

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

GABRIELLE ARAUJO RÊGO REGMONT

PADRÕES DE DESENVOLVIMENTO PÓS-EMBRIONÁRIO DA COROA DE BRAÇOS E
BICOS EM CEFALÓPODES

PONTAL DO PARANÁ

2024

GABRIELLE ARAUJO RÊGO REGMONT

PADRÕES DE DESENVOLVIMENTO PÓS-EMBRIONÁRIO DA COROA DE BRAÇOS E
BICOS EM CEFALÓPODES

Dissertação de Mestrado apresentada como requisito parcial à
obtenção do grau de Mestre em Sistemas Costeiros e Oceânicos,
no Curso de Pós-Graduação em Sistemas Costeiros e Oceânicos,
Campus Pontal do Paraná - Centro de Estudos do Mar,
Universidade Federal do Paraná.

Orientadora: Profa. Dra. Erica Alves Gonzalez Vidal

Linha de pesquisa: Biologia e ecologia de sistemas costeiros e
oceânicos

PONTAL DO PARANÁ

2024

DADOS INTERNACIONAIS DE CATALOGAÇÃO NA PUBLICAÇÃO (CIP)
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
SISTEMA DE BIBLIOTECAS – BIBLIOTECA DO CENTRO DE ESTUDOS DO MAR

Regmont, Gabrielle Araújo Rêgo

Padrões de desenvolvimento pós-embrionário da coroa de braços e bicos em cefalópodes. / Gabrielle Araújo Rêgo Regmont. – Pontal do Paraná, 2024.

1 recurso on-line : PDF.

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Paraná, Campus Pontal do Paraná, Centro de Estudos do Mar, Programa de Pós-Graduação em Sistemas Costeiros e Oceânicos.

Orientadora: Professora Doutora Erica Alves Gonzalez Vidal.

1. Coroa de braços. 2. Massa bucal. 3. Desenvolvimento morfológico. I. Título. II. Vidal, Erica Alves Gonzalez. III. Universidade Federal do Paraná.

TERMO DE APROVAÇÃO

Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação SISTEMAS COSTEIROS E OCEÂNICOS da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da dissertação de Mestrado de **GABRIELLE ARAUJO RÊGO REGMONT** intitulada: **Padrões de desenvolvimento pós-embrionário da coroa de braços e bicos em cefalópodes**, sob orientação da Profa. Dra. ERICA ALVES GONZALEZ VIDAL, que após terem inquirido a aluna e realizada a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua APROVAÇÃO no rito de defesa.

A outorga do título de mestra está sujeita à homologação pelo colegiado, ao atendimento de todas as indicações e correções solicitadas pela banca e ao pleno atendimento das demandas regimentais do Programa de Pós-Graduação.

Pontal do Paraná, 06 de Dezembro de 2024.

Assinatura Eletrônica

05/02/2025 11:57:05.0

ERICA ALVES GONZALEZ VIDAL

Presidente da Banca Examinadora

Assinatura Eletrônica

30/01/2025 19:08:33.0

RICHARD SCHWARZ

Avaliador Externo (UNIVERSIDADE DO VALE DO ITAJAÍ)

Assinatura Eletrônica

05/02/2025 10:19:05.0

JOSÉ EDUARDO AMOROSO RODRIGUEZ MARIAN

Avaliador Externo (UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ)

AGRADECIMENTOS

Agradeço à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de mestrado concedida, e a PGSISCO pela oportunidade de aprendizado.

Agradeço imensuravelmente aos meus pais, Flávia e Carlos, e meu avô Nilson por tudo. Nada disso seria possível sem vocês. Obrigada por serem minha base, meu grande exemplo, e por fazerem o possível e o impossível para impulsionar meus sonhos e acreditarem em mim, mais do que a mim mesma. Nem mesmo todas as gotas do oceano e cada grão de areia seriam o suficiente pra expressar meu amor por vocês.

Aos meus amigos, em especial à Fafa, Bryan, Jams, Vic e Gi, pela linda família formada aqui e a caminhada que fizemos e continuamos fazendo juntos. Seja no Nordeste, no meio do Atlântico ou até mesmo na Antártica, é um prazer compartilhar a vida e crescer com vocês.

À Everton, por todo amor, apoio, carinho, paciência e compreensão ao longo dessa caminhada. Você não tem oito braços (e/ou mais dois apêndices) nem três corações, mas o espaço que você ocupa no meu único coração é tão grande quanto meu amor por cefalópodes.

A Gre, minha companheira de todos os dias de cafês, aprendizados e risadas. Sou muito grata pelos polvos terem nos unido, os dias de laboratório foram sempre mais leves na sua presença. Agradeço imensamente pela nossa amizade.

Aos meus colegas do LACCEF pela companhia e por todos os anos de aprendizado. Pessoalmente considero o lab como minha segunda casa, fico feliz por compartilhar esse espaço que tenho tanto amor e zelo com vocês. Também preciso agradecer ao LabZoo, não só por todos os cafês que roubei, mas por tudo que aprendi e as amizades que formei por lá. E obviamente, a Fernanda, por toda ajuda e companheirismo.

Ao Prof. Dr. Leonardo Sandrini, por todo auxílio nas análises estatísticas e pela parceria na elaboração desta dissertação.

E principalmente, à minha orientadora, Dra. Érica Vidal. Aqui deixo registrada minha profunda gratidão e admiração, não só como profissional, mas também como indivíduo. São tantos anos de companheirismo que a considero parte da minha família. Obrigada por compreender o amor e fascínio pelas criaturinhas molengas, esquisitas e fenomenais, além da oportunidade de imergir nesse mundo tão lindo. Este trabalho e tudo que aprendi até o momento foi em função dos seus ensinamentos, dedicação, paciência e carinho.

Ao Bilbo e a Sam, por me ensinarem sobre amor e paciência, um pouquinho a mais todos os dias.

RESUMO

Os cefalópodes apresentam estruturas morfológicas únicas e complexas, as quais variam ao longo do desenvolvimento ontogenético e entre os diferentes grupos. Ao eclodir, os cefalópodes possuem dois modos de desenvolvimento, como paralarvas planctônicas ou como juvenis bentônicos. Um aspecto morfológico crucial é a coroa de braços, que, além da função de capturar presas, possui diversas funções integradas, como locomoção e reprodução, sendo considerada o sucesso evolutivo dos Cephalopoda. Outro componente igualmente importante é a massa bucal, composta por bicos quitinosos (divididos em superior e inferior) e uma rádula, estruturas que facilitam a captura e dilaceração de presas. A morfologia e o desenvolvimento dos bicos, principalmente em paralarvas e juvenis, refletem adaptações específicas do tipo de presa e forma de alimentação de acordo com o grupo e o ambiente. Neste estudo, com foco na subclasse Coleoidea, composta pelos polvos, lulas e sépias, tem como objetivo principal examinar o desenvolvimento morfológico da coroa braquial e dos bicos dos cefalópodes nas fases iniciais do ciclo de vida, em ambos os modos de desenvolvimento (paralarvas e juvenis) e encontrar possíveis padrões de desenvolvimento. Foi possível identificar padrões de desenvolvimento da coroa de braços nos Octopodiformes e entre os Decapodiformes, com similaridades entre as ordens Myopsida, Sepiida e Sepiolida, enquanto a ordem Oegopsida apresentou uma grande diversidade morfológica entre as espécies analisadas. Todavia os tentáculos dos Decapodiformes apresentaram um claro padrão de desenvolvimento, nas paralarvas as ventosas estão distribuídas em toda extensão dos tentáculos, enquanto em indivíduos com coroas de braços mais desenvolvidos as ventosas concentram-se em sua extremidade, denominado *club* tentacular. Em relação à massa bucal, o estudo identificou padrões nos bicos superiores das paralarvas de Octopodidae e nos bicos inferiores das ordens Myopsida, Oegopsida, Sepiida, Sepiolida e na família Octopodidae em indivíduos com menos de 5 mm de comprimento de manto (ML). A pigmentação dos bicos mostrou-se associada ao desenvolvimento das estruturas primordiais, como capuz, rostro e crista, enquanto as rádulas apresentaram especificidade entre espécies. Foi possível correlacionar que o modo de eclosão afeta diretamente o desenvolvimento do complexo coroa de braços-bico, visto que coroas de braços rudimentares apresentam bicos subdesenvolvidos, enquanto coroas bem desenvolvidas apresentam bicos com suas estruturas primordiais bem desenvolvidas. Essas descobertas refletem adaptações dos modos de desenvolvimento dos cefalópodes aos diferentes nichos ecológicos, contribuindo para o entendimento da morfologia desses organismos ao longo da sua história evolutiva.

Palavras-chave: coroa de braços; massa bucal; desenvolvimento morfológico.

ABSTRACT

Cephalopods exhibit unique and complex morphological structures, which vary throughout ontogenetic development and among different groups. Upon hatching, cephalopods display two types of development: as planktonic paralarvae or benthic juveniles. A crucial morphological aspect is the arm crown, which, beyond its role in prey capture, has other integrated functions such as locomotion and reproduction, making it a key factor in the evolutionary success of Cephalopoda. Another equally important component is the buccal mass, consisting of chitinous beaks (divided into upper and lower) and a radula, structures that facilitate prey capture and processing. The morphology and development of the beaks, particularly in paralarvae and juveniles, reflect specific adaptations to prey type and feeding strategies depending on the group and habitat. This study, focusing on the subclass Coleoidea, which includes octopuses, squids, and cuttlefish, aims to examine the morphological development of the arm crown and beaks in the early life stages of cephalopods across both developmental modes (paralarvae and juveniles) to identify possible developmental patterns. Developmental patterns of the arm crown were identified in Octopodiformes and among Decapodiformes, with similarities found between the orders Myopsida, Sepiida, and Sepiolida. Otherwise the order Oegopsida exhibited significant morphological diversity among the analyzed species. However, the tentacles of Decapodiformes showed a clear developmental pattern: in paralarvae, suckers are distributed along the entire length of the tentacles, while in individuals with more developed arm crowns, the suckers concentrate at the tentacle tips, forming a structure known as the tentacular club. Regarding the buccal mass, the study identified patterns in the upper beaks of Octopodidae paralarvae and the lower beaks of the orders Myopsida, Oegopsida, Sepiida, Sepiolida, and the family Octopodidae in individuals with a mantle length (ML) of less than 5 mm. Beak pigmentation was associated with the development of primordial structures such as the hood, rostrum, and crest, while radulae exhibited species-specific traits. It was observed that the hatching mode directly influences the development of the arm crown-beak complex: rudimentary arm crowns are associated with underdeveloped beaks, whereas well-developed arm crowns are linked to beaks with well-developed primordial structures. These findings reflect adaptations of cephalopod developmental modes to different ecological niches, contributing to the understanding of their morphology throughout evolutionary history.

Key words: Arm-crown, buccal mass, morphologic development.

LISTA DE FIGURAS

Capítulo I

Figura 1: Representação da coroa braquial dos cefalópodes. (A) Octopodiformes e (B) Decapodiformes. (I-IV) Braços; (T) Tentáculos. Fonte: Adaptado de Ponder *et al.* (2020).

Figura 2: *Vampyroteuthis infernalis* - 8.0 mm ML. Coroa braquial de paralarva (Adaptado de Young & Vecchione, 1999). (C) Cirrus. (F) Filamento.

Figura 3: *Grimpoteuthis* sp. - 12.0 mm ML. Coroa braquial de juvenil (Adaptado de Ziegler *et al.*, 2021). Escala = 1 mm.

Figura 4: Coroas braquiais da Superfamília Argonautoidea. A) *Argonauta nodosus* - 1.3 mm ML (Adaptado de Vidal *et al.*, 2014); B) *Argonauta argo* fêmea com 1.9 mm ML - Vecchione *et al.*, 2001) e C) *Argonauta argo* (macho com 1.5 mm ML – Adaptado de Vecchione *et al.*, 2001); D) *Tremoctopus* sp. - 1.6 mm ML (Adaptado de Naef, 1928); E) *Tremoctopus violaceus* - 2.3 mm ML (Adaptado de Vecchione *et al.*, 2001); D) *Haliphron atlanticus* - 5.2 mm ML (Redesenhado de Hochberg *et al.*, 1992). Escala = 1 mm.

Figura 5: Família Octopodidae - coroa braquial de paralarvas. A) *Octopus vulgaris* - 1.3 mm ML (Adaptado de Santana-Cisneros *et al.*, 2021) B) *Octopus americanus* - 1.1 mm ML (original). C) *Amphioctopus aegina* - 2.0 mm ML (Adaptado de Prasopsook *et al.*, 2022) D) *Robsonella huttoni* - 1.4 mm ML (Carrasco *et al.*, 2013). E) *Pinnoctopus cordiformis* - 3.12 mm ML (Carrasco *et al.*, 2013). F) *Macrotritopus defilippi* - 2.1 mm ML (Redesenhado de Salman, 2012). Escala = 1 mm.

Figura 6: Coroa braquial Octopodidae - coroas braquiais de juvenis bentônicos. A) *Octopus chierchiae* - 3.5 mm ML (Desenhado de Grearson *et al.*, 2021); B) *Octopus maya* - 6 mm ML (original); C) *Paroctopus cthulu* - 3.5 mm ML (original). Escala = 1 mm.

Figura 7: Família Amphitretidae. *Vitroledonella richardi* - 2.2 mm ML (Redesenhado de Nesis, 1982). Escala = 1 mm.

Figura 8: *Enteroctopus megalocyathus* - 10 mm ML. Coroa braquial (Adaptado de Carrasco *et al.*, 2012). Escala = 1 mm.

Figura 9: Coroas braquiais da Família Loliginidae. A) *Loligo vulgaris* - 1.6 mm ML (Redesenhado de Naef, 1928); B) *Doryteuthis opalescens* - 1.9 mm ML (Adaptado de Vidal & Salvador, 2019); C) *Lolliguncula diomedae* - 1.28 mm ML (Adaptado de Fernández-Álvarez *et al.*, 2017); (D) *Sepioteuthis lessoniana* - 5 mm ML (Baseado em Kimbara *et al.*, 2021). Escala = 1 mm.

Figura 10: *Brachioteuthis* sp. - Coroas braquiais. A) 2.0 mm ML (Adaptado de Young & Harman, 1985); B) 4.0 mm ML (original); C) 10.0 mm ML. (Adaptado de Sweeney & Roper et al., 1992). Escala = 1 mm.

Figura 11: *Architeuthis dux*. Coroas braquiais. A) 6.7 mm ML; B) 8.8 mm ML. Adaptados de O'Shea et al. (2022). Escala = 1 mm.

Figura 12: *Neoteuthis thielei* - 11 mm ML. Coroa braquial. Adaptado de Thiele (1920). Escala = 1 mm.

Figura 13: *Thysanoteuthis rhombus* - Coroas braquiais. A) 1.4 mm ML; B) 4.2 mm ML; C) 7.0 mm ML. Adaptados de Wakabayashi et al. (2005). Escala = 1 mm.

Figura 14: *Promachoteuthis* sp. - 3.8 mm ML. Coroa braquial (original). Escala = 1 mm.

Figura 15: A) *Joubiniteuthis* sp. - 10.6 mm ML (Desenhado de Roper & Clarke, 1992); B) *Magnapinna* sp. - 19 mm ML (Redesenhado de Vecchione & Young, 1998). Escala = 1 mm.

Figura 16: Família Onychoteuthidae. A) *Onykia carriboa* - 2.2 mm ML (Adaptado de Chun, 1910); B) *Onykia carriboea* - 4.0 mm ML (Vecchione et al., 2001); C) *Onychoteuthis banksii* - 1: 3.1 mm ML; 2: 5.5 mm ML; 3: 8.0 mm ML (Adaptados de Okutani & McGowan, 1969). (I-IV) Braços; (T) Tentáculos.

Figura 17: *Lycoteuthis lorigera*. Coroas braquiais. A) 5.5 mm ML (Adaptado de Voss & Stephen, 1992); B) 7.0 mm ML (Adaptado de Nesis, 1982). Escalas = 1 mm.

Figura 18: Família Ommastrephidae. A) *Illex argentinus* - 2.0 mm ML (Vidal, 1994 - original); B) *Eucleoteuthis luminosa* - 2.2 mm ML (Adaptado de Wakabayashi et al., 2002); C) *Todaropsis eblanae* - 2.16 mm ML (Adaptado de Fernández-Álvarez et al., 2017).

Figura 19: A) *Histioteuthis* sp. - 3.2 mm ML (Adaptado de Vecchione et al., 2001); B) *Taningia danae* - 4.7 mm ML (Adaptado de Chun, 1910); C) *Mastigoteuthis hjorti* - 6.0 mm ML (Adaptado de Vecchione et al., 2001).

Figura 20: Família Gonatidae - Coroas braquiais. A) *Gonatus fabricii* - 3.2 mm ML; B) 5.0 mm ML (A e B: Adaptados de Okutani & McGowan (1969); C) 6.9 mm ML (Adaptado de Vecchione et al., 2001). Escalas = 1 mm.

Figura 21: Cranchiidae - Coroas braquiais. A) *Cranchia scabra* - 5.5 mm ML (Redesenhado de Chun, 1910); B) *Egea inermis* - 10.0 mm ML (original). C) *Liocranchia reinhardtii* - 9.0 mm ML (Redesenhado de Chun, 1910). D) *Leachia lemur* - 13.8 mm ML (Adaptado de Vecchione et al., 2001) E) *Teuthowenia megalops* - 6.2 mm ML (Adaptado de Vecchione et al., 2001). Escalas = 1 mm.

Figura 22: Família Pyroteuthidae - Coroas braquiais. A) *Pterygioteuthis* sp. - 3.5 mm ML (Vecchione et al., 2001); B) *Pyroteuthis margaritifera* - 1.9 mm ML (Adaptado de Vecchione et al., 2001).

Figura 23: Família Chiroteuthidae. A) *Chiroteuthis* sp. - 5.6 mm ML (Adaptado de Vecchione et al., 2001). B) *Planctoteuthis* sp. - 4.7 mm ML (Silva-Dávila et al., 2018).

Figura 24: *Chtenopteryx sicula* - Coroas braquiais. A) 3.6 mm ML (Adaptado de Vecchione et al., 2001). B) 4.2 mm ML (original).

Figura 25: *Bathyteuthis abyssicola* - Coroa braquial de 4.3 mm ML. (Adaptado de Vecchione et al., 2001).

Figura 26: *Sepia officinalis*. Juvenil recém eclodido com 6.0 mm ML e tentáculos retráteis. A) Coroa com tentáculos retráteis em bolsas; B) Coroa de braços completa. Redesenhados de Naef (1928).

Figura 27: Coroa braquial Ordem Sepiolida. A) *Semirossia patagonica* - 5.5 mm ML (Adaptado de Carrasco et al., 2012); B) *Stoloteuthis leucoptera* - 9.8 mm ML (Adaptado de Vecchione et al., 2001); C) *Semirossia tenera* - 2.25 mm ML (Vecchione et al., 2001); D) *Euprymna scolopes* - 1.7 mm ML (original) Escala = 1 mm.

Figura 28: *Spirula spirula* - coroas braquiais. A) 1.5 mm ML (Adaptado de Brunn, 1943; Lu et al., 1992); B) 6.0 mm. A quantidade de ventosas nos braços foi estimada. (Adaptado de Chun, 1910). Escala = 1 mm.

Figura 29: Família Idiosepididae - Coroas braquiais. A) *Xipholeptos notoides* - 1.13 mm ML; B) *Xipholeptos notoides* - 2.6 mm ML; C) *Xipholeptos notoides* - 4.0 mm ML (original). D) *Idiosepius paradoxus* - 1.18 mm ML (Baseado em Natsukari, 1970). Escalas = 1 mm.

Capítulo II

Figura 1: Diagrama morfológico dos bicos de cefalópodes (A) bico superior e (B) bico inferior. RL - Comprimento do rostro; CL - Comprimento da crista; HL - Comprimento do capuz. Adaptado de Perales-Raya & Hernández-González (1998).

Figura 2: Aparato radular dos cefalópodes. A) Rádula de *Octopus vulgaris* adulto. RDL - Comprimento da rádula. B) Diagrama da dentição na rádula. RDW - Extensão dos dentes; Dentes: R - Raquidiano; L1 - Lateral 1; L2 - Lateral 2; M1 - Marginal 1; MP - Placa marginal. Modificados de: Nixon (1996); Messenger & Young (1999). Escala: 500 µm.

Figura 3: Ordem Sepiidae e Sepiolida - bicos superiores. A) *Euprymna tasmanica*; B) *Sepia officinalis*; C) *Sepioloidea lineolata*. Escala: 1mm.

Figura 4: Ordem Sepiidae e Sepiolida - bicos inferiores. A) *Euprymna tasmanica*; B) *Sepia officinalis*; C) *Sepioloidea lineolata*.

Figura 5: Ordem Sepiida e Sepiolida- Rádulas e dentição; A) *Sepia officinalis* - 7 mm ML; B) *Euprymna tasmanica* - 9.0 mm ML. Dentes: (R) Raquidiano; (L1) Lateral um; (L2) Lateral dois; (M1) Marginal.

Figura 6: Ordem Myopsida - *Sepioteuthis australis* (5.4 mm ML). A) superior e B) inferior. Escala: 1 mm.

Figura 7: Ordem Myopsida - *Sepioteuthis australis* (5.4 mm ML) A) Rádula e B) Dentição da rádula.

Figura 8: Ordem Oegopsida - bicos superiores I. A) *Abralia* sp. - 3.6 mm ML B) *Cranchiidae* sp. - 4.5 mm ML; C) *Bathothauma lyroma* - 4.5 mm ML; D) *Nototodarus gouldi* - 6.5 mm ML; E) *Liguriella podophthalma* - 8.0 mm ML; F) *Onykia carriboea*- 2.1 mm ML. Escala: 1mm.

Figura 9: Ordem Oegopsida - bicos superiores II. G) *Promachoteuthis* sp. - 3.8 mm ML; H) *Pterygioteuthis* sp. - 4.5 mm ML; I) *Brachioteuthis* sp. - 4 mm ML. Escala: 1mm.

Figura 10: Ordem Oegopsida - bicos inferiores I. A) *Abralia* sp. - 3.6 mm ML; B) *Cranchiidae* sp. - 4.5 mm ML; C) *Bathothauma lyroma* - 4.5 mm ML; D) *Nototodarus gouldi* - 6.5 mm ML; E) *Liguriella podophthalma* - 8.0 mm ML; F) *Onykia carriboea*- 2.1 mm ML. Escala: 1mm.

Figura 11: Ordem Oegopsida - bicos inferiores II. G) *Promachoteuthis* sp. - 3.8 mm ML; H) *Pterygioteuthis* sp. - 4.5 mm ML. Escala: 1mm.

Figura 12: Família Oegopsida - Rádulas e dentição; A) *Onykia carribeae* - 2.6 mm ML; B) *Nototodarus gouldi* - 6.5 mm ML; C) *Promachoteuthis* sp. - 3.8 mm ML; D) *Bathothauma lyroma*. - 4.0 mm ML; E) *Cranchiidae* sp. - 4.5 mm ML. Escala: 90µm.

Figura 13: Rádula das lulas Oegopsidas I. A) *Onykia carribeae* - 2.6 mm ML; B) *Promachoteuthis* sp. - 3.8 mm ML; C) *Nototodarus gouldi* - 6.5 mm ML. Escala: 400 µm

Figura 14: Rádula das lulas Oegopsidas II. D) *Bathothauma lyroma*. - 4.0 mm ML; E) *Cranchiidae* sp. - 4.5 mm ML; F) *Pterigioteuthis* sp. 4.0 mm ML. Escala: 400 µm.

Figura 15: Família Incerta - bicos superiores. A) *Bathyteuthis* sp. - 8.8 mm ML B) *Ctenopteryx sicula* - 5.4 mm ML. Escala: 1 mm

Figura 16: Família Incerta - bicos inferiores. A) *Bathyteuthis* sp. - 8.8 mm ML B) *Ctenopteryx sicula* - 5.4 mm ML. Escala: 1 mm.

Figura 17: Família Incerta - bicos inferiores. A) *Bathyteuthis* sp. - 8.8 mm ML B) *Ctenopteryx sicula* - 5.4 mm ML. Escala: 100 μ m.

Figura 18: Família Idiosepida - *Xipholeptos notoides* com 1.1 mm ML. A) Bico superior; B) Bico inferior. Escala: 100 μ m.

Figura 19: Rádula - *Xipholeptos notoides* com 1.1 mm ML. Escala: 100 μ m.

Figura 20: Ordem Octopodidae - bicos superiores. A) *Octopus americanus* - 1.3 mm ML; B) *Octopus vulgaris* - 1.5 mm ML; C) *Octopus maya* - 4.0 mm ML; D) *Tremoctopus violaceus* - 5.0 mm ML; E) *Argonauta* sp. - 3.1 mm ML. Escala 1mm.

Figura 21: Ordem Octopodidae - bicos inferiores. A) *Octopus americanus* - 1.3 mm ML; B) *Octopus vulgaris* - 1.5 mm ML; C) *Octopus maya* - 4.0 mm ML; D) *Tremoctopus violaceus* - 5.0 mm ML; E) *Argonauta* sp. - 3.1 mm ML. Escala 1mm.

Figura 22: Octopodiformes - rádulas. A) Rádula completa *Argonauta* sp. (3.1 mm ML); B) Dentição da rádula *Argonauta* sp. (3.1 mm ML); C) Rádula completa *Octopus maya* (4.0 mm ML); D) Dentição da rádula *Octopus maya* (4.5 mm ML).

Fig. 23: MFA dos bicos superiores de cefalópodes em suas fases pós-embrionárias.

Fig. 24: MFA dos bicos inferiores dos cefalópodes em suas fases pós-embrionárias.

LISTA DE TABELAS

Capítulo I

Tabela 1: Paralarvas e juvenis da Classe Cephalopoda analisados. (ME) Modo de Eclosão; (ML) Mantle Length; (AF) Arm formula; (BD) Braço Subdesenvolvido; (T) Tentáculo.

Capítulo II

Tabela 1: Lista de espécies com bicos analisados pertencentes aos grandes grupos da subclasse Coleoidea.

Tabela 2: Parâmetros e características dos bicos dos Cephalopoda. (S) Superior; (I) Inferior; (Col.) Coloração; (P) Presente; (A) Ausente; (T) Transparente.

Tabela 3: Medições das rádulas de cefalópodes recém eclodidos.

LISTA DE ABREVIACÕES

COL.	Coloração
ME	Modo de Eclosão
P	Paralarva
J	Juvenil
ML	<i>Mantle Length</i> - Comprimento de Manto
AF	<i>Arm formula</i> - Fórmula braquial
AI	<i>Arm I</i> - Braço I
AII	<i>Arm II</i> - Braço II
AIII	<i>Arm III</i> - Braço III
AIV	<i>Arm IV</i> - Braço IV
BS	Braço subdesenvolvido
T	Tentáculo.
S	Bico Superior
I	Bico Inferior
RL	Comprimento do rostro
CL	Comprimento da crista
HL	Comprimento do capuz
RDL	Comprimento da rádula
RDW	Largura da rádula
R	Raquidiano (dente)
L1	Lateral 1(dente)
L2	Lateral 2 (dente)
M1	Marginal 1 (dente)
MP	Placa marginal (dente)

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	15
1.1. REFERÊNCIAS.....	19
2. OBJETIVOS.....	21
2.1. Objetivo geral	
2.2. Objetivos específicos	
2.3. Hipóteses	
3. HIGHLIGHTS.....	22
4. MANUSCRITO - CAPÍTULO I.....	23
4.1. INTRODUÇÃO.....	24
4.2. MATERIAL E MÉTODOS.....	27
4.3. RESULTADOS.....	31
4.3.1. Ordem Octopodiformes - Ordem Vampyromorpha.....	31
4.3.2. Superordem Octopodiformes - Subordem Cirrata.....	32
4.3.3. Superordem Octopodiformes - Subordem Incirrata.....	32
4.3.4. Superordem Decapodiformes - Ordem Myopsida.....	37
4.3.5. Superordem Decapodiformes - Ordem Oegopsida.....	39
4.3.5.1. Ordem Oegopsida - Família Brachioteuthidae.....	39
4.3.5.2. Ordem Oegopsida - Família Architeuthidae.....	40
4.3.5.3. Ordem Oegopsida - Família Neoteuthidae.....	41
4.3.5.4. Ordem Oegopsida - Família Thysanoteuthidae.....	42
4.3.5.5. Ordem Oegopsida - Família Promachoteuthidae.....	43
4.3.5.6. Ordem Oegopsida - Família Joubiniteuthidae.....	43
4.3.5.7. Ordem Oegopsida - Família Magnapiinidae.....	44
4.3.5.8. Ordem Oegopsida - Família Onychoteuthidae.....	44
4.3.5.9. Ordem Oegopsida - Família Lycoteuthidae.....	45
4.3.5.10. Ordem Oegopsida - Família Ommastrephidae.....	46
4.3.5.11. Ordem Oegopsida - Famílias Histiotteuthidae, Mastigoteuthidae e Octopoteuthidae.....	47
4.3.5.12. Ordem Oegopsida - Família Gonatidae.....	48
4.3.5.13. Ordem Oegopsida - Família Cranchiidae.....	49
4.3.5.14. Ordem Oegopsida - Família Pyroteuthidae.....	51
4.3.5.15. Ordem Oegopsida - Família Chiroteuthidae.....	51
4.3.6. Ordem Indefinida - Família Ctenopterygidae.....	52
4.3.7. Ordem Indefinida - Família Bathyteuthidae.....	53
4.3.8. Superordem Decapodiformes - Ordem Sepiida.....	54
4.3.9. Superordem Decapodiformes - Ordem Sepiolina.....	54
4.3.10. Superordem Decapodiformes - Ordem Spirulida.....	56
4.3.11. Superordem Decapodiformes - Ordem Idiosepida.....	57
4.4. DISCUSSÃO.....	58
4.4.1. Coroas rudimentares.....	58
4.4.2. Coroas bem desenvolvidas.....	59
4.5. REFERÊNCIAS.....	61

5.	CAPÍTULO II.....	65
5.1.	INTRODUÇÃO.....	66
5.2.	MATERIAIS E MÉTODOS.....	68
5.2.1.	Obtenção dos bicos.....	68
5.2.2.	Análise morfológica e categórica dos bicos e rádulas.....	70
5.2.3.	Análise morfométrica dos bicos.....	71
5.3.	RESULTADOS.....	72
5.3.1.	Superordem Decapodiformes - Ordem Sepiidae e Sepiolida.....	74
5.3.2.	Superordem Decapodiformes - Ordem Myopsida.....	77
5.3.3.	Superordem Decapodiformes - Ordem Oegopsida.....	79
5.3.4.	Superordem Decapodiformes - Ordem Incerta.....	86
5.3.5.	Superordem Decapodiformes - Ordem Idiosepida.....	88
5.3.6.	Superordem Octopodiformes.....	89
5.3.6.1.	Família Octopodidae.....	89
5.3.6.2.	Superfamília Argonautoidea.....	90
5.3.7.	Parâmetros morfométricos entre os grupos.....	94
5.4.	DISCUSSÃO.....	99
5.5.	REFERÊNCIAS.....	102
6.	CONCLUSÕES GERAIS.....	105
7.	ANEXOS.....	10

1. INTRODUÇÃO

Os cefalópodes são um grupo diversificado com cerca de 845 espécies, que compartilham algumas características comuns em sua história de vida, como uma taxa de crescimento rápida e uma expectativa de vida relativamente curta (Villanueva et al., 2017; Dill-Okubo et al., 2021). A Classe Cephalopoda é dividida em duas grandes subclasses, os Nautiloidea (*Nautilus*) e os Coleoidea que são divididos em duas Superordens: Octopodiformes - polvos e Vampyromorpha, e Decapodiformes, que incluem as lulas e sépias (Jereb & Roper, 2010).

Os estágios iniciais do desenvolvimento dos cefalópodes podem fornecer percepções valiosas sobre características evolutivas de seus ancestrais. No entanto, há lacunas significativas na compreensão da ontogenia desses organismos, o que dificulta a reconstrução precisa de sua história evolutiva.

Para compreender o desenvolvimento do plano corporal dos cefalópodes, estudos indicam que a embriogênese desses organismos diverge significativamente da maioria dos moluscos, apresentando um desenvolvimento direto, sem fase larval (Bonnaud-Ponticelli & Bassaglia, 2014). Os cefalópodes eclodem como paralarvas planctônicas ou como juvenis bentônicos. As paralarvas possuem características morfológicas adaptadas à vida no plâncton, diferindo dos indivíduos adultos da mesma espécie e ocupando habitats distintos (Shea & Vecchione, 2010; Vidal & Shea, 2023). Em contraste, outras espécies eclodem como juvenis, que já apresentam morfologia e habitat semelhantes aos adultos. No entanto, a evolução dos modos de desenvolvimento nos cefalópodes permanece pouco conhecida, embora desempenhe um papel essencial para a compreensão das estratégias de vida das espécies (Franco-Santos & Vidal, 2014).

Uma das maiores inovações evolutivas dos cefalópodes é a coroa de braços, cuja origem remonta ao pé dos moluscos ancestrais, de forma parcial ou total (Nödl et al., 2016). Essa estrutura passou por uma diversificação morfológica significativa, permitindo o sucesso evolutivo da classe. A coroa braquial dos cefalópodes é uma estrutura bilateralmente simétrica circum-oral, e composta por quatro pares de braços. Em algumas espécies, há um par adicional de apêndices especializados, como os filamentos em *Vampyroteuthis* e os tentáculos nos Decapodiformes. Esses apêndices são dotados de ventosas e/ou ganchos (em lulas oceânicas) (Jereb & Roper, 2010; Nödl et al., 2016).

No contexto mais amplo de seu plano corporal, os cefalópodes exibem características únicas entre os moluscos, incluindo uma estrutura neuromuscular complexa e um desenvolvimento caracterizado por mudanças marcantes nos eixos anteroposterior e dorsoventral (Bonnaud-Ponticelli & Bassaglia, 2014). Durante as fases iniciais de desenvolvimento, os

cefalópodes formam estruturas complexas como o sistema neuromuscular e o cérebro. Nessa fase, genes específicos, como o *Otx*, são fundamentais para a diferenciação das estruturas neurais, enquanto os genes *Hox*, tradicionalmente organizados de maneira sequencial ao longo do corpo em outros organismos, funcionam de forma única nos cefalópodes, contribuindo para seu plano corporal altamente especializado (Bonnaud-Ponticelli & Bassaglia, 2014). A evolução dos braços e tentáculos, nesse contexto, desempenha um papel essencial para a irradiação adaptativa dos cefalópodes, possibilitando uma ampla variedade de interações ecológicas e consolidando o sucesso do grupo (Tarazona et al., 2019).

Todavia muitas lacunas ainda persistem, especialmente no que diz respeito à formação e ao crescimento do aparato braquial (Kröger et al., 2011). De acordo com Boletzky (1974), a variabilidade observada na forma e tamanho da coroa braquial e dos bicos dos cefalópodes recém eclodidos é influenciada por fatores como o tamanho do ovo e as dimensões do animal ao eclodir. Estudos realizados com lulas da família Loliginidae indicam que as paralarvas não eclodem com tentáculos completamente funcionais, o que impacta diretamente em seu comportamento predatório durante as fases iniciais de desenvolvimento, em contraste com os indivíduos adultos (Kier, 1996; Vidal & Salvador, 2019; Franco-Santos & Vidal, 2020). A fase paralarval é também marcada por alterações alométricas em diversas partes do corpo, além de ecológicas, as quais estão diretamente relacionadas a mudanças na capacidade de locomoção e alimentação (Vidal & Shea, 2023). Durante o crescimento, a coroa braquial sofre modificações adaptativas que permitem o uso de novos métodos de obtenção de alimento (Messenger, 1977; Kier et al., 1996; Shea, 2005; Vidal & Salvador, 2019).

Entretanto, o desenvolvimento embrionário não resulta em uma coroa braquial uniforme entre as espécies, o que gera braços de diferentes tamanhos (Boletzky, 1974; 2003). Entre os grupos distintos que compõem os cefalópodes, algumas coroas braquiais possuem seus braços subdesenvolvidos, como pequenas protuberâncias - como o braço I subdesenvolvido em *Doryteuthis opalescens* (Vidal & Salvador, 2019) ou ausência do braços III e IV nas paralarvas de Ommastrephidae (Vidal, 1994) - ou até mesmo características diferentes, como a presença de *cirri* no comprimento dos braços em *Vampyroteuthis* e polvos Cirrata, os quais permanecem ao longo da ontogenia (Young & Vecchione, 1999; Shea, 2018). A coroa braquial também pode desenvolver estruturas únicas nas fases iniciais do ciclo de vida, como a fusão dos tentáculos em uma probóscide, presentes nas paralarvas da família Ommastrephidae (Vidal, 1994) ou até mesmo com tentáculos de *clubs* circulares em paralarvas da família Ctenopterygidae (Jefferts, 1992).

No centro da coroa braquial, há um par de bicos de material proteico-quitinoso, os quais são divididos em um bico superior e um bico inferior. Os bicos diferem tanto em estrutura quanto

em função. As estruturas primordiais dos bicos de indivíduos adultos consistem no capuz, rosto, crista, parede laterais e asas (Clarke, 1986; Franco-Santos & Vidal, 2014). O mesmo é considerado a maior adaptação de indivíduos com hábitos carnívoros, além de único entre os Mollusca (Boyle & Rodhouse, 2005). Outrora, o formato dos mesmos apresenta grande variação entre os cefalópodes, especialmente em relação ao bico inferior (Nixon, 1988; Boletzky, 2007). Além disso, há a presença de uma rádula, que juntamente aos bicos, estão embutidos em uma cavidade localizada entre os braços, os quais compõem a massa bucal (Raya & Hernández-González, 1998; Ponder et al., 2018; Souquet et al., 2023).

A massa bucal dos cefalópodes recém-eclodidos apresenta diferenças notáveis em comparação com a dos adultos (Nixon, 1988). Entre essas diferenças, destaca-se a presença de dentes nos bicos, a formação incompleta dos bicos e/ou ausência de pigmentação dos mesmos. Em algumas espécies, o bico superior ainda não possui o rosto totalmente projetado, exibindo uma fenda sagital característica entre as duas metades, que pode variar de discreta a bem pronunciada (Xavier et al., 2022). Tais características morfológicas sugerem que os bicos não possuem força suficiente para morder, exigindo adaptações nos hábitos alimentares nas fases iniciais, de modo que os indivíduos realizem uma pré-digestão dos alimentos e sucção das presas (Franco-Santos & Vidal, 2014; Xavier et al., 2022). O desenvolvimento e a morfologia dos bicos são cruciais para a alimentação dos cefalópodes, mas existem poucas informações sobre como essas estruturas se desenvolvem após sua eclosão (Uchikawa et al., 2009; Franco-Santos & Vidal, 2014). Em indivíduos recém-eclodidos, a massa bucal pode representar até 30% do comprimento total do manto (Tanabe & Fukuda, 1999).

Apesar da importância dos bicos na alimentação e sobrevivência dos cefalópodes adultos, há uma escassez de pesquisas focadas nesse aspecto durante as fases iniciais do ciclo de vida (Armelloni et al., 2020). Isso se deve ao fato de que tanto a forma quanto às características dos bicos muda ao longo do desenvolvimento.

Estudos voltados ao desenvolvimento pós-embriônico dos cefalópodes são essenciais para entender melhor o plano corporal e as transições evolutivas. Além disso, Vidal e Salvador (2019) apontam que o desenvolvimento do complexo coroa braquial-bico está diretamente ligado ao desenvolvimento de diferentes comportamentos predatórios, que permite a captura de presas maiores e mais rápidas.

O objetivo central deste trabalho é investigar detalhadamente o desenvolvimento da massa bucal dos cefalópodes coleoides modernos com diferentes modos de eclosão, que inclui a análise da coroa de braços e do bico, e a rádula (sempre que possível), além de identificar possíveis padrões de desenvolvimento.

Adicionalmente, o estudo examina o desenvolvimento das coroas de braços nas fases iniciais do ciclo de vida, proporcionando uma maior compreensão das variações e semelhanças entre os diferentes grupos. Essa análise poderá contribuir para o entendimento da morfologia e funcionalidade da coroa braquial e dos bicos nesta fase pouco conhecida do ciclo de vida dos cefalópodes.

Através de observações e análises comparativas, esperamos obter uma maior compreensão da diversidade e da complexidade do desenvolvimento dos cefalópodes e provavelmente conhecer seus aspectos evolutivos.

1.1 REFERÊNCIAS

- ARMELLONI, E. N. et al. Exploring the embryonic development of upper beak in *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797: New findings and implications for age estimation. **Fisheries Research**, v. 221, p. 105375, 2020.
- BONNAUD-PONTICELLI, L.; BASSAGLIA, Y. Cephalopod development: what we can learn from differences. **OA Biol**, v. 2, n. 6, 2014.
- BOLETZKY, S. V. The “larvae” of Cephalopoda: A review. **Thalassia Jugoslavica**, v. 10, p. 45-76, 1974.
- BOLETZKY, S. V. Origin of the lower jaw in cephalopods: a biting issue. **Paläontologische Zeitschrift**, v. 81, p. 328-333, 2007.
- DILL-OKUBO, J. A. et al. Mollusca: cephalopoda. **Invertebrate Histology**, p. 133-162, 2021.
- 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, p. 85-103, 2014.
- FRANCO-SANTOS, R. M. et al. Beak microstructure analysis as a tool to identify potential rearing stress for *Octopus vulgaris* paralarvae. **Aquaculture Research**, v. 47, n. 9, p. 3001-3015, 2016.
- 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.
- JEFFERTS, K. Family Ctenopterygidae Grimpe, 1922. Em: SWEENEY, M J. et al. " Larval" and juvenile cephalopods: a manual for their identification. 1992. **Smithsonian Contributions to Zoology**, v. 513, p.125-126, 1992.
- JEREB P., ROPER, C.F.E. **Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date.** Volume 2. Myopsid and Oegopsid Squids. FAO species catalog for fishery purposes 4. Vol2. 2010.
- KIER, W. M. Muscle development in squid: ultrastructural differentiation of a specialized muscle fiber type. **Journal of Morphology**, v. 229, n. 3, p. 271-288, 1996.
- KRÖGER, B.; VINTHER, J.; FUCHS, D. Cephalopod origin and evolution: a congruent picture emerging from fossils, development and molecules: extant cephalopods are younger than previously realised and were under major selection to become agile, shell-less predators. **Bioessays**, v. 33, n. 8, p. 602-613, 2011.
- MESSENGER, J. B. Prey-capture and learning in the cuttlefish, Sepia. **The biology of cephalopods**, p. 347-376, 1977.
- NIXON, M. The buccal mass of fossil and recent Cephalopoda, in: **The Mollusca, Paleontology and Neontology of Cephalopods**, Vol. 12 (M. R. Clarke, and E. R. Trueman, eds.), Academic Press, San Diego, pp. 103–122. 1988.
- NÖDL, M. T. et al. The cephalopod arm crown: appendage formation and differentiation in the Hawaiian bobtail squid *Euprymna scolopes*. **Frontiers in zoology**, v. 13, p. 1-16, 2016.
- PERALES-RAYA, C. et al. Comparative study of age estimation in wild and cultured *Octopus vulgaris* paralarvae: effect of temperature and diet. **Marine Ecology Progress Series**, v. 598, p. 247-259, 2018.
- PRADO-ÁLVAREZ, M. et al. De novo transcriptome reconstruction in aquacultured early life stages of the cephalopod *Octopus vulgaris*. **Scientific Data**, v. 9, n. 1, p. 609, 2022.
- SHEA, E. K. Ontogeny of the fused tentacles in three species of ommastrephid squids (Cephalopoda, Ommastrephidae). **Invertebrate Biology**, v. 124, n. 1, p. 25-38, 2005.
- SHEA, E.K.; VECCHIONE, M. Ontogenic changes in diel vertical migration patterns compared with known allometric changes in three mesopelagic squid species suggest an expanded definition of a paralarva. **ICES Journal of Marine Science**, v. 67, n. 7, p. 1436-1443, 2010.
- SHEA, E. K. et al. Dumbo octopod hatchling provides insight into early cirrate life cycle. **Current Biology**, v. 28, n. 4, p. R144-R145, 2018.

- SOUQUET, L. et al. The growth of the buccal mass in *Sepia officinalis*: functional changes throughout ontogeny. **Marine Biology**, v. 170, n. 7, p. 82, 2023.
- TANABE, K.; FUKUDA, Y. Morphology and function of cephalopod buccal mass. In, Savazzi, E. ed., **Functional Morphology of the Invertebrate Skeleton**. 1999.
- TARAZONA, O. A. et al. Evolution of limb development in cephalopod mollusks. **Elife**, v. 8, p. e43828, 2019.
- VIDAL, E.A.G. Relative growth of paralarvae and juveniles of *Illex argentinus* (Castellanos, 1960) in southern Brazil. **Antarctic Science**, v. 6, n. 2, p. 275-282, 1994.
- 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.
- VIDAL, E.A.G.; SHEA, E.K. Cephalopod ontogeny and life cycle patterns. **Frontiers in Marine Science**, v. 10, p. 1162735, 2023.
- VILLANUEVA, R.; PERRICONE, V.; FIORITO, G. Cephalopods as predators: a short journey among behavioral flexibilities, adoptions, and feeding habits. **Frontiers in Physiology**, v. 8, p. 598, 2017.
- XAVIER, J. C. et al. The significance of cephalopod beaks as a research tool: An update. **Frontiers in Physiology**, v. 13, p. 1038064, 2022.
- YOUNG, R. E.; VECCHIONE, M. Morphological Observations On A Hatchling And A Paralarva Of The Vampire Squid, *Vampyroteuthis infernalis* Chun (Mollusca: Cephalopoda). **Proceedings of The Biological Society of Washington**, v. 112, p. 661-666, 1999.

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo geral

Descrever e comparar os possíveis padrões de desenvolvimento da coroa de braços e possíveis padrões de bicos nos estágios pós-embrionários do desenvolvimento em diversos grupos pertencentes à Classe Cephalopoda, subclasse Coleoidea.

2.2 Objetivos específicos

- Analisar a variabilidade da coroa de braços das subordens de cefalópodes coleoides;
- Correlacionar o desenvolvimento dos diferentes padrões na disposição dos braços nas coroas braquiais e estruturas dos bicos em diferentes grupos de cefalópodes e estabelecer possíveis relações evolutivas.
- Quando possível, registrar e descrever as rádulas dos cefalópodes analisados.

2.3 Hipóteses

Uma hipótese geral será testada: *“se diferentes grupos de cefalópodes apresentam arranjos distintos dos braços na coroa braquial durante os estágios pós-embrionários, as estruturas alimentares (coroa e bicos) nas fases iniciais do ciclo de vida podem ter sua ancestralidade comum obscurecida por adaptações alimentares, logo a morfologia não seguirá estritamente a filogenia.”*

3. HIGHLIGHTS

- Padrões de desenvolvimento das coroas de braços foram observados entre diferentes grupos;
- Bicos possuem homogeneidade entre os grupos, enquanto as rádulas possuem singularidades entre si;
- O desenvolvimento do complexo coroa de braços-bico está intimamente ligado ao modo de desenvolvimento.

4. MANUSCRITO - CAPÍTULO I

A coroa do braço nas fases iniciais do ciclo de vida dos cefalópodes: em busca de padrões de desenvolvimento

Arm-crown in cephalopods early life phases: a search for developmental patterns

Gabrielle A. R. Regmont¹²; Erica A.G. Vidal¹²

¹ Center of Marine Studies, Federal University of Paraná (UFPR), Pontal do Paraná, Paraná 83255000, Brazil

² PGSISCO - Programa de Pós-Graduação em Sistemas Costeiros, CEM/UFPR, Pontal do Paraná, Paraná 83255000, Brazil

Intended journal: *Marine Biology* ISSN: 0025-3162 IF: 2.1

Resumo

A coroa de braços dos cefalópodes desempenha diversas funções além da captura de presas, demonstrando uma complexa integração funcional. Apesar de poucos estudos detalharem o desenvolvimento da coroa de braços, estes são fundamentais para se compreender a evolução e a filogenia da Classe Cephalopoda. Este trabalho teve como objetivo descrever e comparar os padrões de desenvolvimento da coroa de braços nos estágios iniciais do ciclo de vida dos grupos pertencentes à subclasse Coleoidea. Para isso, foram compiladas informações da literatura sobre a morfologia dessas coroas, analisando-se tamanhos, disposições de braços e ventosas com o auxílio de dados morfológicos, desenhos e fotografias, resultando em representações esquemáticas. O estudo identificou padrões de desenvolvimento nas coroas braquiais de Octopodiformes e padrões nos Decapodiformes. Nos Decapodiformes, grande similaridade nos padrões de desenvolvimento das coroas foi observada em Myopsida e Sepiida e Sepiolida, mas a diversidade morfológica dentro de Oegopsida não possibilitou definições de padrões mais precisos, embora algumas similaridades tenham sido observadas entre certas famílias.

Palavras-chave: Coroa braquial; morfologia; Coleoidea.

4.1 Introdução

A Classe Cephalopoda é a mais complexa dentre os Mollusca, devido principalmente à sua orientação e forma de seus eixos corporais, além de sua grande diversidade filogenética e morfológica (Shigeno *et al.*, 2008; Allcock *et al.*, 2014). Os cefalópodes são animais exclusivamente marinhos que habitam quase todos os oceanos do mundo (Jereb & Roper, 2010). Além do viés biológico e evolutivo, os cefalópodes possuem grande importância ecológica, ocupando uma posição central nas relações tróficas nas teias tróficas marinhas (Albertin *et al.*, 2012). Não obstante, ainda há grandes lacunas de informação sobre as fases iniciais do ciclo de vida destes animais. O conhecimento dos estágios iniciais do ciclo de vida possui um papel crucial para a compreensão do ciclo de vida e estratégias reprodutivas dos cefalópodes (Vidal and Shea, 2023).

A Classe Cephalopoda é dividida em Nautiloidea (*Nautilus*) e Coleoidea. A subclasse Coleoidea é subdividida em outros três subgrupos: os 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, conhecido como tentáculos. Enquanto os Octopodiformes possuem quatro pares de braços, e Vampyromorpha possuem quatro pares de braços e, adicionalmente, dois filamentos denominados “cirri” (Young et al., 2019).

Os coleoides modernos apresentam dois modos de desenvolvimento. Em um deles, os indivíduos eclodem como paralarvas planctônicas, que apresentam características morfológicas e hábitos distintos dos adultos da mesma espécie. Enquanto outras espécies eclodem como juvenis, com morfologia e habitat semelhantes à dos adultos (Vidal & Shea, 2023).

Acredita-se que os oito braços com dois tentáculos vistos em todos os Decapodiformes modernos sejam uma condição derivada (Ponder *et al.*, 2020). Presume-se que os octópodes perderam o segundo par de braços, o qual se tornou filamentos retráteis em *Vampyroteuthis* e o quarto par de braços modificou-se nos tentáculos dos Decapodiformes (Ponder *et al.*, 2020; Nödl *et al.*, 2016). A perda do segundo par no ancestral Octopodiformes é sugerida devido à morfologia da coroa de braços em *Vampyroteuthis*, o que torna este peculiar cefalópode provavelmente um representante da linhagem onde houve a separação das subordens Decapodiformes e Octopodiformes (Boletzky, 1993). Em termos morfológicos, o segundo par de braços dos polvos é provavelmente homólogo ao terceiro par de braços dos Decapodiformes e Vampyromorpha, enquanto os braços ventrolaterais dos polvos são homólogos aos tentáculos dos decapodiformes (Naef, 1928; Boletzky, 1989)

De modo geral, a coroa de braços (ou coroa braquial) pode ser definida como conjunto dos apêndices braquiais, neste caso de braços e tentáculos ou filamentos, que são dispostos ao redor do aparato bucal (Boletzky, 2006; Guerra et al., 2014). Os braços conseguem realizar ações motoras de grande complexidade envolvendo suas ventosas e/ou ganchos (quando existentes), sendo que os braços podem ser utilizados de modo individual, mas também em um maior nível de integração funcional de toda sua coroa (Boletzky, 1989)

Os braços do *Nautilus* e dos coleoides modernos funcionam como hidrôstatos musculares, pois possuem sistemas musculares complexos envolvendo músculos transversais, longitudinais e oblíquos, com os músculos transversos responsáveis pelo alongamento, enquanto a contração dos músculos longitudinais encurta os braços (Kier & Van Leeuwen, 1997). 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. Além do arranjo muscular, as 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 dos cefalópodes

fornece um exemplo interessante de sistemas efetores coordenados em um alto nível estrutural de integração (Boletzky, 1993).

Os tentáculos dos Decapodiformes podem ser parcialmente ou completamente retráteis. Enquanto a função primária dos braços é a captura e manipulação de presas, os tentáculos são especializados para a captura de presas devido a sua capacidade de alongamento extremamente rápido. Este alongamento permite que as ventosas, dispostas no “*club*” tentacular, se fixem à presa, e então imediatamente os tentáculos são retraídos para trazer a presa ao alcance dos braços, os quais seguram e manipulam a presa durante a ingestão (Kier, 2016; Vidal & Salvador, 2019). Certamente, a especialização das fibras musculares transversais dos tentáculos para contração rápida foi crucial para a história evolutiva dos cefalópodes coleoides modernos.

Segundo Boyle e Rodhouse (2005) é provável que os cefalópodes primitivos possuíam um pequeno número de braços ou tentáculos, e que o maior número de tentáculos nos Nautiloides existentes seja provavelmente uma condição derivada (Young et al., 1998). Assim, o estudo do desenvolvimento da coroa de braços em diferentes grupos de cefalópodes tem grande importância filogenética e evolutiva. De modo geral, a organogênese e a diferenciação morfológica seguem uma linha de desenvolvimento direta, apresentando poucos fenômenos que possam ser interpretados como uma recapitulação de características ancestrais, estas não encontradas nos indivíduos adultos (Boletzky, 1974).

Estudos pioneiros sobre o desenvolvimento e função da coroa de braços dos cefalópodes foram introduzidos por Boletzky (1974). Boletzky (1993) discute o desenvolvimento e evolução do aparato braquial nos cefalópodes com base na morfologia dos braços e demais apêndices nos diversos grupos, além de possíveis relações entre o desenvolvimento da coroa de braços e o desenvolvimento do bico de modo integrado.

Posteriormente, Boletzky (2006) analisou o aparato braquial da subclasse Coleoidea, integrando a coroa de braços e a cabeça, além de abordar as funções específicas de cada par de braços, dos tentáculos (quando presentes) e das ventosas. O autor concluiu que o alto grau de integração da coroa braquial foi fundamental para o sucesso evolutivo da Classe Cephalopoda.

Este trabalho tem como objetivo descrever e comparar os padrões de desenvolvimento da coroa de braços nos estágios iniciais de desenvolvimento dos grupos pertencentes à subclasse Coleoidea. O foco é a disposição e desenvolvimento da coroa de braços nos estágios iniciais do ciclo de vida dos cefalópodes e suas características morfológicas específicas. Com isso, espera-se encontrar padrões de desenvolvimento similares em diferentes famílias e grupos entre os cefalópodes, e assim obter uma maior compreensão das relações filogenéticas estabelecidas entre os diferentes grupos que compõem os cefalópodes.

4.2 Materiais e métodos

Os dados utilizados neste trabalho foram obtidos por meio de pesquisa bibliográfica, mediante a coleta de informações disponíveis em artigos, teses e livros. A coleta dessas informações foi baseada em descrições morfológicas, imagens, desenhos e fotografias de indivíduos recém eclodidos e, quando disponível, de maiores tamanhos, que incluíssem informações e/ou representações das coroas de braços.

Os principais caracteres analisados nas coroas de braços dos cefalópodes dos diferentes grupos foram o tamanho relativo dos braços e sua disposição, conhecida como fórmula dos braços (*arm formula* - AF). Os pares de braços são numerados do lado dorsal para o ventral (AI-AII-AIII-AIV, respectivamente) (Fig. 1). Também foi observada a existência de outros apêndices circum-orais (e.g. tentáculos e filamentos) e a disposição das ventosas nos braços e tentáculos. Todavia, nem sempre foi possível representar a quantidade e disposição das ventosas devido à ausência destas informações nas descrições originais consultadas.

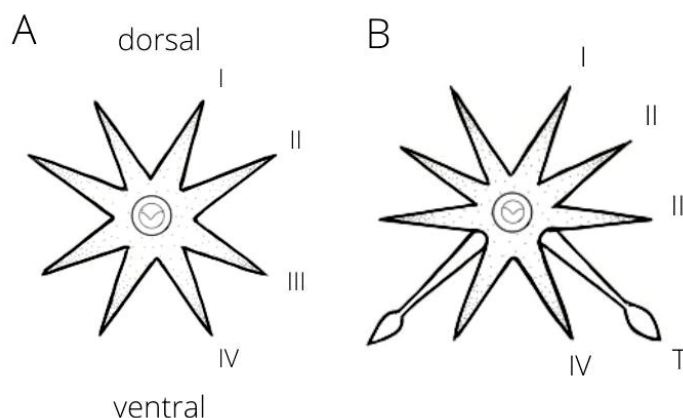


Figura 1: Representação da coroa braquial dos cefalópodes. (A) Octopodiformes e (B) Decapodiformes. (I-IV) Braços; (T) Tentáculos. Fonte: Adaptado de Ponder *et al.* (2020).

As informações disponíveis foram compiladas em uma tabela contendo a classificação taxonômica dos indivíduos, o comprimento de manto (*mantle length*, ML), e a fórmula dos braços (AF), com as respectivas referências.

Com base em algumas descrições que continham tamanhos de braços, e/ou imagens das coroas de braços, foi possível preparar desenhos esquemáticos para a representação da coroa de braços de algumas espécies. Para obter espécies representativas das principais famílias, a coroa de algumas espécies da coleção de paralarvas de cefalópodes do Laboratório das Fases Iniciais do Ciclo de Vida dos Cefalópodes (UFPR) foram utilizadas.

Neste caso, as espécies selecionadas foram divididas de acordo com seu modo de eclosão (paralarvas ou juvenis) e examinadas sob o microscópio estereoscópico modelo *Olympus SZ2-LGB*. Para cada espécime selecionado foram medidos o ML e o tamanho de cada par de braços; após as medições, as coroas e os braços foram fotografados com o auxílio de uma câmera *Olympus LC30* e do software *LC Micro* (versão 2.2). Também foram observadas a posição e o formato das ventosas, bem como o comprimento relativo de cada braço ou tentáculo, para a produção de esboços esquemáticos de cada coroa de braços (Tabela 1).

Tabela 1: Paralarvas e juvenis da Classe Cephalopoda analisadas. (AF) Arm formula; (ME) Modo de Eclosão, (ML) - Comprimento de manto; (BS) Braço subdesenvolvido; (T) Tentáculo.

Ordem/Família/Espécie	ME	ML (mm)	AF	BS	Referências
Ordem Vampyromorpha					
<i>Vampyroteuthis infernalis</i>	P	8.0	I=II=III=IV	-	Adaptado de Young & Vecchione (1999)
Ordem Octopoda - Subordem Cirrata					
Grimpoteuthidae					
<i>Grimpoteuthis</i> sp.	J	12.1	I=II=III=IV	-	Adaptado de Ziegler et al. (2021)
Cirroctopodidae					
<i>Cirroctopus</i> sp.	J	5.1	I=II=III=IV	-	Ziegler et al. (2021)
Subordem Incirrata					
Argonautidae					
<i>Argonauta argo</i>	P	1.5	I=II=III=IV	-	Adaptado de Vecchione et al. (2001)
<i>Argonauta nodosus</i>	P	1.3	I=II=III=IV	-	Adaptado de Vidal et al. (2014)
Tremoctopodidae					
<i>Tremoctopus</i> sp.	P	1.6	I>II>IV>III	-	Adaptado de Naef (1928)
<i>Tremoctopus violaceus</i>	P	2.3	I>II>IV>III	-	Adaptado de Vecchione et al. (2001)
Alloposidae					
<i>Haliphron atlanticus</i>	P	5.2	I>II>III>IV	-	Redesenhado de Hochberg (1992)
Amphitretidae					
<i>Vitreledonella richardi</i>	P	2.2	I=II>III>IV	IV	Redesenhado de Nesis (1982)
Enteroctopodidae					
<i>Enteroctopus megalocyathus</i>	P	10.1	I=II=III=IV	-	Adaptado de Carrasco et al. (2012)
Octopodidae					
<i>Amphioctopus aegina</i>	P	2.0	I=II=III=IV	-	Adaptado de Prasopsook et al (2022)
<i>Macrotritopus defilippi</i>	P	2.1	III>II>I=IV	-	Redesenhado de Salman (2012)
<i>Octopus americanus</i>	P	1.1	I=II=III=IV	-	Original
<i>Octopus chierchiaie</i>	B	3.5	I=II=III=IV	-	Desenhado de Gearson et al., (2021)
<i>Octopus maya</i>	B	6.0	I=II=III=IV	-	Original
<i>Octopus vulgaris</i>	P	1.3	I=II=III=IV	-	Adaptado de Santana-Cisneros et al (2021)
<i>Paroctopus cthulu</i>	B	3.5	I=II=III>IV	-	Adaptado de Leite et al (2021)
<i>Pinnoctopus cordiformis</i>	P	3.12	I=II=III=IV	-	Adaptado de Carrasco (2014)
<i>Robsonella huttoni</i>	P	1.4	I=II=III=IV	-	Adaptado de Carrasco (2014)
Ordem Myopsida					

Ordem/Família/Espécie	ME	ML (mm)	AF	BS	Referências
Loliginidae					
<i>Doryteuthis opalescens</i>	P	1.9	III>IV>II>I	I-IV	Adaptado de Vidal & Salvador (2019)
<i>Loligo vulgaris</i>	P	1.6	III>IV>II>I	I-IV	Redesenhado de Naef (1928)
<i>Lolliguncula diomedea</i>	P	1.3	III>IV>II>I	I-IV	Adaptado de Fernández-Álvarez et al. (2017)
<i>Sepioteuthis lessoniana</i>	P	5.0	III>II>IV>I	-	Adaptado de Kimbara et al. (2021)
Architeuthidae					
<i>Architeuthis dux</i>	P	6.7	I>II>III>IV	-	O'Shea et al. (2022)
<i>Architeuthis dux</i>	P	8.8	III>II>I>IV	-	O'Shea et al. (2022)
Brachioteuthidae					
<i>Brachioteuthis</i> sp.	P	2.0	II>I	III>IV	Adaptado de Young & Harman (1985)
<i>Brachioteuthis</i> sp.	P	4.0	II>I=IV	III	Original
<i>Brachioteuthis</i> sp.	P	10.0	II>III>IV>I	-	Adaptado de Roper & Sweeney (1992)
Enoploteuthidae					
<i>Abralia veranyi</i>	P	4.5	II>III>I>IV	IV	Adaptado de Vecchione et al. (2001)
<i>Abralia redfield</i>	P	3.5	II>III>I>IV	-	Original
Chroteuthidae					
<i>Chroteuthis</i> sp.	P	5.6	III>II>IV	II-III-IV	Vecchione et al. (2001)
<i>Planctoteuthis</i> sp.	P	4.7	IV>II>I>III	-	Silva-Dávila et al. (2018)
Cranchidae					
<i>Cranchia scabra</i>	P	5.5	II>I	III-IV	Redesenhado de Chun (1888-1889)
<i>Egea inermis</i>	P	10.0	III>II>I>IV	-	Original
<i>Leachia lemur</i>	P	13.8	III>IV>II=I	-	Vecchione et al. (2001)
<i>Liguriella podophthalma</i>	P	8.0	II>III>IV>I	-	Original
<i>Liocranchia reinhardtii</i>	P	9.0	II>I=III>IV	-	Redesenhado de Chun (1888-1889)
<i>Teuthowenia megalops</i>	P	6.2	I=II=III>IV.	II-III-IV	Adaptado de Vecchione et al. (2001)
Gonatidae					
<i>Gonatus fabricii</i>	P	4.0	II>I=III	IV	Okutani & McGowan (1969)
<i>Gonatus fabricii</i>	P	5.0	II>I>III>IV	-	Okutani & McGowan (1969)
<i>Gonatus fabricii</i>	P	6.9	II>I>III>IV	IV	Adaptado de Vecchione et al. (2001)
Histioteuthidae					
<i>Histioteuthis</i> sp.	P	3.2	II>I>III>IV	III-IV	Adaptado de Vecchione et al. (2001)
Joubiniteuthidae					
<i>Joubiniteuthis</i> sp.	P	10.6	II>I>III>IV	IV	Desenhado de Roper & Clarke (1992)
Lycoteuthidae					
<i>Lycoteuthis lorigera</i>	P	5.5	III>II>I>IV	-	Adaptado de Voss & Stephen (1992)
<i>Lycoteuthis lorigera</i>	P	7.0	III>II>IV>I	-	Adaptado de Nesis (1982)
Magnapinnidae					
<i>Magnapinna</i> sp.	P	19.0	I=II>IV>III	-	Redesenhado de Vecchione & Young (1998)
Mastigoteuthidae					
<i>Mastigoteuthis hjorti</i>	P	6.0	II>I>IV	III-IV	Adaptado de Vecchione et al. (2001)
Neoteuthidae					
<i>Neoteuthis thielei</i>	P	11.0	III>II>I>IV	-	Adaptado de Thiele (1920)
Octopoteuthidae					
<i>Taningia danae</i>	P	4.7	II>I>III>IV	III-IV	Desenhado de Chun (1888-1889)
Ommastrephidae					
<i>Eucleoteuthis luminosa</i>	P	2.2	II>I>III	III-IV	Adaptado de Wakabayashi et al. (2002)
<i>Illex argentinus</i>	P	1.2	I=II>III	III-IV	Vidal (1994)
<i>Ornithoteuthis volatilis</i>	P	2.5	II>I>III	III-IV	Adaptado de Wakabayashi et al. (2002)

Ordem/Família/Espécie	ME	ML (mm)	AF	BS	Referências
<i>Nototodarus gouldi</i>	P	2.0	I=II>III	III-IV	Original
<i>Todaropsis eblanae</i>	P	2.16	II>I>III>IV	IV	Adaptado de Fernandez-Álvarez et al. (2017)
Onychoteuthidae					
<i>Onychoteuthis banksii</i>	P	3.1	I>II	III-IV	Okutani & McGowan (1969)
<i>Onychoteuthis banksii</i>	P	5.5	II>I>III>IV	-	Okutani & McGowan (1969)
<i>Onychoteuthis banksii</i>	P	8.0	I=II>III>IV	-	Okutani & McGowan (1969)
<i>Onykia carriboea</i>	P	2.6	II>I	III-IV	Chun (1888-1889)
<i>Onykia carriboea</i>	P	4.0	II>III>I>IV	-	Vecchione et al. (2001)
Promachoteuthidae					
<i>Promachoteuthis</i> sp.	P	3.8	I>II>IV>III	-	Original
Pyroteuthidae					
<i>Pterygioteuthis</i> sp.	P	3.5	III>II>I>IV	IV	Adaptado de Vecchione et al. (2001)
<i>Pyroteuthis margaritifera</i>	P	1.9	III>II>I>IV	IV	Adaptado de Vecchione et al. (2001)
Thysanoteuthidae					
<i>Thysanoteuthis rhombus</i>	P	1.4	I=II>III=IV.	-	Adaptado de Wakabayashi et al (2005)
<i>Thysanoteuthis rhombus</i>	P	4.2	II>III>I>IV	-	Adaptado de Wakabayashi et al (2005)
<i>Thysanoteuthis rhombus</i>	P	7.0	III>II>I>IV	-	Adaptado de Wakabayashi et al (2005)
Ordem Bathyteuthida					
Bathyteuthidae					
<i>Bathyteuthis abyssicola</i>	P	4.3	I>II>III>IV	IV	Adaptado de Vecchione et al. (2001)
<i>Bathyteuthis</i> sp.	P	8.8	III>IV>II>I	-	Original
Ctenopterygidae					
<i>Ctenopteryx sicula</i>	P	3.6	II>I>III>IV	-	Adaptado de Vecchione et al. (2001)
<i>Ctenopteryx sicula</i>	P	4.2	III=II=IV>I	-	Original
<i>Ctenopteryx sicula</i>	P	6.0	III>II>IV>I	-	Original
Ordem Idiosepida					
Idiosepidae					
<i>Idiosepius paradoxus</i>	P	1.18	II>I>III>IV	T	Baseado em Natsukari (1970)
<i>Xipholeptos notoides</i>	P	1.13	II>I>III>IV	T	Original
<i>Xipholeptos notoides</i>	P	2.6	II>III>I>IV	T	Original
<i>Xipholeptos notoides</i>	P	4.0	II>III>I>IV	-	Original
Ordem Sepiida					
Sepiolidae					
<i>Euprymna scolopes</i>	P	1.7	III>IV>II>I	-	Original
<i>Euprymna tasmanica</i>	B	5.0	III>II>IV>I	-	Original
<i>Rossia macrosoma</i>	B	3.3	III>II>IV>I	-	Adaptado de Boletzky (1973)
<i>Sepia officinalis</i>	B	6.0	III>II>IV>I	-	Redesenhados de Naef (1928)
<i>Semirossia patagonica</i>		5.5	III>II>IV>I	-	Adaptado de Carrasco et al (2012)
<i>Semirossia tenera</i>		2.2	III>II>IV>I	-	Adaptado de Vecchione et al. (2001)
<i>Stoloteuthis leucoptera</i>		9.8	III=II>IV>I	IV	Adaptado de Vecchione et al. (2001)
Sepiadariidae					
<i>Sepioloidea lineolata</i>		2.3	III>II>IV>I	-	Original
Ordem Spirulida					
Spirulidae					
<i>Spirula spirula</i>	P	1.5	I>II>III	IV - T	Brunn (1943)
<i>Spirula spirula</i>	P	6.0 TL*	I=II>III>IV	T	Chun (1888-1889)

*Total lenght

Logo após os desenhos foram elaborados inicialmente com papel milimetrado e lápis 2B/6B e repassados para papel vegetal com canetas nanquim entre 0.05-0.5mm, utilizando o pontilhismo como técnica principal de desenho. Com auxílio de um tablet, alguns desenhos foram elaborados usando o software *Sketchbook* (versão 6.0). O mesmo software também foi utilizado para ajustes dos desenhos elaborados à mão.

A partir da base de dados compilada, foi possível analisar e comparar as coroas braquiais de paralarvas e juvenis de cefalópodes coleoides, buscando a existência de possíveis padrões de desenvolvimento das coroas de braços nos grandes grupos filogenéticos da subclasse Coleoidea.

4.3 Resultados

4.3.1 Superordem Octopodiformes - Ordem Vampyromorpha

Composta pela família Vampyroteuthidae, com um único gênero e uma única espécie, *Vampyroteuthis infernalis*. A família é caracterizada pela presença de cirri ao longo dos braços, quatro pares de braços do mesmo tamanho e um par de filamentos menores que os braços, localizados entre AI e o AII (Tab.1). Na parte distal de cada braço há quatro ventosas posicionadas em uma única fileira longitudinal. A menor paralarva da espécie foi descrita por Young & Vecchione (1999) e possui 8.0 mm ML (Fig. 2).

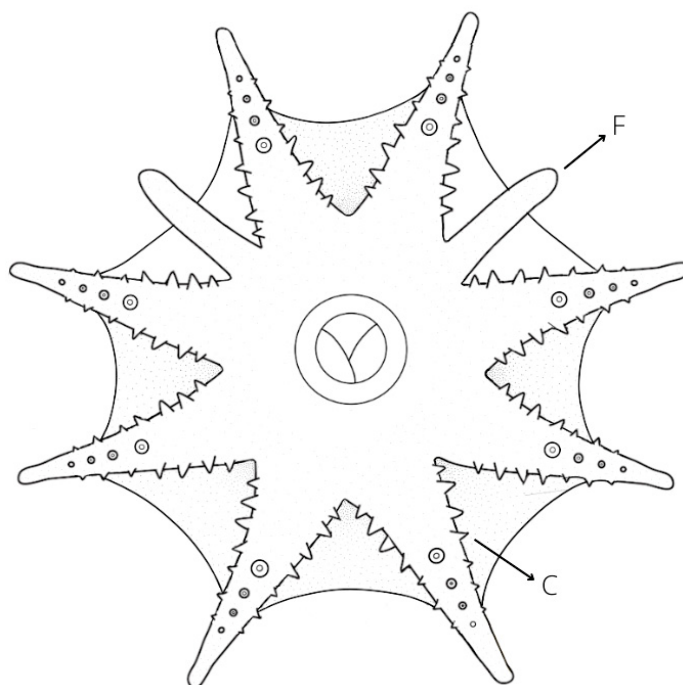


Figura 2: *Vampyroteuthis infernalis* - 8.0 mm ML. Coroa braquial de paralarva (Adaptado de Young & Vecchione, 1999). (C) Cirrus. (F) Filamento.

4.3.2 Superordem Octopodiformes - Ordem Octopoda - Subordem Cirrata

Nesta subordem, os polvos possuem cirri ao longo dos braços e apresentam uma extensa membrana fina entre os braços, conhecida como “rede”, similar a um guarda-chuva quando os braços estão abertos (Hochberg et al., 1992). Duas espécies, *Grimpoteuthis* sp. (12 mm ML) e *Cirroctopus* sp. (5 mm ML) foram avaliadas, e ambas possuem todos os braços da coroa do mesmo tamanho (AF: I=II=III=IV) (Tab. 1). Os braços são longos, com aproximadamente 22 ventosas em cada braço em uma única fileira, com os cirri posicionados lateralmente a cada ventosa, totalizando 44 (Fig. 3).

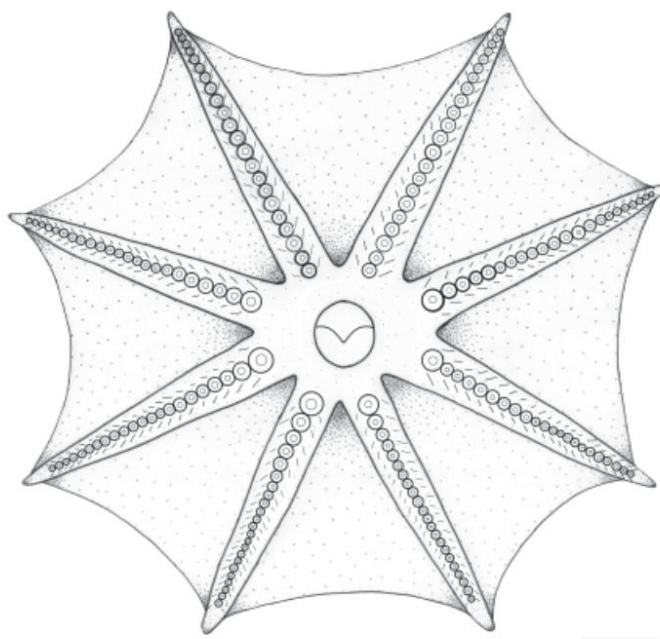


Figura 3: *Grimpoteuthis* sp. - 12.0 mm ML. Coroa braquial de juvenil (Adaptado de Ziegler et al., 2021). Escala = 1 mm.

4.3.3 Superordem Octopodiformes - Ordem Octopoda - Subordem Incirrata

Esta subordem inclui duas superfamílias: Argonautoidea e Octopodoidea. Argonautoidea é composta por polvos pelágicos, incluindo as famílias: Alloposidae, Argonautidae, Ocythoidae e Tremoctopodidae.

Os membros da família Argonautidae possuem todos os braços de mesmo tamanho ao eclodir, sendo AF: I=II=III=IV (Tab. 1). Em indivíduos recém eclodidos de *Argonauta nodosus* (Fig. 4 A), há três ventosas em cada braço.

Conforme as paralarvas se desenvolvem, surgem certas diferenças na coroa braquial entre machos e fêmeas. Em *Argonauta argo*, nas fêmeas com 1.9 mm ML (Fig. 4 B), o AI se torna maior que os demais e possui oito ventosas distribuídas em ziguezague. Enquanto nos machos (Fig. 4

C), o AIII se transforma em hectocótilo (Finn, 2016). Todos os braços possuem seis ventosas distribuídas em ziguezague.

Na família Tremoctopodidae, foram analisadas duas espécies: *Tremoctopus violaceus* e *Tremoctopus* sp., com 1.6 mm ML e 2.3 mm ML, respectivamente. Ambas as espécies possuem AF: I>II>IV>III, com AIII bem reduzido (Tab. 1). Cinco ventosas no AI, AII e AIV com três ventosas, e uma única ventosa no AIII.

Em *Tremoctopus* sp., há cinco ventosas no AI, três ventosas no AII e AIV, e uma única ventosa no AIII (Fig. 4 D). Em *Tremoctopus violaceus* há 15 ventosas no AI, seis ventosas no AII, duas ventosas no AIII e cinco ventosas no AIV (Fig. 4 E, Tabela 1). Uma das características do gênero *Tremoctopus* é a presença de uma ventosa maior no AI, sendo a terceira ventosa a partir da base do braço.

A família Allopeosidae, é composta por um único gênero com apenas uma espécie - *Haliphron atlanticus* (Fig. 4 F), na qual o AI é o mais desenvolvido da coroa, sendo AF: I>II>III>IV (Tab.1). Não há registros de ventosas.

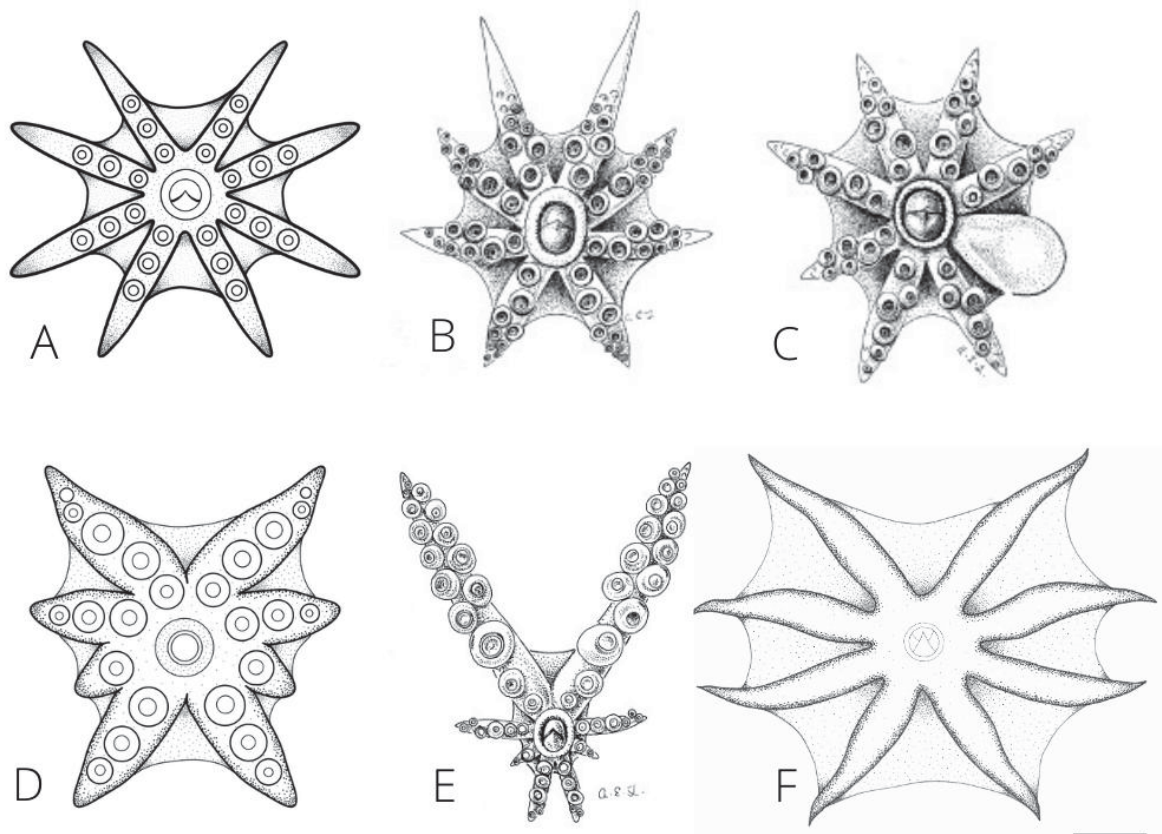


Figura 4: Coroas braquiais da Superfamília Argonautoidea. A) *Argonauta nodosus* - 1.3 mm ML (Adaptado de Vidal et al., 2020); B) *Argonauta argo* fêmea com 1.9 mm ML - Vecchione et al., 2001) e C) *Argonauta argo* (macho com 1.5 mm ML - Vecchione et al., 2001); D) *Tremoctopus* sp. - 1.6 mm ML

(Adaptado de Naef, 1928); E) *Tremoctopus violaceus* - 2.3 mm ML (Vecchione et al., 2001); F) *Haliphron atlanticus* - 5.2 mm ML (Adaptado de Hochberg et al., 1992). Escala = 1 mm.

Na Superfamília Octopodoidea, foram analisadas paralarvas e juvenis pertencentes a três famílias: Amphitretidae, Enteroctopodidae e Octopodidae.

Na família Octopodidae, foram analisadas nove espécies, sendo seis paralarvas planctônicas e três juvenis bentônicos. Todas as espécies observadas (exceto *Macrotritopus defilippi*) apresentaram uma membrana que envolve a área basal de todos os braços, até a altura da segunda ventosa.

Octopus vulgaris - 1.3 mm ML (Fig. 5 A). AF: I=II=III=IV (Tab. 1). Há uma fileira de três a quatro ventosas em uma única série em cada braço. A terceira ventosa tende a ser maior, seguida pela segunda e última ventosa da parte distal do braço.

Octopus americanus - 1.1 mm ML (Fig. 5 B). AF: I=II=III=IV (Tab. 1). Possuem de três a quatro ventosas em uma única série.

Amphioctopus aegina - 2.0 mm ML (Fig. 5 C). AF: I=II=III=IV (Tab. 1). Possuem cinco ventosas em uma única série, sendo uma pequena e quatro ventosas ao longo dos braços, que vão decrescendo até a ventosa distal.

Robsonella huttoni - 1.4 mm ML (Fig. 5 D). AF: I=II=III=IV (Tab. 1). Ventosas distribuídas em uma única fileira, sendo três ventosas grandes e a ventosa distal relativamente menor. Todavia a segunda ventosa a partir da base destaca-se devido ao seu maior tamanho comparada às demais.

Pinnoctopus cordiformis - 3.12 mm ML (Fig. 5 E). AF: I=II=III=IV (Tab. 1). Oito ventosas bisseriais (Carrasco et al., 2013). As ventosas localizadas no meio dos braços possuem uma proporção maior comparada às demais, correspondente a 16% do ML.

Macrotritopus defilippi - 2.1 mm ML (Fig. 5 F). AF: III>II>I=IV (Tab. 1). Esta espécie se distingue das demais por possuir AIII bem desenvolvidos, com cerca de 50% do tamanho do manto, AI e AIV possuem o mesmo tamanho e AII é relativamente maior. Não há informações sobre as ventosas.

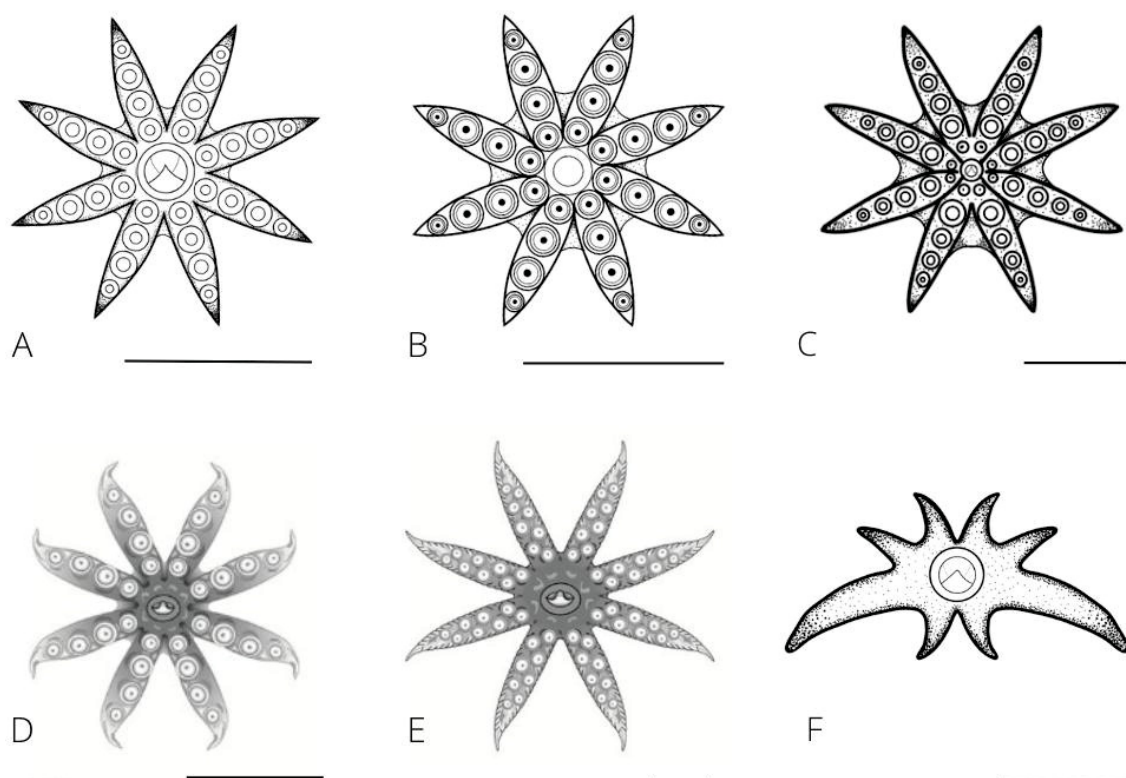


Figura 5: Família Octopodidae - coroa braquial de paralarvas. A) *Octopus vulgaris* - 1.3 mm ML (Adaptado de Santana-Cisneros et al., 2021) B) *Octopus americanus* - 1.1 mm ML (original). C) *Amphioctopus aegina* - 2.0 mm ML (Adaptado de Prasopsook et al., 2022) D) *Robsonella huttoni* - 1.4 mm ML (Carrasco et al., 2013). E) *Pinnoctopus cordiformis* - 3.12 mm ML (Carrasco et al., 2013). F) *Macrotritopus defilippi* - 2.1 mm ML (Redesenhado de Salman, 2012). Escala = 1 mm.

Octopus chierchiae - 3.5 mm ML (Fig. 6 A), eclode como juvenil. Em AI e AII há 10 ventosas distribuídas em séries bisseriais, AIII 12 ventosas, no AIV 11 ventosas.

Octopus maya - 6.0 mm ML (Fig. 6 B), também eclode como juvenil e possui todos os braços relativamente do mesmo tamanho com ventosas bisseriais, tem AF: I=II=III>IV (Tab. 1). Possuem 20 séries bisseriais, totalizando 40 ventosas. AIV é relativamente menor e possui 18 séries (36 ventosas). Próximo à massa bucal há duas séries de ventosas uniseriais.

Paroctopus cthulu - 3.5 mm ML (Fig. 6 C), um embrião retirado do ovo em seus estágios finais de desenvolvimento embrionário (estágio XIX.1), possui AF: I=II=III=IV (Tab. 1), contendo 16 ventosas nos AI-AII-AIII e 14 ventosas no AIV. Há uma fileira uniserial de ventosas ao redor da massa bucal.

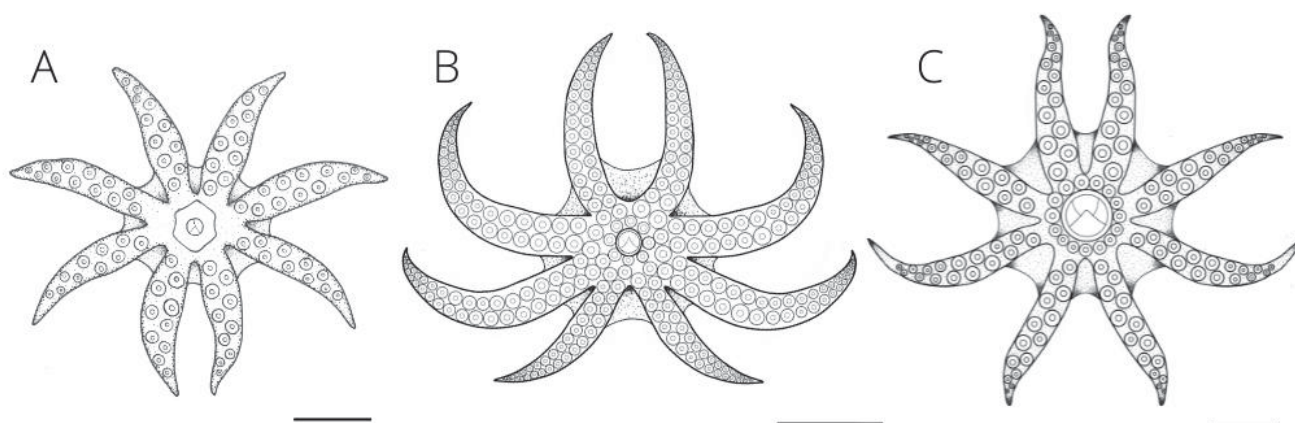


Figura 6: Coroa braquial Octopodidae - coroas braquiais de juvenis bentônicos. A) *Octopus chierchiae* - 3.5 mm ML (Adaptado de Gearson et al., 2021); B) *Octopus maya* - 6 mm ML (original); C) *Paroctopus cthulu* - 3.5 mm ML (original). Escala = 1 mm.

Ao eclodir, todos juvenis bentônicos analisados apresentaram uma membrana entre os braços, cuja extensão varia conforme a espécie.

A família Amphitretidae foi representada por *Vitreledonella richardi* com 2.2 mm ML (Fig. 7). AF: I=II>III>IV (Tab. 1), sendo AI e AII de mesmo tamanho e AIV o menor par de braços de sua coroa braquial. Todos os braços possuem sete ventosas cujo tamanho diminui da base para a extremidade dos braços. *Vitreledonella richardi* possui uma ampla membrana fina entre os braços, conhecida como “rede”, a qual se estende até a extremidade dos mesmos.

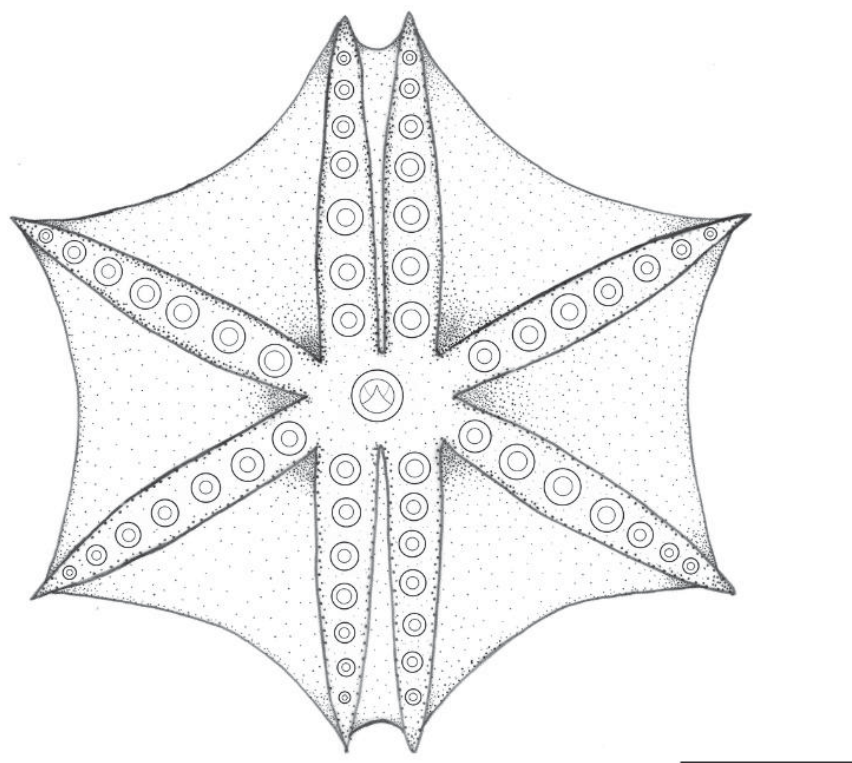


Figura 7: Família Amphitretidae. *Vitroledonella richardi* - 2.2 mm ML (Redesenhado de Nesis, 1982). Escala = 1 mm.

Na família Enteroctopodidae, a paralarva analisada *Enteroctopus megalocyathus* tem 10.0 mm ML (Fig. 8), sendo que os indivíduos eclodem com 8.4 mm ML (Villanueva et al., 2016) e possuem todos os braços do mesmo tamanho (Tab. 1). Há 14 ventosas bisseriais em cada braço, todavia na parte distal há duas ventosas distribuídas em uma única série. Na parte proximal dos braços, próximo a massa bucal há uma pequena ventosa em todos os braços.

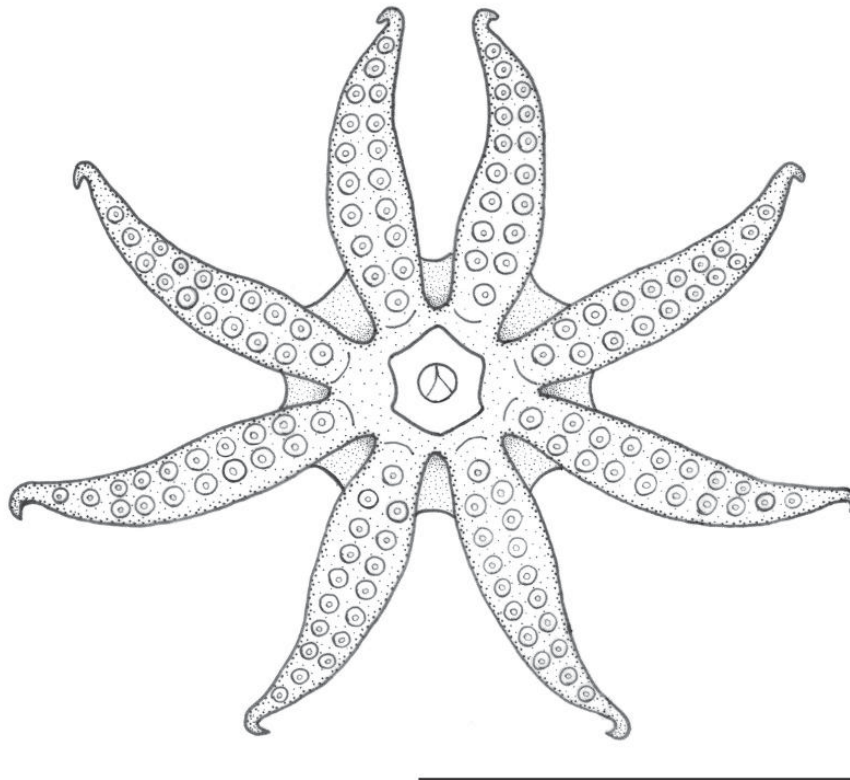


Figura 8: *Enteroctopus megalocyathus* - 10 mm ML. Coroa braquial (Adaptado de Carrasco et al., 2012). Escala = 1 mm.

4.3.4 Superordem Decapodiformes - Ordem Myopsida - Família Loliginidae

Nesta Ordem foi possível analisar quatro espécies diferentes pertencentes à Família Loliginidae, sendo elas: *Doryteuthis opalescens*, *Loligo vulgaris*, *Lolliguncula diomedae* e *Sepioteuthis lessoniana*. As espécies analisadas apresentam coroa braquial com um padrão similar de desenvolvimento e AF: III>IV>II>I, exceto *Sepioteuthis lessoniana* (Tab. 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)

Loligo vulgaris - 1.6 mm ML (Fig. 9 A). AII com duas ventosas, AIII com cinco ventosas, AIV com duas ventosas e tentáculos com 20 ventosas distribuídas irregularmente.

Doryteuthis opalescens - 1.9 mm ML (Fig. 9 B). AII há duas ventosas, AIII cinco ventosas, AIV com duas ventosas e tentáculos com 18 ventosas distribuídas irregularmente.

Lolliguncula diomedeeae - 1.28 mm ML (Fig. 9 C). Uma ventosa no AII e AIV, duas ventosas em AIII. Tentáculos com seis ventosas.

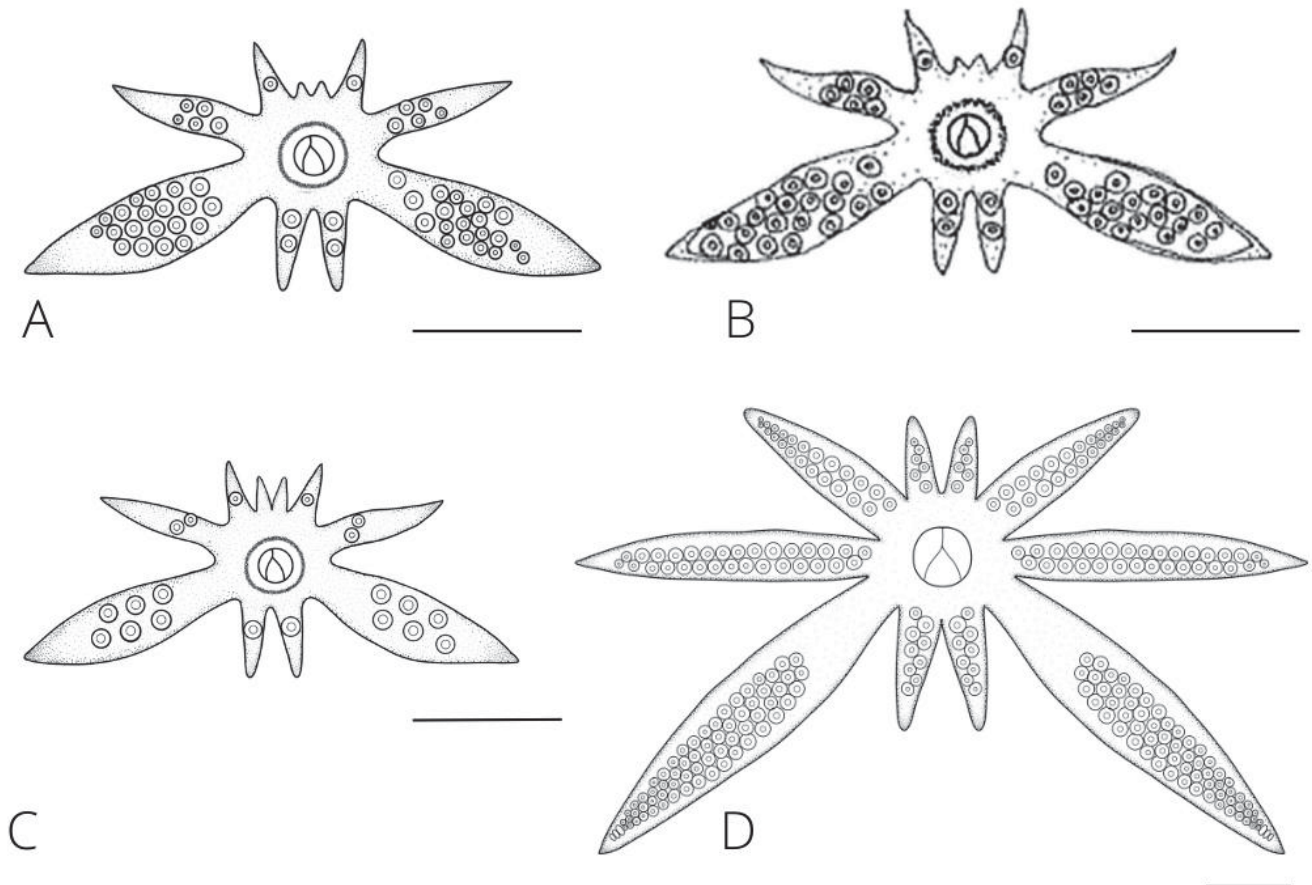


Figura 9: Coroas braquiais da Família Loliginidae. A) *Loligo vulgaris* - 1.6 mm ML (Redesenhado de Naef, 1928); B) *Doryteuthis opalescens* - 1.9 mm ML (Adaptado de Vidal & Salvador, 2019); C) *Lolliguncula diomedeeae* - 1.28 mm ML (Adaptado de Fernández-Álvarez et al., 2017); D) *Sepioteuthis lessoniana* - 5 mm ML (Baseado em Kimbara et al., 2021). Escala = 1 mm.

Sepioteuthis lessoniana - 5.0 mm ML (estágio XXIX) (Fig. 9 D). Possui AF: III>II>IV>I (Tab. 1) e ventosas bisseriais em todos os braços. AI possui seis ventosas, AII 23 ventosas distribuídas em pares, AIII 30 ventosas e AIV nove ventosas. Tentáculos com 65 ventosas e três *buds* na extremidade distal.

Lolliguncula diomedeeae possui o menor tamanho de eclosão, portanto possui uma menor coroa, consequentemente com braços menores e com poucas ventosas.

4.3.5 Superordem Decapodiformes - Família Oegopsida

Nesta ordem foi possível analisar a coroa de braços de 21 famílias e 34 espécies.

4.3.5.1 Ordem Oegopsida - Família Brachioteuthidae

Foram analisadas paralarvas de três tamanhos diferentes:

2.0 mm ML (Fig. 10 A): AF: II>I (Tab. 1). AIII não desenvolvidos e AIV apenas uma pequena protuberância. AI e AII com apenas uma ventosa. Nos tentáculos, há seis ventosas distribuídas em duas séries longitudinais, cada uma com três ventosas.

4.0 mm ML (Fig. 10 B): AF: II>I=IV (Tab. 1). AIII apenas uma protuberância. AI com uma ventosa, AII com quatro ventosas. Nos tentáculos, na parte proximal não há ventosas, todavia no carpus há duas séries longitudinais com três ventosas cada. Enquanto no manus as ventosas se distribuem em seis a sete séries transversais e quatro séries longitudinais.

10.0 mm ML (Fig. 10 C): AF: II>III>IV>I (Tab. 1). AI é o menor braço da coroa braquial, com três ventosas; AII permanece como o maior braço e suas ventosas estão distribuídas em nove séries transversais e duas séries longitudinais; AIII se desenvolve e torna-se o segundo maior braço da coroa, com dez ventosas que decrescem em tamanho na parte distal; AIV possui seis ventosas, sendo três maiores na base do braço e três menores na porção distal. Não há registro da distribuição das ventosas dos tentáculos.

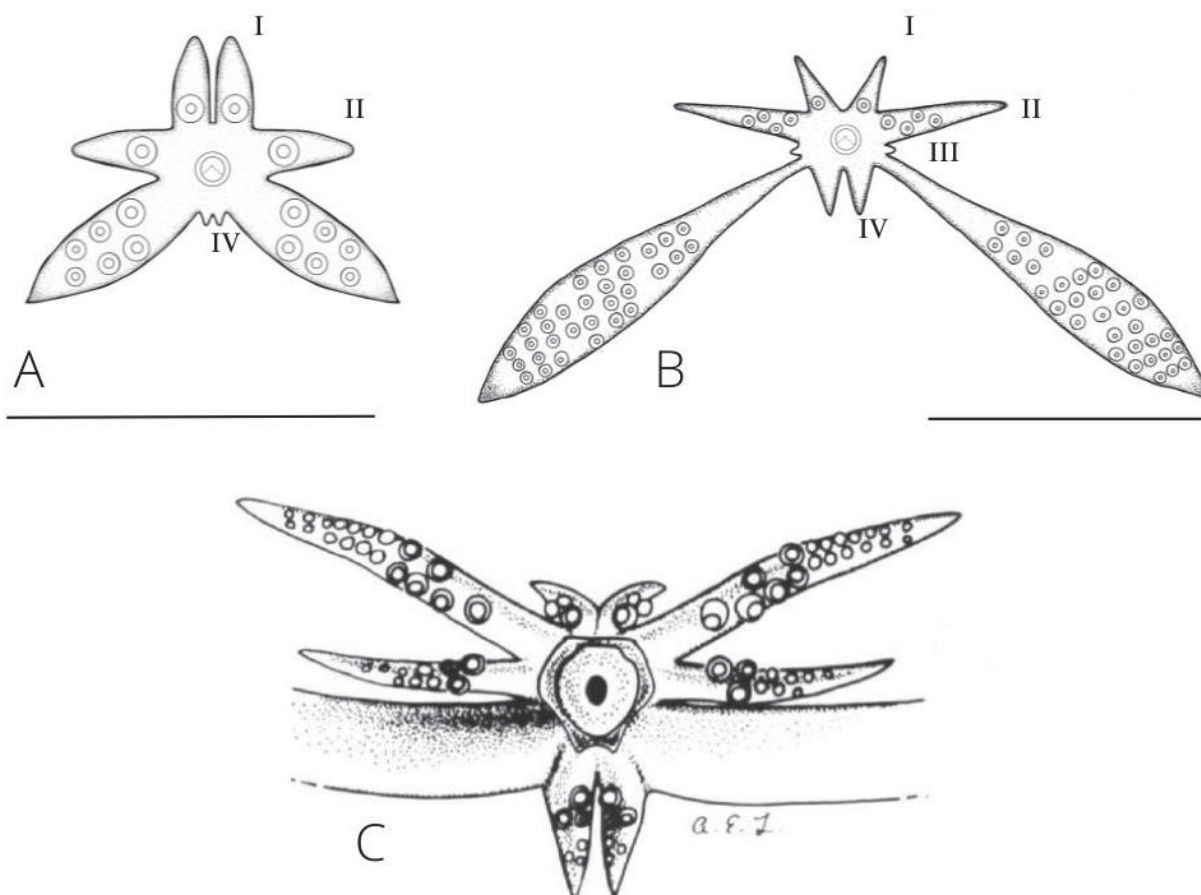


Figura 10: *Brachioeteuthis* sp. - Coroas braquiais. A) 2.0 mm ML (Adaptado de Young & Harman, 1985); B) 4.0 mm ML (original); C) 10.0 mm ML. (Adaptado de Sweeney & Roper et al., 1992). Escala = 1 mm.

4.3.5.2 Ordem Oegopsida - Família Architeuthidae

Nesta família foram analisadas as coroas braquiais de paralarvas de *Architeuthis dux*.

6.7 mm ML (Fig. 11 A). O menor tamanho de eclosão com AF: I>II>III>IV (Tab. 1), sendo AI visivelmente maior que os demais.

8.8 mm ML (Fig. 11 B). AF: III>II>I>IV (Tab.1). AIII torna-se o maior braço da coroa, AIV é ligeiramente menor que AIV.

Em ambos os tamanhos analisados, não há informações sobre a disposição de ventosas.

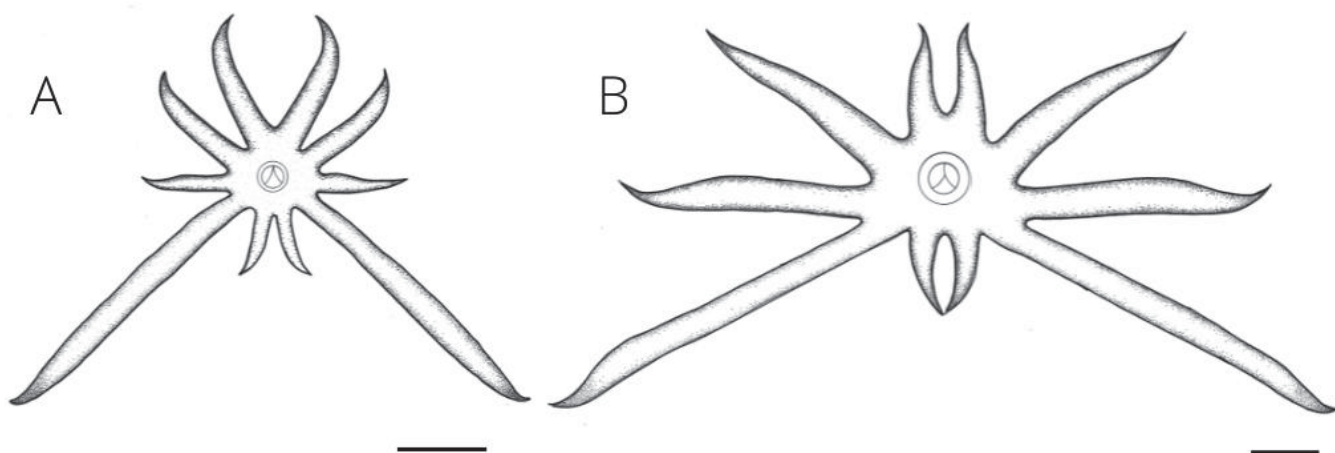


Figura 11: *Architeuthis dux*. Coroas braquiais. A) 6.7 mm ML; B) 8.8 mm ML. Adaptados de O'Shea et al. (2022). Escala = 1 mm.

4.3.5.3 Ordem Oegopsida - Família Neoteuthidae

Neoteuthis thielei é pertencente à família monotípica Neoteuthidae. O único registro de uma paralarva desta espécie foi documentada e desenhada por Thiele (1920). A partir do desenho original, foi possível desenhar a coroa braquial (Fig. 12). Todavia não foi possível representar os tentáculos pois os mesmos estavam danificados na obra original. Na paralarva com 11 mm ML, é AF: III>II>I>IV (Tab. 1). Não há informações sobre as ventosas.

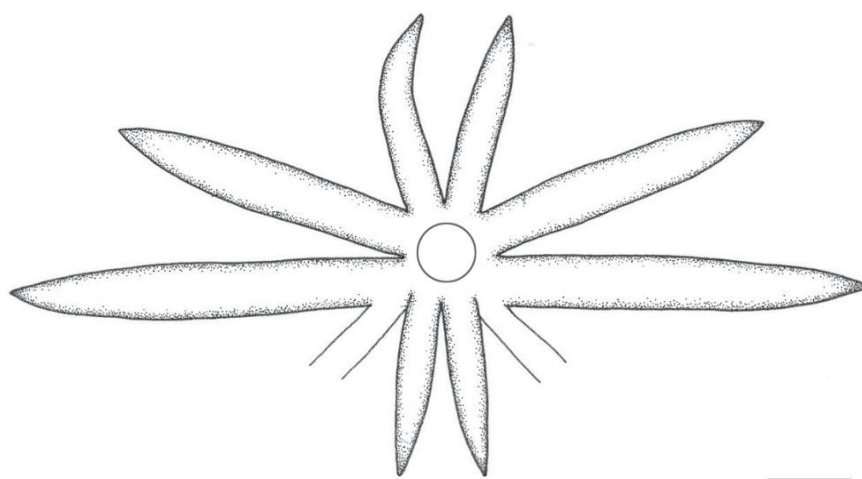


Figura 12: *Neoteuthis thielei* - 11 mm ML. Coroa braquial. Adaptado de Thiele (1920). Escala = 1mm.

4.3.5.4 Ordem Oegopsida - Família Thysanoteuthidae

A família Thysanoteuthidae é monotípica, composta pela espécie *Thysanoteuthis rhombus*. Nessa espécie, é possível observar a formação e o desenvolvimento da membrana localizada entre braços ventrais e nos tentáculos. Foram analisados três tamanhos.

1.4 mm ML (Fig. 13 A): AF: I=II>III=IV (Tab. 1). AI-AII apresentam o mesmo tamanho, enquanto AIII-AIV são pequenas protuberâncias. Há duas ventosas em AI-AII, e nos tentáculos 12 ventosas, dispostas na parte proximal dos tentáculos, sendo a parte distal desprovida de ventosas.

4.2 mm ML (Fig. 13 B): o AF muda para AF: II>III>I>IV (Tab. 1). Há um maior desenvolvimento do AIII, o mesmo também possui uma membrana ao longo do seu comprimento, denominada *trabeculae*. Uma membrana também se desenvolve entre AIII e AIV, envolvendo a parte proximal dos tentáculos. AII possui o comprimento em cerca de 60% do ML (Young & Vecchione, 1996; Wakabayashi et al., 2002).

7.0 mm ML (Fig. 13 C): AF muda para AF: III>II>I>IV (Tab. 1). Ao longo do desenvolvimento, AIII torna-se o maior componente da coroa braquial, AI e AII são quase do mesmo tamanho. AIV continua como menor par da coroa braquial (Tab. 1). Há um maior desenvolvimento da membrana presente entre AIII e AIV. Nos tentáculos, há formação do *club* tentacular. Não há informação das ventosas.

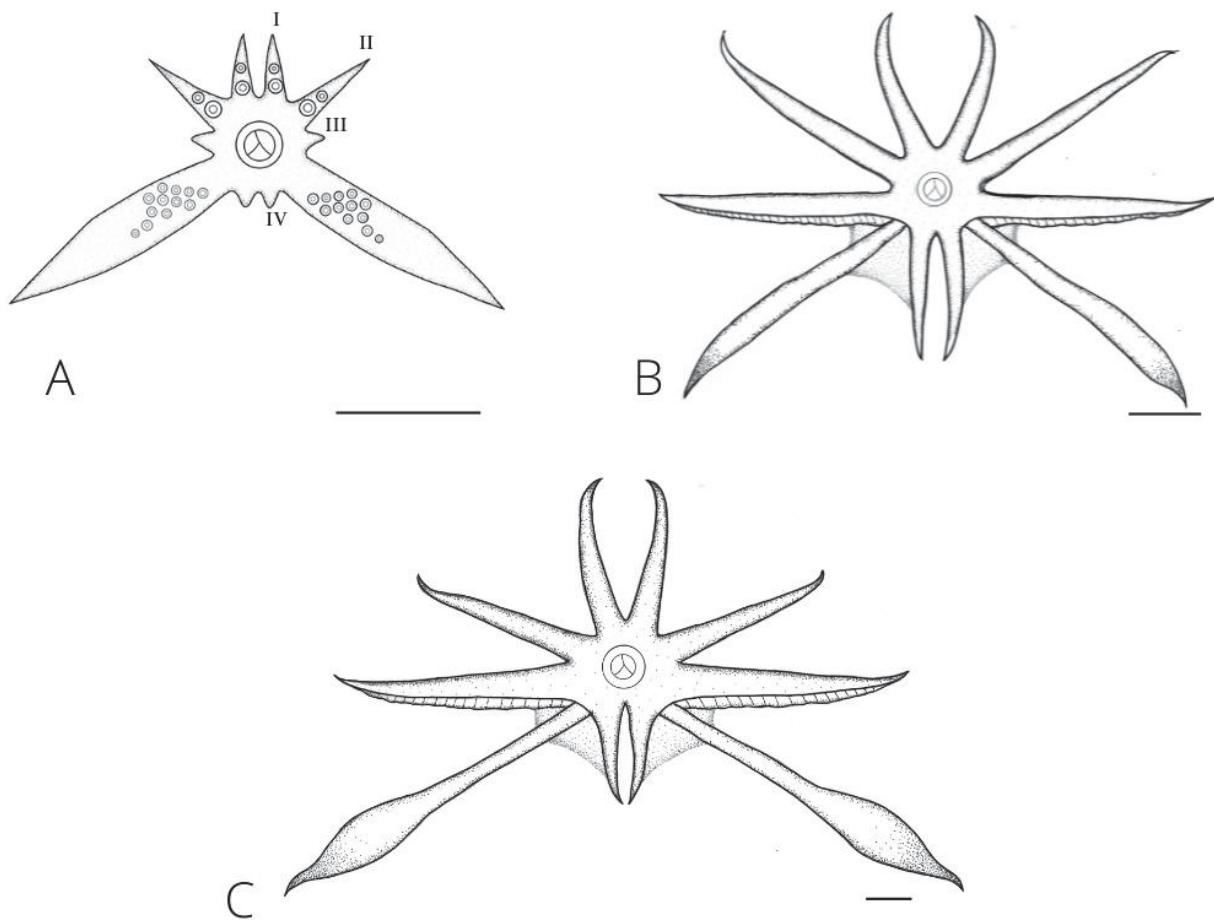


Figura 13: *Thysanoteuthis rhombus* - Coroas braquiais. A) 1.4 mm ML; B) 4.2 mm ML; C) 7.0 mm ML. Adaptados de Wakabayashi et al. (2005). Escala = 1 mm.

4.3.5.5 Ordem Oegopsida - Família Promachoteuthidae

Foi possível analisar a coroa braquial de *Promachoteuthis* sp. de 3.8 mm ML (Fig. 14), sendo este o menor exemplar coletado da família (Ortiz et al., 2024), possuindo AF: I>II>IV>III (Tab. 1).

Neste espécime, é notório a grande quantidade de ventosas presentes em todos os braços. AI possui 32 ventosas, dispostas em duas séries longitudinais. AII tem 27 ventosas, no AIII há 17 ventosas e AIV possui 21 ventosas. Em todos os braços as ventosas são bisseriais, mas na extremidade distal há apenas uma ventosa.

A parte proximal dos tentáculos, o *stalk*, equivale a 60% de seu comprimento e carece de ventosas. O *club* tentacular é ligeiramente expandido com 73 ventosas, distribuídas em cinco a sete séries longitudinais e entre 14 séries transversais.

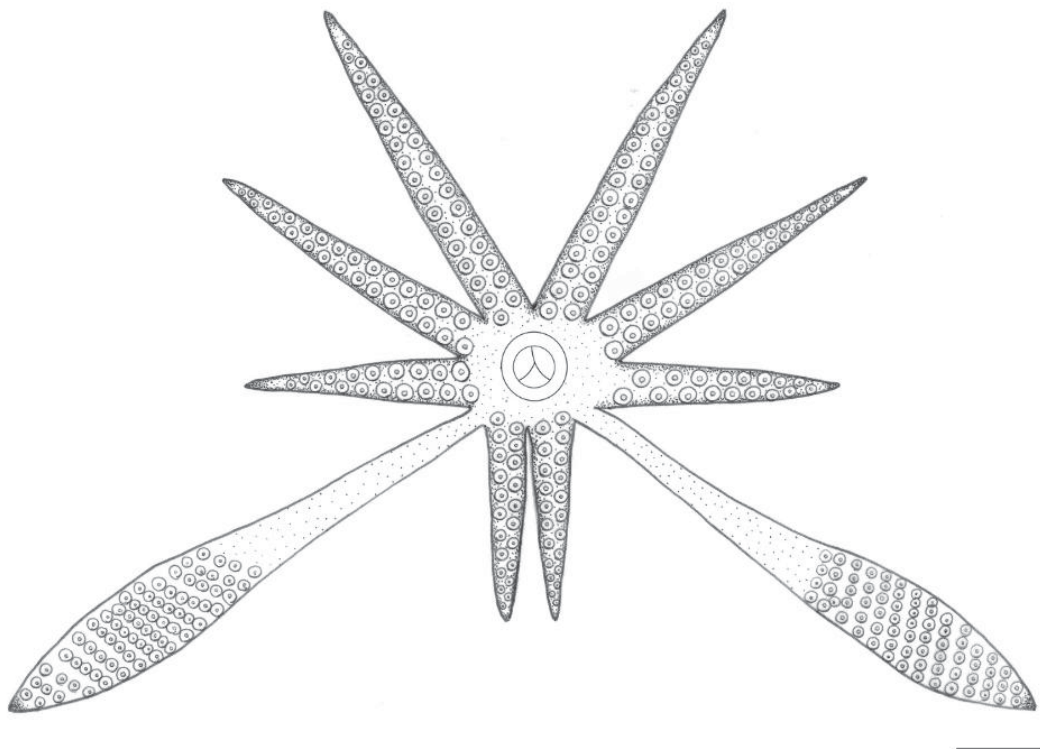


Figura 14: *Promachoteuthis* sp. - 3.8 mm ML. Coroa braquial (original). Escala = 1 mm.

4.3.5.6 Ordem Oegopsida - Família Joubiniteuthidae

Joubiniteuthis é o único gênero da família Joubiniteuthidae. Foi analisada uma paralarva de *Joubiteuthis* sp. com 10.6 mm ML (Fig. 15 A). O registro provém de Clark & Lu (1974;1975) e foi desenhado por Clarke para Roper & Clarke (1992). A partir do desenho da paralarva foi possível desenhar a coroa braquial. Os braços são bem desenvolvidos e AF: II>I>III>IV (Tab. 1). Os tentáculos são maiores que todos os braços da coroa, o stalk é desprovido de ventosas e as

mesmas estão concentradas no *club* tentacular expandido. Não há registros da disposição e número das ventosas.

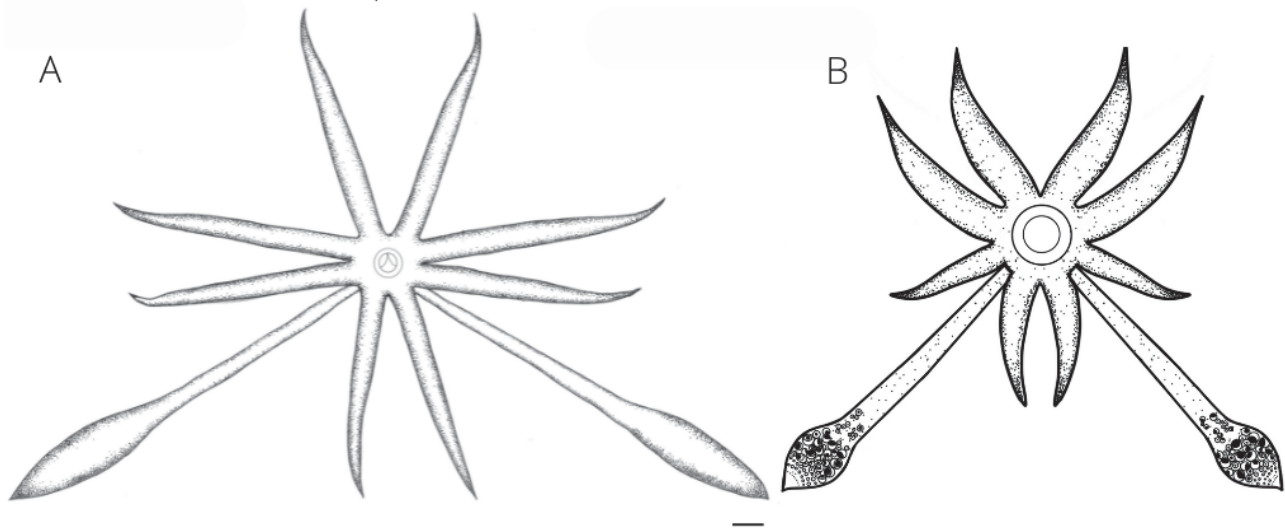


Figura 15: A) *Joubiniteuthis* sp. - 10.6 mm ML (Desenhado de Roper & Clarke, 1992); B) *Magnapinna* sp. - 19 mm ML (Redesenhado de Vecchione & Young, 1998). Escala = 1 mm.

4.3.5.7 Ordem Oegopsida - Família Magnapiinidae

Foi possível elaborar a coroa de braços de uma paralarva de espécie de *Magnapinna* sp. com 19 mm ML (Fig. 15 B), descrita por Vecchione & Young (1998), com AF: I=II>IV>III (Tab. 1). Os tentáculos são os maiores componentes da coroa, com *club* desenvolvido e ventosas distribuídas em duas séries no carpus e sete a oito séries no manus, com vários *buds* na ponta distal. Não há informações sobre a disposição de ventosas nos braços. A largura relativa dos braços é meramente representativa.

4.3.5.8 Ordem Oegopsida - Família Onychoteuthidae

Na Família Onychoteuthidae, duas espécies foram analisadas e ambas apresentaram um desenvolvimento similar da coroa de braços.

Onykia carriboea - 2.2 mm ML (Fig. 16 A). No AI e AII possuem seis ventosas em cada. Nos tentáculos há nove ventosas em toda sua distribuição. Os indivíduos recém eclodidos não possuem AIII e AIV desenvolvidos (Tab. 1).

4.0 mm ML (Fig. 16 B). AF muda para AF: II>III>I>IV (Tab. 1). Todos os braços possuem ventosas bisseriais, sendo: AI com 16 ventosas e três buds na parte distal do braço, AII com 19 ventosas, AIII com 14 ventosas e AIV com 13 ventosas. Nos tentáculos, as ventosas são dispostas inicialmente bisseriais no *stalk*. À medida que se aproximam da extremidade distal, tornam-se menores e organizam-se em uma disposição quadriserial.

Onychoteuthis banksii - 3.1 mm ML (fig. 16 C 1). AF:I>II (Tab. 1). Ao eclodir, não possuem AIII e AIV desenvolvidos. Não há registros da quantidade e distribuição das ventosas.

5.4 mm ML: AF: I=II>>III>>IV. As ventosas são pequenas, grandes quantidades no AI e AII, poucas no AIII, e nenhuma nos AIV. Tentáculos ligeiramente mais longos que os braços. Pequenas ventosas bisseriais ao longo de toda a superfície oral dos tentáculos, algumas na região central começando a se alongar em ganchos (Vecchione et al., 2001).

5.5 mm ML (fig. 16 C 2). AF: II>I>III>IV (Tab. 1). AIII e AIV desenvolvem-se, todavia AIV é uma pequena protuberância, AII se torna o maior par de braços da coroa braquial e é ligeiramente menor que os tentáculos.

8.0 mm ML (fig. 16 C 3). AF: I=II>III>IV (Tab. 1). AI e AII apresentam tamanhos iguais e atingem quase o mesmo tamanho dos tentáculos. AIV segue sendo o menor par da coroa.

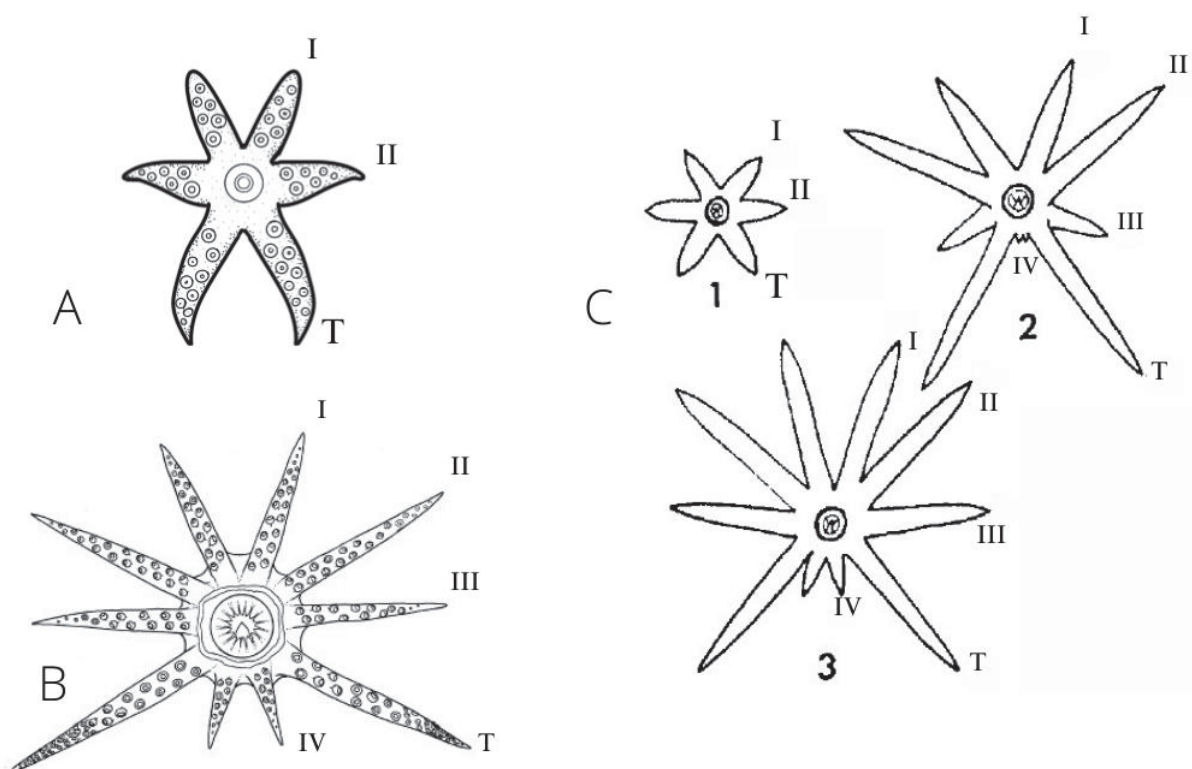


Figura 16: Família Onychoteuthidae. A) *Onykia carriboa* - 2.2 mm ML (Adaptado de Chun, 1910); B) *Onykia carriboa* - 4.0 mm ML (Vecchione et al., 2001); C) *Onychoteuthis banksii* - 1: 3.1 mm ML; 2: 5.5 mm ML; 3: 8.0 mm ML (Adaptado de Okutani & McGowan, 1969). (I-IV) Braços; (T) Tentáculos.

4.3.5.9 Ordem Oegopsida - Família Lycoteuthidae

A família Lycoteuthidae faz parte da superfamília Enoploteuthoidea. Foi possível analisar a espécie *Lycoteuthis lorigera* em dois tamanhos diferentes, todavia, não há informações das ventosas em ambos os tamanhos.

5.5 mm ML (Fig. 17 A): AF:III>II>I>IV (Tab. 1). Há formação do *club* tentacular.

7.0 mm ML (Fig. 17 B). AF: III>II>IV>I (Tab. 1). Nota-se um desenvolvimento maior do AIV, enquanto AIII e AII seguem com a mesma disposição.

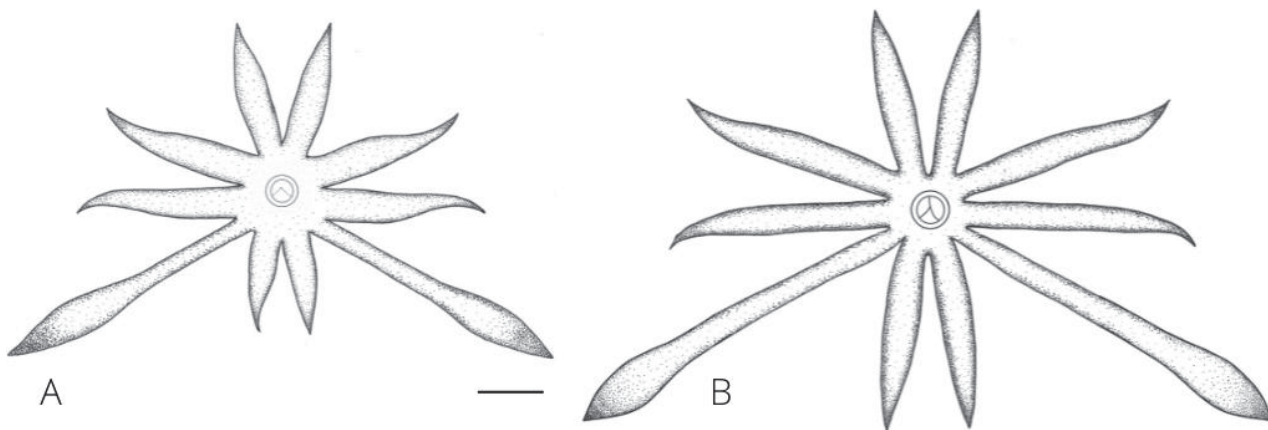


Figura 17: *Lycoteuthis lorigera*. Coroas braquiais. A) 5.5 mm ML (Adaptado de Voss & Stephen, 1992); B) 7.0 mm ML (Adaptado de Nesis, 1982). Escalas = 1 mm.

4.3.5.10 Ordem Oegopsida - Família Ommastrephidae

As paralarvas pertencentes à família Ommastrephidae possuem um caráter morfológico único entre os cefalópodes, que é a fusão dos tentáculos em uma “tromba”, conhecido como probóscide. Nas paralarvas recém eclodidas analisadas desta família, é possível observar a presença apenas de AI e AII e a ausência do AIV, além disso AIII pode não estar presente ou ser vestigial em algumas espécies.

Illex argentinus - 2.0 mm ML (Fig. 18 A). AF: I=II>III (Tab. 1). Apenas uma ventosa no AI e AII. AIII é uma pequena protuberância.

Eucleoteuthis luminosa - 2.2 mm ML (Fig. 18 B): AF: II>I>III (Tab.1). Uma ventosa no AI, uma ventosa e um *bud* no AII e AIII.

Todaropsis eblanae - 2.16 mm ML (Fig. 18 C). AF I=II>III>IV (Tab.1). AIV é apenas um *bud*. AI e AII com uma ventosa em cada braço.

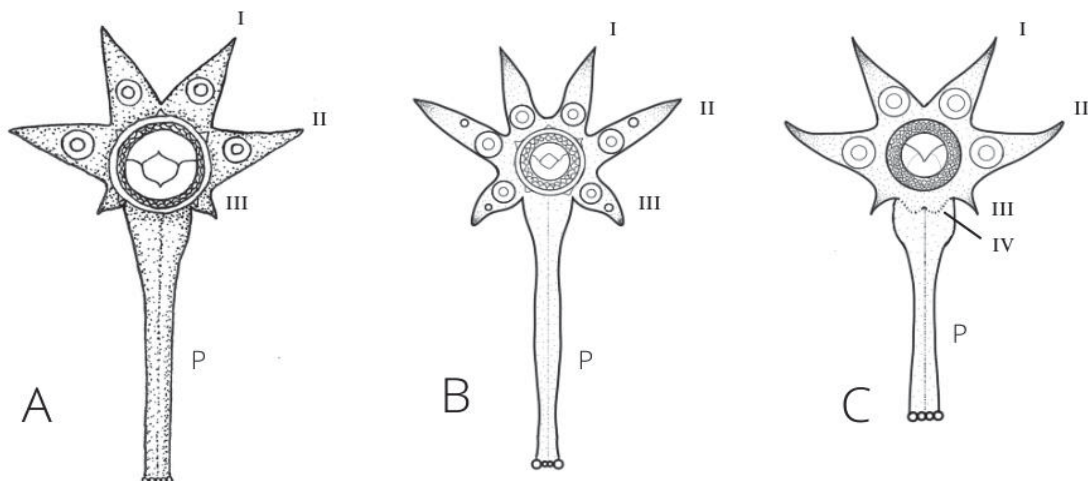


Figura 18: Família Ommastrephidae. A) *Illex argentinus* - 2.0 mm ML (Vidal, 1994 - original); B) *Euleoteuthis luminosa* - 2.2 mm ML (Adaptado de Wakabayashi et al., 2002); C) *Todaropsis eblanae* - 2.16mm ML (Adaptado de Fernández-Álvarez et al., 2017).

4.3.5.11 Ordem Oegopsida - Famílias Histioteuthidae, Mastigoteuthidae e Octopoteuthidae

Histioteuthis sp. - 3.2 mm ML (Fig. 19 A). AF: II>I>III>IV (Tab. 1). Ventosas grandes e bisseriais em todos os braços. AI com 12 ventosas e três buds, AII com 21 ventosas, AIII com 10 ventosas e três buds e AIV com três ventosas e quatro buds. Tentáculos robustos, longos, cerca de um quarto mais longos que os AII, ventosas muito pequenas, proporcionalmente poucas. *Stalk* tentacular com duas ventosas únicas próximas à base, pares de ventosas começam esparsamente no meio do pedúnculo, depois aumentam em número, primeiro como pares, depois em mais de duas séries, até seis a oito séries ao longo do manus distal, onde as ventosas se tornam menores (baseado em Vecchione et al., 2001)

Na Família Octopoteuthidae, foi possível analisar uma espécie, *Taningia danae*, única espécie pertencente ao gênero *Taningia*.

Taningia danae - 4.7 mm ML (Fig. 19 B) AF: II>I>III>IV (Tab. 1). AI e AII com quatro ventosas; AIII com seis ventosas e AIV com oito ventosas, todas distribuídas em pares. Nos tentáculos, há 10 ventosas pequenas e três ventosas grandes, todas localizadas no *club* tentacular, sendo estas características da família.

Mastigoteuthis hjorti - 6.0 mm ML (Fig. 19 C): AF: II>I>IV>III (Tab. 1). AIII e AIV são protuberâncias e não possuem ventosas. AI há seis ventosas e AII com oito ventosas. Nos tentáculos há 55 ventosas, distribuídas majoritariamente no *club* tentacular. Na parte proximal dos tentáculos há três ventosas maiores, enquanto na parte distal há quatro buds.

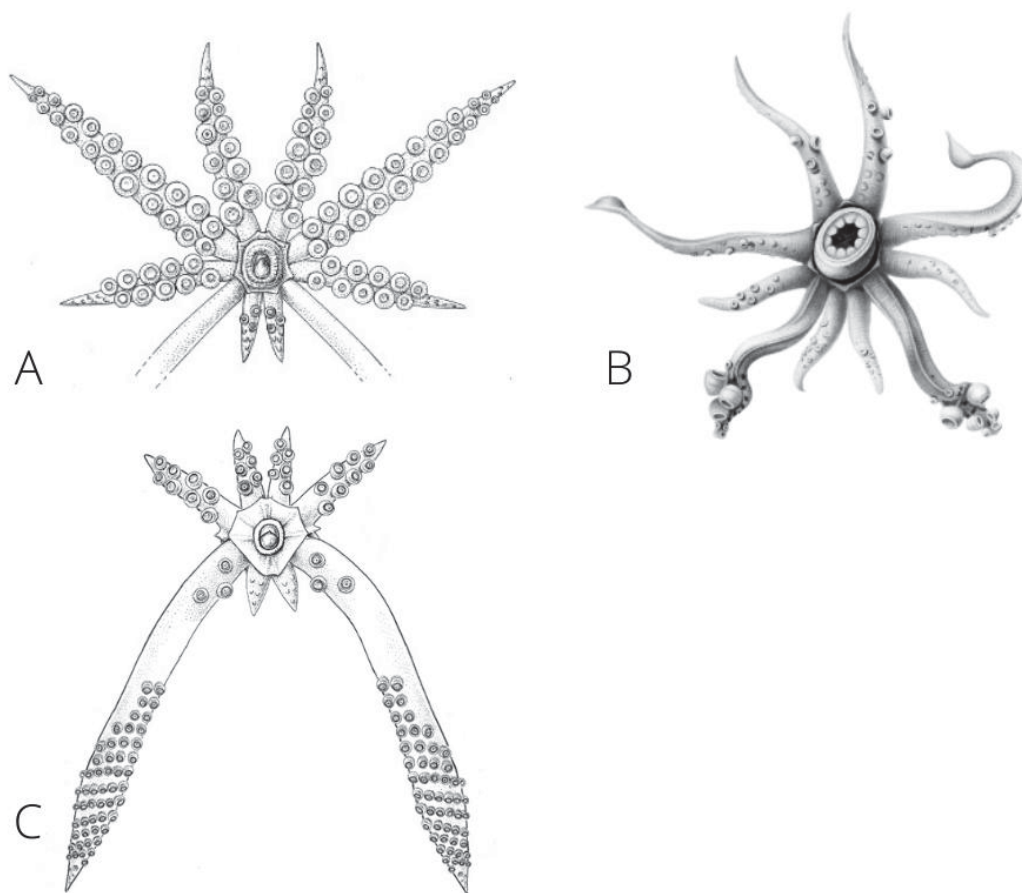


Figura 19: A) *Histiotеuthis* sp. - 3.2 mm ML (Adaptado de Vecchione et al., 2001); B) *Tanningia danae* - 4.7 mm ML (Adaptado de Chun, 1910); C) *Mastigoteuthis hjorti* - 6.0 mm ML (Adaptado de Vecchione et al., 2001).

4.3.5.12 Ordem Oegopsida - Família Gonatidae

Na Família Gonatidae, foi possível analisar uma espécie, *Gonatus fabricii*.

3.2 mm ML (Fig. 20 A). AF: II>I=III (Tab. 1). Os braços são bem reduzidos e não há registros das ventosas, AIV não está desenvolvido em exemplares de recém eclodidos. Não há informações do desenvolvimento dos tentáculos.

Em torno de 5.0 mm e 6.5 mm ML, o AIV se desenvolve, mas AF não se altera, sendo AF: II>I>III>IV (Tab.1, Fig. 20 B).

6.9 mm ML (Fig. 20 C). AF: III=II>I>IV (Tab.1). AI possui 32 ventosas, AII e AIII com 36 ventosas. No AIV há 14 ventosas. Em todos os braços, as ventosas próximas à massa bucal são divididas em duas séries transversais, depois em três a quatro ventosas transversais. Os tentáculos são muito longos, robustos e proeminentes, e possuem cerca de 86 ventosas, sendo cerca de 11 espalhadas no *stalk* e 75 ventosas muito pequenas se estendem até à parte distal. Ventosas proximais são amplamente espaçadas em duas séries, depois ficam compactadas em três a cinco séries transversais, distribuídas ao longo de 20 séries longitudinais.

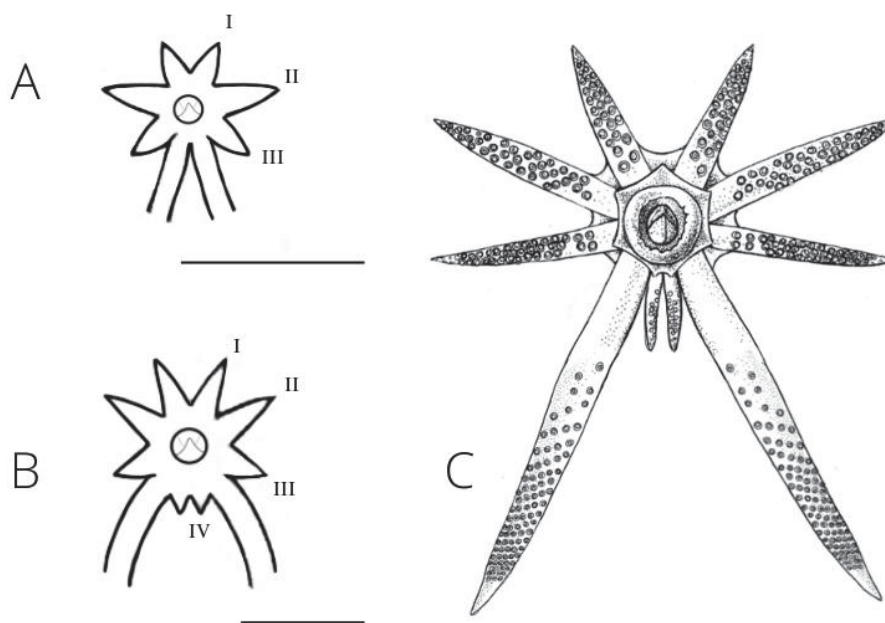


Figura 20: Família Gonatidae - Coroas braquiais. A) *Gonatus fabricii* - 3.2 mm ML; B) 5.0 mm ML (A e B: Adaptados de Okutani & McGowan (1969); C) 6.9 mm ML (Adaptado de Vecchione et al., 2001). Escalas = 1 mm.

4.3.5.13 Ordem Oegopsida - Família Cranchiidae

A família Cranchiidae é dividida em duas subfamílias: Cranchinae e Taoniinae.

Na subfamília Cranchiinae três paralarvas foram analisadas: *Cranchia scabra*, *Liocranchia reinhardtii* e *Leachia lemur*.

Cranchia scabra - 5.5 mm ML (Fig. 21 A). AF: II>I (Tab. 1). AI com quatro ventosas e AII com oito ventosas. Os tentáculos são curtos e se assemelham aos braços, com aproximadamente 10 ventosas distribuídas em toda sua extensão. AIII e AIV não estão desenvolvidos nos menores tamanhos.

Na subfamília Taoniinae, três espécies foram analisadas: *Egea inermis*, *Liguriella podophthalma* e *Teuthowenia megalops*, as quais apresentam uma coroa de braços com braços pequenos e pouco desenvolvidos.

Egea inermis - 10.0 mm ML (Fig. 21 B). Possui AF: III>II>I>IV (Tab. 1). AI com oito ventosas, 14 ventosas em AII e 16 ventosas no AIII. Há 50 ventosas nos tentáculos, distribuídas no *club* tentacular. Há ventosas distribuídas no comprimento dos tentáculos, mas devido a danos sofridos à amostra, não foi possível contabilizá-los precisamente.

Liocranchia reinhardtii - 9.0 mm ML (Fig. 21 C). AF: II>I>III>IV (Tab. 1). AI e AIII com cinco ventosas, sendo quatro bisseriais e uma na parte distal do braço, AII com 11 ventosas sendo 10 bisseriais e uma na parte distal e AIV com apenas uma ventosa. Nos tentáculos há 24 ventosas

bisseriais distribuídas no *stalk* tentacular e 32 no *club* tentacular distribuídas em cinco séries transversais com quatro ventosas, duas séries transversais com três ventosas e três séries com duas ventosas.

Leachia lemur - 13.8 mm ML (Fig. 21 D). AF: III>IV>II=I (Tab. 1). AI e AIV com três ventosas, AII com quatro ventosas e AIII com sete ventosas. Nos tentáculos, 45 ventosas no *club* tentacular, majoritariamente distribuídas em quatro séries longitudinais e entre 11-12 séries transversais. Há também nove ventosas distribuídas de forma irregular no comprimento dos tentáculos.

Teuthowenia megalops - 6.2 mm ML (Fig. 21 E). AF: I=II=III>IV (Tab. 1). No AI, AII e AIII há sete ventosas e AIV com duas ventosas. Nos tentáculos há aproximadamente 94 ventosas. Estas são distribuídas em sua parte proximal em pares, todavia da metade para a parte distal, a distribuição das ventosas muda para quatro séries longitudinais. Na extremidade da parte distal há duas séries longitudinais com três ventosas em cada uma.

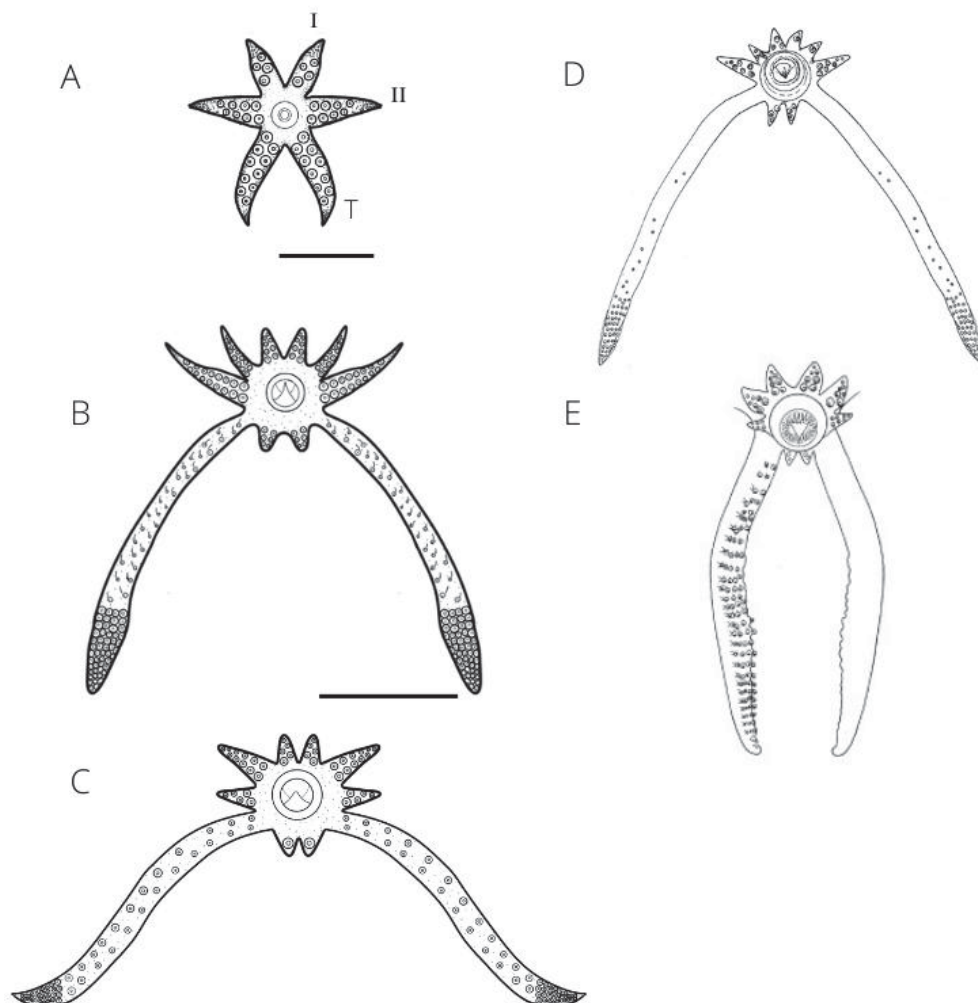


Figura 21: Cranchiidae - Coroas braquiais. A) *Cranchia scabra* - 5.5 mm ML (Redesenhado de Chun, 1910); B) *Egea inermis* - 10.0 mm ML (original). C) *Liocranchia reinhardtii* - 9.0 mm ML (Redesenhado de Chun, 1910). D)

Leachia lemur - 13.8 mm ML (Adaptado de Vecchione et al., 2001) E) *Teuthowenia megalops* - 6.2 mm ML (Adaptado de Vecchione et al., 2001). Escalas = 1 mm.

4.3.5.14 Ordem Oegopsida - Família Pyroteuthidae

Foi possível analisar duas espécies, *Pterygioteuthis* sp. e *Pyroteuthis margaritifera*, ambas possuem AF: III>II>I>IV (Tab. 1).

Pterygioteuthis sp. - 3.5 mm ML (Fig. 22 A). AI possui 17 ventosas, AII e AIII com 20 ventosas e AIV 10 ventosas. Não foi possível obter informações sobre as ventosas nos tentáculos.

Pyroteuthis margaritifera - 1.9 mm ML (Fig. 22 B). AI, AII e AIII possuem 10 ventosas bisseriais. Não há ventosas no AIV, todavia há seis *buds*. Nos tentáculos, há 16 ventosas concentradas no *club* tentacular.

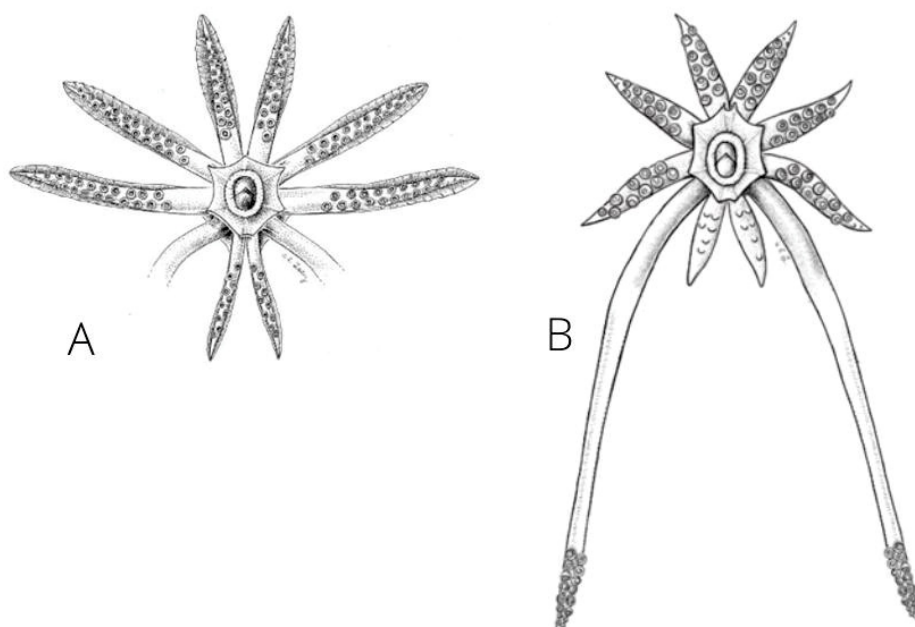


Figura 22: Família Pyroteuthidae - Coroas braquiais. A) *Pterygioteuthis* sp. - 3.5 mm ML (Vecchione et al., 2001); B) *Pyroteuthis margaritifera* - 1.9 mm ML (Adaptado de Vecchione et al., 2001).

4.3.5.15 Ordem Oegopsida - Família Chiroteuthidae

A família Chiroteuthidae possui uma pequena coroa de braços, sendo observada grande variabilidade entre espécies. Nesta família foi possível analisar duas espécies:

Chiroteuthis sp. - 5.6 mm ML (Fig. 23 A). AF: I=II>IV>III (Tab. 1). AIII é uma pequena protuberância, e os tentáculos são os maiores componentes da coroa braquial. AI e AII com duas ventosas e AIV com uma ventosa. Nos tentáculos, aproximadamente 70 ventosas concentram-se no *club* tentacular distribuídas em quatro séries transversais, e distribuem-se em 16 séries longitudinais ao longo do *stalk* tentacular.

Planctoteuthis sp. - 4.7 mm ML (Fig. 23 B). AF: IV>II>I>III (Tab.1). AI, AII e AIV com três ventosas e AIII com uma única ventosa. Na parte distal do AIV há nove buds. No *club* tentacular, há um total de 25 ventosas distribuídas de forma irregular. Outras cinco ventosas pedunculadas estão espalhadas ao longo do *stalk* tentacular.

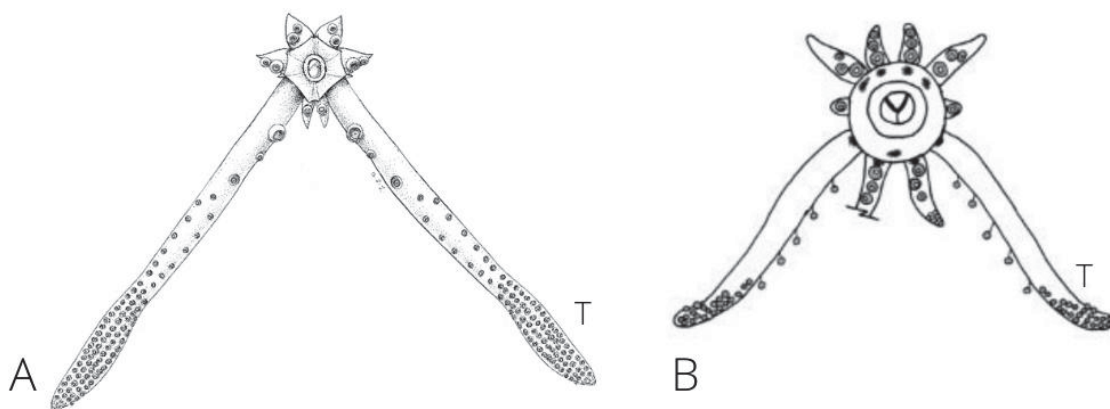


Figura 23: Família Chiroteuthidae. A) *Chiroteuthis* sp. - 5.6 mm ML (Adaptado de Vecchione et al., 2001). B) *Planctoteuthis* sp. - 4.7 mm ML (Silva-Dávila et al., 2018).

4.3.6 Ordem Indefinida - Família Ctenopterygidae

A família é monotípica, composta pela espécie *Ctenopteryx sicula*, analisada em três tamanhos diferentes:

3.6 mm ML (Fig. 24 A): AF: II>I>III>IV (Tab.1). AI com seis ventosas e 10 *buds* na parte distal; AII com 17 ventosas e sete *buds*; AIII possui 11 ventosas e quatro *buds* e AIV possui oito ventosas e dois *buds*. Enquanto os AI, AII e AIII possuem ventosas distribuídas bisseriais, AIV possui ventosas em uma única série na parte proximal dos braços e bisseriais na parte distal. No *club* tentacular há 55 ventosas.

4.2 mm ML (Fig. 24 B). AF muda para AF: III=II=IV>I (Tab.1). AIII e AIV crescem igualando-se ao AII. Todos os braços apresentam ventosas bisseriais. AI e AIII com 18 ventosas, AII com 16 ventosas e AIV com 14 ventosas. Nos tentáculos, há 33 ventosas concentradas no *club* tentacular.

6.0 mm ML: AF: III>II>IV>I (Tab.1). AIII torna-se o maior braço da coroa, e não há mudanças no crescimento do AI em comparação aos outros braços. Há 25 ventosas em AI, AII com 22 ventosas e 34 *buds* na parte distal, AIII com 25 ventosas e 45 *buds*. Já em AIV há 11 ventosas. Nos tentáculos, há 56 ventosas distribuídas em oito séries transversais.

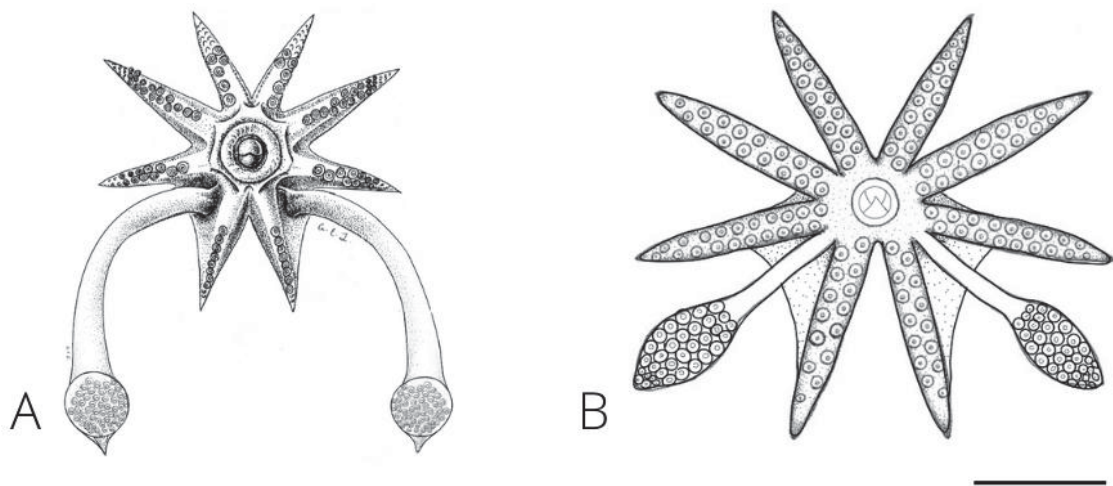


Figura 24: *Ctenopteryx sicula* - Coroas braquiais. A) 3.6 mm ML (Adaptado de Vecchione et al., 2001). B) 4.2 mm ML (original).

4.3.7 Ordem Indefinida - Família Bathyteuthidae

Bathyteuthis abyssicola - 4.3 mm ML (Fig. 25). AF: I>II>III>IV (Tab. 1). Há seis ventosas distribuídas em ziguezague em todos os braços, sendo que estas ocupam da metade para a parte distal dos braços. O AIV é envolto em uma membrana, enquanto esta membrana envolve apenas a parte basal dos outros braços. Nos tentáculos, há 18 ventosas dispostas em oito séries transversais no *club* tentacular. Todavia, não há ventosas na parte proximal do *stalk* tentacular, e 17 *buds* no carpus tentacular.

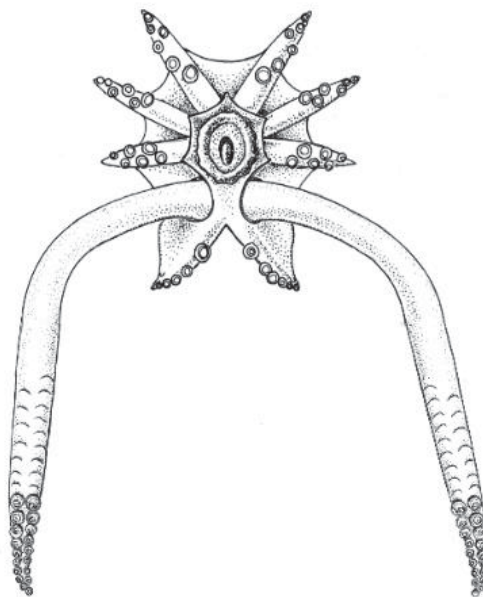


Figura 25: *Bathyteuthis abyssicola* - Coroa braquial de 4.3 mm ML. (Adaptado de Vecchione et al., 2001).

4.3.8 Superordem Decapodiformes - Ordem Sepiida - Subordem Sepiina (Superfamília Sepioidea)

Nesta ordem, grande parte dos indivíduos analisados (com exceção de *Stoloteuthis leucoptera* e *Euprymna scolopes*), de ambas as subordens (Sepiina e Sepiolina) e superfamílias (Sepioidea e Sepioloidea), apresentaram a mesma AF:III>II>IV>I.

Na superfamília Sepioidea foi possível analisar uma única espécie, *Sepia officinalis*.

Sepia officinalis - 6.0 mm ML. Juvenil recém eclodido descrito por Naef (1928). Em AI-AII-AIII-AIV as ventosas são distribuídas em quatro séries transversais: AI com 55 ventosas; AII com 51 ventosas; AIII possui 53 ventosas e AIV aproximadamente 58 ventosas. Nos tentáculos há ventosas apenas no *club* tentacular, majoritariamente distribuídas em seis séries transversais, no total possui aproximadamente 109 ventosas. Nesta ordem, as espécies possuem tentáculos retráteis em um bolsão, sendo possível observar a retração na figura 26, item A.

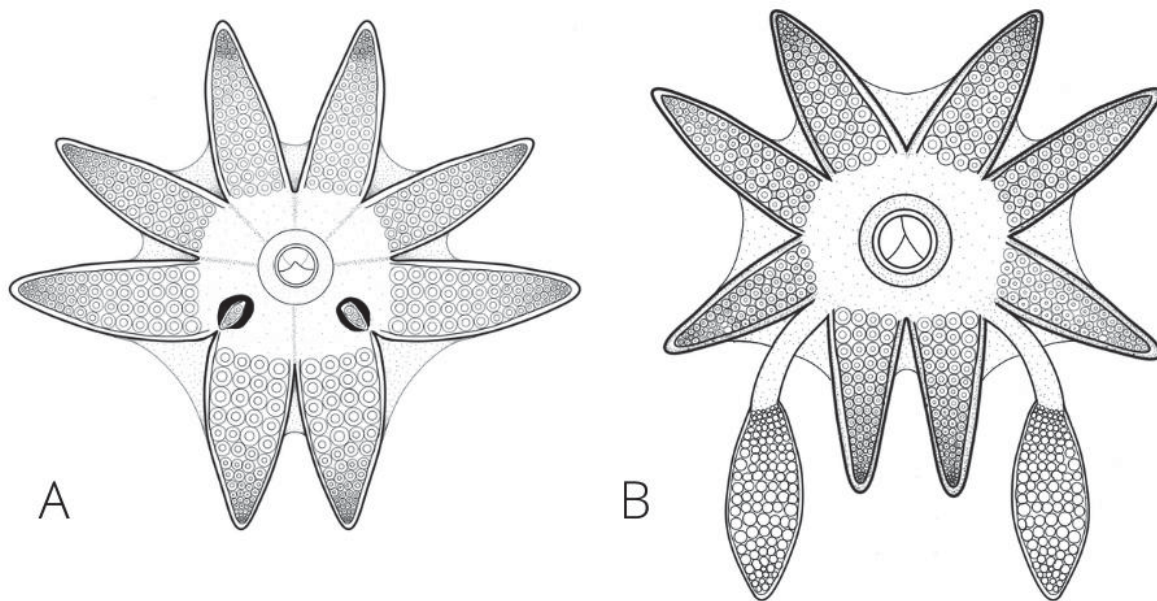


Figura 26: *Sepia officinalis*. Juvenil recém eclodido com 6.0 mm ML e tentáculos retráteis. A) Coroa com tentáculos retráteis em bolsas; B) Coroa de braços completa. Redenhados de Naef (1928).

4.3.9 Superordem Decapodiformes - Ordem Sepiolida - Subordem Sepiolina (Superfamília Sepioloidea)

Foi possível analisar a superfamília Sepiolidae, a qual é subdividida em outras três subfamílias: Subfamília Heteroteuthinae, Rossiinae e Sepiolinae.

Na subfamília Heteroteuthinae foi possível analisar *Stoloteuthis leucoptera*.

Stoloteuthis leucoptera - 9.8 mm ML (Fig. 27 B). AF: III=II>IV>I (Tab. 1). Todos os braços possuem ventosas bisseriais, AI com 27 ventosas e seis buds em sua parte distal, AII com 43 ventosas, AIII com 22 ventosas e 12 buds na parte distal, AIV com 21 ventosas e 10 buds na parte distal. Não foi possível obter informações das ventosas dos tentáculos, mas há uma grande quantidade concentrada no *club* tentacular.

Na subfamília Rossinae duas espécies foram analisadas: *Semirossia patagonica* e *Semirossia tenera*.

Semirossia patagonica - 5.5 mm ML (Fig. 27 A). AF: III>II>IV>I (Tab. 1). Possui 14 ventosas bisseriais em todos os braços. Há 13 ventosas nos tentáculos, todas concentradas no *club* tentacular, o qual é bem definido.

Semirossia tenera - 2.25 mm ML (Fig. 27 C). AF: III>II>IV>I (Tab. 1). AI e AIV possuem 10 ventosas bisseriais, 12 ventosas no AII e AIII. Há uma membrana de pequena extensão que envolve toda parte basal de todos os braços da coroa braquial. Não foi possível contabilizar as ventosas dos tentáculos.

Na subfamília Sepiolinae também foi analisada uma espécie: *Euprymna scolopes*.

Euprymna scolopes - 1.7 mm ML (Fig. 27 D) AF: III>IV>II>I (Tab. 1). AI possui quatro ventosas, AII com cinco ventosas, AIII com 13 ventosas bisseriais e AIV com oito ventosas bisseriais. Nos tentáculos, as ventosas concentram-se no *club* tentacular, com aproximadamente 32.

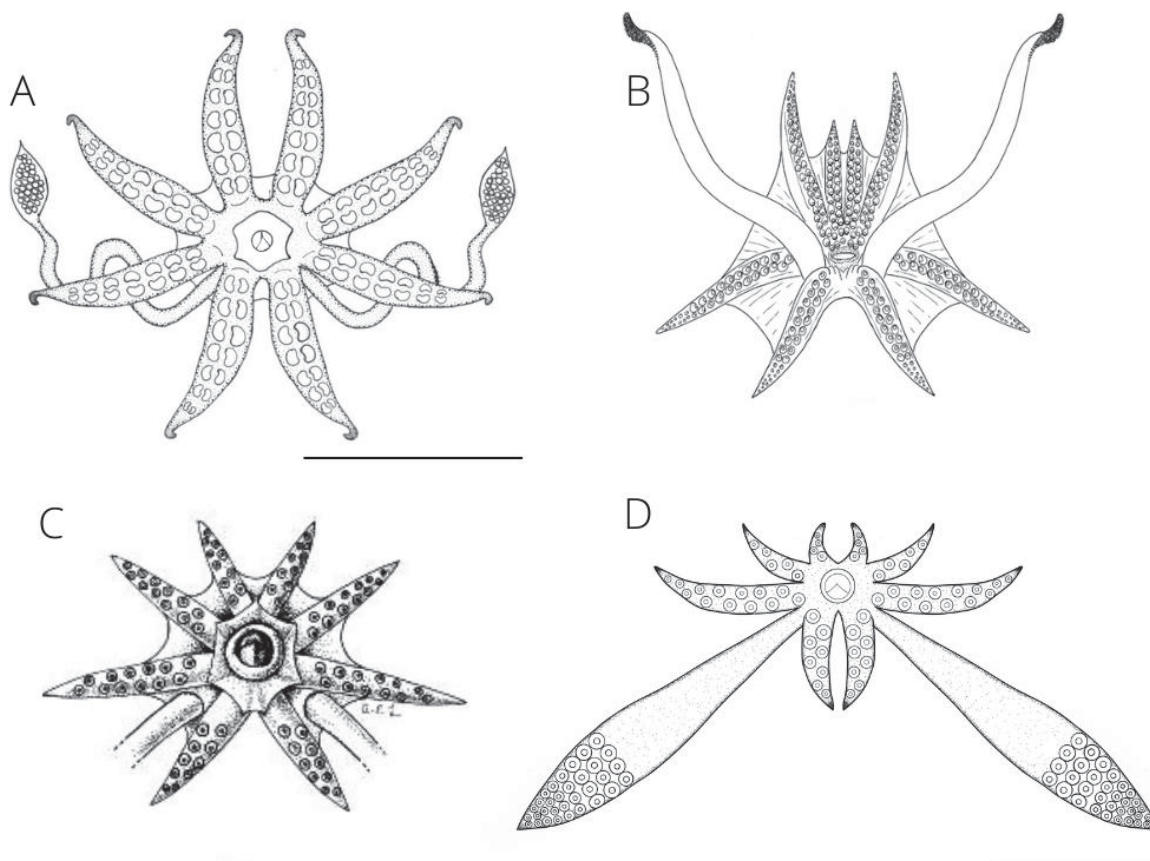


Figura 27: Coroa braquial ordem Sepiolida. A) *Semirossia patagonica* - 5.5 mm ML (Adaptado de Carrasco et al., 2012); B) *Stoloteuthis leucoptera* - 9.8 mm ML (Adaptado de Vecchione et al., 2001); C) *Semirossia tenera* - 2.25 mm ML (Vecchione et al., 2001); D) *Euprymna scolopes* - 1.7 mm ML (original) Escala = 1 mm.

4.3.10 Superordem Decapodiformes - 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, denominada fragmocone. Há poucos registros dos estágios iniciais do ciclo de vida. Brunn (1943) descreve a menor paralarva da espécie (1.5 mm ML) (Fig. 28 A), a qual possui AF: I>II>III (Tab. 1). Não há sinais de desenvolvimento do AIV, nem dos tentáculos. Não há informações sobre as ventosas.

Registros mais detalhados de uma paralarva de 6.0 mm de comprimento total são descritos por Chun (1898-1899) (Fig. 28 B). Nesta paralarva, a coroa braquial possui AF: I=II>III>IV (Tab. 1), onde AIV é uma pequena protuberância, e os tentáculos ainda não estão desenvolvidos. Um grande número de ventosas pequenas ocupa toda a parte aboral de AI, AII e AIII, todavia não foi possível averiguar a quantidade exata de ventosas presente nos braços, foram estimadas conforme a representação de Chun.

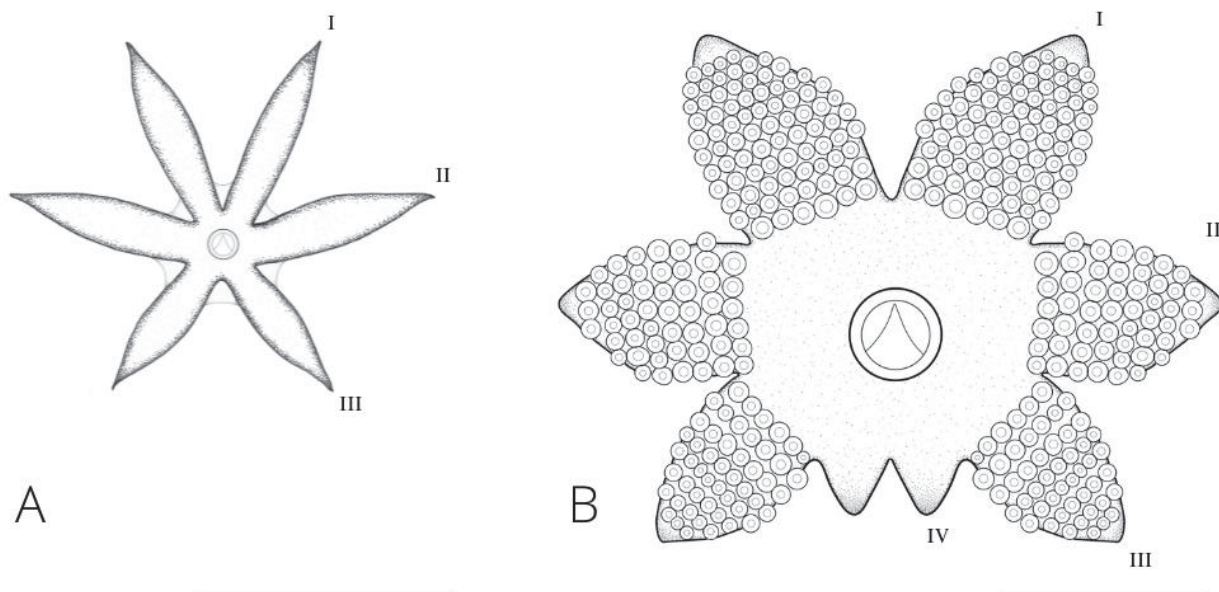


Figura 28: *Spirula spirula* - coroa braquiais. A) 1.5 mm ML (Adaptado de Brunn, 1943; Lu et al., 1992); B) 6.0 mm. A quantidade de ventosas nos braços foi estimada. (Adaptado de Chun, 1910). Escala = 1 mm.

4.3.11 Ordem Idiosepida - Família Idiosepidae

Xipholeptos notoides é a única espécie pertencente ao gênero *Xipholeptos*.

1.13 mm ML (Fig. 29 A). AF: II>I>III>IV (Tab. 1). Todos os braços apresentam ventosas bisseriais. AI e AIII com oito ventosas, AII tem 12 ventosas e AIV possui quatro ventosas. Ainda, todos os braços possuem uma ventosa na região proximal da massa bucal e uma ventosa na parte distal de cada braço. Não há vestígios dos tentáculos.

2.6 mm ML (Fig. 29 B). AF muda para AF: II>III>I>IV (Tab. 1). Todos os braços possuem séries bisseriais de ventosas com uma ventosa na região proximal da massa bucal e uma ventosa na parte distal de cada braço. AI e AIV com 14 ventosas, AII com 18 ventosas, AIII com 16 ventosas. Os tentáculos são pequenas protuberâncias.

4.0 mm ML (Fig. 29 C). AF: II>III>I>IV (Tab. 1). AI com 22 ventosas, AII com 24 ventosas, AIII com 20 ventosas e AIV possui 18 ventosas. O tentáculo é ligeiramente maior que o AIV e possui de três a quatro séries longitudinais e 16 séries transversais (Fig. 29 C).

Outra espécie analisada nessa família é pertencente ao gênero *Idiosepius*.

Idiosepius paradoxus - 1.18 mm ML (Fig. 29 D). AF: II>I>III>IV (Tab. 1). Todos os braços possuem ventosas bisseriais: AI com sete ventosas, AII com 12 ventosas, AIII com seis ventosas e AIV com três ventosas. Não há vestígio do desenvolvimento dos tentáculos.

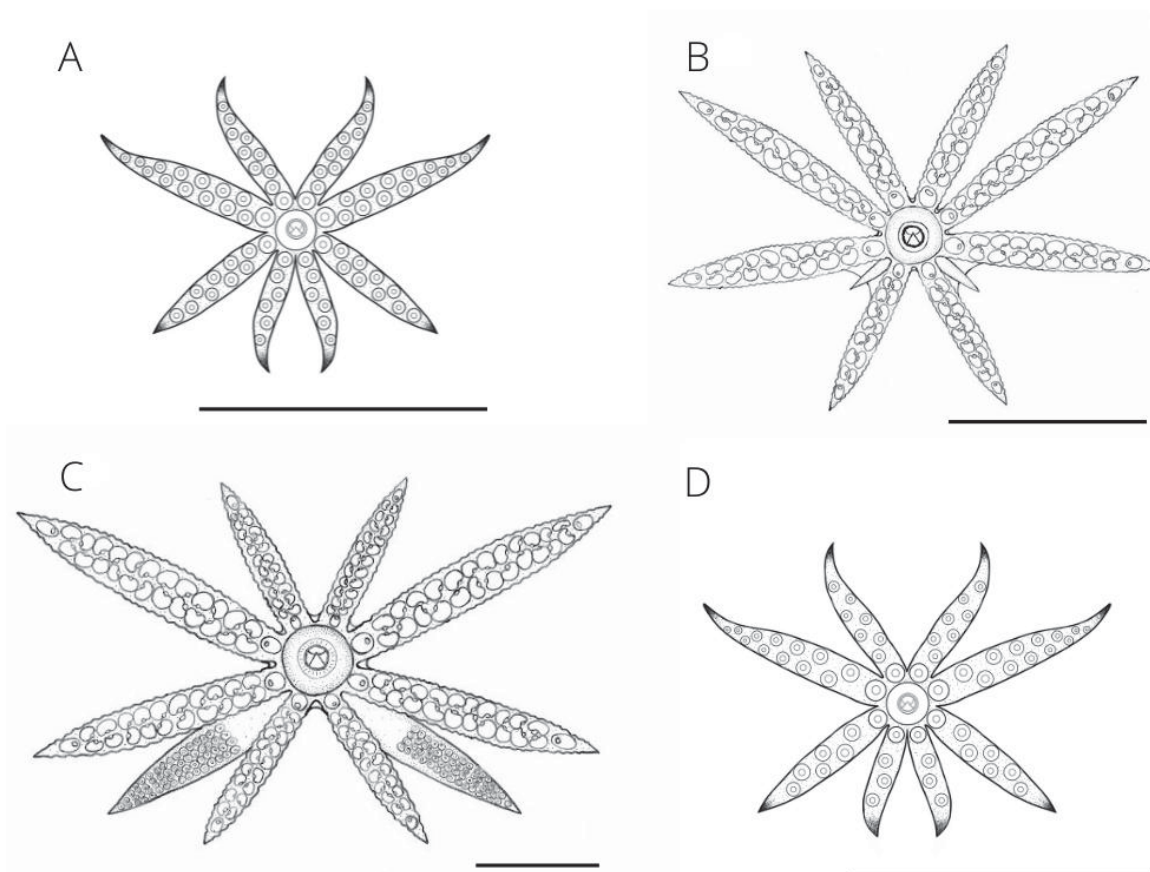


Figura 29: Família Idiosepididae - Coroas braquiais. A) *Xipholeptos notoides* - 1.13 mm ML; B) *Xipholeptos notoides* - 2.6 mm ML; C) *Xipholeptos notoides* - 4.0 mm ML (originais) D) *Idiosepius paradoxus* - 1.18 mm ML (Baseado em Natsukari, 1970). Escalas = 1 mm.

4.4 DISCUSSÃO

A análise da morfologia das coroas braquiais em cefalópodes recém-eclodidos evidenciou padrões que indicam adaptações evolutivas e possíveis relações filogenéticas. Dois padrões morfológicos de desenvolvimento da coroa braquial puderam ser observados em: 4.1) Coroas rudimentares; e 4.2) Coroas desenvolvidas. Estes padrões serão apresentados a seguir:

4.4.1. Coroas rudimentares

Espécies com coroas de braços rudimentares foram encontradas na ordem Myopsida (família Loliginidae) e na ordem Oegopsida, entre as famílias Chiroteuthidae, Mastigoteuthidae, Ommastrephidae, Thysanoteuthidae, Onychoteuthidae, Brachioteuthidae e Gonatidae.

Nos Decapodiformes, foi identificado um padrão de desenvolvimento nas famílias Loliginidae e Sepiolidae. Na ordem Oegopsida, devido à grande diversidade morfológica, não foi possível determinar padrões claros, mas algumas famílias apresentaram semelhanças.

Paralarvas de Loliginidae possuem coroas de braços similares, com variações no tamanho dos braços e número de ventosas, influenciadas pelo tamanho de eclosão. Gêneros como *Uroteuthis* e *Lolliguncula* eclodem entre 1.1-1.3 mm ML, enquanto *Sepioteuthis* eclode entre 5.0-6.8 mm ML e apresenta AF distinta (Villanueva et al., 2016). Estudos mitocondriais indicam diferenças entre *Sepioteuthis lessoniana* e outras espécies da família (Jiang et al., 2018), sendo que recém-eclodidos de *S. lessoniana* habitam substratos rasos (>20m).

Nas famílias Chiroteuthidae e Mastigoteuthidae, o AIII não se desenvolve na coroa braquial de indivíduos recém-eclodidos. Roper & Vecchione (1997) sugerem que Mastigoteuthidae evoluiu de um ancestral semelhante a *Chiroteuthis*, com modificações nas nadadeiras e adaptações na flutuabilidade e no controle dos tentáculos.

Ommastrephidae passa por alterações morfológicas na fase planctônica, incluindo o desenvolvimento da coroa do braço e da região bucal. Brachoteuthidae, Ommastrephidae, Onychoteuthidae e Thysanoteuthidae possuem coroas rudimentares com AI-AII desenvolvidos e tentáculos maiores, fusionados em Ommastrephidae. Estudos sugerem proximidade filogenética entre Cranchiidae, Ommastrephidae e Thysanoteuthidae (Lindgren, 2010; Lindgren et al., 2018; Fernández-Álvarez et al., 2022).

Onychoteuthidae é monofilética, abrangendo um ancestral comum e todos os seus descendentes (Rieppel, 2010; Bolstat et al., 2018). O padrão de desenvolvimento da coroa de braços nas fases iniciais de *Onykia carriboea* e *Onychoteuthis banksii* corrobora com o monofiletismo da família. Semelhanças foram observadas entre Onychoteuthidae e Gonatidae, ambas com AF: II>I>III>IV, sugerindo parentesco entre as duas famílias, reforçado por uma análise filogenética de máxima verossimilhança com 70% de bootstrap (Lindgren, 2010). Embora suas relações filogenéticas não estejam totalmente resolvidas, há forte suporte para essa conexão (Fernández-Álvarez et al., 2022).

Os braços ausentes ou subdesenvolvidos se formam nas fases posteriores. As lulas crescem rapidamente, mudando sua dieta de pequenos organismos planctônicos para presas maiores, como peixes e eufausídeos nectônicos. Essa transição predatória é facilitada por mudanças na coroa de braços, permitindo adaptação a presas de diferentes tamanhos (Rodhouse & Piatkowski, 1995).

4.2. Coroas bem desenvolvidas

Semelhanças foram encontradas na ordem Oegopsida entre Architeuthidae, Neoteuthidae, Lycoteuthidae, Pyroteuthidae, Histoteuthidae e Octopoteuthidae. Na família Bathyteuthidae (ordem incerta), foram identificadas entre Bathyteuthidae e Ctenopterygidae. Também foi observado um padrão em Sepiida, Idiosepiida e Spirulida.

Architeuthidae e Neoteuthidae, representadas por *Architeuthis dux* e *Neoteuthis thiele*, compartilham AF: III>II>I>IV. Young & Roper (1972) sugerem que essas famílias pertencem ao mesmo clado devido a semelhanças morfológicas (Lindgren, 2010).

Paralarvas de *Lycoteuthis lorigera* (Lycoteuthidae), *Pyroteuthis margaritifera* e *Pterygioteuthis* sp. (Pyroteuthidae) apresentam coroas similares, com AF: III>II>I>IV. Estudos indicam proximidade filogenética entre essas famílias, mas há sugestões de que Pyroteuthidae seja parafilética, com algumas espécies pertencendo a Lycoteuthidae (Fernández-Álvarez et al., 2022).

Histioteuthidae e Octopoteuthidae compartilham semelhanças morfológicas em seus fotóforos, sugerindo uma possível relação evolutiva (Herring et al., 1992), mas a literatura não fornece evidências adicionais.

Na Ordem Indefinida (Bathyteuthoidea), *Bathyteuthis abyssicola* e *Chtenopteryx sicula* apresentam ventosas em fileira única no AIV, envoltas por uma membrana. Inicialmente confundidas como uma única espécie (Pfeffer, 1912; Joubin, 1920), foram separadas por Naef (1923). Lindgren (2010) propõe um alto grau de suporte para considerá-las um clado distinto dos Oegopsida.

Na Ordem Sepiida, espécies analisadas apresentaram AF: III>II>IV>I e grande quantidade de ventosas. Durante a embriogênese, estas se formam na parte distal dos braços, deslocando-se para a parte proximal (Kimbara et al., 2020). Sepiidae compartilha bolsões para tentáculos com Myopsida, mas apenas nos primeiros ocorre retração completa (Young et al., 1998).

Idiosepidae e Spirulidae possuem retardo no crescimento dos tentáculos, que só se tornam aparentes em paralarvas maiores. Estudos sugerem que *Spirula spirula* é grupo-irmão dos Oegopsida, apoiando a evolução dos Decapodiformes de habitats bentônicos para oceânicos (Lindgren, 2023).

No entanto, é necessário a realização de mais estudos voltados ao desenvolvimento de indivíduos recém eclodidos. O presente estudo evidenciou a importância da coroa braquial nas fases pós embrionárias. A compreensão de adaptações nos estágios iniciais pode fornecer insights sobre como os cefalópodes desenvolvem estratégias para sua sobrevivência, tanto em aspectos morfológicos quanto ecológicos até as fases posteriores de seu desenvolvimento. As adaptações da coroa braquial nas fases iniciais não se restringem apenas aos braços, mas podem afetar toda a massa bucal. Igualmente necessária é a elaboração de mais estudos voltados à expressão dos genes Hox, os quais são encontrados majoritariamente na coroa de braços e fornecem informações valiosas sobre o desenvolvimento do plano corporal dos cefalópodes (Lee et al., 2003). Esses estudos podem oferecer novas perspectivas sobre a morfologia e desenvolvimento da coroa braquial, que foram essenciais para o sucesso e diversificação da Classe Cephalopoda.

Para melhor visualização dos padrões de desenvolvimento encontrados, verificar os Anexos (Pag. 112).

4.5. Referências

- ALBERTIN, C. B. et al. Cephalopod genomics: a plan of strategies and organization. **Standards in Genomic Sciences**, v. 7, n. 1, p. 175-188, 2012.
- ALLCOCK, A. L., LINDGREN, A., & STRUGNELL, J. M. The contribution of molecular data to our understanding of cephalopod evolution and systematics: a review. **Journal of Natural History**, 49(21-24), 1373–1421, 2014.
- BOLETZKY, S. V. The “larvae” of Cephalopoda: A review. **Thalassia Jugoslavica**, v. 10, p. 45-76, 1974.
- BOLETZKY, S. V. Early ontogeny and evolution: The cephalopod model viewed from the point of developmental morphology. **Geobios**, v. 22, p. 67-78, 1989.
- 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. 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.
- BOLSTAD, K. S. R et al. A mitochondrial phylogeny of the family Onychoteuthidae (Cephalopoda: Oegopsida). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 128, p. 88-97, 2018.
- BOYLE, P.; RODHOUSE, P. G. K. **Ecology and Fisheries**. Blackwell Science, Oxford. 2005.
- FERNÁNDEZ-ÁLVAREZ, F. Á. et al. A phylogenomic look into the systematics of oceanic squids (order Oegopsida). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 194, n. 4, p. 1212-1235, 2022.
- 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.
- FRANCO-SANTOS, R. M. et al. Beak microstructure analysis as a tool to identify potential rearing stress for *Octopus vulgaris* paralarvae. **Aquaculture Research**, v. 47, n. 9, p. 3001-3015, 2016.

- GUERRA, A.; PÉREZ-GANDARAS, G. Larvas de cefalopodos. **Investigación y Ciencia**, v. 89, p. 6-15, 1984.
- GREARSON, A. G. et al. The lesser pacific striped octopus, *Octopus chierchiae*: an emerging laboratory model. **Frontiers in Marine Science**, v. 8, p. 753483, 2021.
- 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.
- JIANG, L. et al. A comprehensive description and evolutionary analysis of 9 Loliginidae mitochondrial genomes. **Hydrobiologia**, v. 808, p. 115-124, 2018.
- KIMBARA, R. et al. Pattern of sucker development in cuttlefishes. **Frontiers in Zoology**, v. 17, n. 1, p. 1-13, 2020.
- KIER, W. M.; VAN LEEUWEN, J. L. A kinematic analysis of tentacle extension in the squid *Loligo pealei*. **Journal of experimental biology**, v. 200, n. 1, p. 41-53, 1997.
- LAPTIKHOVSKY, V.; SALMAN, A. On reproductive strategies of the epipelagic octopods of the superfamily Argonautoidea (Cephalopoda: Octopoda). **Marine Biology**, v. 142, p. 321-326, 2003.
- LEE, Patricia N. et al. Cephalopod Hox genes and the origin of morphological novelties. **Nature**, v. 424, n. 6952, p. 1061-1065, 2003.
- LINDGREN, A. R. Molecular inference of phylogenetic relationships among Decapodiformes (Mollusca: Cephalopoda) with special focus on the squid order Oegopsida. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 56, n. 1, p. 77-90, 2010.
- LINDGREN, A. R.; ANDERSON, F. E. Assessing the utility of transcriptome data for inferring phylogenetic relationships among coleoid cephalopods. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 118, p. 330-342, 2018.
- 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**, v. 23, n. 1, p. 91-101, 2023.
- MOGUEL, C. et al. Morphological, physiological and behavioral changes during post-hatching development of *Octopus maya* (Mollusca: Cephalopoda) with special focus on the digestive system. **Aquatic Biology**, v. 9, n. 1, p. 35-48, 2010.
- NAEF, A. **Cephalopoda Embryology** - Part I Volum 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.
- NÖDL, M. T. et al. 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.
- ORTIZ DE ORTIZ, D. et al. Cephalopod paralarvae from the southeast-south Brazilian outer shelf and slope. **Marine Biology**, v. 171, n. 4, p. 84, 2024.

- O'SHEA, S. et al. Description of paralarval giant squid *Architeuthis dux* (Cephalopoda: Architeuthidae), with comments on ontogenetic shifts in morphology and habitat. **Marine Biodiversity**, v. 52, n. 5, p. 47, 2022.
- PONDER, W. F.; LINDBERG, D. R.; PONDER, J. M. **Biology and Evolution of the Mollusca**, Volume 2. CRC Press, 2020.
- RIEPPPEL, O. Species monophyly. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, v. 48, n. 1, p. 1-8, 2010.
- RODHOUSE, P. G.; PIATKOWSKI, U. Fine-scale distribution of juvenile cephalopods in the Scotia Sea and adaptive allometry of the brachial crown. **Marine Biology**, v. 124, p. 111-117, 1995.
- ROPER, C. F.E.; YOUNG, R. E. First record of juvenile giant squid, *Architeuthis* (Cephalopoda, Oegopsida). **Proceedings of the Biological Society of Washington**, 1972.
- ROURA, A.; CASTRO-BUGALLO, A.; MARTÍNEZ-PÉREZ, M. The settlement stage in the common octopus *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797: a complex transition between planktonic and benthic lifestyles. **Marine Biology**, v. 170, n. 5, p. 53, 2023.
- SALMAN, A. Two new records paralarva in the Eastern Mediterranean (Cephalopods: Mollusca). **Journal of Black Sea/Mediterranean Environment**, v. 18, n. 2, p. 197-207, 2012.
- SANTANA-CISNEROS, M. L. et al. Morphological and molecular identification of Octopoda (Mollusca: Cephalopoda) paralarvae from the southern Gulf of Mexico. **Bulletin of Marine Science**, v. 97, n. 2, p. 281-304, 2021.
- SHIGENO, S. et al. 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.
- SOUQUET, L. et al. The growth of the buccal mass in *Sepia officinalis*: functional changes throughout ontogeny. **Marine Biology**, v. 170, n. 7, p. 82, 2023.
- SWEENEY, M. J. et al. **"Larval" and juvenile cephalopods: a manual for their identification**. Smithsonian Contributions to Zoology. Washington, 1992.
- TRESSLER, J. et al. Arm regeneration in two species of cuttlefish *Sepia officinalis* and *Sepia pharaonis*. **Invertebrate Neuroscience**, v. 14, n. 1, p. 37-49, 2014.
- UCHIKAWA, K. et al. The relationship between paralarval feeding and morphological changes in the proboscis and beaks of the neon flying squid *Ommastrephes bartramii*. **Fisheries Science**, v. 75, n. 2, p. 317-323, 2009.
- 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. Relative growth of paralarvae and juveniles of *Illex argentinus* (Castellanos, 1960) in southern Brazil. **Antarctic Science**, v. 6, n. 2, p. 275-282, 1994.
- 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.
- VIDAL, E. A. G.; Bolstad, K; Haimovici, M. Life cycle and reproductive biology of *Argonauta nodosus* from Brazilian waters. In: **Cephalopod Life History and Biology**. Biology and Life History of Cephalopods Conference, 2020, online. Book of Abstracts, 2020. v. 1.
- VIDAL, E. A. G.; SHEA, E. K. Cephalopod ontogeny and life cycle patterns. **Frontiers in Marine Science**, 2023.
- VILLANUEVA, R. Experimental rearing and growth of planktonic *Octopus vulgaris* from hatching to settlement. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 52, n. 12, p. 2639-2650, 1995.
- VILLANUEVA, R. et al. Early mode of life and hatchling size in cephalopod molluscs: influence on the species distributional ranges. **PLoS One**, v. 11, n. 11, p. e0165334, 2016.
- XAVIER, J. C. et al. The significance of cephalopod beaks as a research tool: An update. **Frontiers in Physiology**, p. 2359, 2023.
- YOUNG, R. E., VECCHIONE M., MANGOLD, K. M. (1922-2003). Cephalopoda Cuvier 1797. Octopods, squids, nautilus, etc. Version 26 March 2019 (under construction). <http://tolweb.org/Cephalopoda/19386/2019.03.26> in The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>, 2019.
- YOUNG, R. E.; HARMAN, R. F. 'Larva', 'paralarva' and 'subadult' in cephalopod terminology. **Malacologia**, v. 29, p. 201-207, 1988.
- YOUNG, R. E.; HARMAN, R. F. Early life history stages of enoploteuthin squids (Cephalopoda: Teuthoidea: Enoploteuthidae) from Hawaiian waters. **Vie et Milieu/Life & Environment**, p. 181-201, 1985.
- YOUNG, R. E.; VECCHIONE, M. Analysis of morphology to determine primary sister-taxon relationships within coleoid cephalopods. **American Malacological Bulletin**, v. 12, p. 91-112, 1996.
- YOUNG, R. E.; VECCHIONE, M.; DONOVAN, D. T. The evolution of coleoid cephalopods and their present biodiversity and ecology. **African Journal of Marine Science**, v. 20, 1998.
- 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.
- ZIEGLER, A.; MILLER, A.; NAGELMANN, N. Novel insights into early life stages of finned octopods (Octopoda: Cirrata). **Swiss Journal of Palaeontology**, v. 140, p. 1-20, 2021.

5. MANUSCRITO - CAPÍTULO II

Explorando a diversidade da massa bucal no início da vida de cefalópodes

Exploring the diversity of the buccal mass in early life of cephalopods

Gabrielle A. R. Regmont ¹Leonardo Sandrini-Neto¹²; Erica A.G. Vidal¹².

¹ Center of Marine Studies, Federal University of Paraná (UFPR), Pontal do Paraná, Paraná 83255000, Brazil

² PGSISCO - Programa de Pós-Graduação em Sistemas Costeiros, CEM/UFPR, Pontal do Paraná, Paraná 83255000, Brazil

Intended journal: *Marine Biology* ISSN: 0025-3162 IF: 2.1

Resumo

A massa bucal dos cefalópodes é formada por bicos quitinosos divididos em superior e inferior e uma rádula, que facilitam a captura e trituração de presas, sendo essenciais para a alimentação. A morfologia dessas estruturas varia entre fases de vida e das espécies, se tornando mais complexa e refletindo adaptações a diferentes ambientes e comportamentos. No entanto, há poucos estudos sobre o desenvolvimento dessas estruturas nas fases iniciais do ciclo de vida. Este trabalho busca descrever e identificar padrões no desenvolvimento dos bicos em paralarvas e juvenis nos grandes grupos de cefalópodes, além de investigar o aparato radular. Fotografias e medições das estruturas primordiais dos bicos foram realizadas, seguidas por uma análise multifatorial (MFA) para correlacionar características morfológicas e medições dos bicos nos diferentes grupos. Foi possível detectar um padrão de desenvolvimento entre os juvenis de Sepiida e Sepiolida (nos bicos superiores e inferiores) e um padrão entre paralarvas de Octopodidae no bico superior. Em indivíduos com tamanho de manto <5mm, Oegopsida, Myopsida, Idiosepida e Octopodidae apresentaram uma fenda sagital acompanhada de denteição nos bicos inferiores. Também foi possível observar uma maior pigmentação em bicos com estruturas primordiais mais desenvolvidas, e as rádulas apresentaram especificidade entre as espécies. Este estudo teve como objetivo investigar o desenvolvimento dos bicos em diferentes grupos de cefalópodes, considerando as variações nos modos de desenvolvimento entre as espécies. Os resultados revelaram padrões distintos nos bicos e diferenças na composição das rádulas, o que pode oferecer maior entendimento sobre as adaptações evolutivas dessas espécies. Apesar das limitações na amostragem, as quais exigem cautela na interpretação dos dados, os resultados fornecem uma base para futuras pesquisas mais detalhadas sobre essas adaptações.

Palavras-chave: bicos, rádula, Cephalopoda.

5.1. Introdução

Os bicos dos cefalópodes são estruturas impressionantemente robustas que desempenham um papel primordial na alimentação (Kear, 1994; Miserez et al., 2007). O sistema de alimentação dos cefalópodes é uma estrutura biológica singular entre os seres vivos, incluindo um par de mandíbulas conhecidas como bicos, que estão inseridos em uma massa muscular extremamente complexa, além da presença da rádula - um atributo essencial entre os Mollusca (Tanabe & Fukuda, 1999; Messenger & Young, 1999; Roscian et al., 2023.). O conhecimento destas estruturas surgiu principalmente devido a estudos ecológicos populacionais, o crescente interesse da indústria pesqueira e nos hábitos alimentares de seus predadores, visto que determinar e

quantificar as interações tróficas é um aspecto essencial para compreender a estrutura e a dinâmica dos ecossistemas marinhos (Miserez et al., 2007; Cherel & Hobson, 2015; Xavier et al., 2022).

Localizada no centro da coroa de braços, a massa bucal é constituída por um par de bicos divididos em superior e inferior, compostos por um complexo de quitina, que são responsáveis pela dilaceração da presa antes de ser ingerida (Hunt & Nixon, 1981; Hanlon & Messenger, 1996). Ainda não é possível compreender completamente como a mandíbula dos cefalópodes evoluiu ao longo do tempo. Todavia, há hipóteses de que a mandíbula inferior desses animais seja formada por partes que se desenvolveram a partir das estruturas laterais de uma mandíbula ancestral. Essas partes laterais teriam se unido na parte inferior da boca, formando assim a estrutura que observamos nos cefalópodes nos dias atuais (Boletzky, 1999; 2007).

A musculatura do bico é considerada uma forte ferramenta para cortar pequenos pedaços de tecido da presa, pois o bico superior e o bico inferior são diferentes tanto em sua morfologia quanto em sua função (Raya & Hernández-González, 1998). O desenvolvimento e morfologia dos bicos possuem atuação indispensável na alimentação dos cefalópodes, entretanto não há muitas informações sobre o desenvolvimento de tais estruturas nas fases iniciais do ciclo de vida (Uchikawa et al., 2009; Franco-Santos & Vidal, 2014). Além disso, as paralarvas possuem um modo de alimentação diferenciado. Devido à formação incompleta das partes primordiais do bico e à fragilidade dessas estruturas, as paralarvas desenvolveram adaptações que facilitam a ingestão das presas. Elas se alimentam de forma especializada, sugando os fluidos internos já pré-digeridos das presas (Franco-Santos & Vidal, 2014).

Os cefalópodes modernos (lulas, polvos e sépias) possuem dois modos de eclosão: como paralarvas planctônicas, as quais possuem caracteres morfológicos e habitat diferente dos indivíduos adultos da mesma espécie. E os juvenis, que eclodem habitando o mesmo ambiente e possuem grande similaridade morfológica aos adultos (Vidal & Shea, 2023).

A rádula é um órgão de alimentação único e uma das características distintivas dos moluscos (Bradner e Kay, 1996). Esta estrutura é utilizada para a perfuração da presa para a limpeza das carapaças, e transportar os fluidos para o esôfago. Nos polvos, é também utilizada junto aos dentes da papila salivar, ambas utilizadas na perfuração de conchas duras (Hackethal et al., 2024). A rádula é dividida em elementos, que são diferentes estruturas de dentes laterais e marginais. As nomenclaturas são divididas em seis categorias: dente central - denominado raquidiano, dentes laterais (L1 e L2), dentes marginais (M1 e M2) e placas marginais (Nixon, 1995; Samuel & Patterson, 2003).

A massa bucal de recém eclodidos, incluindo a rádula e os bicos, possui grandes diferenças quando comparada aos indivíduos adultos (Nixon, 1988). Em indivíduos recém eclodidos a massa

bucal pode ocupar até 30% do comprimento do manto (Tanabe & Fukuda, 1999). Os bicos das paralarvas variam muito em forma e tamanho, em função do tamanho de eclosão, o qual depende do tamanho do ovo a partir do qual o mesmo se desenvolveu (Boletzky, 1974). Um exemplo disso ocorre em lulas recém eclodidas, onde o bico inferior possui uma borda cortante denticulada (Young et al., 1985), enquanto no momento da eclosão de idiosepiídeos e pequenos polvos os bicos superior e inferior são denticulados (Boletzky, 2003).

Apesar de exibirem uma grande diversidade de formas, as relações ecomorfológicas dos bicos em cefalópodes continuam sendo pouco estudadas, ainda que a forma de uma estrutura biológica reflita restrições filogenéticas, funcionais e de desenvolvimento, e podem ajudar a compreender impulsionadores de variações fenotípicas (Roscian et al., 2022). Alguns estudos apontam que há correlação entre o tamanho dos animais com o desempenho e efetividade de seu sistema alimentar, morfológico e ecológico (Herrel & O'Reilly, 2006; Souquet et al., 2023).

Este estudo tem como objetivo avaliar morfológicamente os bicos e encontrar padrões de desenvolvimento nos diferentes modos de eclosão dos grupos pertencentes à Classe Cephalopoda (subclasse Coleoidea). Comparações de estruturas bucais em espécies com habitat, ecologia e comportamentos distintos podem contribuir para uma melhor compreensão da diversificação dos modos do desenvolvimento e evolução dos cefalópodes.

5.2. Materiais e Métodos

5.2.1 Obtenção dos bicos

As espécies avaliadas foram selecionadas visando englobar representantes de determinadas famílias pertencentes aos grupos taxonômicos dos cefalópodes coleoides (Tabela 1).

Tabela 1: Lista de espécies com bicos analisados pertencentes aos grandes grupos da subclasse Coleoidea. (J) Juvenil; (P) Paralarva.

Ordem/Família/Espécie	Modo de eclosão	Comprimento de manto (ML)
Octopoda (Incirrata)		
Octopodidae		
<i>Octopus maya</i>	J	4.0 mm
<i>Octopus americanus</i>	P	1.3 mm
<i>Octopus vulgaris</i>	P	1.8 mm
Argonautidae		
<i>Argonauta</i> sp.	P	3.1 mm
Tremoctopodidae		
<i>Tremoctopus violaceus</i>	P	5.0 mm
Sepiida		
Sepiidae		
<i>Sepia officinalis</i>	J	7.0 mm
Sepiolida		
Sepiolinae		
<i>Euprymna tasmanica</i>	J	9.0 mm
Sepiadariidae		
<i>Sepioloidea lineolata</i>	J	5.0 mm
Myopsida		
Loliginidae		
<i>Sepioteuthis australis</i>	P	5.4 mm
Oegopsida		
Brachioteuthidae		
<i>Brachioteuthis</i> sp.	P	4.0 mm
Cranchidae		
<i>Bathothauma lyroma</i>	P	4.5 mm
<i>Cranchia</i> sp.	P	5.5 mm
<i>Liguriella podoptalma</i>	P	8.0 mm
Enoploteuthidae		
<i>Abralia</i> sp.	P	3.5 mm
Ommastrephidae		
<i>Nototodarus gouldi</i>	P	6.5 mm
Onychoteuthidae		
<i>Onykia carriboea</i>	P	2.6 mm
Pyroteuthidae		
<i>Pterygioteuthis</i> sp.	P	4.5 mm
Promachoteuthidae		
<i>Promachoteuthis</i> sp.	P	3.8 mm
Incerta		
Bathyteuthidae		
<i>Bathyteuthis</i> sp.	P	8.8 mm
Ctenopterygidae		
<i>Ctenopteryx sicula</i>	P	5.0 mm
Idiosepida		
Idiosepidae		
<i>Xiphroleptos notoides</i>	P	1.1 mm

Após a seleção, as massas bucais foram removidas para a extração dos bicos (superior e inferior). Para a extração dos mesmos, foi seguida a metodologia proposta por Franco-Santos *et al.* (2014). As massas bucais foram submetidas a uma solução de aproximadamente 30% de água destilada e 70% hipoclorito de sódio, e foram submersas nesta solução em placas de Petri para dissolução dos músculos da massa bucal sob um microscópio estereoscópico *Olympus SZ61*. Após os músculos da massa bucal terem sido dissolvidos, os mesmos foram lavados cuidadosamente em água destilada para remoção de quaisquer resquícios do hipoclorito de sódio, visto que a substância pode deixar os bicos frágeis e alterar sua coloração.

5.2.2 Análise morfológica e categórica dos bicos e rádulas

Após a dissolução dos músculos e obtenção dos bicos, os mesmos foram postos em uma lâmina escavada e analisados em microscopia óptica - *Olympus CX31*, em três aumentos diferentes: 4x, 10x e 40x. Em ambos os bicos, foram analisados e medidos os caracteres morfológicos principais, como: o tamanho do rostro e da crista, formato do capuz e extensão da parede lateral (Fig. 1). Todos os bicos foram fotografados com o auxílio de uma câmera *OPTON* (modelo TA-0120-HD) e medidos com o auxílio do software *ImageJ*.

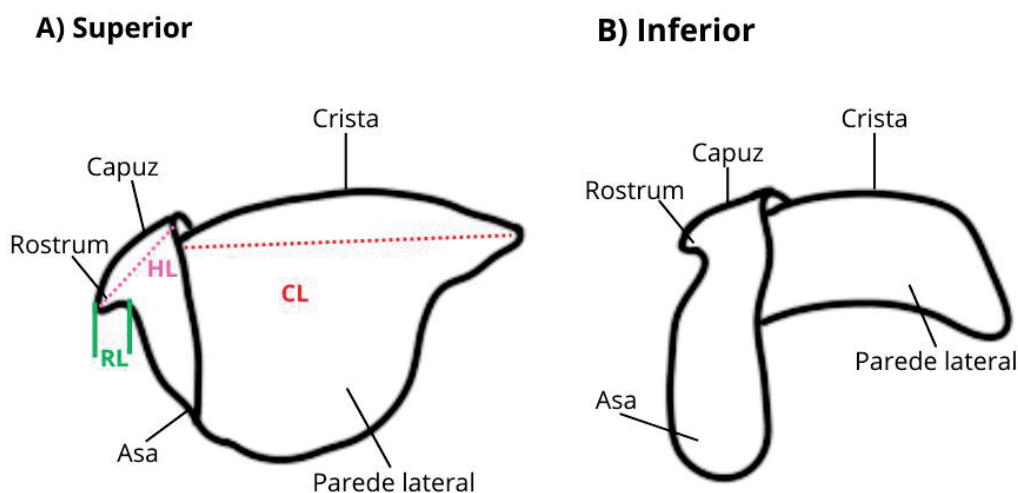


Figura 1: Diagrama morfológico dos bicos de cefalópodes (A) bico superior e (B) bico inferior. RL - Comprimento do rostro; CL - Comprimento da crista; HL - Comprimento do capuz. Adaptado de Perales-Raya & Hernández-González (1998).

Além das medições, os bicos foram categorizados de acordo com a coloração do bico, e a presença ou ausência de dentes no rostro. Quando possível, as rádulas foram fotografadas e analisadas, sendo avaliados os seguintes itens: caracterização das diferentes partes da rádula: comprimento das rádulas, tipo, formato e número de dentes (Fig 2 B). O comprimento da rádula foi medido respeitando

sua curvatura natural, utilizando uma ferramenta de medição em linha segmentada, no software *ImageJ* (Fig. 2 A).

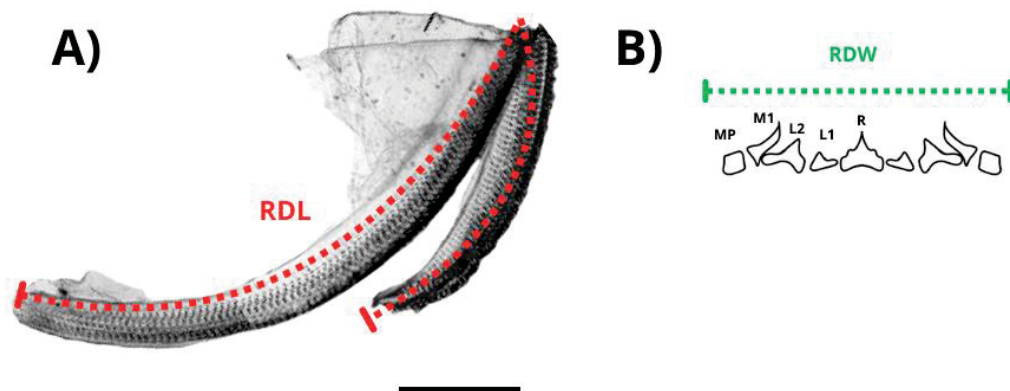


Figura 2: Aparato radular dos cefalópodes. A) Rádula de *Octopus vulgaris* adulto. RDL - Comprimento da rádula. B) Diagrama da denteição na rádula. RDW - Extensão dos dentes; Dentes: R - Raquidiano; L1 - Lateral 1; L2 - Lateral 2; M1 - Marginal 1; MP - Placa marginal. Modificados de: Nixon (1996); Messenger & Young (1999). Escala: 500 μ m.

Após o registro fotográfico e análise, os bicos e rádulas foram armazenados em tubos Eppendorfs com álcool 70% e as fotografias foram agrupadas de acordo com suas respectivas ordens taxonômicas e organizados em figuras, para uma melhor visualização dos dados.

5.2.3 Análises morfométricas dos bicos

Uma Análise de Fatores Múltiplos (*Multiple Factor Analysis* – MFA) foi empregada para identificar agrupamentos das espécies de polvos, lulas e sépias e a sua relação com diferentes variáveis morfométricas (quantitativas) e categóricas dos bicos. As variáveis morfométricas consideradas foram o comprimento do manto do indivíduo analisado, comprimento da crista, tamanho e extensão do rostro. As variáveis qualitativas das espécies analisadas foram a presença de coloração no bico ou no rostro, presença de denteição e do capuz, o tipo de desenvolvimento (paralarva ou juvenil) e o grupo taxonômico (polvo, lula ou sépia). Por se tratar de medidas tomadas nos mesmos indivíduos, as análises foram conduzidas separadamente para dados do bico superior e do bico inferior.

A MFA é uma técnica estatística exploratória que permite analisar conjuntos de dados que possuem diferentes blocos de variáveis, frequentemente envolvendo uma combinação de variáveis numéricas e categóricas (Bécue-Bertaut & Pagès, 2008). Assim como em outras ordenações multivariadas, a MFA promove uma redução do espaço multidimensional, sendo possível quantificar o percentual de variância explicada por cada dimensão em relação ao total. As análises estatísticas foram produzidas com o auxílio do pacote FactoMineR (Lê et al., 2008) no software R (R Core Team, 2024).

5.3. Resultados

Foram analisadas 21 espécies pertencentes às sete grandes ordens. Juntamente, espécies com parâmetros morfológicos encontrados na literatura foram adicionadas. Os parâmetros morfológicos observados foram listados em uma tabela para maior visualização dos dados das descrições (Tabela 2).

Tabela 2: Parâmetros e características dos bicos dos Cephalopoda. (S) Superior; (I) Inferior; (Col.) Coloração; (P) Presente; (A) Ausente; (R) Restrito ao rostro; (T) Transparente.

Ordem/Família/Espécie	ML (mm)	Bico	Col.		Dentição		Rostro		Fenda	Capuz	Parede lateral		Referências
			P	R	T	A	P	A			P	A	
Superordem Octopodiformes													
Superfamília Argonautoidea													
<i>Argonauta</i> sp.	3.1	S	x			x			x		x		x
		I	x		x				x		x		x
Tremoctopodidae													
<i>Tremoctopus</i> sp.	5.0	S		x		x			x				x
		I		x			x	x		x			x
Superfamília Octopodoidea													
<i>Octopus maya</i>	4.0	S		x			x		x		x		x
		I		x			x		x		x		x
<i>Octopus vulgaris</i>	1.8	S		x			x	x		x			x
		I		x			x	x		x			x
<i>Octopus americanus</i>	1.3	S		x			x	x		x			x
		I		x			x	x		x			x
<i>Octopus vulgaris</i>	1.5	S		x			x	x		x			x
		I		x			x	x		x			x
Amphitretidae													
<i>Vitreledonella richardi</i>		S	-	-	-		-	-	-	-	-	-	-
		I					x		x				Sajikumar et al, (2016)
Superordem Decapodiformes													
Ordem Sepiida													
Sepioloidea													
<i>Sepia officinalis</i>	7.0	S	x			x			x		x		x
		I	x			x			x		x		x
Ordem Sepiolida													
<i>Sepioloidea lineolata</i>	4.0	S		x			x		x		x		x
		I		x			x		x		x		x
<i>Euprymna tasmanica</i>	9.0	S		x		x			x		x		x
		I		x		x			x		x		x
Ordem Myopsida													
Loliginidae													
<i>Doryteuthis opalescens</i>	2.3	S			x	x		x		x			x
		I			x		x	x		x			x
<i>Sepioteuthis australis</i>	5.4	S		x		x		x		x	x		x
		I		x			x		x		x		x
<i>Sepioteuthis australis</i>	6.3	S		x				x		x			
		I		x					x				
Ordem Oegopsida													
Brachioteuthidae													
<i>Brachioteuthis</i> sp.	4.0	S			x	x		x		x			x
Cranchiidae													
<i>Liguriella podophthalma</i>	8.0	S		x		x			x		x		x
		I		x			x	x		x			x
<i>Liocranchia reinhardti</i>	2.8	S			x	x		x		x			x
		I		x			x	x		x			x
Chiroteuthidae													
<i>Chiroteuthis cf. veranyi</i>	3.6	S			x	x		x		x			x
		I			x		x	x		x			x
Ommastrephidae													
<i>Nototodarus gouldi</i>	6.5	S	x			x			x		x		x
		I	x			x			x		x		x
<i>Todarodes pacificus</i>		S	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-
		I		x			x	x		x	x		x
<i>Illex argentinus</i>	0.7	S			x	x		x		x	x	x	x
		I		x			x	x		x	x		x
<i>Ommastrephes bartramii</i>	3.0	S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Ordem/Família/Espécie	ML (mm)	Bico	Col.	Dentição				Rostro		Fenda	Capuz		Parede lateral		Referências
				P	R	T	A	P	A		P	A	P	A	
Superodem Octopodiformes															
		I			x			x	x		x		x		x Uchikawa et al. (2009)
Onychoteuthidae															
<i>Onykia carriboea</i>	2.1	S			x		x			x			x		x
		I			x			x	x		x	x			x
Pyroteuthidae															
<i>Pterigoteuthis</i> sp.	4.0	S			x		x			x			x		x
		I			x		x			x			x		x
Thysanoteuthidae															
<i>Thysanoteuthis rhombus</i>		S	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-		Wakabayashi et al. (2005)
		I			x			x	x		x		x		x
Ordem Bathyteuthida															
Bathyteuthidae															
<i>Bathyteuthis</i> sp.	8.8	S		x			x			x			x		x
		I		x			x			x			x		x
Chtenopterygidae															
<i>Chtenopteryx sicula</i>	5.4	S			x		x			x			x		x
		I			x		x		x		x		x		x
Ordem Idiosepidida															
Idiosepididae															
<i>Xipholeptos notoides</i>	1.13	S			x		x			x		x			x
		I				x		x	x		x	x			x

5.3.1 Superordem Decapodiformes - Ordem Sepiidae e Sepiolida

Na ordem Sepiida foi possível analisar a espécie *Sepia officinalis*, enquanto na ordem Sepiolida duas espécies foram analisadas: *Euprymna tasmanica* e *Sepioloidea lineolata*.

● Bicos superiores

As espécies analisadas possuem os bicos superiores bem formados, com pigmentação forte presente apenas no rostro, mas com todos seus componentes.

Euprymna tasmanica - 9.0 mm ML (Fig. 3 A). rostro e capuz intensamente pigmentados. rostro pontiagudo, levemente curvado para baixo. Capuz bem definido, bem separado da crista. Paredes laterais ligeiramente compridas, transparentes (com exceção da área de angulação). A área de angulação da mandíbula possui uma borda irregular e pigmentação mais intensa (laranja escuro) (Tabela 2).

Sepia officinalis - 7.0 mm ML (Fig. 3 B). rostro bem desenvolvido, pontiagudo e pigmentado, capuz predominante e com pigmentação acentuada nas bordas. Paredes laterais formadas, amplas e transparentes. Crista mais curvada (Tab. 2).

Sepioloidea lineolata - 5.0 mm ML (Fig. 3 C). rostro bem desenvolvido, pontiagudo e com pigmentação intensa (marrom/laranja escuro) que se estende até o capuz. Crista mais plana,

paredes laterais transparentes, apenas com uma leve pigmentação na angulação da mandíbula (Tab. 2).

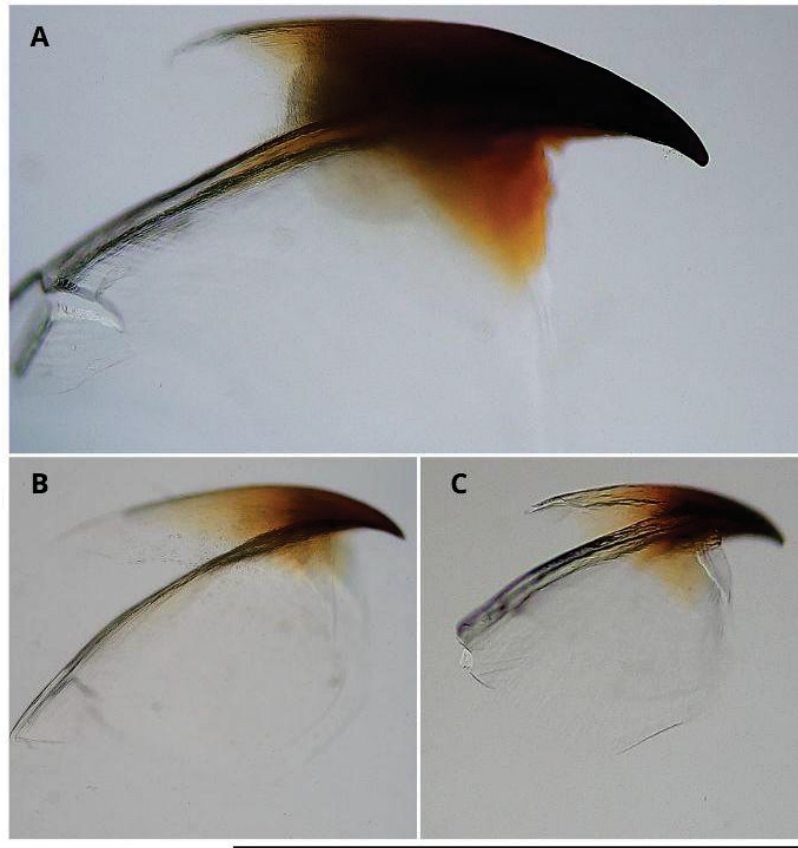


Figura 3: Ordem Sepiidae e Sepiolida - bicos superiores. A) *Euprymna tasmanica*; B) *Sepia officinalis*; C) *Sepioloidea lineolata*. Escala: 1 mm.

- **Bicos inferiores**

Euprymna tasmanica - 9.0 mm ML (Fig. 4 A). Capuz mais protuberante e estreito, com uma intensa pigmentação (marrom/vermelho intenso), o qual estende-se até o rostro, levemente pontiagudo. Asas mais amplas nas extremidades, mas não tão compridas quanto as observadas nos Sepiolida. Paredes com pigmentação mais leve em tons de amarelo, todavia as bordas posteriores são transparentes (Tab. 2).

Sepia officinalis - 7.0 mm ML (Fig. 4 B). O bico inferior é totalmente pigmentado, com uma tonalidade de laranja claro. rostro com pigmentação semelhante ao bico superior. Há três camadas diferentes no rostro: a primeira camada tem a mesma coloração do restante do bico (laranja claro), a segunda camada possui uma maior pigmentação, tendendo a uma coloração mais avermelhada. Já a terceira camada é transparente, sendo possível observar a camada de crescimento mais recente do bico. O capuz é mais sutil quando comparado ao capuz superior. A asa do bico inferior é bem espessa. Paredes laterais formadas (Tab. 2).

Sepioloidea lineolata - 5.0 mm ML (Fig. 4 C). Bico intensamente pigmentado no rostro (tons de marrom/avermelhado), enquanto o capuz e a parte anterior do bico é amarelada, já o restante é transparente. Asas compridas e bem amplas na sua extremidade (Tab. 2).

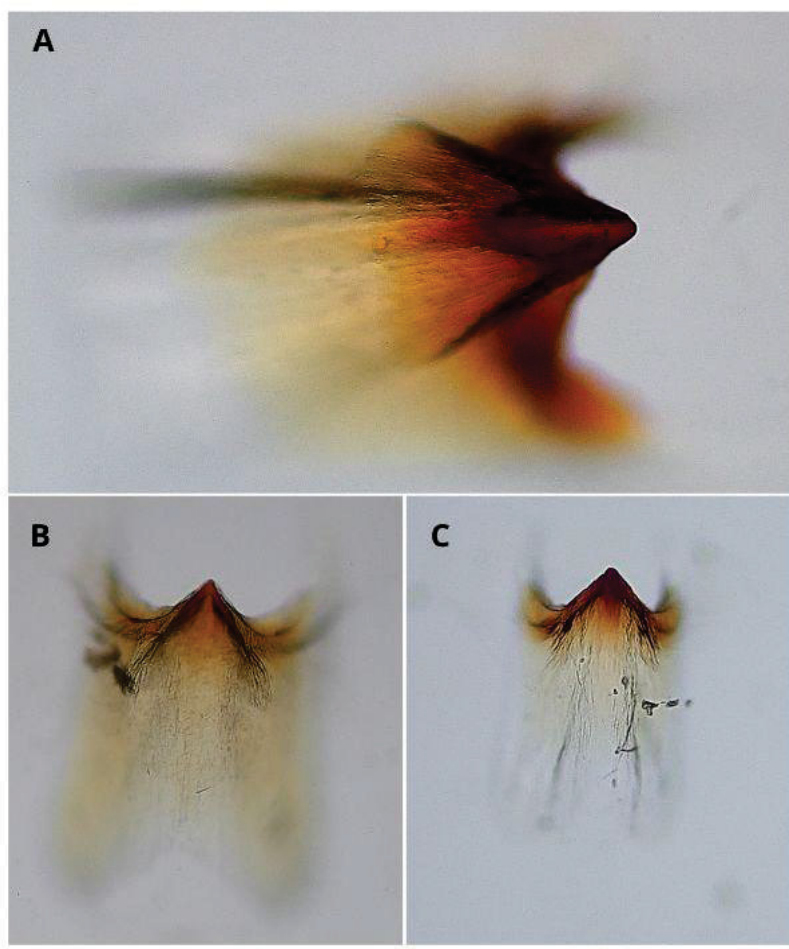


Figura 4: Ordem Sepiidae e Sepiolida - bicos inferiores. A) *Euprymna tasmanica*; B) *Sepia officinalis*; C) *Sepioloidea lineolata*. Escala: 1 mm.

De modo geral os bicos inferiores possuem pigmentação até as bordas da parede lateral, com maior pigmentação no rostro e uma tonalidade marrom/avermelhado. O capuz no bico inferior é bem delimitado e as paredes laterais possuem maior amplitude que as presentes nos bicos superiores.

- **Rádulas**

Enquanto as rádulas dos Sepiidae há certas semelhanças:

Sepia officinalis - heterodonte, possui sete fileiras longitudinais de dentes. O dente raquidiano (R) e dente lateral 1 (L1) possuem um pequeno espículo (unicúspide) e ambos possuem o mesmo tamanho, enquanto o dente lateral 2 (L2) é unicúspide com uma ponta alta e mais

arredondada, todavia possui uma base maior. O dente marginal (M1) é longo e côncavo, com a ponta mais arredondada (Fig. 5 A).

Euprymna tasmanica - heterodonte, dente raquidiano (R) pequeno e unicúspide, L1 maior que R, unicúspide e com uma base maior, L2 com uma base grande, comprido e levemente curvado para dentro e M1 é comprido, pontiagudo e côncavo, muito similar a um espinho (Fig. 5 B).

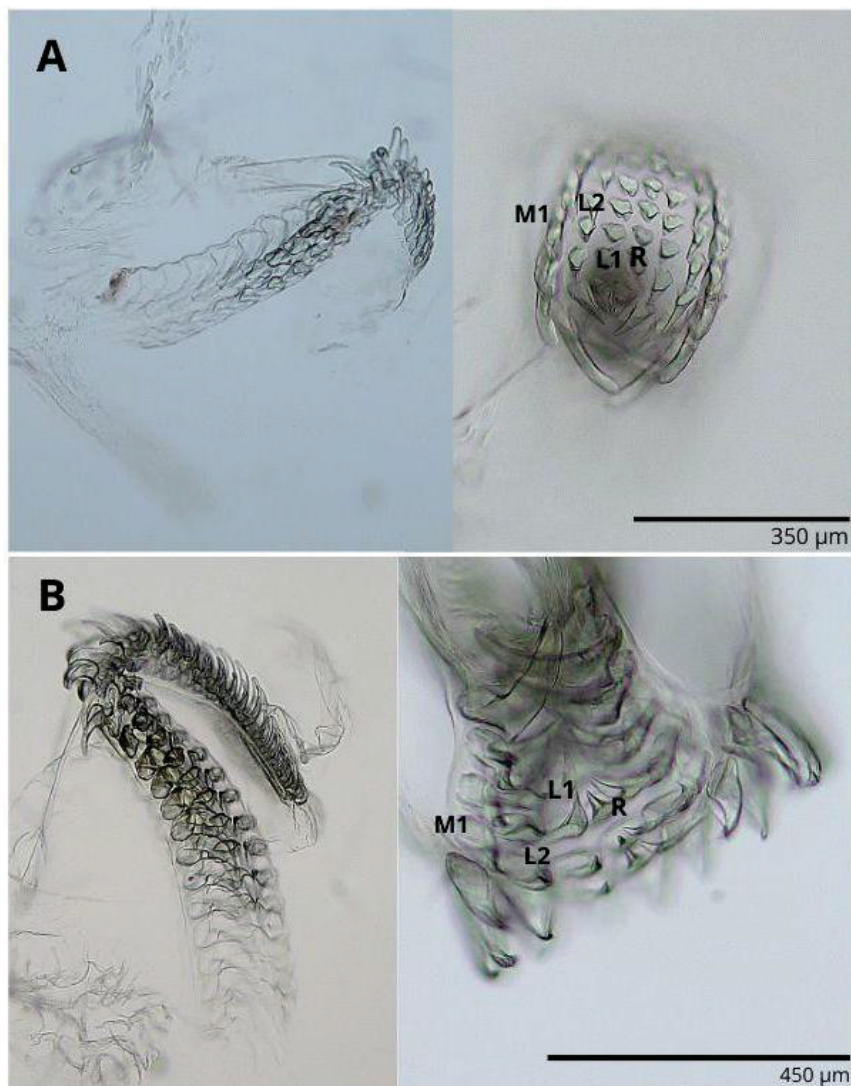


Figura 5: Ordem Sepiida e Sepiolida- Rádulas e dentição; A) *Sepia officinalis* - 7 mm ML; B) *Euprymna tasmanica* - 9.0 mm ML. Dentes: (R) Raquidiano; (L1) Lateral um; (L2) Lateral dois; (M1) Marginal um.

5.3.2 Superordem Decapodiformes - Ordem Myopsida

Composta pela família Loliginidae, foi possível analisar apenas uma espécie, pertencente ao gênero *Sepioteuthis*:

Sepioteuthis australis - 5.4 mm ML (Fig. 6 A). Bico superior: com todas as partes primordiais formadas, o rostro é protuberante com uma pigmentação leve, em tons de laranja/amarelo. O capuz ocupa cerca de metade da crista, com uma pigmentação leve na parte

posterior, onde a parte anterior é transparente. Paredes laterais possuem suas bordas mais arredondadas (Tab. 2).

Bico inferior (Fig. 6 B): há uma fenda sagital e dentes presentes, mais achatado do que pontiagudos, ambos os componentes possuem uma pigmentação similar ao bico superior, em tons de laranja/amarelo. O capuz está presente, todavia transparente. As paredes laterais são amplas e as asas ainda não se pronunciam (Tab. 2).

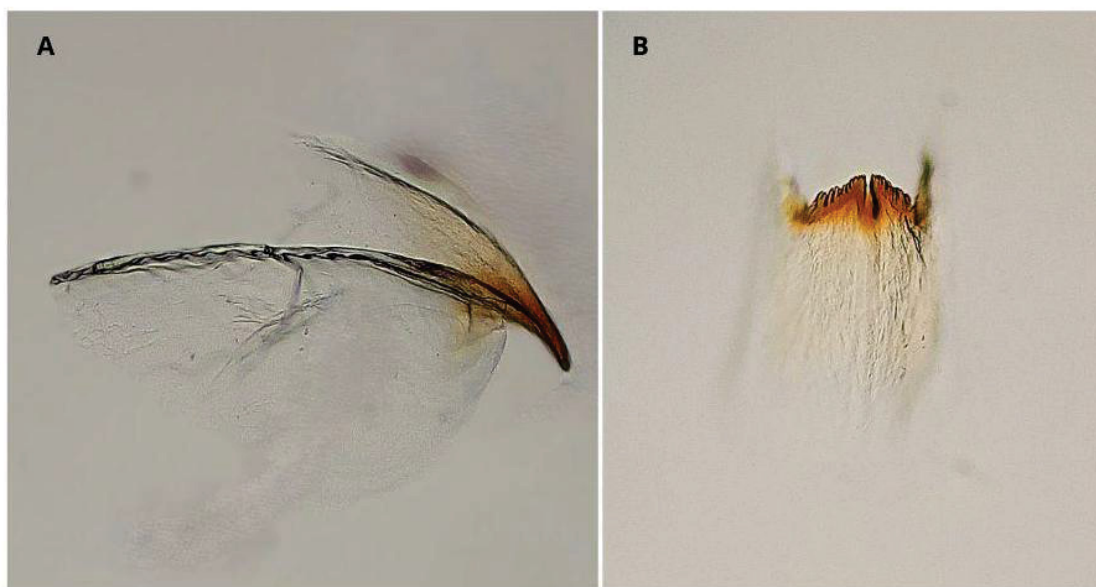


Figura 6: Ordem Myopsida - *Sepioteuthis australis* (5.4 mm ML). A) superior e B) inferior. Escala: 1 mm.

Rádula: heterodonte, possui sete fileiras longitudinais de dentes. O dente raquidiano (R) e dente lateral 1 (L1) possuem apenas um pequeno espículo (unicúspide), sendo $R > L1$, enquanto dente lateral 2 (L2) é unicúspide. O dente marginal (M1) é longo e côncavo, sua ponta é afiada (Fig. 7).

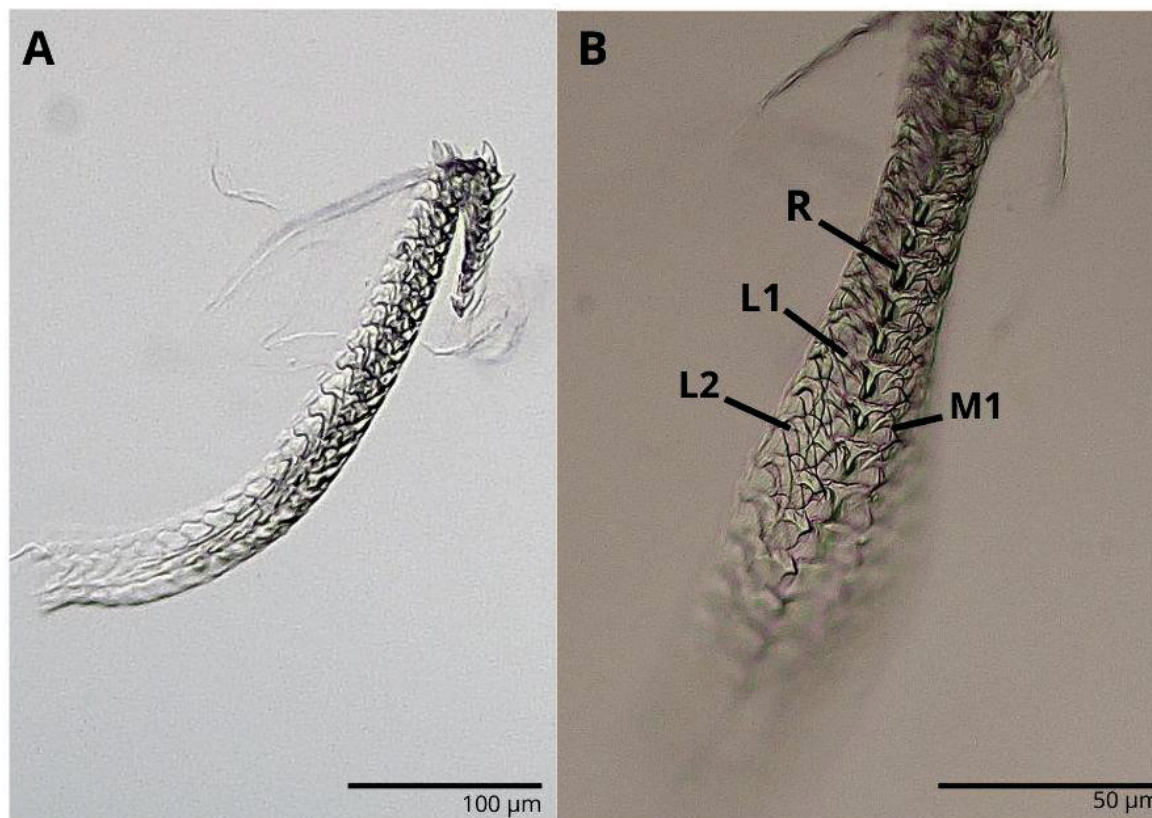


Figura 7: Ordem Myopsida - *Sepioteuthis australis* (5.4 mm ML) A) Rádula e B) Dentição da rádula.

- 3.3 Superordem Decapodiformes - Ordem Oegopsida

Foi possível analisar sete espécies pertencentes a nove famílias diferentes; sendo estas: *Abralia* sp. (Família Enoploteuthidae), *Cranchiidae* sp., *Bathothauma lyroma* e *Liguriella podophtalma* (Família Cranchiidae), *Onykia carriboea* (Família Onychoteuthidae), *Pterigoteuthis* sp. (Família Pyroteuthidae), *Promachoteuthis* sp. (Família Promachoteuthidae), *Nototodarus gouldi* (Família Ommastrephidae) e *Brachioteuthis* sp. (Família Brachioteuthidae).

- **Bicos superiores**

Abralia sp. - 3.6 mm ML (Fig. 8 A). Possui um rostro bem protuberante, em tons de laranja/amarelo, todavia não é tão pontiagudo. O capuz é longo, com uma leve coloração no início, sendo mais transparente no final. As paredes laterais são compridas e bem delimitadas. A crista possui uma curvatura significativa em direção ao capuz (Tab. 2).

Cranchiidae sp. - 4.5 mm ML (Fig. 8 B). Completamente transparente, apenas com uma fenda sagital bem pronunciada. Não há formação do capuz, nem dentição. Paredes laterais pequenas.

Bathothauma lyroma - 4.5 mm ML (Fig. 8 C). rostro mais arredondado do que pontiagudo, em tons de laranja/amarelo. Capuz é bem pronunciado, onde o início possui a mesma coloração do rostro e mais transparente na ponta. A crista é linear (Tab. 2).

Nototodarus gouldi - 6.5 mm ML (Fig. 8 D). rostro bem protuberante e pontiagudo, bem pigmentado em tons de marrom/laranja, além de curvado para baixo. O capuz é comprido, possui pigmentação sutil, com tons de laranja, sendo transparente nas bordas. Crista é mais retilínea, paredes laterais amplas e transparentes (Tab. 2).

Liguriella podophthalma - 8 mm ML (Fig. 8 E). O rostro é arredondado e a pigmentação limita-se ao mesmo em tons de laranja/amarelo, o capuz está formado, porém é transparente. Paredes laterais pequenas e estreitas (Tab. 2). Adicionalmente, é possível ver na imagem a rádula, a qual parece ser vestigial (seta). Infelizmente, devido ao tamanho extremamente reduzido e frágil, não foi possível obter a mesma.

Onykia carriboea- 2.1 mm ML (Fig. 8 F). Possui coloração limitada ao rostro, com demais componentes transparentes. O rostro é bem pontiagudo, no entanto o restante dos componentes primários não está tão desenvolvido. O capuz está formado, mas relativamente pequeno (Tab. 2).

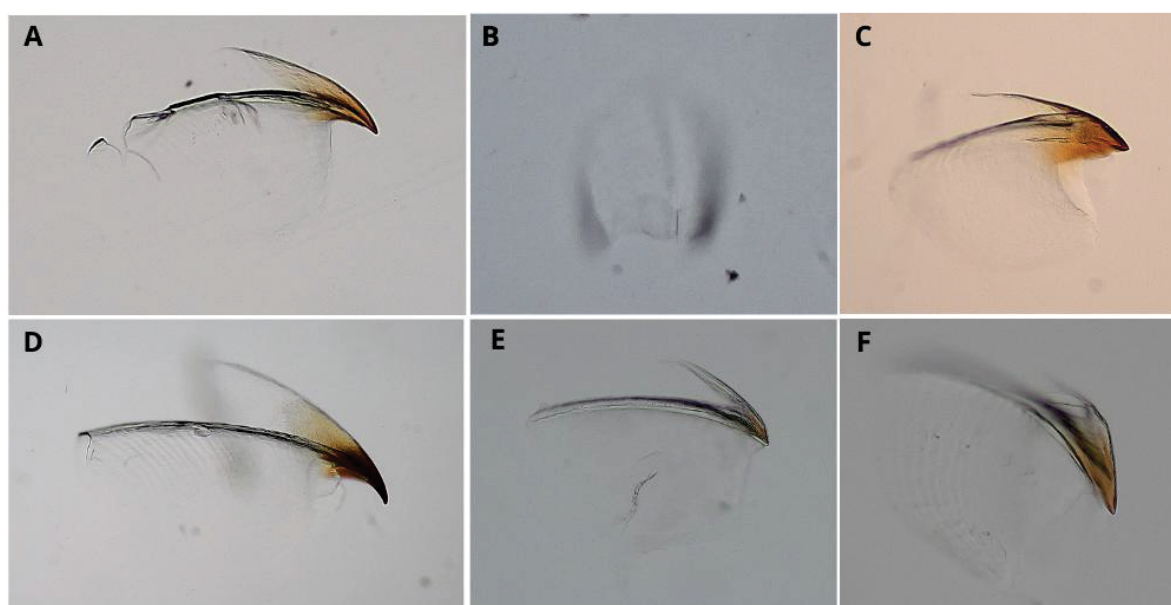


Figura 8: Ordem Oegopsida - bicos superiores I. A) *Abralia* sp. - 3.6 mm ML B) *Cranchiidae* sp. - 4.5 mm ML; C) *Bathothauma lyroma* - 4.5 mm ML; D) *Nototodarus gouldi* - 6.5 mm ML; E) *Liguriella podophthalma* - 8.0 mm ML; F) *Onykia carriboea*- 2.1 mm ML. Escala: 1mm.

Promachoteuthis sp. - 3.8 mm ML (Fig. 9 G). O rostro é desenvolvido e protuberante, todavia não é pontiagudo, possui coloração em tons de laranja. O capuz é levemente pigmentado, levemente amarelado. O capuz é mais reto do que curvado, assim como a crista (Tab. 2).

Pterygioteuthis sp. 4.5 mm ML (Fig. 9 H). rostro protuberante, com pigmentação marrom na parte mais externa e laranja/amarelo no restante, todavia não pontiagudo. Capuz possui tons de amarelo, bem delimitado. A crista é retilínea, mais curvada próximo ao capuz, também é possível ver as linhas de crescimento mais próximas do fim da crista. Paredes laterais são transparentes, porém bem delimitadas (Tab. 2).

Brachioteuthis sp. - 4.0 mm ML (Fig. 9 I). O bico é completamente transparente, sem capuz visível. O rostro não está formado, sendo possível observar a fenda sagital (Tab. 2).

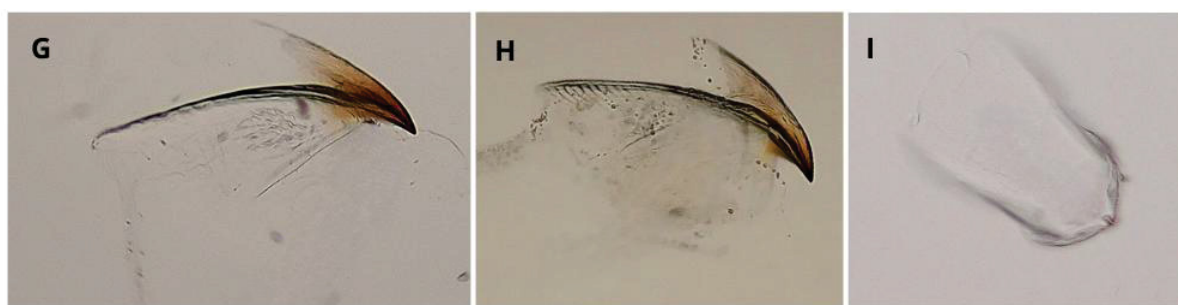


Figura 9: Ordem Oegopsida - bicos superiores II. G) *Promachoteuthis* sp. - 3.8 mm ML; H) *Pterygioteuthis* sp. - 4.5 mm ML; I) *Brachioteuthis* sp. - 4 mm ML. Escala: 1mm.

● Bicos inferiores

Abralia sp. - 3.6 mm ML (Fig. 10 A). O bico inferior possui o rostro levemente “aberto”, em tons de laranja, porém não há dentição. Também é possível observar a camada mais recente de crescimento do bico (área transparente). O capuz está formado, porém mais sutil, assim como as asas. Paredes laterais bem definidas e transparentes (Tab. 2).

Cranchiidae sp. - 4.5 mm ML (Fig. 10 B). Fenda sagital bem pronunciada no bico inferior, onde a mesma possui uma sutil pigmentação amarelada, as quais também estão presentes nos dentes. Não é possível ver a formação do capuz (Tab. 2).

Bathothauma lyroma - 4.5 mm ML (Fig. 10 C). Fenda sagital presente, porém menos espaçada, com coloração laranja/amarela, com dentição presente, todavia transparente. Não é possível ver a formação do capuz. Nas bordas internas é possível observar uma camada mais sobressalente (Tab. 2).

Nototodarus gouldi - 6.5 mm ML (Fig. 10 D). rostro pequeno, bem pigmentado em tons de marrom/laranja, todavia não é pontiagudo, possui um formato mais quadrado. O capuz é

pequeno, todavia bem visível. Paredes laterais bem delimitadas e transparentes, além de asas bem pronunciadas (Tab. 2).

Ligurella podophtalma - 8 mm ML (Fig. 10 E). Há uma fenda sagital presente com uma leve pigmentação laranja/amarelada. Também é possível observar uma leve dentição, aparentemente mais achatada. Capuz pequeno e paredes laterais transparentes (Tab. 2).

Onykia carriboea - 2.1 mm ML (Fig. 10 F). Similar a *L. podophtalma*, todavia a pigmentação estende-se até a dentição, sendo esta aparentemente achatada. Asas bem delimitadas (Tab. 2).



Figura 10: Ordem Oegopsida - bicos inferiores I. A) *Abralia* sp. - 3.6 mm ML; B) *Cranchiidae* sp. - 4.5 mm ML; C) *Bathothauma lyroma* - 4.5 mm ML; D) *Nototodarus gouldi* - 6.5 mm ML; E) *Ligurella podophtalma* - 8.0 mm ML; F) *Onykia carriboea* - 2.1 mm ML. Escala: 1mm.

Promachoteuthis sp. - 3.8 mm ML (Fig. 11 G). Fenda sagital presente com uma leve pigmentação laranja/amarelada. Também é possível observar uma leve dentição, aparentemente mais achatada. Capuz pequeno, com o começo do capuz em uma pigmentação laranja e paredes laterais transparentes (Tab. 2).

Pterygioteuthis sp. - 4.5 mm ML (Fig. 11 I). rostró formado, todavia a ponta parece estar levemente danificada. Possui pigmentação alaranjada e não há sinal de dentição. Similar a *Abralia* sp., é possível ver uma camada mais recente nas bordas internas do bico inferior. O capuz está formado, possui uma leve pigmentação em amarelo (Tab. 2).

Não foi possível obter o bico inferior de *Brachioteuthis* sp. devido a danos na estrutura.

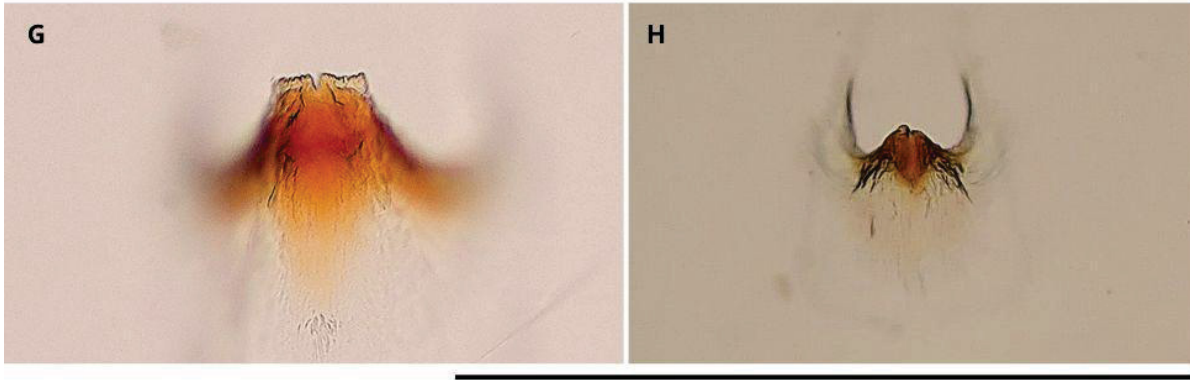


Figura 11: Ordem Oegopsida - bicos inferiores II. G) *Promachoteuthis* sp. - 3.8 mm ML; H) *Pterygioteuthis* sp. - 4.5 mm ML. Escala: 1mm.

● Rádulas

Enquanto nas rádulas, foi possível observar a composição de algumas espécies:

Onykia carribeae - heterodonte, onde foi possível identificar apenas o dente raquidiano (R) unicúspide, apresentando uma ponta mais quadrada, marginal um (M1) levemente pontiagudo e não tão curvado, além da placa marginal (MP), sendo esta muito sutil (Fig. 12 A).

Nototodarus gouldi - heterodonte, com sete dentes longitudinais. O dente raquidiano é pequeno, porém unicúspide, L1 parece ser similar ao raquidiano, um pouco mais pontiagudo. L2>L1, com uma base pequena. M1 é longo e côncavo. MP está presente (Fig. 12 B).

Promachoteuthis sp. - heterodonte, com sete dentes longitudinais. Raquidiano é unicúspide, com uma ponta mais arredondada, enquanto L1 é relativamente pequeno. Já L2 possui uma base longa, a qual se estende até M1, a qual é bem pontuda e côncava (Fig. 12 C).

Em *Batothauma lyroma* também não foi possível obter imagens mais claras sobre a dentição da rádula, sendo possível observar somente o dente raquidiano, o qual é unicúspide, com uma ponta mais quadrada, e o M1 presente, com curvatura convexa (Fig. 12 D).

Cranchiidae sp. também apresentou dentição semelhante à *B. lyroma*, onde foi possível observar apenas o dente raquidiano, um pouco mais pontiagudo que as espécies anteriores e M1, sendo que a mesma apresentou uma curvatura côncava (Fig. 12 E).

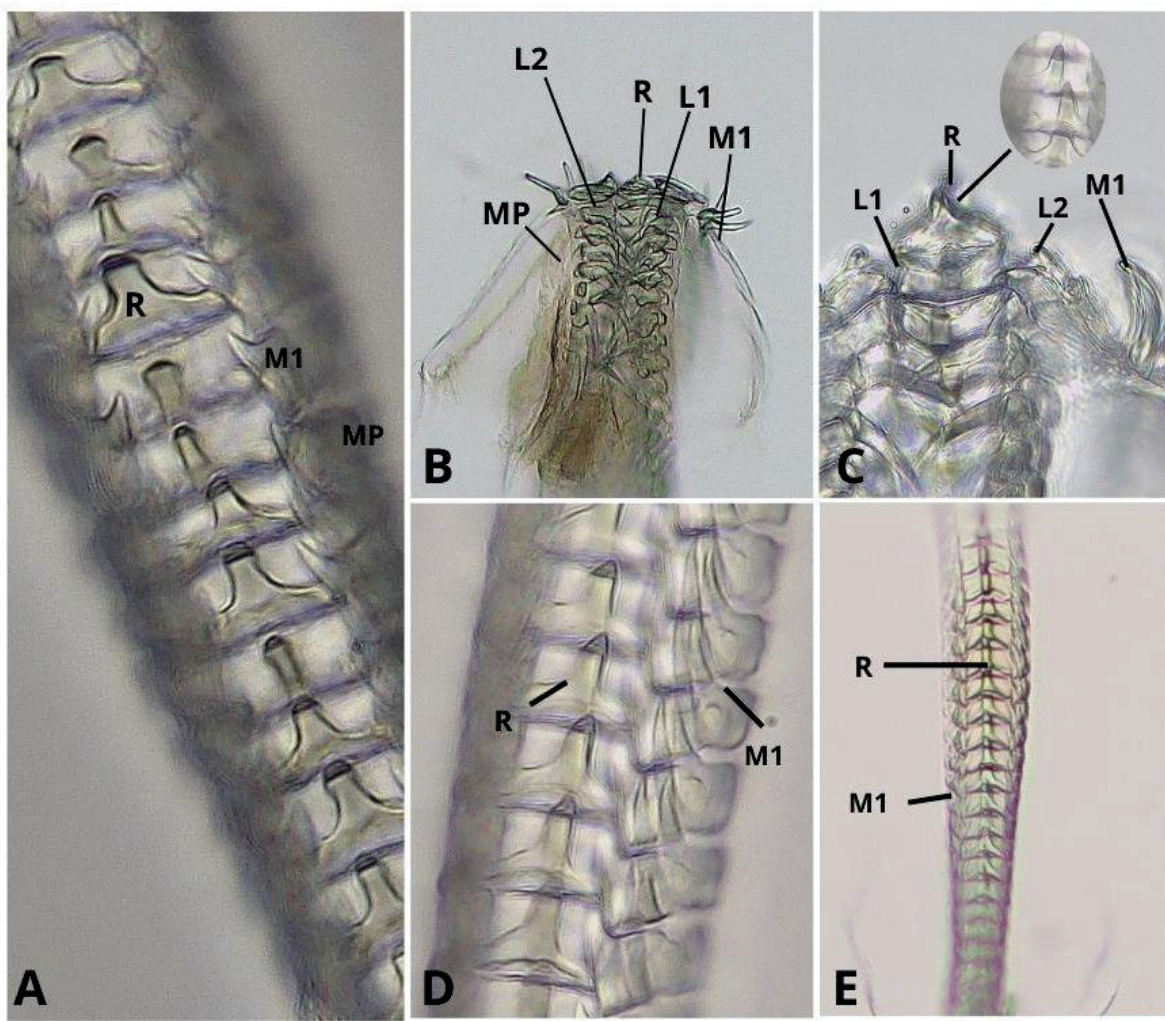


Figura 12: Família Oegopsida - Rádulas e dentição; A) *Onykia carribeae* - 2.6 mm ML; B) *Nototodarus gouldi* - 6.5 mm ML; C) *Promachoteuthis* sp. - 3.8 mm ML; D) *Batothauma lyroma*. - 4.0 mm ML; E) *Cranchiidae* sp. - 4.5 mm ML. Escala: 90µm.

Todavia, nem sempre foi possível identificar a dentição das rádulas que foram obtidas, apenas o registro fotográfico de seis espécies (Fig. 13; 14).

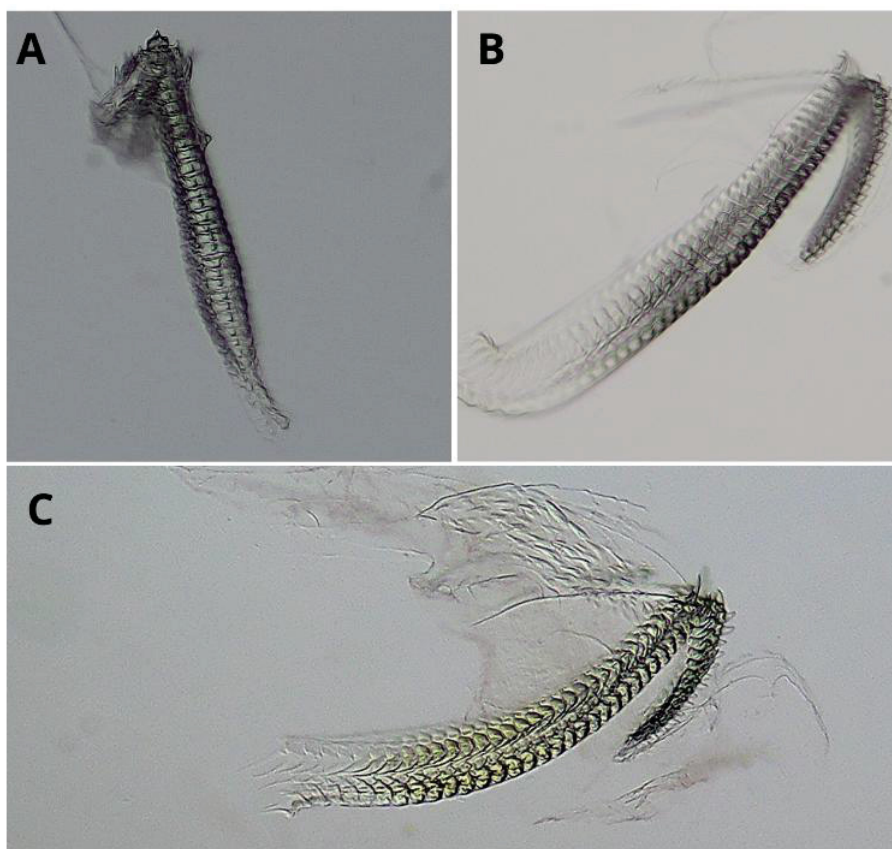


Figura 13: Rádula das lulas Oegopsida I. A) *Onykia caribbeae* - 2.6 mm ML; B) *Promachoteuthis* sp. - 3.8 mm ML; C) *Nototodarus gouldi* - 6.5 mm ML. Escala: 400 μ m.

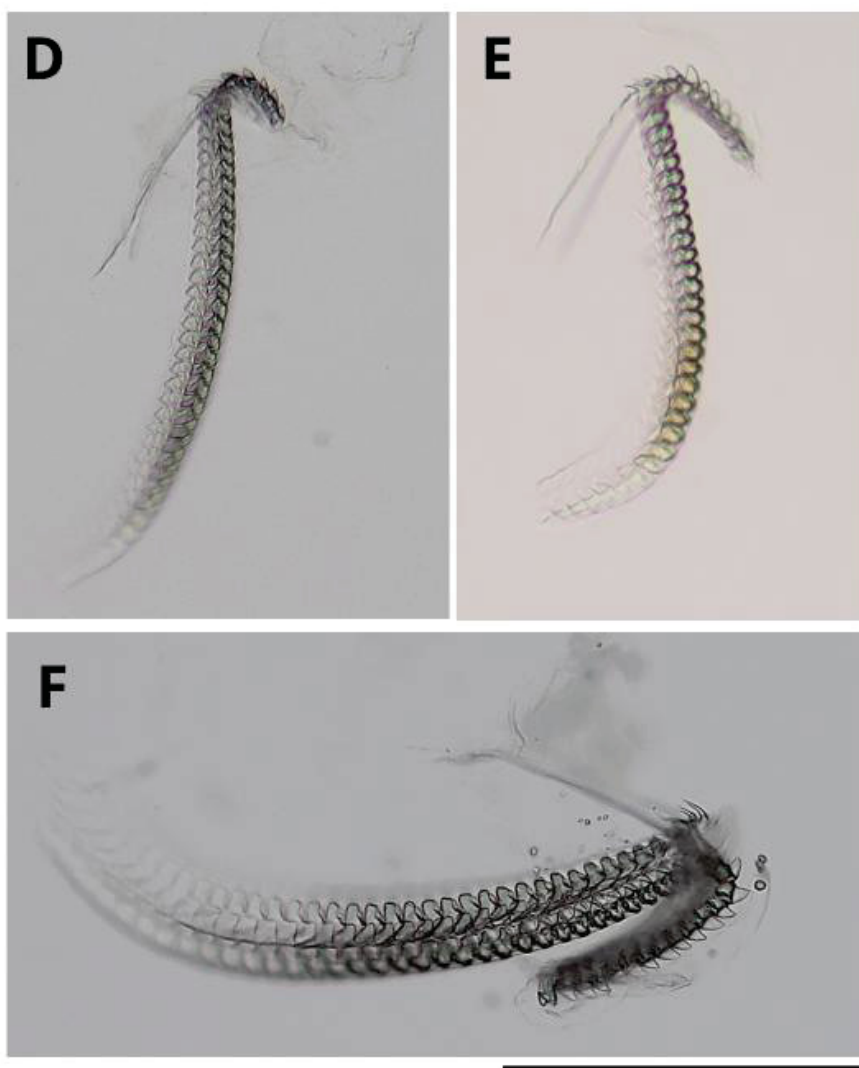


Figura 14: Rádula das lulas Oegopsida II. D) *Batothauma lyroma*. - 4.0 mm ML; E) *Cranchiidae* sp. - 4.5 mm ML; F) *Pterigoteuthis* sp. 4.0 mm ML. Escala: 400 μ m.

5. 3.4 Superodem Decapodiformes - Ordem Incerta

Foi possível analisar duas espécies: *Bathyteuthis* sp. (Família Bathyteuthidae) e *Chtenopteryx sicula* (Família Chtenopterygidae).

- Bicos superiores

Bathyteuthis sp. - 8.8 mm ML (Fig. 15 A). Possui um bico superior com todas suas estruturas primárias formadas, com capuz bem delimitado e comprido, rostro extremamente pontiagudo, com forte pigmentação da coloração, em tons de marrom/vermelho e curvado para baixo. Todavia as paredes laterais são transparentes. Na crista possui uma linha mais reta, sem tanta curvatura próxima ao capuz.

Chtenopteryx sicula - 5.4 mm ML (Fig. 15 B). Semelhante a *Bathyteuthis* sp., todavia a pigmentação do bico não é tão intensa quanto *Bathyteuthis* sp. e se restringe apenas ao rostro. Há

uma curvatura mais pronunciada em direção ao rostro, sendo possível ver várias linhas de crescimento ao longo da parede lateral (Tab. 2).

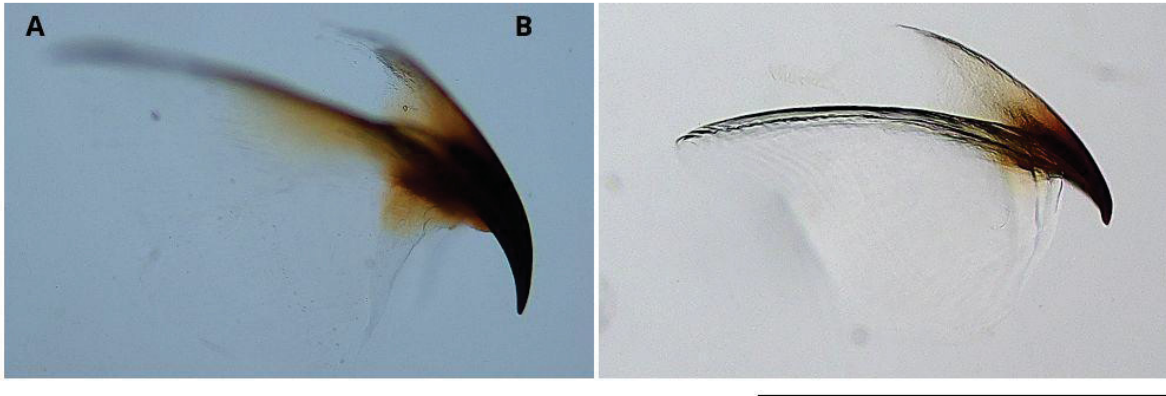


Figura 15: Família Incerta - bicos superiores. A) *Bathyteuthis* sp. - 8.8 mm ML B) *Ctenopteryx sicula* - 5.4 mm ML. Escala: 1 mm.

- Bicos inferiores

Bathyteuthis sp. - 8.8 mm ML (Fig. 16 A). rostro bem formado com o bico extremamente pigmentado, perde a coloração em sentido as bordas. Capuz formado e paredes laterais relativamente mais grossas que os demais bicos. Asas bem pronunciadas (Tab. 2).

Ctenopteryx sicula - 5.4 mm ML (Fig. 16 B). Similar a *Bathyteuthis*, porém com pigmentação menos intensa. Todavia, não há formação total do rostro, onde é possível observar uma pequena reentrância na extremidade. Asas bem formadas (Tab. 2).

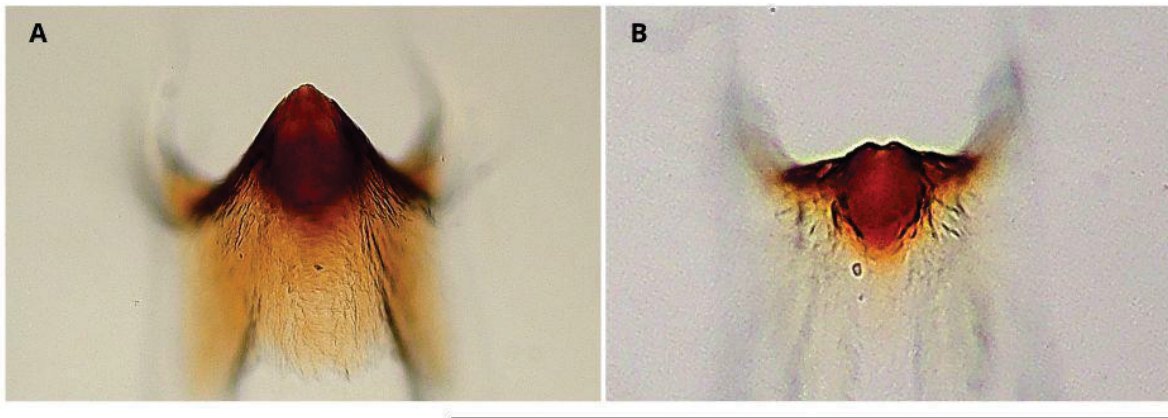


Figura 16: Família Incerta - bicos inferiores. A) *Bathyteuthis* sp. - 8.8 mm ML B) *Ctenopteryx sicula* - 5.4 mm ML. Escala: 1 mm.

- Rádulas

Bathyteuthis sp. - heterodonte, possui sete fileiras longitudinais de dentes. O dente raquidiano (R) e dente lateral 1 (L1) são unicúspides, sendo $R > L1$, enquanto dente lateral 2 (L2)

é ligeiramente maior que L1, o mesmo possuindo uma base longa. O dente marginal (M1) é longo e côncavo, sua ponta é arredondada (Fig. 17 A).

Ctenopteryx sicula - Foi possível somente observar o dente raquidiano, o qual apresentou-se de um tamanho relativo menor do que outros dentes raquidianos encontrados até o momento, e M1 o qual também apresentou uma curvatura diferente, sendo esta convexa (Fig 17 B)

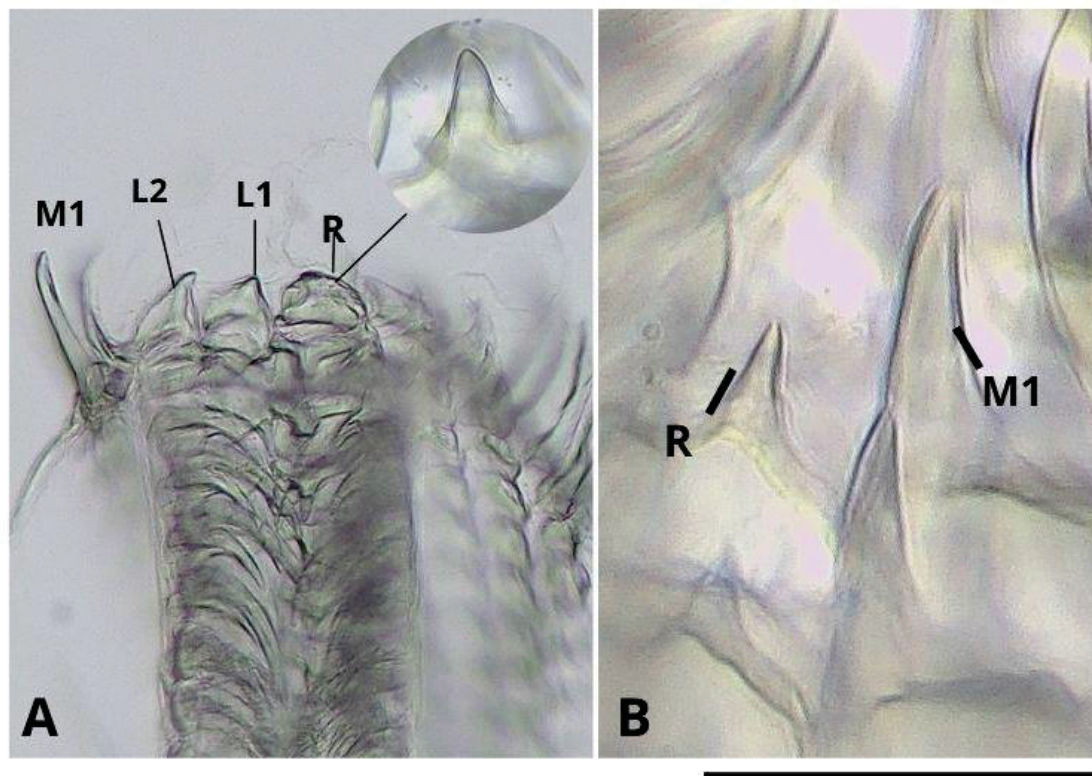


Figura 17: Família Incerta - bicos inferiores. A) *Bathyteuthis* sp. - 8.8 mm ML B) *Ctenopteryx sicula* - 5.4 mm ML. Escala: 100 μ m.

5.3.5 Superordem Decapodiformes - Ordem Idiosepida

Nesta ordem foi possível analisar *Xipholeptos notoides* com 1.1 mm ML, espécie monotípica pertencente ao gênero *Xipholeptos*.

Bico superior (Fig. 18 A): Possui um rostró pequeno, todavia formado, capuz também é reduzido, a coloração segue apenas na borda do rostró. Paredes laterais bem delimitadas (Tab. 2).

Bico inferior (Fig. 18 B): Dentição presente em toda borda anterior. Dentes mais pontiagudos com uma leve pigmentação em tons amarelos. Fenda sagital presente e acentuada, com a mesma pigmentação dos dentes. Paredes laterais transparentes e não há formação do capuz (Tab. 2).

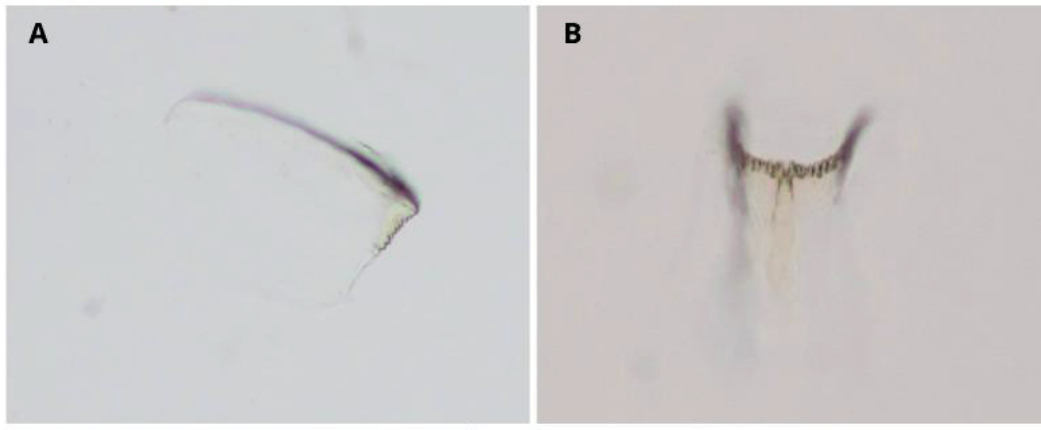


Figura 18: Família Idiosepida - *Xipholeptos notoides* com 1.1 mm ML. A) Bico superior; B) Bico inferior. Escala: 1 mm.

Não foi possível observar a dentição da rádula, apenas sua extensão (Fig. 19).



Figura 19: Rádula - *Xipholeptos notoides* com 1.1 mm ML. Escala: 100 µm.

5.3.6 Superodem Octopodiformes

Foi possível analisar quatro espécies pertencentes às superfamílias: Argonautoidea, compostas por *Argonauta* sp. e *Tremoctopus violaceus*; e família Octopodidae, compostas por três espécies: *Octopus vulgaris*, *Octopus americanus* e *Octopus maya*.

5.3.6.1 Família Octopodidae

- **Bicos superiores**

Octopus americanus (1.3 mm ML) possui coloração limitada ao rosto, capuz ainda em formação (relativamente pequeno), não há dentição e o rosto está formado, mas diferente dos

Oegopsida, os rostros são arredondados. Todos os outros componentes são transparentes (Fig. 20 A).

Octopus vulgaris - 1.5 mm ML (Fig. 20 B). Possui dentição em toda a extremidade do capuz. Não há rostro nem fenda sagital, apenas dentes bem pontiagudos. Também é possível observar mais de uma camada de dentição presente no bico superior (Tab. 2).

Octopus maya - 4.0 mm ML (Fig. 20 C). Possui bico relativamente bem pigmentado com todos seus componentes formados. Capuz curto e é possível ver as linhas de crescimento na parede lateral próxima ao rostro, o qual é arredondado. Enquanto no bico superior é possível ver linhas de crescimento bem delimitadas nas bordas da parede lateral, próximas ao rostro (Tab. 2).

5.3.6.2 Superfamília Argonautoidea

Já o bico superior de *Tremoctopus violaceus* - 5 mm ML (Fig. 20 D) é totalmente formado e bem pigmentado no capuz e no rostro. O rostro é bem pigmentado em comparação aos demais bicos superiores de polvos observados até o momento (Tab. 2).

Enquanto o bico superior de *Argonauta* sp. - 3.1 mm ML (Fig. 20 E) também é completamente desenvolvido, possui capuz bem formado, um rostro bem protuberante. O capuz e o rostro possuem uma coloração bem intensa em marrom/preto, paredes laterais bem delimitadas (Tab.2).

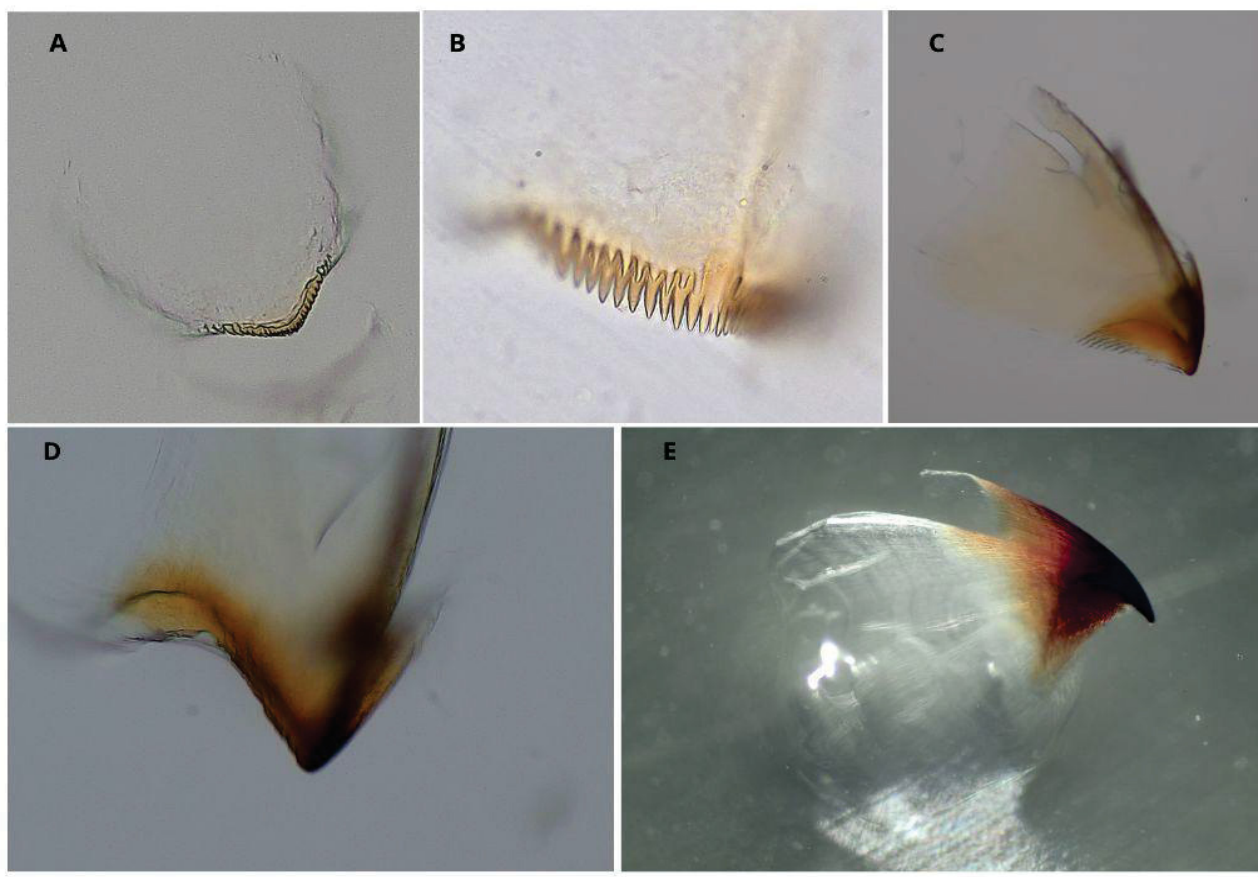


Figura 20: Ordem Octopodidae - bicos superiores. A) *Octopus americanus* - 1.3 mm ML; B) *Octopus vulgaris* - 1.5 mm ML; C) *Octopus maya* - 4.0 mm ML; D) *Tremoctopus violaceus* - 5.0 mm ML; E) *Argonauta* sp. - 3.1 mm ML. Escala: 1mm.

● Bicos inferiores

Já nos bicos inferiores, todos apresentaram dentição (exceto *Argonauta* sp.).

Octopus americanus - 1.3 mm ML (Fig. 21 A). Completamente transparente com ampla dentição na extremidade do bico. Capuz não está formado, paredes laterais pequenas (Tab. 2).

Octopus vulgaris - 1.5 mm ML (Fig. 21 B). É muito similar ao bico superior do espécime, todavia os dentes são menores e menos pontiagudos (Tab. 2).

Octopus maya - 4.0 mm ML. Bico inferior bem formado, é possível observar os aneis de crescimento na parede lateral. Também é possível observar que há uma dentição bem pequena no rostro inferior (seta na Fig. 21 C). Sua coloração também se restringe às bordas, sendo estas mais pigmentadas no rostro (Tab. 2).

Tremoctopus violaceus - 5 mm ML (Fig. 21 D). Capuz pequeno, acompanhada de uma pequena dentição e um pequeno rostro redondo. Coloração limitada ao rostro e capuz em tons alaranjados/amarelos (Tab. 2).

Argonauta sp. - 3.1 mm ML (Fig. 21 E). O rostro é bem delimitado e protuberante, juntamente com uma pigmentação avermelhada mais intensa. Possui uma coloração amarelada/laranja no capuz e áreas adjacentes ao rostro (Tab. 2).

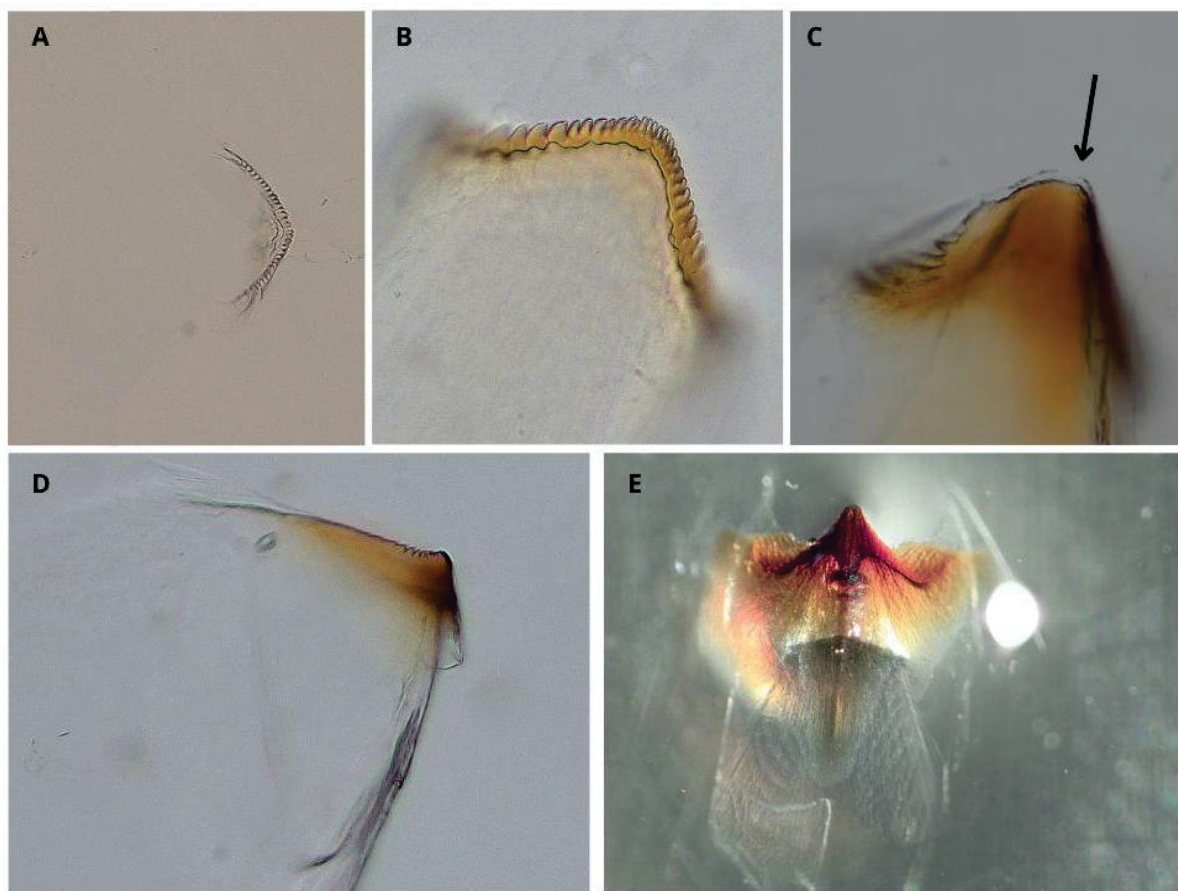


Figura 21: Ordem Octopodidae - bicos inferiores. A) *Octopus americanus* - 1.3 mm ML; B) *Octopus vulgaris* - 1.5 mm ML; C) *Octopus maya* - 4.0 mm ML; D) *Tremoctopus violaceus* - 5.0 mm ML; E) *Argonauta* sp. - 3.1 mm ML. Escala 1mm. Seta: dentes.

● Rádulas

Devido a fragilidade e dificuldades de manuseio das rádulas, infelizmente não foi possível fotografar todas as espécies listadas. Todavia, nos polvos foi possível registrar duas espécies:

Argonauta sp. - heterodonte, composto por sete dentes e duas placas marginais. Dente raquidiano (R) pequeno e unicúspide, L1 pequeno e unicúspide (similar ao raquidiano, porém menor), L2 com uma base comprida e levemente côncavo, M1 é comprido, pontiagudo e côncavo, muito similar a um espinho. Placa marginal (MP) de mesmo tamanho que M1 (Fig. 22 A).

Octopus maya - heterodonte, composto por sete dentes longitudinais e duas placas marginais. Dente raquidiano (R) unicúspide, sendo este o maior dente de toda a rádula. L1 pequeno e sem forma definida, L2 possui uma base grande, comprido e levemente curvado para dentro, M1

é comprido, pontiagudo e côncavo, muito similar a um espinho. Placa marginal (MP) de mesmo tamanho que M1, todavia um pouco mais larga (Fig. 22 B).

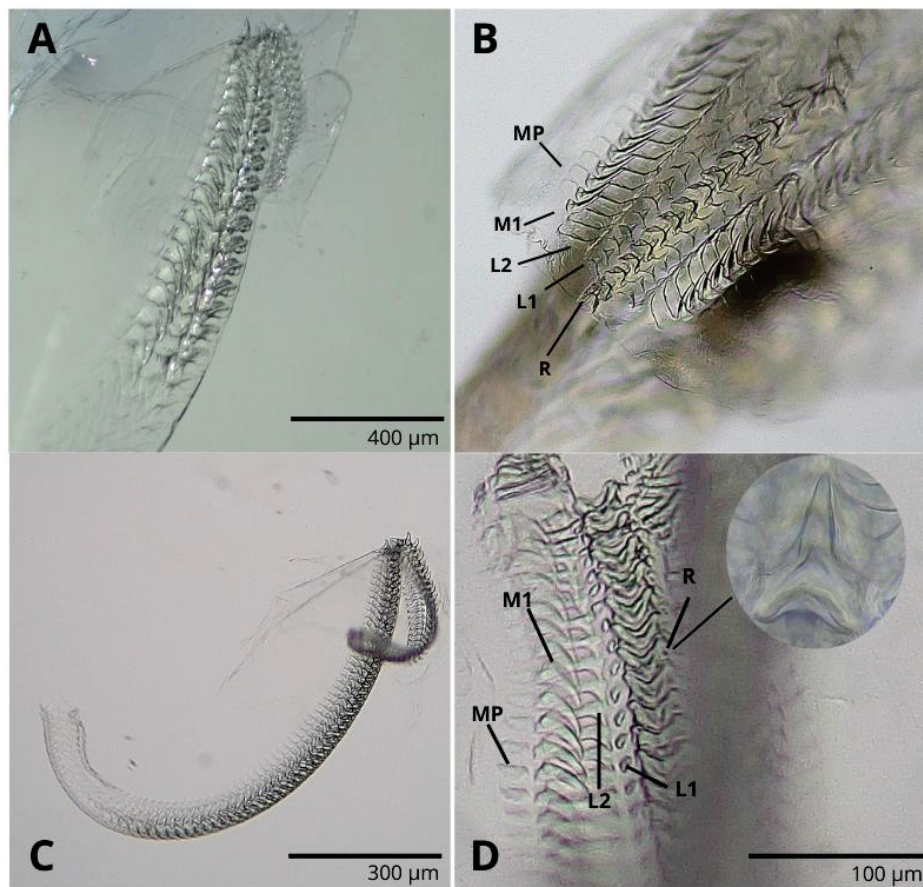


Figura 22: Octopodiformes - rádulas. A) Rádula completa *Argonauta* sp. (3.1 mm ML); B) Dentição da rádula *Argonauta* sp. (3.1 mm ML); C) Rádula completa *Octopus maya* (4.0 mm ML); D) Dentição da rádula *Octopus maya* (4.5 mm ML).

Para aprofundar a investigação das rádulas e desenvolver possíveis correlações, foram realizadas medidas do comprimento e largura, de acordo com sua respectiva espécie (Tabela 3).

Tabela 3: Medições das rádulas de cefalópodes recém eclodidos.

Ordem/Família/Espécie	ML (mm)	Rádula (µm)	
		Comprimento	Largura
Sepiida			
Sepiidae			
<i>Sepia officinalis</i>	7.0	1020,4	60,7
Sepiolida			
Sepiolidae			
<i>Euprymna tasmanica</i>	9.0	1424,3	116,3
Sepiadariidae			
<i>Sepioloidea lineolata</i>	4.0	1138,8	-
Octopoda			
Argonautoidea			
<i>Argonauta</i> sp.	3.1	1561,8	-
<i>Tremoctopus violaceus</i>	5.0	738,3	-

Ordem/Família/Espécie	ML (mm)	Rádula (µm)	
Octopodidae			
<i>Octopus maya</i>	4.0	1777,8	162,4
<i>Octopus americanus</i>	1.3	655,6	-
Myopsida			
Loliginidae			
<i>Sepioteuthis australis</i>	5.4	697,5	32,4
Oegopsida			
Cranchiidae			
<i>Cranchiidae</i> sp.	4.7	735,8	-
<i>Bathothauma lyroma</i>	4.0	982,4	106,2
Brachioteuthidae			
<i>Brachioteuthis</i> sp.	4.0	420,4	62,8
Enoploteuthidae			
<i>Abralia</i> sp.	3.6	724,1	98,8
Ommastrephidae			
<i>Nototodarus gouldi</i>	6.5	881,1	35,6
Onychoteuthidae			
<i>Onykia carriboea</i>	2.1	838,4	44,2
Promachoteuthidae			
<i>Promachoteuthis</i> sp.	3.8	856,2	128,9
Pyroteuthidae			
<i>Pterigoteuthis</i> sp.	4.0	1325,7	93,8
Idiosepida			
Idiosepidae			
<i>Xipholeptos notoides</i>	1.1	314,6	-
Incerta			
Bathyteuthidae			
<i>Bathyteuthis</i> sp.	8.8	821,3	92,5
Ctenopterygidae			
<i>Ctenopteryx sicula</i>	5.4	1386,9	129,3

5.3.7. Parâmetros morfométricos entre os grupos

Através da elaboração da MFA (Multiple Factor Analysis), foi possível obter gráficos para comparar o desenvolvimento dos bicos superiores (Fig. 23) e inferiores (Fig. 24) das espécies analisadas.

A MFA dos dados morfométricos do bico superior (Fig. 23) capturou 64,2% da variância do conjunto de dados, sendo 46,24% explicada pela primeira dimensão e 17,96% pela segunda. A primeira dimensão esteve fortemente associada às medidas morfométricas dos bicos superiores, com valores crescentes de todas as variáveis posicionados à direita do gráfico da MFA (Fig. 23 A). Essa dimensão foi responsável pela clara separação entre sépias e polvos, localizados, respectivamente, à direita e à esquerda da ordenação.

A segunda dimensão, por sua vez, esteve mais relacionada às lulas, situando-se na parte inferior do gráfico, enquanto sépias e polvos ficaram posicionados na porção superior. No que diz respeito às variáveis categóricas (Fig. 23B), as sépias mostraram maior associação com a presença de coloração no bico e eclosão como juvenis, enquanto os polvos foram caracterizados pela

presença de dentição e ausência de rostro e capuz. Já as lulas apresentaram uma relação menos evidente com as variáveis quantitativas (morfométricas) e qualitativas, devido à alta heterogeneidade do grupo e ao maior número de espécies analisadas. Ainda assim, as lulas foram mais associadas à ausência de dentição, bico transparente e eclosão como paralarvas.

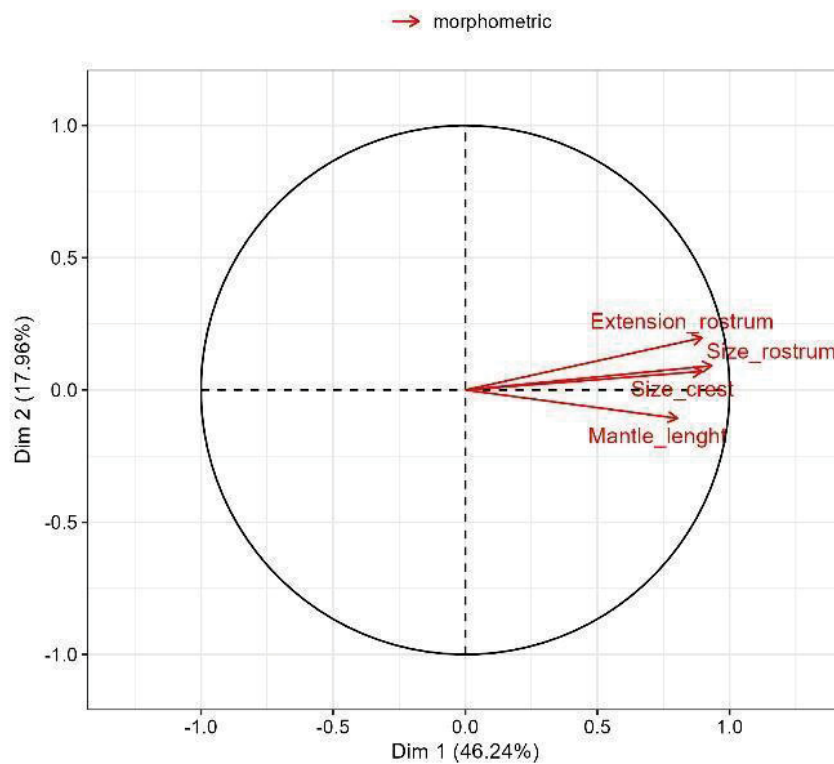
Nos bicos superiores (Fig. 23 B), observa-se que os agrupamentos no gráfico refletem o modo de desenvolvimento e os parâmetros morfométricos dos bicos. No primeiro quadrante, encontram-se os Sepiídeos e Sepiolídeos, que eclodem como juvenis e apresentam bicos com partes primordiais mais desenvolvidas, maior pigmentação e rostro bem pronunciado. Espécies como *E. tasmanica* (E_t) e *S. officinalis* (S_o) destacam-se neste grupo. Todavia, *Argonauta* sp., uma paralarva planctônica, aparece próxima a *Sepioloidea lineolata* (S_l), pois ambas possuem bicos com rostro pigmentado e capuz bem formado, embora menos desenvolvido em comparação aos outros Sepiolidae analisados.

No segundo quadrante, estão as lulas que eclodem como paralarvas e possuem bicos superiores mais desenvolvidos e pigmentados. Exemplos incluem *C. sicula*, *Promachoteuthis* sp. (Pr_sp), *Abralia* sp. (A_sp), *Pterigoteuthis* sp. (P_sp), *S. australis* (S_a), *L. podophthalma* (L_p) e *N. gouldi* (N_g). *Bathyteuthis* sp. também está nesse quadrante, mas mais alinhado à direita, indicando maior desenvolvimento do bico e comprimento de manto em relação às demais.

O terceiro quadrante agrupa espécies de lulas com menor comprimento de manto, e que possuem dentição, fenda sagital presente e pigmentação leve ou ausente (bico transparente). Entre elas estão: *X. notoides* (X_n), *Brachyteuthis* sp. (Br_sp), *Cranchiidae* sp. (C_sp), *B. lyroma* (B_l) e *O. carriboea* (O_c).

Por fim, no quarto quadrante, encontram-se as paralarvas de polvos, caracterizadas pela ausência de rostro e capuz, presença de dentição em ambos os bicos e ausência de fenda sagital. Exemplos incluem *O. vulgaris* (O_v e O_v2) e *O. americanus* (O_a). Embora *O. maya* (O_m) ecloda como juvenil, apresenta uma leve dentição. Já *Tremoctopus violaceus* (T_v) está mais afastado das outras espécies deste grupo, provavelmente devido à coloração mais sutil no bico, maior desenvolvimento do rostro e presença de capuz.

A)



B)

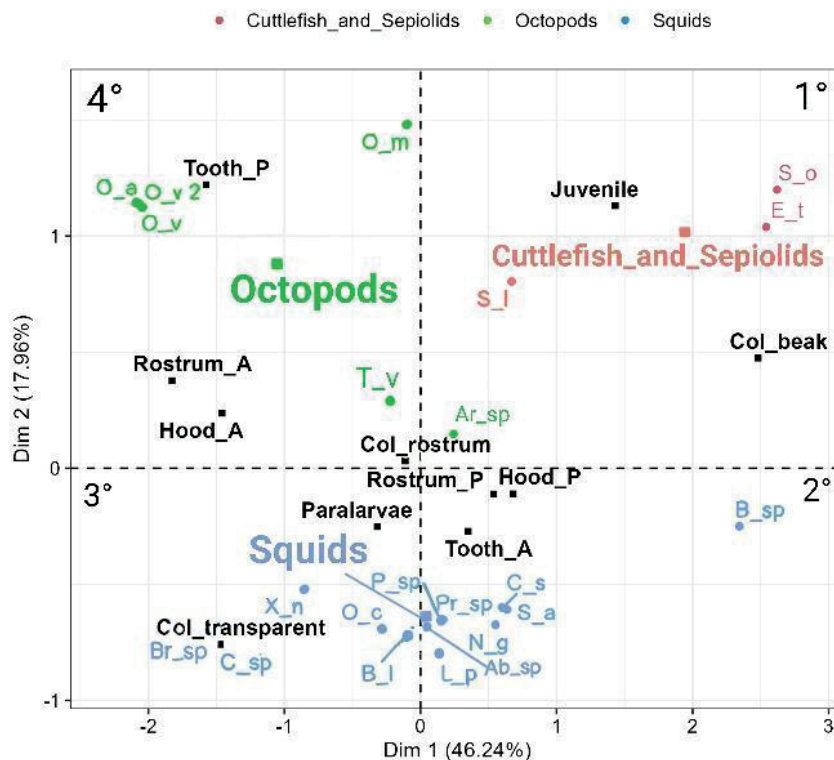


Fig. 23: MFA dos bicos superiores de cefalópodes em suas fases pós-embrionárias.

A MFA para os dados do bico inferior (Fig. 24) capturou 60% da variância total dos dados, sendo 45,29% da variância explicada pela primeira dimensão e 14,73% pela segunda dimensão.

Similarmente ao observado na análise do bico superior, a primeira dimensão esteve fortemente associada às medidas morfométricas dos bicos inferiores, com medidas crescentes de todas as variáveis à direita do gráfico da MFA (Fig. 24 A). Apesar disso, o comprimento da crista e do rostro estavam também associados à segunda dimensão, com os vetores crescentes na direção do quadrante inferior direito.

Diferentemente do observado na análise do bico superior, a MFA para os dados do bico inferior não distinguiu claramente as espécies de polvos e lulas (Fig. 24 B). As sépias, por outro lado, estavam mais isoladas destes no quadrante superior direito do gráfico da MFA. As sépias foram caracterizadas pela presença de coloração no bico e eclosão como juvenis.

No primeiro quadrante encontram-se as espécies com os maiores tamanhos de comprimento de manto, bicos com suas partes primordiais mais desenvolvidas, maior pigmentação e extensão do rostro, representado pelos Sepiídeos e Sepiolídeos (*Sepia officinalis* (S_o), *Euprymna tasmanica* (E_t) e *Sepioloidea lineolata* (S_l), além da lula *Bathyteuthis* sp. (B_sp) (Fig. 24 B).

O segundo quadrante agrupa espécies de lulas e polvos com maior extensão do rostro e da crista. As espécies presentes possuem pigmentação mais intensa no rostro e protuberância das asas, representado pelas espécies: *Argonauta* sp. (Ar_sp), *C. sicula* (C_s), *N. gouldi* (N_g) e *Pterigioteuthis* sp. (P_sp). Algumas espécies (*Octopus maya* (O_a) e *Sepioteuthis australis* (S_a)), que possuem uma pequena dentição ainda presente, possuem caracteres muito similares às demais espécies do quadrante.

No terceiro quadrante podem ser identificadas as paralarvas que possuem dentição, presença do capuz e leve pigmentação, a qual se restringe ao rostro no bico inferior. As espécies presentes são: *Abralia* sp. (A_sp), *L. podophthalma* (L_p), *Promachoteuthis* sp. (Pr_sp), *B. lyroma* (B_l), *O. carriboea* (O_c) e o polvo *Tremoctopus violaceus* (T_v).

Já o quarto quadrante é representado por espécies que possuem capuz ausente, dentição, coloração transparente do bico e fenda sagital presente, como: *Brachyteuthis* sp. (Br_sp), *Cranchiidae* sp. (C_sp), *Liguriella podophthalma* (L_p) e *Xipholeptos notoides* (X_n). Porém, no mesmo quadrante, é possível observar espécies que possuem apenas dentição, sem rostro ou fenda sagital presente, como os polvos *Octopus americanus* (O_a) e *O. vulgaris* (O_v).

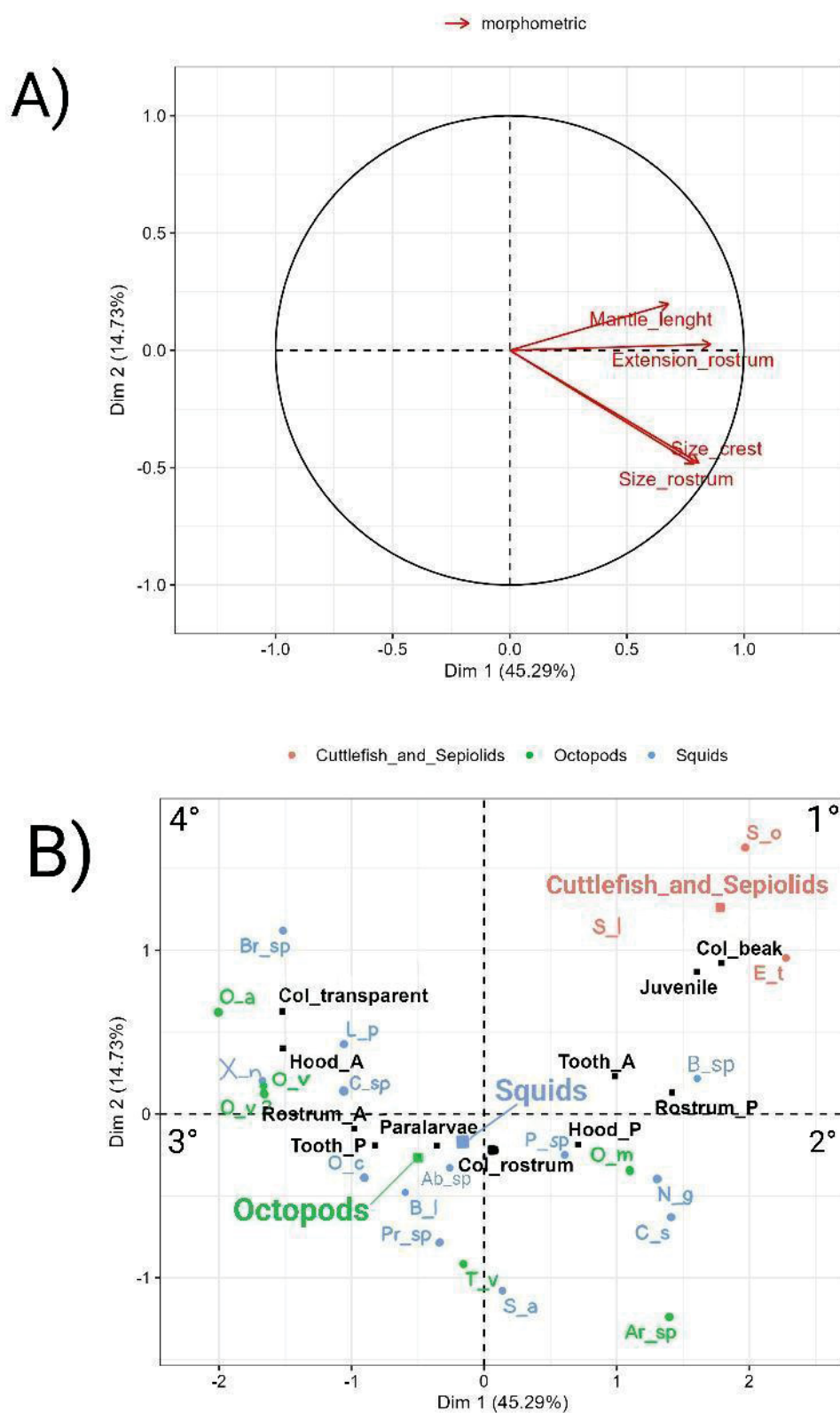


Fig. 24: MFA dos bicos inferiores dos cefalópodes em suas fases pós-embrionárias.

5.4. Discussão

Neste trabalho, foi analisado o desenvolvimento dos bicos de cefalópodes em diferentes grupos e modos de eclosão, onde diversas espécies foram registradas pela primeira vez. Na ordem Sepiida e Sepiolida, observou-se homogeneidade no desenvolvimento dos bicos (superiores e inferiores), evidenciada por análises estatísticas. Indivíduos que eclodem como juvenis apresentaram coloração mais intensa no rostrum e no capuz, rostrum mais pontiagudo e formação completa dos componentes primordiais. Em *Sepia officinalis*, identificou-se um padrão de desenvolvimento das rádulas em recém-eclodidos e adultos. As rádulas dessas espécies, sem a placa marginal (Nixon, 1995; Tanabe & Fukuda, 1999), possuem apenas quatro categorias dentárias. A ausência da placa marginal também foi observada em um indivíduo de *Euprymna tasmanica* (Sepiolida). Os resultados indicaram que as rádulas de Sepiida e Sepiolida possuem largura considerável, dentição raquidiana semelhante a espinhos e dentes marginais pontiagudos.

Em relação aos bicos de lulas, notou-se homogeneidade em Myopsida e Oegopsida. Indivíduos menores (<5.5 mm ML e Cranchiidae) apresentaram dentição apenas no bico inferior, fenda sagital e coloração limitada ao rostrum ou transparência completa. Essa caracterização foi corroborada pela MFA dos bicos inferiores. A literatura descreve bicos de lulas recém-eclodidas de espécies como *Thysanoteuthis rhombus* (Wakabayashi et al., 2005), *Liocranchia reinhardtii* (Franco-Santos & Vidal, 2014), *Chroteuthis cf. veranyi* (Franco-Santos & Vidal, 2014), *Brachioteuthis* sp. (Young & Harman, 1985) *Ommastrephes bartramii* (Uchikawa et al., 2009), *Todarodes pacificus* (Shigeno et al., 2001) e *Illex argentinus* (Franco-Santos & Vidal, 2020), que apresentam fenda sagital no bico inferior, dentição discreta e leve coloração restrita à fenda.

Os bicos refletem o desenvolvimento das coroas de braços e não estão totalmente formados em algumas espécies recém-eclodidas. Nessas, o capuz e o rostrum formam-se gradualmente. A dentição pode estar presente em um ou ambos os bicos (Xavier et al., 2022), sendo possivelmente uma adaptação alimentar para capturar presas e auxiliar a performance da rádula em indivíduos com baixa eficiência no movimento de raspagem (Villanueva & Norman, 2008). Além disso, a boca pequena e o esôfago estreito dos cefalópodes exigem que as presas sejam fragmentadas antes da ingestão (Hanlon & Messenger, 1996).

O desenvolvimento do rostrum associa-se a um comportamento predatório mais ativo, como observado em paralarvas de *rhynchoteuthion* (3.0 a 4.3 mm ML) da família Ommastrephidae (Uchikawa et al., 2009; Franco-Santos & Vidal, 2020). O escurecimento progressivo dos bicos, relacionado à sua dureza, está associado ao crescimento e à captura de presas maiores e mais complexas (Golikov et al., 2022). Este estudo mostrou que a coloração dos bicos está ligada ao

desenvolvimento das coroas de braços, com maior pigmentação em espécies com coroas mais desenvolvidas.

Em indivíduos >5 mm ML, os bicos apresentaram estruturas primordiais bem desenvolvidas e maior pigmentação, exceto na família Cranchiidae. Franco-Santos & Vidal (2014) observaram alterações morfológicas nos bicos de lulas *Liocranchia reinhardti*, *Chiroteuthis cf. veranyi* e *Doryteuthis opalescens* a partir de 4.5 mm ML, associando-as à variação no tamanho das presas.

As rádulas de lulas recém-eclodidas apresentam singularidades, como variações no formato da dentição raquidiana e marginal entre famílias, e curvaturas diferentes dos dentes marginais (Samuel & Patterson, 2003). Indivíduos com bicos mais desenvolvidos tinham rádulas de dentição marginal mais pontiaguda, mas mais estudos são necessários para confirmar essas observações.

Em paralarvas de Octopodidae, certos padrões entre os bicos puderam ser observados: a coloração se restringe à área de dentição e os demais componentes são transparentes. O capuz ainda não está formado. Já em paralarvas do gênero *Octopus* não há rostrum nem fenda sagital, apenas dentição em ambos os bicos. Cabe salientar que *Tremoctopus violaceus* se diferencia consideravelmente das paralarvas de *Octopus*, pois apresenta dentição apenas no bico inferior, com dentes mais erodidos, acompanhado de um rostrum relativamente pequeno e arredondado (tanto o superior quanto o inferior).

Estudos como os de Franco-Santos et al. (2014) relataram que *Octopus vulgaris* e *Amphioctopus nodosus* apresentam dentição e fenda sagital no bico inferior, semelhante a Oegopsida. Em *Vitreledonella richardi*, a dentição está restrita ao bico inferior (Sajikumar et al., 2016). Em adultos de *Japatella diaphana*, apenas o rostro apresenta leve pigmentação (Schwarz et al., 2020).

Em *Octopus maya*, que ecolode como juvenil, foi possível observar a presença de dentes na sua camada mais recente do bico inferior. A dentição em juvenis recém eclodidos foi observada anteriormente em algumas poucas espécies (i.e., *Octopus joubini* e *Eledone moschata*), portanto a presença de dentes não se restringe à indivíduos planctônicos (Boletzky, 1974). De acordo com o mesmo autor, quanto maior o tamanho relativo dos indivíduos recém eclodidos, menor será o tamanho de sua dentição. Tal afirmação está de acordo com as análises realizadas no presente estudo. Indivíduos que eclodem como paralarvas (principalmente polvos) apresentaram uma maior dentição, principalmente na extensão de “arcada dentária”, enquanto em *O. maya* a dentição é restrita à área do rostro.

Em *Idiosepius paradoxus* (Família Idiosepidae), adultos possuem dentes em toda a extensão dos bicos e rádulas bicúspides (Nixon & Young, 2003). Essa combinação auxilia no movimento de mordiscar. Este estudo registrou pela primeira vez dentes nos bicos de paralarvas de *Xipholpetos notoides*, sugerindo que essa caracterização persiste ao longo do ciclo de vida e é uma peculiaridade da família Idiosepidae, considerados os menores cefalópodes de toda classe (Young & Nixon, 2003; Kasugai & Segawa, 2005).

Rádulas de Octopodidae apresentaram as mesmas categorias “dentárias” em todos os espécimes analisados. Alguns estudos visando a estrutura da rádula em polvos adultos (Leite et al., 2008; Guerrero-Kommritz & Camelo-Guarin, 2016; Valdez-Cibrián et al., 2020; Leite et al., 2021; Montero-Ruiz et al., 2023) demonstraram a mesma dentição das rádulas observadas no presente estudo, incluindo grande similaridade no formato do dente raquidiano. De acordo com tais observações, sugerimos que em certas espécies de Octopodidae a estrutura da rádula não se altera durante o desenvolvimento. Todavia há diferenças entre algumas rádulas que foram descritas, tanto na adição de um dente lateral quanto no formato do dente raquidiano. Por tal razão, mais estudos são necessários para investigar o desenvolvimento da rádula entre os polvos.

Alterações no ambiente ao longo da ontogenia, como a migração vertical, provavelmente estão associadas a mudanças na morfologia corporal, incluindo a coroa de braços e o bico. Tais alterações podem sinalizar uma transição entre estágios do ciclo de vida e os tipos de presas disponíveis, considerando as diferentes profundidades em que os diversos estágios podem ser encontrados (Franco-Santos & Vidal, 2014).

5.5. Referências

- BÉCUE-BERTAUT, M.; PAGÈS, J. Analysis of a mixture of quantitative, categorical and frequency data through an extension of multiple factor analysis. **Computational Statistics and Data Analysis**, v. 52, n. 6, p. 3255-3268, 2008.
- BOLETZKY, S. V. Biology of early life stages in cephalopod molluscs. **Advances in Marine Biology**, v. 44, p. 144-204, 2003.
- BOLETZKY, S. V. Cephalopod development and evolution: Biological insight into ontogenesis as a guide to paleomorphology. In: **Advancing Research on Living and Fossil Cephalopods: Development and Evolution Form, Construction, and function Taphonomy, Palaeoecology, Palaeobiogeography, Biostratigraphy, and Basin Analysis**. Boston, MA: Springer US, p. 3-11, 1999.
- BOLETZKY, S. V. Elevage de Céphalopodes en aquarium. **Vie et Milieu**, v. 24, p. 309-340, 1974.
- BOLETZKY, S. V. The “larvae” of Cephalopoda: a review. **Thalassia Jugoslavica**, v. 10, n. 1/2, p.45-76, 1974.
- BOLETZKY, S., V. Origin of the lower jaw in cephalopods: a biting issue. **Paläontologische Zeitschrift**, v. 81, p. 328-333, 2007.
- BRADNER, H. An Atlas of Cowrie Radulae (Mollusca Gastropoda: Cypraeoidea: Cypraeidae). **The Festivus**, v. 28, p. 179, 1996.
- CHEREL, Y.; HOBSON, K. A. Stable isotopes, beaks and predators: a new tool to study the trophic ecology of cephalopods, including giant and colossal squids. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 272, n. 1572, p. 1601-1607, 2005.
- FRANCO-SANTOS, R. M. et al. Early beak development in *Argonauta nodosa* and *Octopus vulgaris* (Cephalopoda: Incirrata) paralarvae suggests adaptation to different feeding mechanisms. **Hydrobiologia**, v. 725, p. 69-83, 2014.
- 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, 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.
- GOLIKOV, A. V. et al. Life history of the Arctic squid *Gonatus fabricii* (Cephalopoda: Oegopsida) reconstructed by analysis of individual ontogenetic stable isotopic trajectories. **Animals**, v. 12, n. 24, p. 3548, 2022.
- HACKETHAL, S. et al. Wear patterns of radular teeth in *Loligo vulgaris* (Cephalopoda; Mollusca) are related to their structure and mechanical properties. **Interface Focus**, v. 14, n. 2, p. 20230082, 2024.
- HANLON, R. T.; MESSENGER, J. B. Cephalopod behaviour. **Oceanographic Literature Review**, v. 11, n. 43, p. 1131, 1996.

- HERREL, A.; O'REILLY, J. C. Ontogenetic scaling of bite force in lizards and turtles. **Physiological and Biochemical Zoology**, v. 79, n. 1, p. 31-42, 2006.
- HUNT, S.; NIXON, M. A comparative study of protein composition in the chitin-protein complexes of the beak, pen, sucker disc, radula and oesophageal cuticle of cephalopods. **Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry**, v. 68, n. 4, p. 535-546, 1981.
- IBÁÑEZ, C. M. et al. Evolution of development type in benthic octopuses: holobenthic or pelago-benthic ancestor?. **Hydrobiologia**, v. 725, p. 205-214, 2014.
- KASUGAI, T.; SEGAWA, S. Life cycle of the Japanese pygmy squid *Idiosepius paradoxus* (Cephalopoda: Idiosepidae) in the Zostera beds of the temperate coast of central Honshu, Japan. **Phuket Marine Biological Center Research Bulletin**, v. 66, p. 249-258, 2005.
- KEAR, A. J. Morphology and function of the mandibular muscles in some coleoid cephalopods. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 74, n. 4, p. 801-822, 1994.
- KRUTA, I.; LANDMAN, N. H.; TANABE, K. Ammonoid radula. **Ammonoid paleobiology: from anatomy to ecology**, p. 485-505, 2015.
- LÊ, S.; JOSSE, J.; HUSSON, F. FactoMineR: an R package for multivariate analysis. **Journal of statistical software**, v. 25, p. 1-18, 2008.
- MESSENGER, J. B.; YOUNG, J. Z. The radular apparatus of cephalopods. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 354, n. 1380, p. 161-182, 1999.
- MISEREZ, A. et al. Jumbo squid beaks: inspiration for design of robust organic composites. **Acta Biomaterialia**, v. 3, n. 1, p. 139-149, 2007.
- NIXON, M. A nomenclature for the radula of the Cephalopoda (Mollusca)—living and fossil. **Journal of Zoology**, v. 236, n. 1, p. 73-81, 1995.
- NIXON, M.; YOUNG, J. Z. **The brains and lives of cephalopods**. Oxford University Press, 2003.
- NIXON, M. The buccal mass of fossil and recent Cephalopoda, in: **The Mollusca, Paleontology and Neontology of Cephalopods**, Vol. 12 (M. R. Clarke, and E. R. Trueman, eds.), Academic Press, San Diego, pp. 103–122. 1988.
- R Core Team (2024). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <<https://www.R-project.org/>>.
- RAYA, C. P.; HERNÁNDEZ-GONZÁLEZ, C.L. Growth lines within the beak microstructure of the octopus *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797. **African Journal of Marine Science**, v. 20, 1998.
- SCHWARZ, R. et al. Life history traits of the deep-sea pelagic cephalopods *Japetella diaphana* and *Vampyroteuthis infernalis*. **Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers**, v. 164, p. 103365, 2020.
- ROSCIAN, M. et al. Comparative anatomy and functional implications of variation in the buccal mass in coleoid cephalopods. **Journal of Morphology**, v. 284, n. 6, p. e21595, 2023.
- ROSCIAN, M. et al. Every hooked beak is maintained by a prey: Ecological signal in cephalopod beak shape. **Functional Ecology**, v. 36, n. 8, p. 2015-2028, 2022.

- SAJIKUMAR, K. K. et al. First record of the glass octopus *Vitreledonella richardi* (Cephalopoda: Vitreledonellidae) from the Arabian Sea. **Marine Biodiversity Records**, v. 9, p. 1-4, 2016.
- SAMUEL, D. V.; PATTERSON, J. A comparative study on the radula of three coleoid cephalopods. **South Pacific Study**, v. 24, n. 1, p. 33-38, 2003.
- SHIGENO, S. et al. Early ontogeny of the Japanese common squid *Todarodes pacificus* (Cephalopoda, Ommastrephidae) with special reference to its characteristic morphology and ecological significance. **Zoological Science**, v. 18, n. 7, p. 1011-1026, 2001.
- SOUQUET, L. et al. The growth of the buccal mass in *Sepia officinalis*: functional changes throughout ontogeny. **Marine Biology**, v. 170, n. 7, p. 82, 2023.
- TANABE, K.; FUKUDA, Y. Morphology and function of cephalopod buccal mass. In, Savazzi, E. ed., **Functional Morphology of the Invertebrate Skeleton**. 1999.
- TANABE, K.; FUKUDA, Y. Mouth part histology and morphology. In: *Nautilus: The Biology and Paleobiology of a Living Fossil, Reprint with additions*. Dordrecht: Springer Netherlands, p. 313-322, 2010.
- UCHIKAWA, K. et al. The relationship between paralarval feeding and morphological changes in the proboscis and beaks of the neon flying squid *Ommastrephes bartramii*. **Fisheries Science**, v. 75, n. 2, p. 317-323, 2009.
- VILLANUEVA, R.; NORMAN, M. D. Biology of the planktonic stages of benthic octopuses. In: **Oceanography and marine biology**. CRC Press, 2008. p. 111-208.
- 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.
- XAVIER, J. C. et al. The significance of cephalopod beaks as a research tool: An update. **Frontiers in Physiology**, v. 13, p. 1038064, 2022.
- YOUNG, R. E.; HARMAN, R. F.; MANGOLD, K. M. The eggs and larvae of *Brachioteuthis* sp. (Cephalopoda: Teuthoidea) from Hawaiian waters. **Vie et Milieu/Life & Environment**, p. 203-209, 1985.

6. CONCLUSÕES GERAIS

Através deste trabalho foi possível observar o desenvolvimento da massa bucal em fases pós-embrionárias de cefalópodes com diferentes modos de eclosão.

- No Capítulo 1, identificamos grande similaridade nos padrões de desenvolvimento das coroas de braços em algumas ordens dos Octopodiformes e Decapodiformes, especialmente nas ordens Sepiida, Sepiolida e Myopsida. Para os Oegopsida, a diversidade da ordem resultou em padrões menos consistentes, limitados a algumas famílias.
- Há um padrão de desenvolvimento bem definido nos tentáculos dos Decapodiformes. Em coroas rudimentares, as ventosas estavam distribuídas em todo o comprimento do apêndice, e não há *clubs* tentaculares definidos, enquanto em coroas de braço desenvolvidas, as ventosas se concentraram nos *clubs* tentaculares.
- Enquanto no Capítulo 2 foi possível identificar padrões de desenvolvimento no bico em quase todas as ordens, influenciados pelo modo de eclosão. Em contraste, as rádulas apresentaram maior variabilidade, com diferenças específicas em sua composição.
- Ao relacionar com o modo de eclosão, foi observado que paralarvas oriundas de ovos menores possuem coroas rudimentares (com braços ausentes ou pouco desenvolvidos) e bicos subdesenvolvidos (como o rostro não formado e/ou sem capuz). As paralarvas recém eclodidas podem apresentar ausência de capuz, hipopigmentação e dentição no bico inferior, além de uma fenda sagital no bico superior. Em contraste, cefalópodes que eclodem como juvenis e com coroas mais desenvolvidas apresentam partes primordiais dos bicos bem desenvolvidas (capuz, rostro crista, asa e parede lateral) e pigmentação mais intensa.
- Diferente das coroas braquiais, os bicos das lulas são mais consistentes, embora ainda incompletos nas fases iniciais. Quanto mais desenvolvidos os braços e a coroa braquial, mais completo é o bico, incluindo o desenvolvimento de suas estruturas principais.
- De forma geral, a estrutura e desenvolvimento da coroa braquial indica um desenvolvimento simultâneo do complexo massa bucal-bico. Estudos adicionais são necessários para maior compreensão do desenvolvimento e composição do aparato radular, permitindo uma compreensão mais abrangente da funcionalidade geral da massa bucal nos estágios iniciais do ciclo de vida dos cefalópodes.

ANEXOS

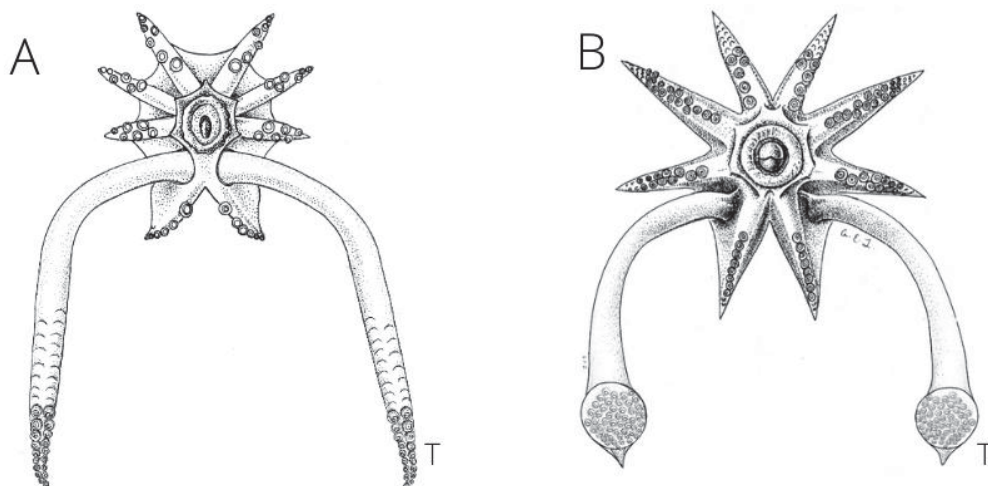


Plate 1: Ordem Indefinida - Coroas braquiais. A) *Bathyteuthis abyssicola* - 4.3 mm ML. B) C) *Ctenopteryx sicula* - 3.6 mm ML. Adaptados de Vecchione et al. (2001).

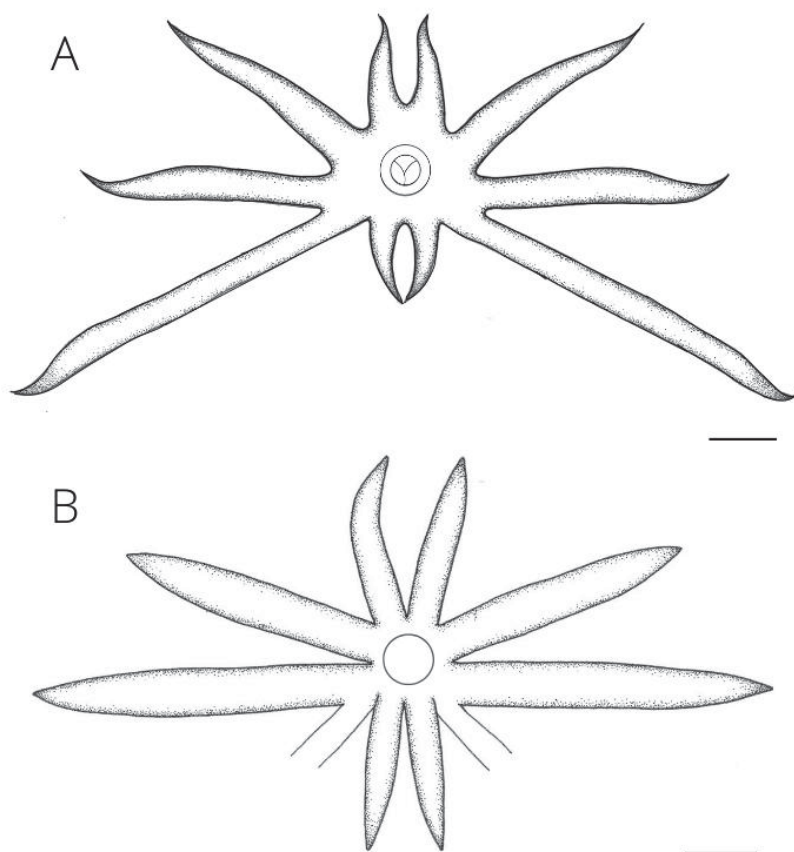


Plate 2: Ordem Oegopsida - Famílias Architeuthidae e Neoteuthidae. A) *Architeuthis dux* - 8.8 mm ML. B) *Neoteuthis thiele* - 11 mm ML. Baseados em: Thiele (1920); O'Shea et al. (2022). Escala: 1 mm.

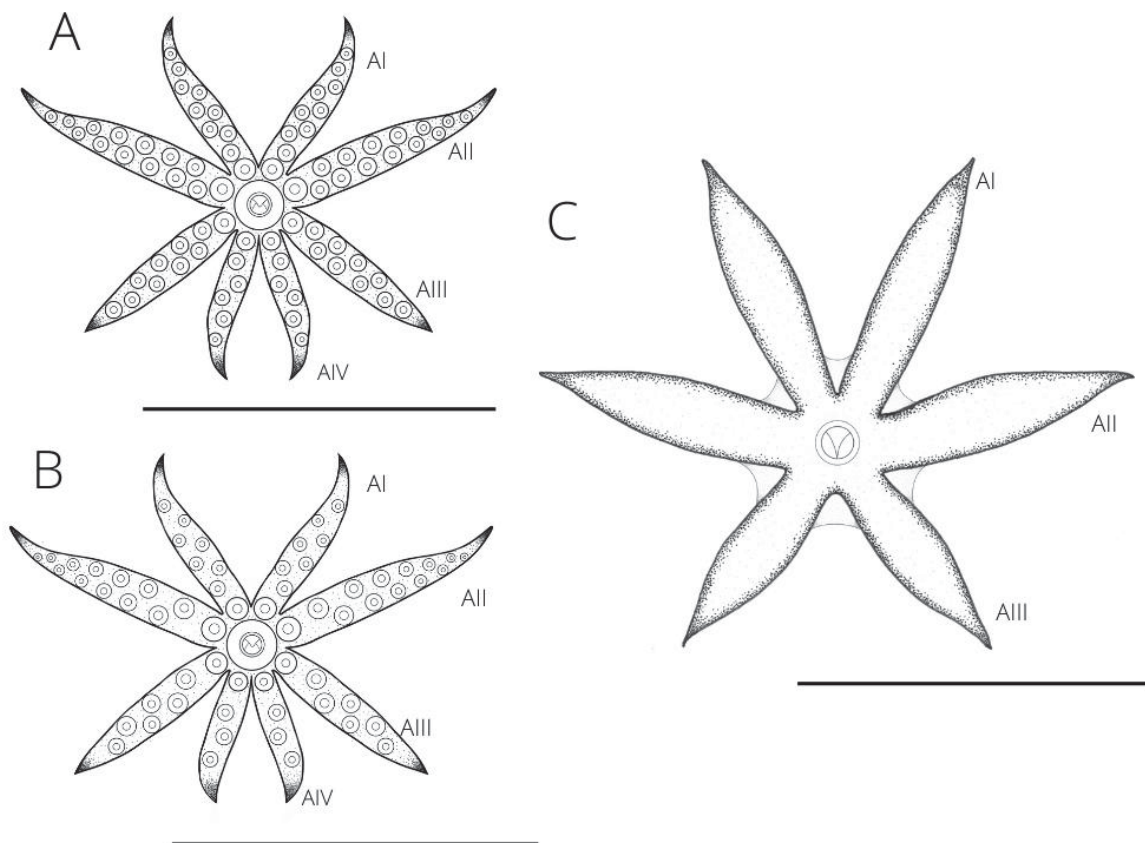


Plate 3: Ordem Idiosepida e Spirulida - Coroas braquiais. A) *Xipholeptos notoides* - 1.13 mm ML. B) *Idiosepius paradoxus* - 1.18 mm ML. C) *Spirula spirula* - 1.5 mm ML. Adaptados de: C) Brunn (1942); B) Natsukari (1970); A) Original. (AI) Braço I, (AII) Braço II, (AIII) Braço III, (AIV) Braço IV.

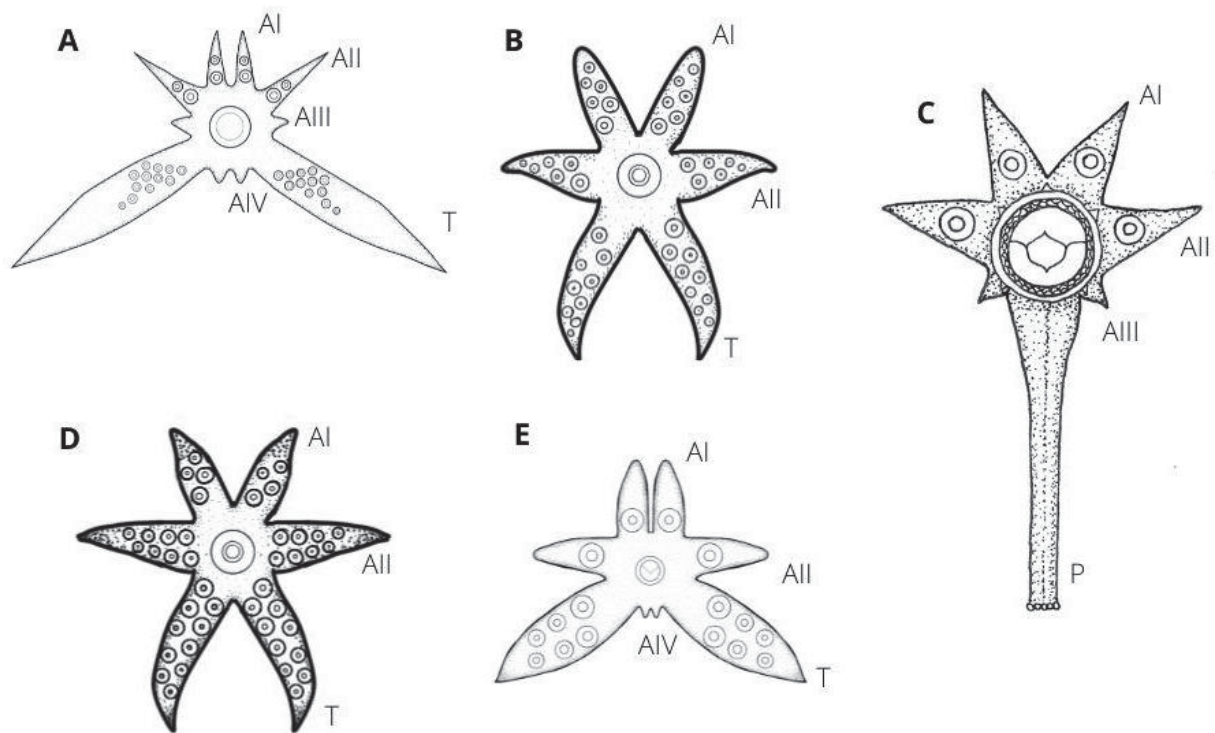


Plate 4: Ordem Oegopsida - coroas braquiais de recém-eclodidos. A) *Thysanoteuthis rhombus* - 1.4 mm ML. B) *Onykia cariboea* - 2.6 mm ML. C) *Illex argentinus* - 2.0 mm ML; D) *Cranchia scabra* - 5.5 mm ML; E) *Brachoteuthis* sp. - 2.0 mm ML. Adaptados de: Chun (1910), Young & Harman (1985), Vidal (1994), Wakabayashi et al. (2005). (AI) Braço I, (AII) Braço II, (AIII) Braço III, (AIV) Braço IV. (T) Tentáculo, (P) Probóscide.

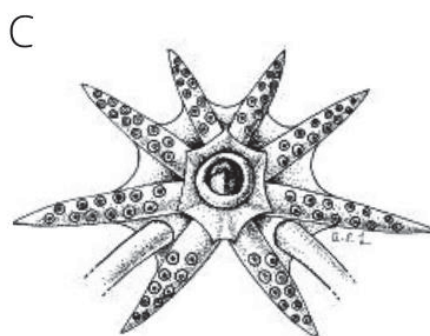
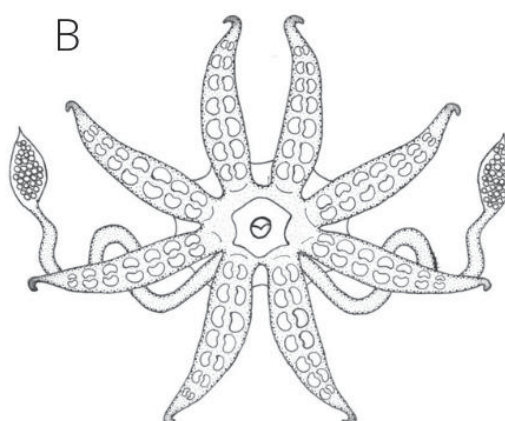
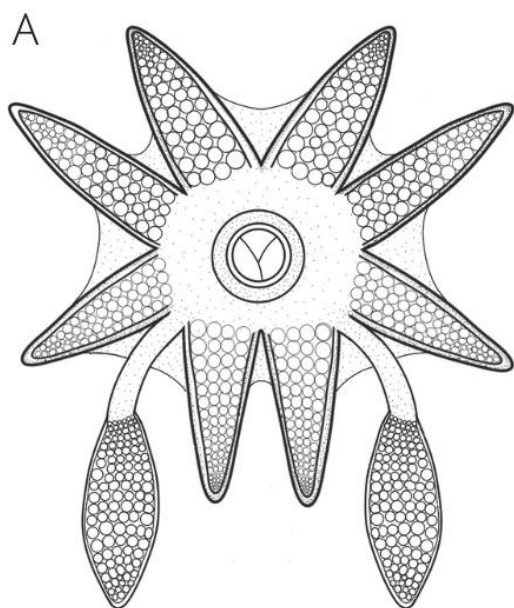


Plate 5: Ordem Sepiida e Sepiolida - coroas braquiais. A) *Sepia officinalis* - 6.0 mm ML. B) *Semirossia patagonica* - 5.5 mm ML. C) *Semirossia tenera* - 2.25 mm ML. Adaptados de: Chun (1910), Vecchione et al. (2001), Carrasco et al. (2012).

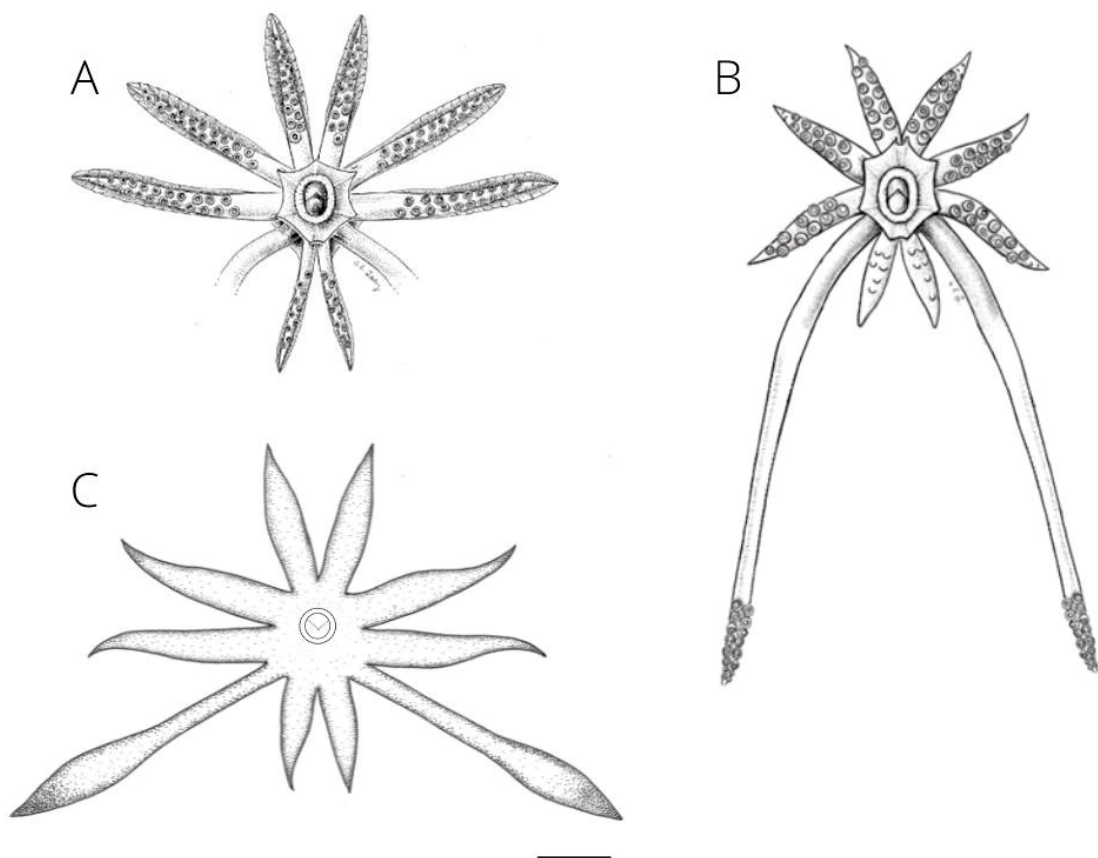


Plate 6: Ordem Oegopsida - Famílias Pyroteuthidae e Lycoteuthidae. A) *Pterygioteuthis* sp. - 3.5 mm ML; B) *Pyroteuthis margaritifera* - 1.9 mm ML. C) *Lycoteuthis lorigera* - 5.5 mm ML. Adaptados de: Voss & Stephen (1992), Vecchione et al. (2001). Escala: 1 mm.

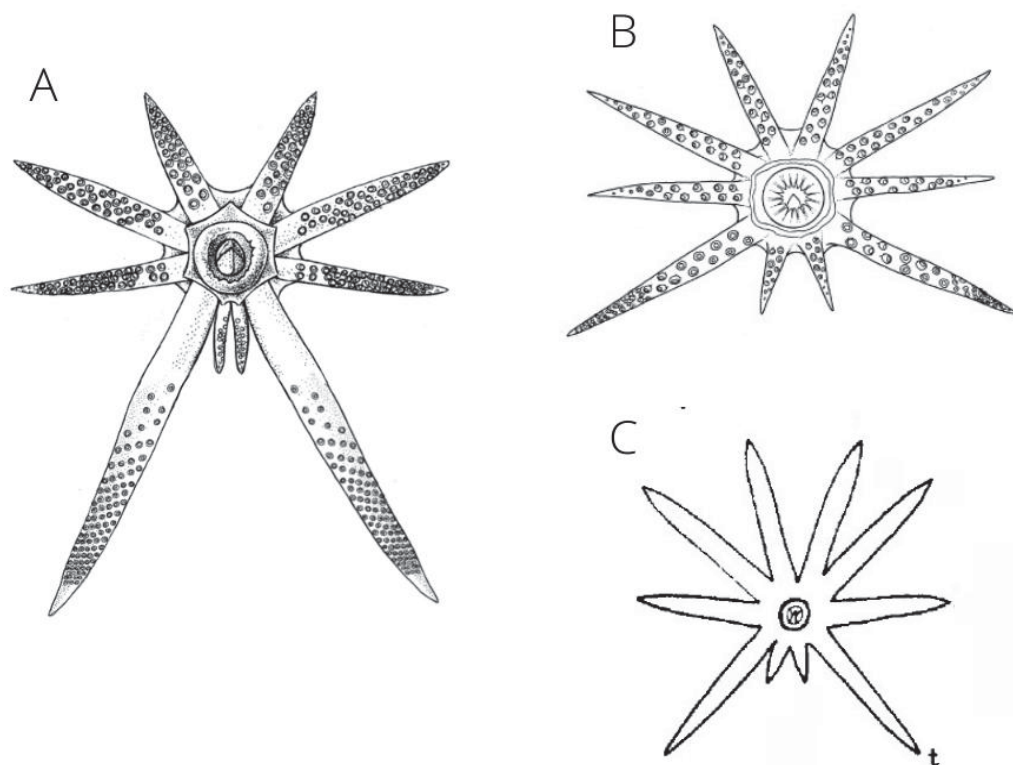


Plate 7: Ordem Oegopsida - Famílias Gonatidae e Onychoteuthidae. A) *Gonatus fabricii* - 6.9 mm ML. B) *Onykia carriboea* - 4.0 mm ML. C) *Onychoteuthis banksii* - 8.0 mm ML. Adaptados de: Vecchione et al. (2001), Okutani & McGowan (1969).

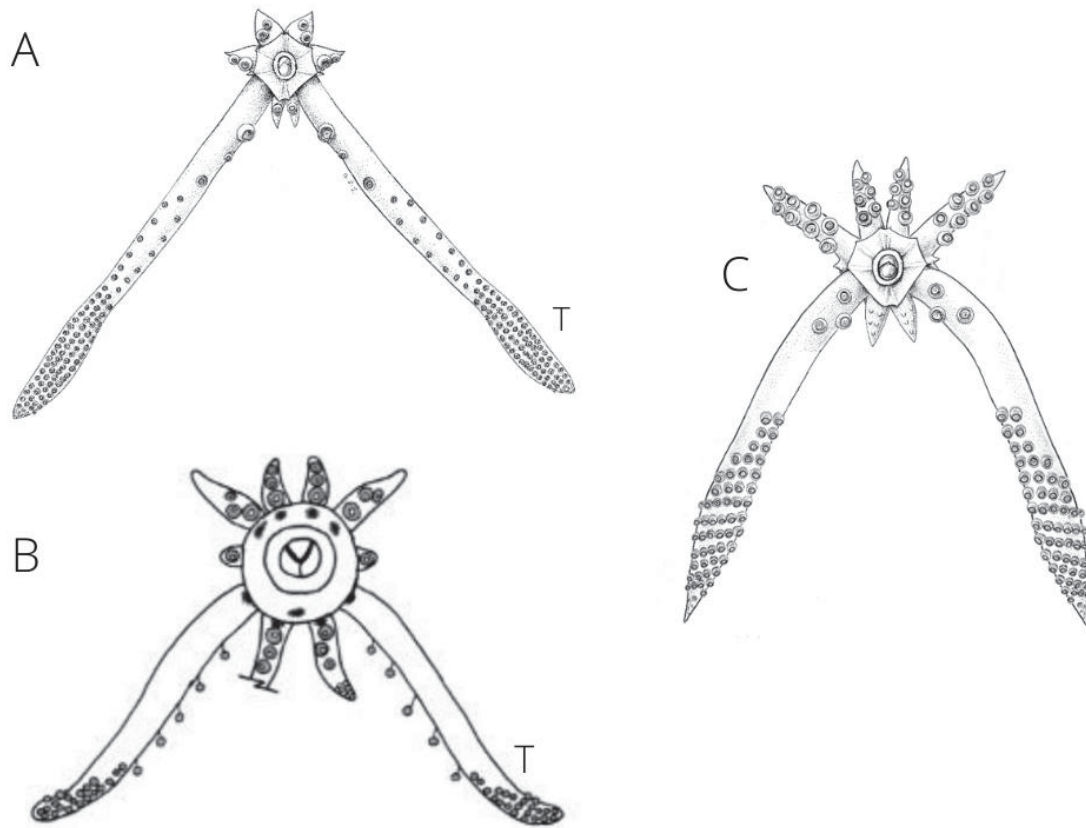


Plate 8: Ordem Oegopsida - Famílias Chiroteuthidae e Mastigoteuthidae. A) *Chiroteuthis* sp. - 5.6 mm ML. B) *Planctoteuthis* sp. - 4.7 mm ML, C) *Mastigoteuthis hjorti* - 6.0 mm ML. Adaptado de: Vecchione et al. (2001), Silva-Dávila et al., (2018). (T) Tentáculo.