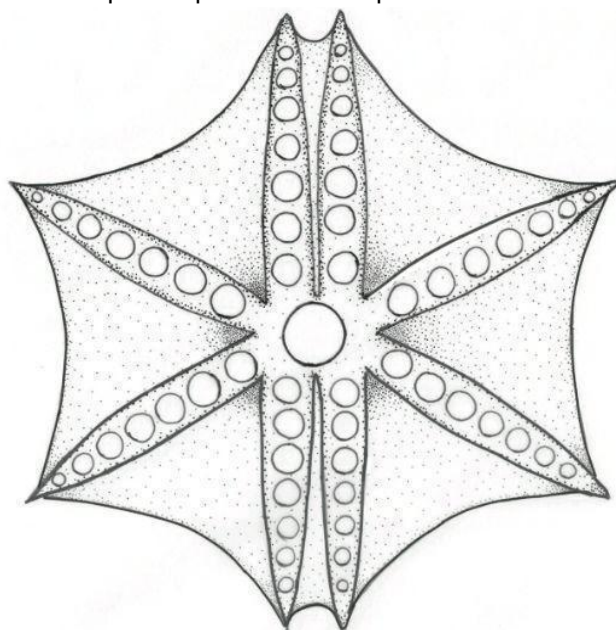
FIGURA 5: Coroa braquial Superfamília Octopodoidea.



Fonte: A e B) Carrasco (2014); C) Carrasco et al. (2012); D) Grearson et al. (2021)

Enquanto na família Amphitretidae, *Vitreledonella richardi* possui braço I e II de mesmo tamanho e braço III menor, sendo o braço IV o menor par de braços de sua coroa braquial, com apenas sete ventosas ao longo do comprimento dos braços, sendo AF: I=II>III>IV (FIGURA 6, Tabela 1).

FIGURA 6: Coroa braquial Superfamília Octopodoidea - *Vitreledonella richardi*.

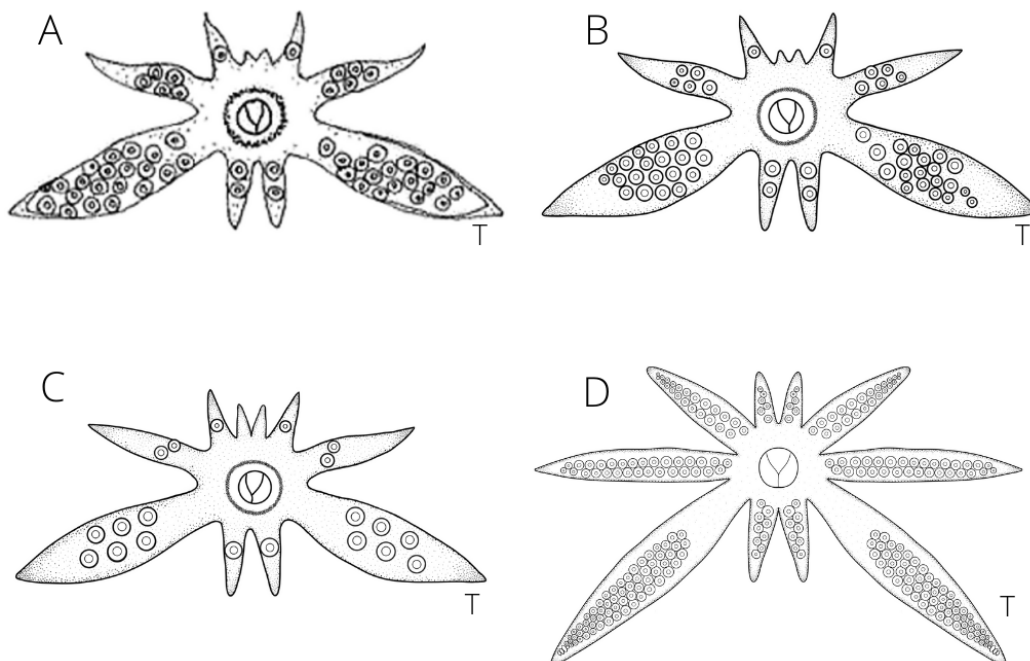


Fonte: Adaptado de Nesis (1982)

3.4 Superordem Decapodiformes - Ordem Myopsida

Nesta Ordem foi possível analisar quatro espécies diferentes pertencentes à Família Loliginidae, sendo elas: *Doryteuthis opalescens*, *Loligo vulgaris*, *Lolliguncula diomedea* e *Sepioteuthis lessoniana*. A espécie *L. diomedea* possui o menor tamanho de eclosão, resultando em menores quantidades de ventosas em seus braços e tentáculos. Embora *D. opalescens* e *L. vulgaris* pertençam a gêneros diferentes, ambas possuem desenvolvimento da coroa braquial muito similar, distinguindo-se apenas na quantidade de ventosas existentes nos tentáculos em suas fases pós-embrionárias. Já *S. lessoniana* possui os maiores ovos da Família Loliginidae e conseqüentemente o maior tamanho de eclosão, juntamente com a maior quantidade de ventosas em toda sua coroa braquial. Todas as espécies analisadas apresentam o mesmo padrão de desenvolvimento de braços, sendo a AF: III>IV>II>I (Figura 7, Tabela 1). Os tentáculos são os maiores componentes da coroa de braços e em paralarvas recém-eclodidas, os mesmos possuem ventosas ao longo de toda sua extensão (VIDAL & SALVADOR, 2019).

Figura 7. Coroa braquial da Ordem Myopsida - Família Loliginidae. A) *Doryteuthis opalescens*; B) *Loligo vulgaris*; C) *Lolliguncula diomedea*; D) *Sepioteuthis lessoniana*. (T) Tentáculos



Fonte: Adaptado de Naef (1928); Vidal et al. (2013); Fernández-Álvarez et al. (2017)

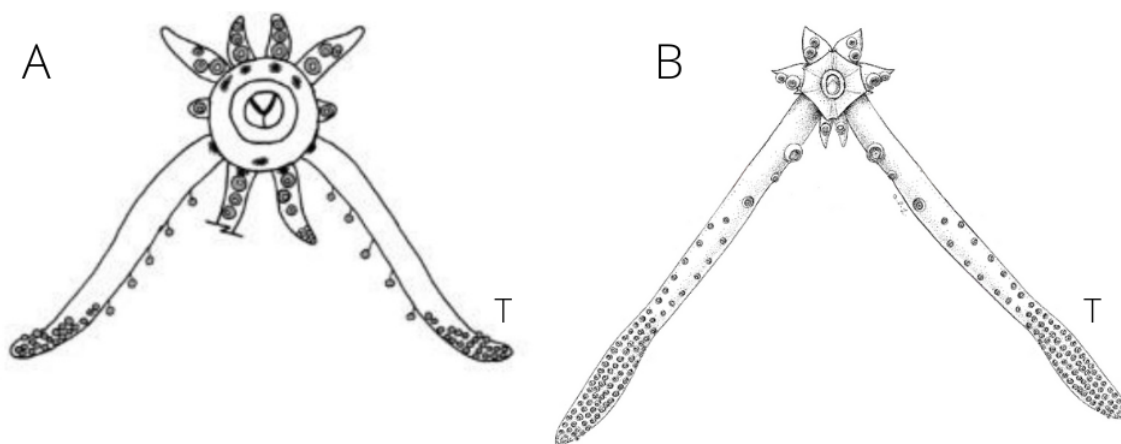
3.5 Superordem Decapodiformes - Ordem Oegopsida

Nesta Ordem, foi possível analisar a coroa de braços de 14 famílias e 26 espécies, onde foi observado grande diversidade no desenvolvimento da coroa braquial.

Na família Enoploteuthidae, as espécies analisadas foram *Abralia veranyi* e *A. redfield*, ambas possuem AF: II>III>I>IV, apresentando pequenas ventosas em toda extensão dos braços.

A família Chiroteuthidae possui uma pequena coroa de braços, sendo observado grande variabilidade entre espécies. A paralarva de *Chiroteuthis* sp. eclode sem o AIII, com AF: I>II>IV, onde os tentáculos são bem maiores que os braços. Já em *Planctoteuthis* sp. braço IV é o maior de toda sua coroa braquial e a AF: IV>II>I>III (Figura 8, Tabela 1).

FIGURA 8: Coroa braquial da Ordem Oegopsida - Família Chiroteuthidae - A) *Planctoteuthis* sp.; B) *Chiroteuthis* sp. (T) Tentáculos.

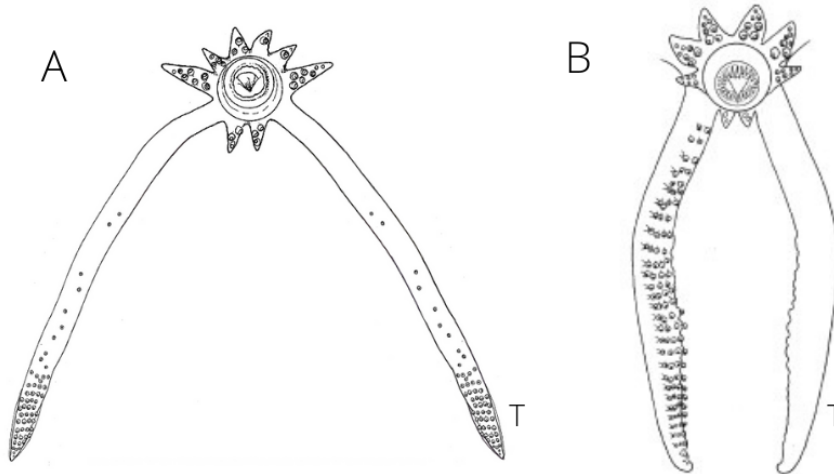


Fonte: Adaptado de A) Silva-Dávila et al. (2018); B) Vecchione (2001)

A família Cranchiidae é dividida em duas subfamílias: Subfamília Cranchinae e Subfamília Taoniinae. Na subfamília Cranchinae duas paralarvas foram analisadas, sendo elas *Cranchia scabra* e *Leachia lemur*. Enquanto *C. scabra* possui uma coroa braquial com braços quase não desenvolvidos, a mesma apresenta AF: II>I, já *L. lemur* possui AF: III>IV>II=I. Na subfamília Taoniinae, duas espécies também foram

analisadas, *Teuthowenia megalops* e *Egea inermis*, ambas apresentam uma coroa de braços com braços pequenos e pouco desenvolvidos, entretanto *T. megalops* possui AF: I=II=III>IV enquanto *E. inermis* possui AF: III>II>I>IV (Figura 9, Tabela 1).

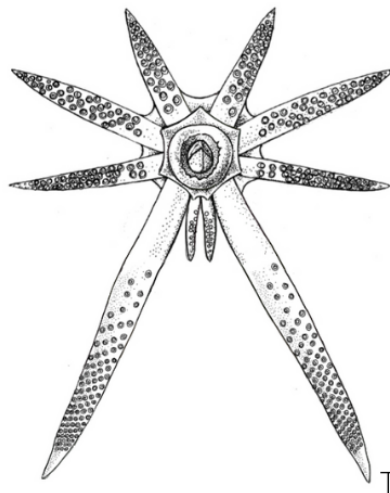
FIGURA 9: Coroa braquial da Ordem Oegopsida - Família Cranchiidae - A) *Leachia lemur.*; B) *Teuthowenia megalops*. (T) Tentáculos.



Fonte: Adaptado de Vecchione (2001)

Na Família Gonatidae, as paralarvas recém eclodidas da espécie *Gonatus fabricii* apresentam uma coroa de braços peculiar com retardo no braço IV até atingirem estágios mais avançados de desenvolvimento, sendo AF: II>I>III>IV (Figura 10, Tabela 1).

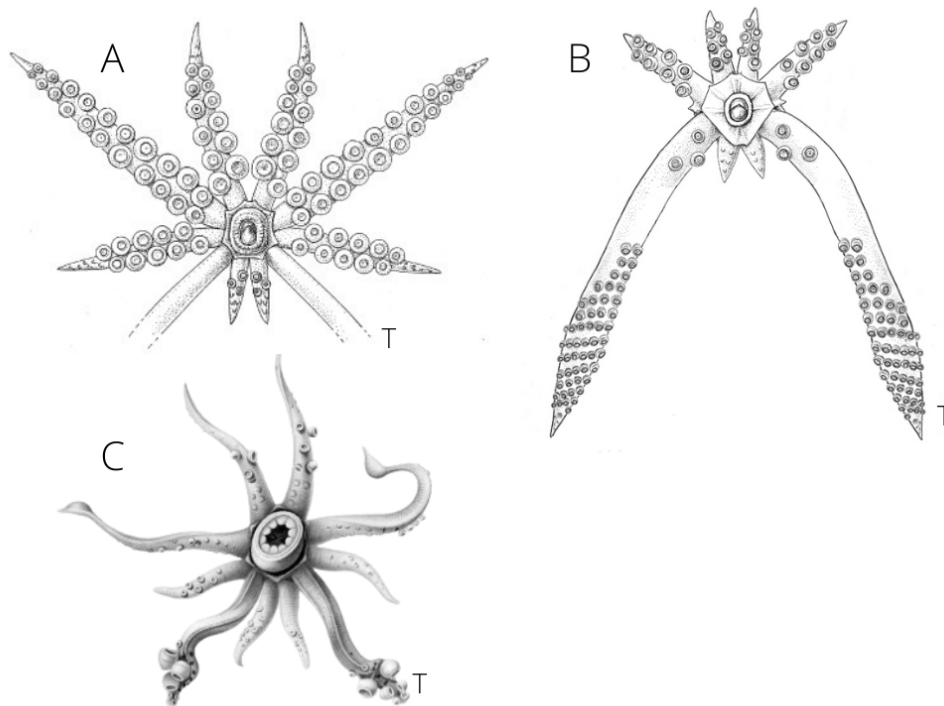
FIGURA 10: Coroa braquial da Ordem Oegopsida - Família Gonatidae - *Gonatus fabricii*. (T) Tentáculos.



Fonte: Adaptado de Vecchione (2001)

A *Histioteuthis* sp., espécie pertencente à família Histioteuthidae, possui AF: II>I>III>IV, sendo o par de braço IV o menor de toda coroa braquial. Enquanto isso, as paralarvas *Mastigoteuthis hjorti* pertencentes à Família Mastigoteuthidae não possuem o III par de braços, sendo a AF: II>I>IV>III, onde o braço IV é apenas uma protuberância e não possui ventosas. Já na Família Octopoteuthidae, *Taningia danae*, possui braço III e IV com pequeno tamanho, sendo AF: II>I>III>IV (Figura 11, Tabela 1).

FIGURA 11 - Coroa braquial da Ordem Oegopsida - A) *Histioteuthis* sp.; B) *Mastigoteuthis hjorti*; C) *Taningia danae*. (T) Tentáculos.

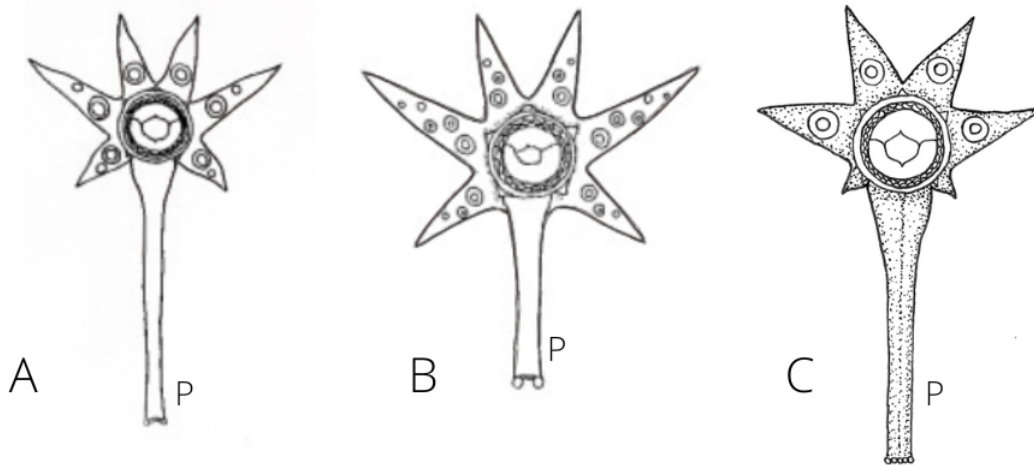


Fonte: A e B) Adaptado de Vecchione (2001); C) Chun (1888-1889)

As paralarvas pertencentes à Família Ommastrephidae, possui um caracter morfológico exclusivo dentro de toda Classe Cephalopoda, a qual seus tentáculos são fundidos em uma “tromba”, conhecido como probóscide. Nas paralarvas analisadas desta família é possível observar na coroa de braços a ausência do braço IV nos estágios iniciais, e o braço III pode não estar presente ou ser vestigial em paralarvas recém eclodidas (Figura 12, Tabela 1).

FIGURA 12 - Coroa braquial da Ordem Oegopsida - Família Ommastrephidae.

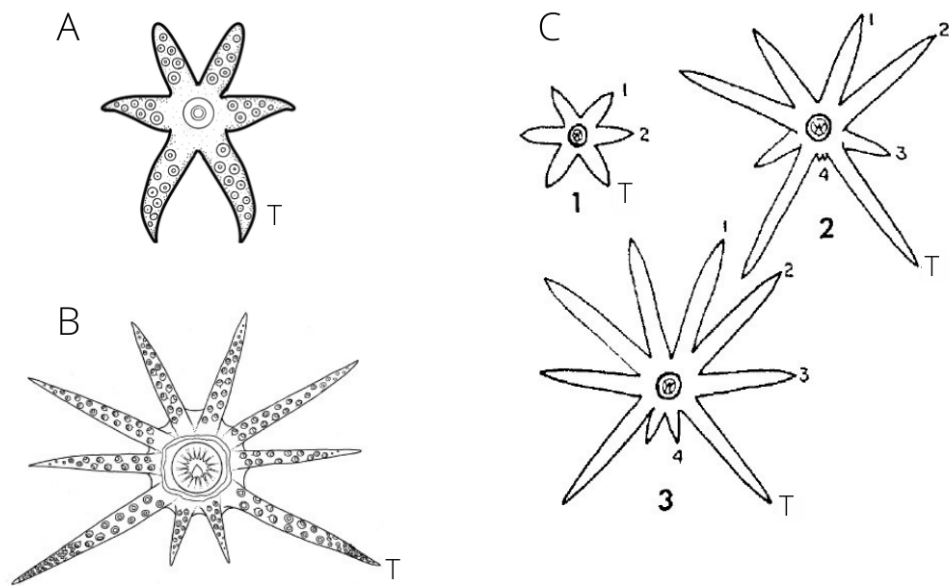
A) *Eucleoteuthis luminosa*; B) *Ornithoteuthis volatis*; C) *Illex argentinus*. (P) Probóscide.



Fonte: A e B) Wakabayashi et al. (2002); C) Adaptado de Vidal (1994).

Na Família Onychoteuthidae, duas espécies foram analisadas e ambas apresentaram um desenvolvimento similar da coroa de braços. As paralarvas *Onychoteuthis banksii* não possuem os braços III e IV desenvolvidos ao eclodir, sendo a AF: I>II>IV>III e tentáculo de tamanho igualitário, *Onykia carriboea* também não possui braços II-IV desenvolvidos em tamanhos menores, entretanto, em estágios mais avançados possui AF: II>III>I>IV (Figura 13, Tabela 1).

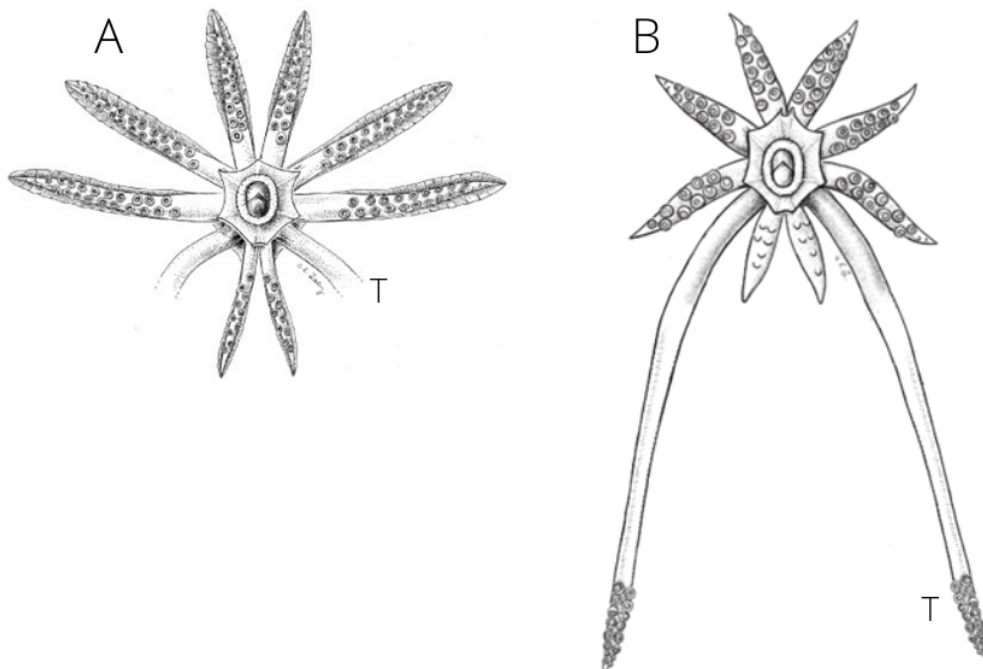
FIGURA 13 - Coroa braquial da Ordem Oegopsida - Família Onychoteuthidae. A) *Onykia carriboea* - 2.2 mm CM; B) *Onykia carriboea* - 4.0 mm CM; C) *Onychoteuthis banksii* 1: 3.1mm CM; 2: 5.5 mm CM; 3: 8.0mm CM. (T) Tentáculos.



Fonte: Adaptado de A) Chun (1888-1889); Vecchione (2001) e Okutani & McGowan (1969).

Na Família Pyroteuthidae, as espécies *Pterygioteuthis* sp. e *Pyroteuthis margaritifera*, as quais possuem AF: III>II>I>IV (Figura 14, Tabela 1).

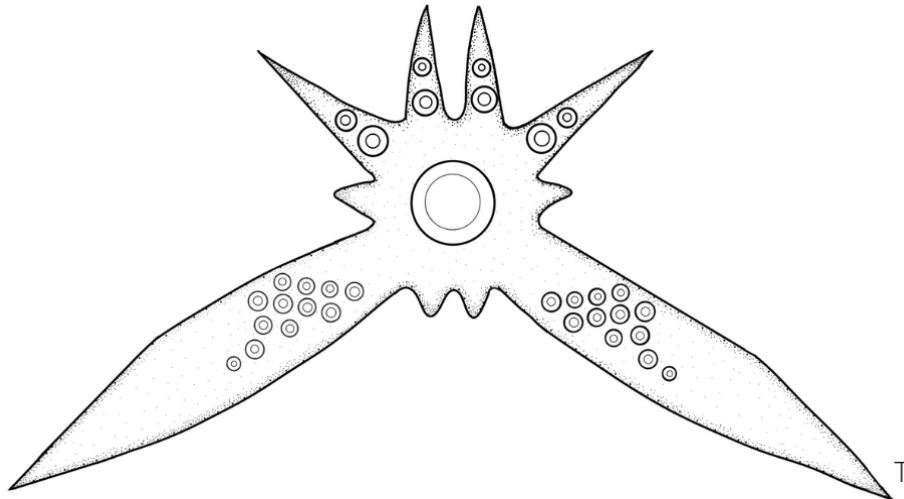
FIGURA 14 - Coroa braquial da Ordem Oegopsida - Família Pyroteuthidae. A) *Pterygioteuthis* sp.; B) *Pyroteuthis margaritifera*. (T) Tentáculos.



Fonte: Adaptado de Vecchione (2001)

A última família analisada foi a Família Thysanoteuthidae, com a espécie *Thysanoteuthis rhombus*, a qual possui AF: I=II>III=IV, sendo os tentáculos os maiores membros de sua coroa braquial. Nesta espécie analisada, os braços I-II apresentam o mesmo tamanho, enquanto os braços III-IV possuem apenas pequenas protuberâncias (Figura 15, Tabela 1).

FIGURA 15 - Coroa braquial da Ordem Oegopsida - Família Thysanoteuthidae - *Thysanoteuthis rhombus*. (T) Tentáculos.

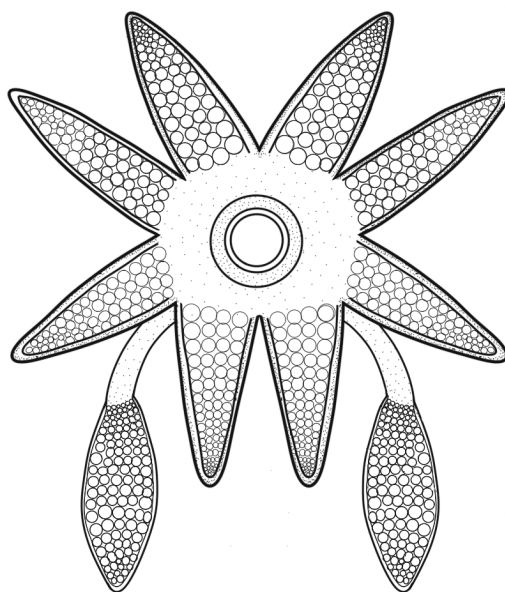


Fonte: Adaptado de Wakabayashi et al. (2005)

3.6 Superordem Decapodiformes - Ordem Sepiida - Superfamília Sepioloidea

A Superfamília Sepioloidea é conhecida por ser a família das sépias, as quais são pertencentes aos Decapodiformes devido a presença dos quatro pares de braços e um par de tentáculos. A superfamília é dividida em duas subfamílias, sendo elas: a Subfamília Heteroteuthinae e a Subfamília Rossiinae. Cinco espécies foram analisadas com a mesma AF: III>II>IV>I, a qual foi observada em todas as espécies (Figura 16, Tabela 1).

FIGURA 16 - Coroa braquial da Superfamília Sepioloidea.



Fonte: Adaptado de Naef (1928)

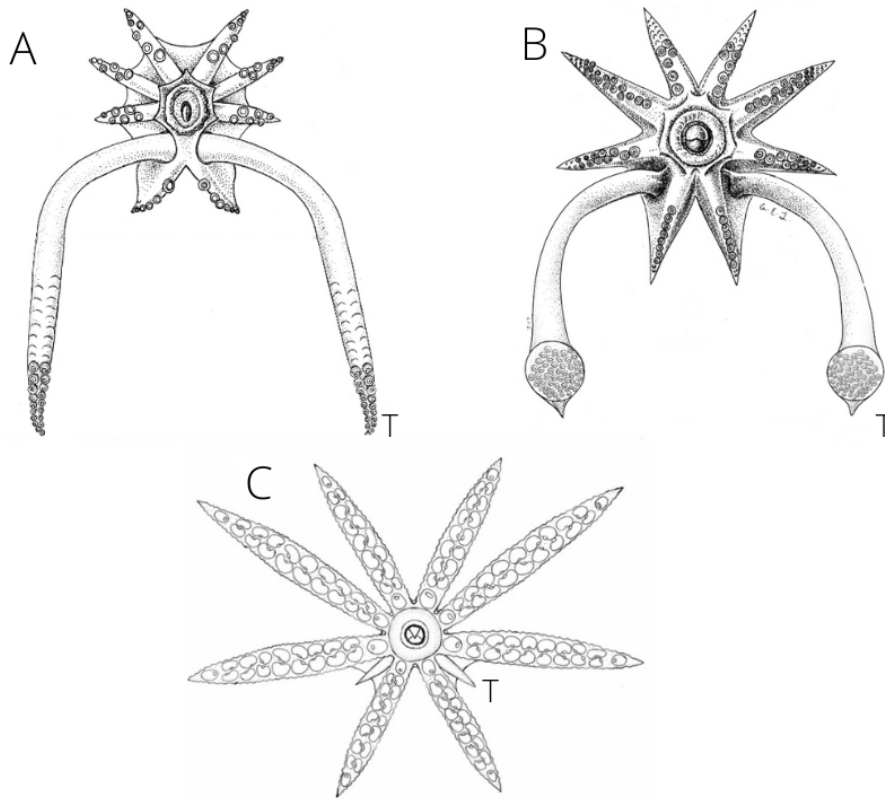
3.7 Ordem Spirulida - Família Spirulidae

Composta por uma única espécie, *Spirula spirula*, é caracterizada pela presença de uma concha calcária interna dividida em câmaras cheias de gás. Há apenas um registro dos estágios iniciais do ciclo de vida descrito por Chun (1898-1899) com uma paralarva de 6.0mm de comprimento total. Neste tamanho, a coroa braquial tem AF: I=II>III>IV, onde AIV é apenas uma pequena protuberância.

3.8 Ordem Indefinida

Dentre as espécies analisadas, não possuem uma ordem taxonômica definida, sendo pertencentes à superfamília Bathyteuthoidea, que inclui as famílias Bathyteuthidae, Chtenopterygidae e Idiosepiidae. A *Bathyteuthis abyssicola* possui AF: I>II>III>IV, enquanto a *Chtenopteryx sicula* possui AF: II>III>I>IV. Já em *Xipholeptos notoides* possui os braços bem desenvolvidos com muitas ventosas, entretanto os tentáculos não estão presentes em indivíduos recém-eclodidos e somente se desenvolvem em indivíduos em torno de 2.0-2.6mm CM, AF: II>III>I>IV (Figura 17, Tabela 1).

FIGURA 17 - Coroa braquial da Ordem Incerta. A) *Bathyteuthis abyssicola*; B) *Ctenopteryx sicula*; C) *Xipholeptos notoides*. (T) Tentáculos.



Fonte: A e B) Adaptado de Vecchione (2001); C) Moni, M. S. (não publicado)

4. DISCUSSÃO

Ao analisarmos o desenvolvimento da coroa braquial dos diversos grupos da classe Cephalopoda em suas fases pós-embrionárias, identificamos alguns padrões de crescimento da mesma. Enquanto os Octopodiformes, com exceção da família Tremoctopodidae e a espécie *Vitreledonella richardi*, possuem sua coroa braquial semelhante, *Vampyroteuthis infernalis* também possui a mesma fórmula de braços. Foi sugerido que *Vampyroteuthis* provavelmente representa a linhagem em que os Octopodiformes e Decapodiformes modernos se separaram (Boletzky, 1993), podendo assim ser explicada a semelhança entre as coroas braquiais entre os Octopodiformes.

Muitas das espécies de Octopodiformes analisadas no presente estudo apresentaram apenas diferenças na disposição das ventosas ao longo do comprimento dos braços.

Dentre os Decapodiformes, as lulas da família Loliginidae, subordem Myopsida, caracterizadas por serem lulas de zonas costeiras e com grande importância pesqueira. As lulas desta Ordem apresentaram maior homogeneidade da coroa de braços, sendo que todas as espécies analisadas apresentam a mesma fórmula da coroa braquial, ainda que com certas variabilidade entre tamanho dos braços e número de ventosas. Todavia, dentro da mesma ordem existem algumas espécies com maior tamanho de eclosão, como as espécies pertencentes ao gênero *Sepioteuthis*.

Na Ordem Oegopsida, as lulas apresentam grande pluralidade de caracteres e grande diversidade morfológica, sendo este o grupo mais diverso de toda Classe Cephalopoda, característica que se reflete em sua coroa de braços, e portanto, não apresentaram padrões de desenvolvimento muito definidos. Todavia, algumas semelhanças nas coroas de braços das lulas Oegopsida puderam ser encontradas em algumas famílias: *Chiroteuthidae* e *Mastigoteuthidae*, *Histioteuthidae* e *Octopoteuthidae*, *Onychoteuthidae* e *Thysanoteuthidae*.

Nas famílias *Chiroteuthidae* e *Mastigoteuthidae*, o braço III não encontra-se desenvolvido na coroa braquial das fases pós-embrionárias, sendo este um padrão observado nas espécies que foram analisadas. Segundo Roper & Vecchione (1997) é sugerido que a família *Mastigoteuthidae* evoluiu a partir de um ancestral semelhante ao *Chiroteuthis*. Tal sugestão é feita devido as nadadeiras dos *Chiroteuthis*, as quais são menores que as presentes nos *Mastigoteuthis*, juntamente a tecidos vacuolados na cabeça e braços grandes, os quais flutuam em uma orientação oblíqua da cabeça para cima com os tentáculos para baixo. A família *Mastigoteuthidae* desenvolveu nadadeiras grandes e habilidosas para reverter a postura passiva de *Chiroteuthis* em relação à flutuabilidade. Tal característica permite que utilizem os braços ventrais embainhados para melhor controle dos tentáculos, que possuem grande quantidade de ventosas.

As famílias *Histioteuthidae* e *Octopoteuthidae*, possuem o mesmo AF: II>I>III>IV. De acordo com Herring *et al.* (1992), em algumas espécies do gênero *Histioteuthis* existem estágios intermediários de desenvolvimento entre pequenos fotóforos epidérmicos e os fotóforos terminais únicos e aumentados nos braços I-III

em *H. bonellii* e *H. mucrohistu*, ambos similares aos fotóforos presentes nos Octopoteuthidae, podendo haver certa sequência evolutiva entre as famílias.

Já a família Ommastrephidae, a qual possui grande importância econômica e pesqueira, ao longo de sua fase planctônica as paralarvas sofrem várias alterações morfológicas, principalmente quanto à morfologia da coroa do braço e da região bucal. No decorrer do seu desenvolvimento, no braço III surgem hastes e iniciam seu desenvolvimento, os braços se alongam e adquirem mais ventosas, a probóscide começa a se dividir, formando os dois tentáculos. (FRANCO-SANTOS & VIDAL 2020).

Outra similaridade encontrada entre famílias da Ordem Oegopsida foi entre as coroas braquiais Onychoteuthidae e Thysanoteuthidae, onde as mesmas apresentam um desenvolvimento similar dos braços I-II. Nestas duas famílias os tentáculos são os maiores componentes da coroa de braços, sendo que os braços III-IV são apenas pequenas protuberâncias.

Por outro lado, todas as espécies da Ordem Sepiida apresentaram a mesma fórmula braquial nas fases pós-embriônicas (AF: III>II>IV>I), indicando um padrão mantido ao longo do desenvolvimento na coroa braquial da ordem. Outra característica observada é a grande quantidade de ventosas presentes nos braços e tentáculos das *Sepia*. Segundo Kimbara *et al.* (2020) é sugerido que a *Sepia*, exista um padrão na formação de ventosas onde as ventosas são formadas a partir da ponta mais distal do braço durante o alongamento do braço seja compartilhado entre as espécies.

Comparando as demais coroas de braços, podemos observar semelhanças em grupos distintos. Ao analisar o desenvolvimento da coroa braquial de duas espécies, *Xiphoteuthis notoides* e *Spirula spirula*, podemos observar que ambas as espécies, mesmo pertencentes à Ordens diferentes, possuem o desenvolvimento completo dos braços, porém um retardo no crescimento dos tentáculos, sendo estes aparentes apenas em estágios mais avançados do ciclo de vida destes cefalópodes. Segundo Lindgren (2022) em estudos recentes sobre genômica mitocondrial para Spirulida foi possível identificar um grande e conservado bloco de genes compartilhados entre *S. spirula*, *Bathyteuthis abyssicola* e mitogenomas de lulas Oegopsidas e classificou Spirulida como o grupo irmão de Bathyteuthida + Oegopsida em análises de dados de nucleotídeos e aminoácidos codificadores de proteínas (STRUGNELL *et al.*, 2017)

A complexidade dos cefalópodes, principalmente voltado ao plano corporal, pode ser também discutida através de estudos da expressão de Hox genes (YANG *et*

al., 2020). Os genes Hox representam um grupo de genes responsável por controlar funções críticas como o desenvolvimento do plano corporal ao longo do eixo anteroposterior. Segundo Lee *et al.* (2003), nos cefalópodes, estes genes são majoritariamente encontrados em sua coroa braquial, a qual fornece informações importantes sobre mecanismos moleculares voltados à mudanças morfológicas, fornecendo assim inovações do ponto de vista morfológico, como a identificação de caracteres homólogos entre os grupos de cefalópodes, representado pelos braços, os quais foram cruciais para o desenvolvimento e sucesso da Classe Cephalopoda.

CONCLUSÕES

- Há padrões consistentes no desenvolvimento da coroa braquial em vários níveis taxonômicos na Classe Cephalopoda, desde Ordens até ao nível de família.
- Há uma grande homogeneidade na coroa braquial entre os juvenis recém eclodidos da Ordem Sepiida. Todas as espécies analisadas apresentam o mesmo padrão de desenvolvimento da coroa braquial e a mesma fórmula braquial, sendo o braço III o maior e o braço I menor. Ainda, os tentáculos estão totalmente desenvolvidos, juntamente com o “*club*” tentacular e o “*stalk*” formados;
- As paralarvas da Ordem Myopsida possuem um padrão homogêneo no desenvolvimento da coroa braquial em indivíduos recém eclodidos, sendo AF: III>IV>II>I, com retardo no desenvolvimento dos braços I e II;
- Devido a complexidade e heterogeneidade das espécies pertencentes à Ordem Oegopsida, não foram possíveis identificar padrões consistentes no desenvolvimento da coroa de braços, todavia foi possível observar que, os membros recém eclodidos desta Ordem, apresentam um retardo no desenvolvimento dos braços III-IV na maioria das espécies observadas.

REFERÊNCIAS

- BOLETZKY, S. V. Biology of early life stages in cephalopod molluscs. **Advances in Marine Biology**, v. 44, p. 144-204, 2003.
- BOLETZKY, S. V. From head to foot-and back again: brachial crown development in the Coleoidea (Mollusca, Cephalopoda). **Acta Universitatis Carolinae-Geologica**, v. 49, p. 33-42, 2006.
- BOLETZKY, S. V. The arm crown in cephalopod development and evolution: a discussion of morphological and behavioral homologies. **American Malacological Bulletin**, v. 10, n. 1, p. 61-69, 1993.
- BOLETZKY, S. V.; BOLETZKY, M. V. Observations on the embryonic and early post-embryonic development of *Rossia macrosoma* (Mollusca, Cephalopoda). **Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen**, v. 25, n. 1, p. 135-161, 1973.
- BOYLE, P.; RODHOUSE, P. G. K. **Cephalopods: Ecology and Fisheries**. Wiley-Blackwell, 2005.
- CARRASCO, S. A. et al. New records of early life-stages of cephalopods in the Chiloé Interior Sea. **Latin American Journal of Aquatic Research**, v. 40, n. 1, p. 229-235, 2012.
- CARRASCO, S. A. The early life history of two sympatric New Zealand octopuses: eggs and paralarvae of *Octopus huttoni* and *Pinnoctopus cordiformis*. **New Zealand Journal of Zoology**, v. 41, n. 1, p. 32-45, 2014.
- CHUN, C. **The Cephalopoda - Part II - Atlas**. Israel Program for Scientific Translations, 1975
- FERNÁNDEZ ÁLVAREZ, F. Á. **An onto-phylogenetic journey through the life history of flying squids (Cephalopoda: Ommastrephidae)**. 2018.
- FERNÁNDEZ-ÁLVAREZ, F. Á. et al. A phylogenomic look into the systematics of oceanic squids (order Oegopsida). **Zoological Journal of the Linnean Society**, 2021.
- FERNÁNDEZ-ÁLVAREZ, F. et al. Morphological description of egg masses and hatchlings of *Lolliguncula diomedeeae* (Cephalopoda: Loliginidae). **Journal of Molluscan Studies**, v. 83, n. 2, p. 194-199, 2017.
- FRANCO-SANTOS, R. M.; VIDAL, E. A. G. Beak development of early squid paralarvae (Cephalopoda: Teuthoidea) may reflect an adaptation to a specialized feeding mode. **Hydrobiologia**, v. 725, n. 1, p. 85-103, 2014.
- FRANCO-SANTOS, R. M.; VIDAL, E. A. G. Tied hands: synchronism between beak development and feeding-related morphological changes in ommastrephid squid paralarvae. **Hydrobiologia**, v. 847, n. 8, p. 1943-1960, 2020.

- FUCHS, D.; HOFFMANN, R.; KLUG, C. Evolutionary development of the cephalopod arm armature: a review. **Swiss Journal of Palaeontology**, v. 140, n. 1, p. 1-18, 2021.
- GREARSON, A. G. et al. The Lesser Pacific Striped Octopus, *Octopus chierchiaie*: An Emerging Laboratory Model. **Frontiers in Marine Science**, 2021.
- HANASSY, S. et al. Stereotypical reaching movements of the octopus involve both bend propagation and arm elongation. **Bioinspiration & Biomimetics**, v. 10, n. 3, p. 035001, 2015.
- HANLON, R.; FORSYTHE, J.; VON BOLETZKY, S. Field and laboratory behavior of "Macrotritopus larvae" reared to *Octopus defilippi* Verany, 1851 (Mollusca: Cephalopoda). **Vie Et Milieu/Life & Environment**, p. 237-242, 1985.
- HERRING, P. J.; DILLY, P. N.; COPE, Celia. Different types of photophore in the oceanic squids *Octopoteuthis* and *Taningia* (Cephalopoda: Octopoteuthidae). **Journal of Zoology**, v. 227, n. 3, p. 479-491, 1992.
- JEREB, P.; ROPER, C. F. E. **Cephalopods of the world-an annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date. Vol 2. Myopsid and Oegopsid squids**. FAO, 2010.
- KIER, W. M. Squid cross-striated muscle: the evolution of a specialized muscle fiber type. **Bulletin of Marine Science**, v. 49, n. 1-2, p. 389-403, 1991.
- KIER, W. M. The musculature of coleoid cephalopod arms and tentacles. **Frontiers in Cell and Developmental Biology**, v. 4, p. 10, 2016.
- KIER, W. M. The musculature of squid arms and tentacles: ultrastructural evidence for functional differences. **Journal of Morphology**, v. 185, n. 2, p. 223-239, 1985.
- KIMBARA, R. et al. Pattern of sucker development in cuttlefishes. **Frontiers in Zoology**, v. 17, n. 1, p. 1-13, 2020.
- LEE, P. N. et al. Cephalopod Hox genes and the origin of morphological novelties. **Nature**, v. 424, n. 6952, p. 1061-1065, 2003.
- LINDGREN, A. R. et al. Finding a home for the ram's horn squid: phylogenomic analyses support *Spirula spirula* (Cephalopoda: Decapodiformes) as a close relative of Oegopsida. **Organisms Diversity & Evolution**, p. 1-11, 2022.
- MANGOLD, K.; VON BOLETZKY, S.; FRÖSCH, D. Reproductive biology and embryonic development of *Eledone cirrhosa* (Cephalopoda: Octopoda). **Marine Biology**, v. 8, n. 2, p. 109-117, 1971.
- NAEF, A. **Cephalopoda Embryology** - Part I Vol. II. Fauna and Flora of the Bay of Naples monograph. 35-2 [Tradução em Inglês disponível nas bibliotecas da Instituição Smithsonian, Washington D. C., 20560, EUA], 1928.
- NESIS, K.N. **Cephalopods of the world**. Moscou, T.F.H. Publications.1982.

- NÖDL, M. T.; KERLB, A.; WALZL, M. G.; MÜLLER, G. B.; GERT de COUET, H. The cephalopod arm crown: appendage formation and differentiation in the Hawaiian bobtail squid *Euprymna scolopes*. **Frontiers in Zoology**, v. 13, n. 1, p. 1-16, 2016.
- OKUTANI, T.; MCGOWAN, J. A. Systematics, distribution, and abundance of the epiplanktonic squid (Cephalopoda, Decapoda) larvae of the California Current, April, 1954-March, 1957. 1969.
- ORTIZ, N.; RÉ, M. E. The eggs and hatchlings of the octopus *Robsonella fontaniana* (Cephalopoda: Octopodidae). **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 91, n. 3, p. 705-713, 2011.
- PONDER, W. F.; LINDBERG, D. R.; PONDER, J. M. **Biology and Evolution of the Mollusca**, Volume 2. CRC Press, 2020.
- RODHOUSE, P. G.; NIGMATULLIN, C. M. Role as consumers. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 351, n. 1343, p. 1003-1022, 1996.
- ROPER, C.; VECCHIONE, M. In situ observations test hypotheses of functional morphology in *Mastigoteuthis* (Cephalopoda, Oegopsida). **Vie et Milieu/Life & Environment**, p. 87-93, 1997.
- SHIGENO, S., SASAKI, T., MORITAKI, T., KASUGAI, T., VECCHIONE, M., AGATA, K. Evolution of the cephalopod head complex by assembly of multiple molluscan body parts: evidence from *Nautilus* embryonic development. **Journal of Morphology**, v. 269, n. 1, p. 1-17, 2008.
- SILVA-DÁVILA, R. et al. First record and description of *Planctoteuthis* (Cephalopoda: Chiroteuthidae) paralarvae in the Gulf of California, Mexico. **Latin American Journal of Aquatic Research**, v. 46, n. 2, p. 280-288, 2018.
- STRUGNELL, J M. et al. Whole mitochondrial genome of the Ram's Horn Squid shines light on the phylogenetic position of the monotypic order Spirulida (Haeckel, 1896). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 109, p. 296-301, 2017.
- TRESSLER, J., MADDOX, F., GOODWIN, E., ZHANG, Z., TUBLITZ, N. Arm regeneration in two species of cuttlefish *Sepia officinalis* and *Sepia pharaonis*. **Invertebrate Neuroscience**, v. 14, n. 1, p. 37-49, 2014
- VECCHIONE, M. **Distribution, relative abundance, and developmental morphology of paralarval cephalopods in the Western North Atlantic Ocean**. US Government Printing Office, 2001.
- VIDAL, E. A. G; SALVADOR, B. The Tentacular strike behavior in squid: functional interdependency of morphology and predatory behaviors during ontogeny. **Frontiers in Physiology**, v. 10, p. 1558, 2019.
- WAKABAYASHI, T. et al. Descriptions of *Eucleoteuthis luminosa* (Sasaki, 1915) and *Ornithoteuthis volatilis* (Sasaki, 1915) paralarvae in the northwestern Pacific. **Venus (Journal of the Malacological Society of Japan)**, v. 60, n. 4, p. 237-260, 2002.

- WAKABAYASHI, T.; TSUCHIYA, K.; SEGAWA, S. Morphological changes with growth in the paralarvae of the diamondback squid *Thysanoteuthis rhombus* Troschel, 1857. **Phuket Marine Biological Center Research Bulletin**, v. 66, p. 167-174, 2005.
- YANG, Z. et al. The evo-devo of molluscs: insights from a genomic perspective. **Evolution & Development**, v. 22, n. 6, p. 409-424, 2020.
- YLITALO, H. A.; WATLING, L.; TOONEN, R. J. First description of hatchlings and eggs of *Octopus oliveri* (Berry, 1914)(Cephalopoda: Octopodidae). **Molluscan Research**, v. 34, n. 2, p. 79-83, 2014.
- YOUNG, R. E.; HARMAN, R. F.; HOCHBERG, F. G. Octopodid paralarvae from Hawaiian waters. **The Veliger**, v. 32, n. 2, p. 152-165, 1989.
- YOUNG, R. E.; VECCHIONE, M. Morphological observations on a hatching and a paralarva of the vampire squid, *Vampyroteuthis infernalis* (Chun) (Mollusca: Cephalopoda). **Proceedings of the biological society of Washington**, v. 112, n. 4, p. 661-666, 1999.
- YOUNG, R.; HARMAN, R.; MANGOLD, K. The eggs and larvae of *Brachioteuthis* sp. (Cephalopoda: Teuthoidea) from Hawaiian waters. **Vie et Milieu/Life & Environment**, p. 203-209, 1985.
- ZIEGLER, A.; MILLER, A.; NAGELMANN, N. Novel insights into early life stages of finned octopods (Octopoda: Cirrata). **Swiss Journal of Palaeontology**, v. 140, n. 1, p. 1-20, 2021.
- ZULLO, L. et al. Molecular determinants of cephalopod muscles and their implication in muscle regeneration. **Frontiers in cell and developmental biology**, v. 5, p. 53, 2017.