



**UNIVERSIDADE ESTADUAL DE SANTA CRUZ
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA**



ANDRESSA MARIA SANTOS CUNHA

**REVISÃO DE *Alpheus intrinsecus* SPENCE BATE, 1888 (CRUSTACEA: DECAPODA:
ALPHEIDAE): UMA ABORDAGEM MORFOLÓGICA E MOLECULAR**

**ILHÉUS, BAHIA
2016**

ANDRESSA MARIA SANTOS CUNHA

REVISÃO DE *Alpheus intrinsecus* SPENCE BATE, 1888 (CRUSTACEA: DECAPODA: ALPHEIDAE): UMA ABORDAGEM MORFOLÓGICA E MOLECULAR

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia, da Universidade Estadual de Santa Cruz, como cumprimento dos requisitos obrigatórios para obtenção do título de Mestre em Zoologia.

Orientador: Prof. Dr. Alexandre Oliveira de Almeida

Co-orientador: Prof. Dr. Rodolfo Mariano Lopes da Silva

**ILHÉUS, BAHIA
2016**

C972 Cunha, Andressa Maria Santos.
Revisão de *Alpheus intrinsecus* Spenge Bate, 1888
(Crustacea: Decapoda: Alpheidae) : uma abordagem mor-
fológica e molecular / Andressa Maria Santos Cunha. –
Ilhéus, BA: UESC, 2016.
xv, 40 f. : il. ; anexo.

Orientador: Alexandre Oliveira de Almeida.
Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de
Santa Cruz. Programa de Pós-graduação em Zoologia.
Inclui referências.

1. Camarão. 2. Crustáceo. 3. Decápode (Crustáceo). 4.
Zoologia – Classificação. 5. Biologia molecular. I. Título.

CDD 595.3

ANDRESSA MARIA SANTOS CUNHA

**REVISÃO DE *Alpheus intrinsecus* SPENCE BATE, 1888 (CRUSTACEA: DECAPODA:
ALPHEIDAE): UMA ABORDAGEM MORFOLÓGICA E MOLECULAR**

Ilhéus, 04/03/2016

Alexandre Oliveira de Almeida - Dr.
UFPE
(Orientador)

Fabício Lopes de Carvalho - Dr.
UFSB

Janisete Gomes da Silva Miller – Dr^a.
UESC/DCB

**Aos meus pais Robenil e Angélica, meu
filho Samuel e meu amor David, por
todo o amor, carinho e compreensão ao
longo dessa jornada.**

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus por ter me acompanhado até aqui, sempre guiando meus passos, por todas as conquistas ao longo da vida e por interceder sempre por mim.

Agradeço ao professor, orientador e amigo Dr. Alexandre Oliveira de Almeida, pelos ensinamentos, pela orientação na execução desse trabalho, pelos conselhos, compreensão, confiança e principalmente pela amizade. Grata por me acolher na sua equipe desde o início da minha graduação, por ser o responsável por minha formação científica e pessoal e por sempre acreditar no meu potencial. Você é o meu exemplo de carcinólogo!

Ao prof. Dr. Rodolfo Mariano Lopes da Silva, que ao longo desses dois anos me acolheu como filha no Laboratório de Organismos Aquáticos (LOA), dando todo o suporte para a realização da presente pesquisa. Grata pela orientação, por todos os conselhos, por me apoiar e me incentivar sempre e principalmente pela amizade.

A Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) – Procs. 2010/50188-8 (Projeto Temático Biota) pelo apoio financeiro concedido ao prof. Dr. Fernando Mantelatto, imprescindível para a realização das análises moleculares desta pesquisa. Ao prof. Dr. Fernando Mantelatto, por todo apoio e orientação e por ter me recebido em seu laboratório, com muita solicitude.

A Dr^a Mariana Terossi Rodrigues Mariano por toda ajuda, atenção e paciência para me ensinar as técnicas moleculares. Mari obrigada por todo o carinho e apoio durante minha estadia em Ribeirão Preto.

Aos professores Dr. Fabricio Lopes de Carvalho e Dr. Pedro Augusto Mendes de Castro Melo, por todas as sugestões e contribuições feitas durante a banca de qualificação, as quais proporcionaram o aprimoramento do texto para esta versão de dissertação.

A prof. Dr. Viviana Moreto por todos os ensinamentos, pela amizade e carinho a mim concedidos. Vivi foi um imenso prazer realizar meu estágio de docência com você, és um exemplo de educadora e pesquisadora.

A Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia (FAPESB) pela concessão da minha bolsa de mestrado. A Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC) por toda a estrutura física disponível para a realização dessa pesquisa.

Ao Programa de Pós Graduação em Zoologia da Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC), em nome do coordenador prof. Dr. Anibal Ramadan, pelo apoio financeiro através do Programa PROAP/CAPES, que proporcionou a minha participação no VIII Congresso Brasileiro de Crustáceos, e a secretária Lindomar por sua disposição e simpatia sempre para me auxiliar.

Agradeço infinitamente ao meu pai Robenil e a minha mãe e melhor amiga Angélica, que sempre me incentivaram, e ao longo de todos esses anos me ajudaram na criação e educação do meu filho. Serei eternamente grata por todo carinho, amor e dedicação a mim concedidos e por me apoiarem acima de tudo. Vocês são minha vida! Amo vocês!

Um agradecimento muito especial ao meu filho Samuel, meu presente de Deus, meu gatinho fofinho, por todos os sorrisos, carinhos, beijos e abraços, por compreender minhas ausências e por me acolher nos seus cafunés, nos momentos de dificuldade e cansaço. Amo muito você! Você é minha vida!

Ao meu esposo e amigo David por todo amor, carinho, companheirismo e apoio, por acreditar sempre no meu potencial e suportar meus momentos de loucura e desespero ao longo desse mestrado. Muito obrigada meu amor por lutar ao meu lado para realizar todos os meus sonhos, obrigada por fazer minha vida maravilhosa. Sua presença foi vital nessa trajetória. Eu te amo!

Agradeço ao meu irmão Ronaldo, meus sobrinhos Raphael e João, meu avô Ronaldo, minha avó Maria Alice (*in memoriam*), aos tios José Fernandes (*in memoriam*) e Edilza e a todos os meus familiares.

Aos meus pais do coração Guidomar (Guidinho) e Patrícia (Paty) e meu irmão Mário Vítor (Maro). Sou eternamente grata por todo o carinho, apoio, amizade, incentivo, pelas críticas extremamente construtivas, por tantos sorrisos e por nossas tão famosas resenhas. Todos esses anos convivendo com vocês me fizeram um ser humano e uma carcinóloga

melhor. Foi Deus que pôs vocês em minha vida para serem meus verdadeiros amigos. Amo vocês!

Aos amigos do Laboratório de Organismos Aquáticos (LOA) da Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC), Francine, Michelle, Vinícius e Rodrigo. Em especial agradeço às minhas irmãs mais que amadas Sabrina, Everlin e Laurinha, por toda amizade, companheirismo, carinho e apoio ao longo desses anos.

A minha querida amiga Edvanda Carvalho, minha parceira de sorvetes, por ter me acolhido em sua casa em Ribeirão Preto, por ter suportado minhas insanidades e meus momentos de saudade de casa e acima de tudo por todo o carinho, amizade e incentivo.

Ao querido professor Dorival Filho por todos os preciosos conselhos e por todo o carinho. A minha querida irmã do coração Maria Helena Cardozo pela amizade, carinho e companheirismo. Aos amigos Ohana e Cláudio por todo apoio, paciência e pelas críticas e sugestões que ajudaram na melhoria deste trabalho. Aos colegas da melhor turma de todos os tempos do Programa de Pós-graduação em Zoologia (Turma 2014.1), foi um prazer dividir esses dois anos da minha vida com vocês.

A todos os integrantes do Laboratório de Bioecologia e Sistemática de Crustáceos (LBSC): Ana Francisca Gomes, Caio Oliveira, Edvanda Carvalho, Mariana Negri, Mariana Terossi, Mayara Miyazaki, Natália Rossi, Rafael Robles, Raquel Buranelli e Tatiana Magalhães. Grata a todos pelos ensinamentos, discussões, cafés, e especialmente por todo o carinho com que me acolheram no laboratório.

Agradeço imensamente a cada nome citado e a todas as pessoas que passaram pela minha vida e contribuíram de alguma forma para meu crescimento pessoal.

Grata a todos!

**“Milho de pipoca que não passa pelo fogo
continua a ser milho de pipoca, para sempre.”**

(Rubem Alves, 1999)

REVISÃO DE *Alpheus intrinsecus* SPENCE BATE, 1888 (CRUSTACEA: DECAPODA: ALPHEIDAE): UMA ABORDAGEM MORFOLÓGICA E MOLECULAR

Resumo

O objetivo deste estudo foi revisar o camarão *Alpheus intrinsecus* Spence Bate, 1888, distribuído no Atlântico Ocidental e Oriental, utilizando taxonomia tradicional e técnicas de biologia molecular, a fim de confirmar a distribuição atualmente descrita para a espécie ou verificar se estão presentes espécies crípticas. Buscou-se a obtenção de exemplares ao longo de toda a distribuição geográfica da espécie em estudo. O material examinado está depositado nas coleções de crustáceos da Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Bahia, do Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, do Museu de Oceanografia, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Pernambuco e “Netherlands Centre for Biodiversity Naturalis”, Leiden, Holanda. Foram analisados no total 134 indivíduos previamente identificados como *A. intrinsecus*, sendo 43 machos e 91 fêmeas, das quais 38 ovígeras, oriundos de diferentes localidades no Atlântico Ocidental [México (Veracruz); Venezuela (Sucre); Suriname; Brasil (Pernambuco, Bahia, São Paulo e Santa Catarina)] e Oriental (Serra Leoa, Benin, Camarões, República Democrática do Congo e Angola). Para cada espécime foram analisados 16 caracteres morfológicos. As peças orais também foram examinadas, apesar de seu uso ser pouco usual no grupo, com o intuito de fornecer mais dados para a comparação entre os espécimes. A redescrição do material bem como a elaboração de desenhos foi realizada tendo como base o material da costa da Bahia, mais próximo da localidade-tipo. Além disso, todas as informações existentes sobre a espécie foram compiladas. A análise morfológica revelou que não existe diferença consistente entre espécimes provenientes das diversas localidades que tiveram material examinado. A análise genética (distâncias K2P e ML) corroborou os resultados morfológicos. Além disso, com base na pequena distância (0 a 0,022) entre os espécimes do Atlântico ocidental e oriental, a distribuição anfiatlântica da espécie foi confirmada, refutando a hipótese de existência de duas ou mais espécies crípticas.

Palavras-chave: Alpheidae, *Alpheus intrinsecus*, distribuição anfiatlântica, taxonomia tradicional, biologia molecular.

REVISION OF THE *Alpheus intrinsecus* SPENCE BATE, 1888 (CRUSTACEA: DECAPODA: ALPHEIDAE): A MORPHOLOGICAL AND MOLECULAR APPROACH

Abstract

The objective of this study was to review the shrimp *Alpheus intrinsecus* Spence Bate, 1888, distributed in Western and Eastern Atlantic, using traditional taxonomy and molecular biology in order to confirm the amphi-Atlantic distribution reported for the species or if populations on both sides of the Atlantic include cryptic species. We attempted to obtain specimens throughout the geographic range of the species under study. The material examined is deposited in the crustacean collections of the Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Bahia, of the Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, of the Museu de Oceanografia, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Pernambuco and of the Netherlands Centre for Biodiversity Naturalis, Leiden, the Netherlands. A total of 134 specimens previously identified as *A. intrinsecus*, 43 males and 91 females, of which 38 ovigerous, from different localities in the Western [Mexico (Veracruz); Venezuela (Sucre); Suriname; Brazil (Pernambuco, Bahia, São Paulo and Santa Catarina)] and Eastern Atlantic (Sierra Leone, Benin, Cameroon, Democratic Republic of Congo, Angola). For each specimen 16 morphological characters were analyzed. The mouthparts were also examined, although unusual for the group, in order to provide more data for the comparison between the specimens. The redescription of the material and the drawings were carried out based on material from the coast of Bahia, near the type locality. Furthermore, all existing information for the species was compiled. Morphological analysis revealed that there is no consistent difference between specimens from the various locations. Genetic analysis (Kimura 2-parameter distances and Maximum likelihood) corroborated the morphological results. In addition, based on the small distance between the specimens from the western and eastern Atlantic, the amphi-Atlantic distribution of the species is confirmed, refuting the hypothesis of the existence of two or more cryptic species.

Keywords: Alpheidae, *Alpheus intrinsecus*, amphi-Atlantic distribution, traditional taxonomy, molecular biology.

Lista de Figuras

Introdução geral

Figura 1 - *Alpheus intrinsecus* Spence Bate, 1888, coletado em coral morto na costa do estado da Bahia, Brasil. Fonte: Santos *et al.*, 2012.....2

Artigo Científico I

Figura 1 - *Alpheus intrinsecus* Spence Bate, 1888, macho (UESC 1571), Praia do Malhado, Ilhéus, Bahia, Brasil: A, região frontal da carapaça e apêndices cefálicos, vista dorsal; B, região frontal da carapaça e apêndices cefálicos, vista lateral; C, dente mesioventral do primeiro segmento do pedúnculo antenular; D, terceiro maxilípodo, vista lateral; E, mandíbula, vista mesial; F, primeiro maxilípodo, vista lateral; G, segundo maxilípodo, vista lateral; H, telso e urópodos, vista dorsal. Barras de escala = 1 mm.....19

Figura 2 - *Alpheus intrinsecus* Spence Bate, 1888, macho (UESC 1571), Praia do Malhado, Ilhéus, Bahia, Brasil: A, quelípodo maior, vista mesial; B, quelípodo maior, vista lateral; C, quelípodo menor, vista mesial; D, quelípodo menor, vista lateral; E, segundo pereiópodo, vista lateral; F, terceiro pereiópodo, vista lateral; G, quarto pereiópodo, vista lateral; H, quinto pereiópodo, vista lateral. Barras de escala = 1 mm.....20

Figura 3 - Árvore filogenética de *Alpheus intrinsecus* Spence Bate, 1888 e outras espécies de *Alpheus* Fabricius, 1798 e *Synalpheus* Spence Bate, 1888, usando a análise de Máxima Verossimilhança de sequências de genes 16S. Os números são valores de apoio para 400 bootstraps; valores <50% não foram incluídos. Abreviaturas de localidade - BA: Bahia; SC: Santa Catarina; SP: São Paulo; RJ: Rio de Janeiro.....24

Lista de Tabelas

Artigo Científico I

Tabela 1 - Lista dos caracteres morfológicos analisados em exemplares de *Alpheus intrinsecus* Spence Bate, 1888 provenientes de diferentes localidades no Atlântico Ocidental e Oriental.....15

Tabela 2 - Espécimes utilizados nas análises genéticas. CNCR: Colección Nacional de Crustáceos, Instituto de Biología, Universidade Nacional Autónoma do México; FLMNH: Florida Museum of Natural History, Gainesville, Florida, USA; MOUFPE: Museu de Oceanografia da Universidade Federal de Pernambuco; RMNH: Netherlands Centre for Biodiversity Naturalis, Leiden, Holanda; UESC: Coleção de Crustáceos da Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Bahia; USNM: National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington D.C.....17

Tabela 3 - Matriz de divergência genética do gene 16S entre alguns espécimes de *Alpheus intrinsecus* Spence Bate, 1888 e outras espécies de *Alpheus* Fabricius, 1798 e *Synalpheus* Spence Bate, 1888. Abreviaturas de localidade - BA: Bahia; RJ: Rio de Janeiro; SP: São Paulo; SC: Santa Catarina.....23

Lista de abreviaturas e símbolos

°C	Grau Celsius
µl	Microlitro
Bioedit	Biological sequence alignment editor written for windows 95/98/NT/200/XP/7
BLAST	Basic Local Alignment Search Tool
BMNH	British Museum of Natural History, Londres, Inglaterra
CCDB	Coleção de Crustáceos do Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, São Paulo
CIPRES	<i>Cyberinfrastructure for Phylogenetic Research</i>
CNCR	Colección Nacional de Crustáceos, Instituto de Biología, Universidade Nacional Autónoma do México
FFCLRP	Faculdade de Filosofia, Ciência e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, São Paulo
FLMNH	Florida Museum of Natural History, Gainesville, Florida, USA
Genbank	Genetic sequence database
K2P	Kimura 2 parâmetros
LOA	Laboratório de Organismos Aquáticos, Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Bahia
m	Metro
M	Molar
MEGA	Molecular Evolutionary Genetics Analysis

mg/ml	Milígrama por mililitro
ML	Máxima verossimilhança
mm	Milímetros
MOUFPE	Museu de Oceanografia da Universidade Federal de Pernambuco, Recife
MZUSP	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo
NCBI	National Center for Biotechnology Information
nm	Nanômetro
pb	Pares de bases nitrogenadas do DNA
PCR	Polymerase Chain Reaction
RAxML	Randomized Axelerated Maximum Likelihood
RMNH	Netherlands Centre for Biodiversity Naturalis, Leiden, Holanda
rpm	Rotações por minuto
UESC	Coleção de Crustáceos da Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Bahia
USNM	National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington D.C

Sumário

Resumo	ix
Abstract.....	x
1. Introdução Geral	1
2. Objetivos.....	3
2.1. Objetivo Geral	3
2.2. Objetivos Específicos	3
3. Referências da Introdução Geral	4
4. Artigo Científico I	9
4.1 REVISÃO TAXONÔMICA DE <i>Alpheus intrinsecus</i> SPENCE BATE, 1888 (CRUSTACEA: DECAPODA: ALPHEIDAE) DO ATLÂNTICO	9
5. Anexo	31
5.1. Normas de submissão de manuscritos para a Revista Zootaxa	31

1. Introdução geral

Os camarões da família Alpheidae Rafinesque, 1815 representam atualmente a segunda família mais rica em espécies da infraordem Caridea Dana, 1852, com cerca de 600 espécies descritas distribuídas em 36 gêneros (De Grave e Fransen, 2011; Anker et al., 2006). Estes números são inferiores apenas quando comparados aos da família Palaemonidae Rafinesque, 1815, com mais de 900 espécies descritas distribuídas em 130 gêneros (De Grave e Fransen, 2011). A maioria desses alfeídeos ocorre em ambientes marinhos, nas águas rasas das regiões tropical e subtropical, e em áreas estuarinas. Estes camarões ocorrem do entremarés até grandes profundidades, com um número reduzido de espécies ocupando habitats de água doce (Chace, 1988; Anker 2003a, 2003b; Anker et al., 2006).

Os alfeídeos são estritamente bentônicos (Anker et al., 2006). Além do estilo de vida livre, parte das espécies do grupo pode ser encontrada em associações simbióticas com diversos invertebrados marinhos como: esponjas (Anker et al., 2008a, 2008d), corais (Patton, 1966), anêmonas do mar (Knowlton e Keller, 1983, 1985), briozoários (Anker et al., 2008a, 2008c), poliquetas (Anker et al., 2007b, 2008a 2008d), equiúros (Anker et al., 2007a), outros crustáceos (Schembri e Jaccarini, 1978, Vannini, 1985; Boltaña e Thiel, 2001; Silliman et al., 2003) e equinodermos (Criales, 1984). Ademais, podem ser encontrados também associados com peixes gobiídeos (Bruce, 1976; Karplus, 1987; Anker et al., 2006; Bauer, 2004).

O gênero *Alpheus* Fabricius, 1798 é o mais rico em espécies da família Alpheidae, com aproximadamente 300 espécies descritas (De Grave e Fransen, 2011; Almeida et al., 2014; Bracken-Grissom e Felder, 2014; Anker et al., 2014, Anker e Pachtelle, 2015) e diversidade estimada em mais de 400 (Anker et al., 2006). Estudos taxonômicos existentes dividem *Alpheus* em sete grupos informais de espécies amplamente distribuídos, ***macrocheles***, ***sulcatus***, ***diadema***, ***crinitus***, ***obesomanus***, ***brevirostris*** e ***edwardsi*** (Coutière 1899, Coutière 1905, Anker, 2001). Estes grupos foram designados com base em caracteres morfológicos compartilhados, como semelhanças na região frontal e no primeiro par de pereiópodos (Anker, 2001). Contudo, estes são mal definidos, porque apresentam incontáveis exceções morfológicas dentro deles, além de não serem grupos monofiléticos (Kim e Abele, 1988, Williams et al., 2001).

O grupo ***edwardsi***, do qual *Alpheus intrinsecus* Spence Bate, 1888 faz parte (Fig. 1), é o mais especioso, com mais de 97 espécies descritas e, morfológicamente, o mais heterogêneo dentro de *Alpheus* (Anker, 2001). Este grupo caracteriza-se, principalmente pelos capuzes oculares desarmados e a presença de dois entalhes no quelípodo maior (Banner e Banner,

1982). No entanto, um estudo molecular recente sugeriu que os entalhes no quelípodo maior podem ter evoluído independentemente mais de uma vez dentro de *Alpheus*, suscitando a hipótese de que o grupo **edwardsi** seja polifilético (Williams et al., 2001).



Figura 1 – Macho de *Alpheus intrinsicus* Spence Bate, 1888, coletado em coral morto na costa do estado da Bahia, Brasil. Fonte: Santos *et al.*, 2012.

Estudos recentes utilizando caracteres morfológicos, moleculares e padrões de coloração, revelaram a existência de inúmeros complexos de espécies crípticas do ponto de vista taxonômico no grupo **edwardsi**, como por exemplo, os complexos *Alpheus armillatus* H. Milne Edwards, 1837, *Alpheus bouvieri* A. Milne-Edwards, 1878 e *Alpheus nuttingi* (Schmitt, 1924; Anker et al., 2007; Anker et al., 2009; Anker, 2012). Isto sugere que o grupo oculta uma biodiversidade ainda desconhecida, com possíveis complexos que ainda não foram elucidados e muitas espécies que ainda devem ser revisadas.

Tendo em vista essa cripticidade em *Alpheus*, as técnicas moleculares têm se mostrado altamente informativas e úteis na resolução de problemas taxonômicos e na definição de espécies dentro do gênero (Anker et al., 2007, 2008b, 2009; Anker et al., 2008a). Isso se dá pelo fato destas técnicas fornecerem um grande número de caracteres para análise, os quais não exibem variações em função do ambiente (Mantelatto et al., 2007; 2009).

Estudos recentes que utilizaram técnicas moleculares demonstraram que muitas espécies previamente consideradas de ampla distribuição geográfica, são na realidade complexos de espécies crípticas (Anker, 2001; Mathews e Anker, 2009). Contudo, em alguns casos, há espécies que possuem distribuição anfiatlântica confirmada como é o caso de *Alpheus agilis* Anker, Hurt and Knowlton, 2009, *Alpheus bouvieri*, *Alpheus buckupi* Almeida et al., 2013, *Alpheus malleator* Dana, 1852, e *Alpheus vanderbilti* Boone, 1930 (Anker et al., 2009; Almeida et al., 2013; Anker e Pachelle, 2013; Anker et al., 2008d).

Esse anfiatlantismo apresentado por alguns animais marinhos pode ser derivado da baixa taxa evolutiva de algumas espécies, como é o caso de *Alpheus vanderbilti*, da dispersão natural, por meio de larvas em fase dispersiva, como é o caso de inúmeras espécies invasoras, ou ser apenas aparente, como, por exemplo, os inúmeros complexos de espécies crípticas (Udekem d'Acoz, 2000; Anker, 2001; Wirtz, 2004; Anker et al., 2008a; Mathews e Anker, 2009).

Tendo em vista que *Alpheus intrinsecus* apresenta uma distribuição geográfica “a priori” anfiatlântica e a ausência de estudos taxonômicos e biogeográficos sobre a espécie, identifica-se a necessidade de checar a legitimidade deste padrão de distribuição para este alfeídeo.

2.Objetivos

2.1 Objetivo Geral

Revisar *Alpheus intrinsecus* distribuído no Atlântico, utilizando taxonomia tradicional e o sequenciamento do gene 16S, a fim de confirmar a distribuição atualmente descrita para a espécie ou verificar a presença de espécies crípticas.

2.2. Objetivos Específicos

- Comparar morfológica e geneticamente o material de *A. intrinsecus* proveniente do Atlântico Ocidental e Oriental;
- Descrever os caracteres morfológicos da espécie;
- Verificar o grau de variabilidade genética entre exemplares ao longo de sua distribuição.

3. Referências da Introdução Geral

ALMEIDA, A. O.; TEROSSI, M.; ARAÚJO-SILVA, C. L. & MANTELATTO, F. L. Description of *Alpheus buckupi* spec. nov., a new amphi-Atlantic snapping shrimp (Caridea: Alpheidae), based on morphological and molecular data. **Zootaxa**, v. 3652, n. 4, p. 437, 2013.

ALMEIDA, A. O.; TEROSSI, M.; MANTELATTO, F. L. Morphology and DNA analyses reveal a new cryptic snapping shrimp of the *Alpheus heterochaelis* Say, 1818 (Decapoda: Alpheidae) species complex from the western Atlantic. **Zoosystema**, v. 36, n. 1, p. 53-71, 2014.

ANKER, A. **Taxonomie et évolution des Alpheidae (Crustacea, Decapoda)**. Tese de Doutorado. Paris, Museum national d'Histoire naturelle, 2001.

ANKER, A. Alpheidae shrimps from the mangroves and mudflats of Singapore. Part I. Genera *Salmones*, *Athanas* and *Potamalpheops*, with the description of two new species (Crustacea: Decapoda: Caridea). **The Raffles Bulletin of Zoology**, v. 51, n. 2, p. 283-314, 2003a.

ANKER, A. New records of *Salmones* Holthuis, 1955 (Crustacea: Decapoda: Alpheidae) from northern Australia, with description of one new species and remarks on *S. serratidigitus* (Coutière, 1896). **The Beagle, Records of the Museums and Art Galleries of the Northern Territory**, v. 19, p. 101–117, 2003b.

ANKER, A. Revision of the western Atlantic members of the *Alpheus armillatus* H. Milne Edwards, 1837 species complex (Decapoda, Alpheidae), with description of seven new species. **Zootaxa**, v. 3386, p. 1–109, 2012.

ANKER, A.; AHYONG, S. T.; NOEL, P. Y. & PALMER, A. R. Morphological phylogeny of Alpheidae shrimps: parallel preadaptation and the origin of a key morphological innovation, the snapping claw. **Evolution**, v. 60, n. 12, p. 2507-2528, 2006.

ANKER, A.; HURT, C. & KNOWLTON, N. Revision of the *Alpheus cristulifrons* species complex (Crustacea: Decapoda: Alpheidae), with description of a new species from the tropical eastern Atlantic. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 88, n. 03, p. 543-562, 2008d.

ANKER, A.; HURT, C., & KNOWLTON, N. Revision of the *Alpheus formosus* Gibbes 1850 species complex, with redescription of *A. formosus* and description of a new species from the tropical western Atlantic (Crustacea: Decapoda: Alpheidae). **Zootaxa**, v. 1707, p. 1–22, 2008c.

ANKER, A.; HURT, C., & KNOWLTON, N. Revision of the *Alpheus nuttingi* (Schmitt) species complex, with description of a new species from the tropical eastern Pacific (Crustacea: Decapoda: Alpheidae). **Zootaxa**, v. 1577, p. 41–60, 2007a.

ANKER, A.; HURT, C., & KNOWLTON, N. Revision of the *Alpheus websteri* Kingsley, 1880 species complex (Crustacea: Decapoda: Alpheidae), with revalidation of *A. arenensis* (Chace, 1937). **Zootaxa**, v. 1694, p. 51–68, 2008b.

ANKER, A.; HURT, C., & KNOWLTON, N. Three transisthmian snapping shrimps (Crustacea: Decapoda: Alpheidae: *Alpheus*) associated with innkeeper worms (Echiura: *Thalassematidae*). **Zootaxa**, v. 1626, p. 1–23, 2007b.

ANKER, A.; HURT, C., KNOWLTON, N. Description of cryptic taxa within the *Alpheus bouvieri* A. Milne-Edwards, 1878 and *A. hebes* Kim and Abele, 1988 species complexes (Crustacea: Decapoda: Alpheidae). **Zootaxa**, v. 2153, p. 1–23, 2009.

ANKER, A.; HURT, C.; JARA, J. A. & KNOWLTON, N. Revision of the *Alpheus cylindricus* Kingsley, 1878 species complex (Crustacea: Decapoda: Alpheidae), with revalidation of *A. vanderbilti* Boone, 1930. **Zootaxa**, v. 1943, p. 53–68, 2008a.

ANKER, A.; KOMAI, T. & MARIN, I. N. A new echiuran-associated snapping shrimp (Crustacea: Decapoda: Alpheidae) from the Indo-West Pacific. **Zootaxa**, v. 3914, n. 4, p. 441–455, 2014.

ANKER, A. & PACHELLE, P. P. G. Re-examination of the eastern Pacific and Atlantic material of *Alpheus malleator* Dana, 1852, with the description of *Alpheus wonkimi* sp. nov. (Crustacea: Decapoda: Alpheidae). **Zootaxa**, v. 3637, n. 4, p. 412–431, 2013.

ANKER, A. & PACHELLE, P. P. G. Two new snapping shrimps (Decapoda: Caridea: Alpheidae: *Alpheus*) from the tropical eastern Pacific. **Arthropoda Selecta**, v. 24, n. 3, p. 247–258, 2015.

BANNER, D. M. & BANNER, A. H. The alpheid Shrimp of Australia, part III: the remaining alpheids, principally the genus *Alpheus*, and the family Ogyrididae. **Records of the Australian Museum**, v. 34, p. 1–357, 1982.

BAUER, R. T. Remarkable Shrimps: Adaptations and Natural History of the Carideans. **University of Oklahoma Press**, Norman, p. 282, 2004.

BOLTANA, S. & THIEL, M. Associations between two species of snapping shrimp, *Alpheus inca* and *Alpheopsis chilensis* (Decapoda: Caridea: Alpheidae). **Journal of the Marine Biological Association of the UK**, v. 81, n. 04, p. 633–638, 2001.

BOONE, L. Crustacea: Anomura, Macrura, Schizopoda, Isopoda, Amphipoda, Mysidacea, Cirripedia, and Copepoda. In: **Scientific Results of Cruises of the yachts “Eagle” and “Ara”, 1921–1928, William K. Vanderbilt Commanding. Bulletin Vanderbilt Marine Museum**, v. 3, n. 1–221, p. 1–83, 1930.

BRACKEN-GRISSOM, H. D. & FELDER, D. L. Provisional revision of American snapping shrimp allied to *Alpheus floridanus* Kingsley, 1878 (Crustacea: Decapoda: Alpheidae) with notes on *A. floridanus africanus*. **Zootaxa**, v. 3895, n. 4, p. 451-491, 2014.

BRUCE, A. J. Shrimps and prawns of coral reefs, with special reference to commensalism. **Biology and geology of coral reefs**, v. 3, p. 37-94, 1976.

CHACE, F. A., Jr. The caridean shrimps (Crustacea: Decapoda) of the Albatross Philippine Expedition, 1907-1910, Part 5: Family Alpheidae. *Smithson. Contr. Zool.* v. 466, p. 1-99, 1988.

COUTIÈRE, H. Les “Alpheidae”, morphologie externe et interne, forms larvaires, bionomie. **Annales des Sciences Naturelles**, Zoologie, série 8, 9: 1-560, pls. 1-6, 1899.

COUTIÈRE, H. Les Alpheidae. In: J. Stanley Gardiner (ed.), **The fauna and geography of the Maldive and Laccadive Archipelagoes**, Cambridge University Press, v. 2, p. 852–921, pls. 70–87, 1905.

CRIALES, M. M. Shrimps associated with coelenterates, echinoderms, and molluscs in the Santa Marta region, Colombia. **Journal of Crustacean Biology**, v. 4, n. 2, p. 307-317, 1984.

D’UDEKEM D’ACÓZ, C. First record of *Janicea antiguensis* (Chace, 1972) from the Cape Verde Islands and in the eastern Atlantic (Decapoda, Caridea, Hippolytidae). **Crustaceana**, p. 1163-1166, 2000.

DANA, J. D. Conspectus Crustaceorum &c. Conspectus of the Crustacea of the Exploring Expedition under Capt. C. Wilkes, U.S.N. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, p. 10-29, 1852.

DE GRAVE, S. & FRANSEN, C. H. J. M. Carideorum Catalogus: The Recent Species of the Dendrobranchiate, Stenopodidean, Procarididean and Caridean Shrimps (Crustacea: Decapoda). **Zoologische Mededelingen**, Leiden, v. 85, p. 195-588, 2011.

FABRICIUS, J. C. Supplementum Entomologiae Systematicae: 1-572. Hafniae, Proft et Storch, 1798.

KARPLUS, I. L. A. N. The association between gobiid fishes and burrowing alpheid shrimps. **Oceanography and Marine Biology**, v. 25, p. 507-562, 1987.

KIM, W. & ABELE, L. G. The snapping shrimp genus *Alpheus* from the eastern Pacific (Decapoda: Caridea: Alpheidae). **Smithsonian Contributions to Zoology**, v. 454, p. 1–119, 1988.

KNOWLTON, N. & KELLER, B. D. Two more sibling species of alpheid shrimp associated with the Caribbean sea anemones *Bartholomea annulata* and *Heteractis lucida*. **Bulletin of Marine Science**, v. 37, p. 893–904, 1985.

KNOWLTON, N.; KELLER, B. D. A new, sibling species of snapping shrimp associated with the Caribbean sea anemone *Bartholomea annulata*. **Bulletin of Marine Science**, v. 33, n. 2, p. 353-362, 1983.

MANTELATTO, F. L.; ROBLES R. & FELDER, D. L. Molecular phylogeny and taxonomic approach of the crab genus *Portunus* (Crustacea, Portunidae) from Western Atlantic. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 150, n. 1, p. 211-220, 2007.

MANTELATTO, F. L.; ROBLES, R.; SCHUBART C. D. & FELDER D. L. Molecular Phylogeny of the Genus *Cronius* Stimpson, 1860, with Reassignment of *C. tumidulus* and Several American Species of *Portunus* to the Genus *Achelous* De Haan, 1833 (Brachyura: Portunidae). **Crustacean Issues: Decapod Crustacean Phylogenetics**, p. 567-579, 2009.

MATHEWS, L. M. & ANKER, A. Molecular phylogeny reveals extensive ancient and ongoing radiations in a snapping shrimp species complex (Crustacea, Alpheidae, *Alpheus armillatus*). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 50, p. 268-281, 2009.

MILNE EDWARDS, H. **Histoire naturelle des Crustacés, comprenant l'anatomie, la physiologie et la classification de ces animaux**. Librairie Encyclopédique de Roret, Paris, p. 1-468, 1-532, 1-638, 1-32, pls. 1-42, 1837.

MILNE-EDWARDS, A. Description de quelques espèces nouvelles de Crustacés provenant du voyage aux îles du Cap-Vert de MM. Bouvier et de Cessac. **Bulletin de la Société Philomathique de Paris**, v. 7, n. 2, p.225-232, 1878.

PATTON, W. K. Decapod Crustacea commensal with Queensland branching corals. **Crustaceana**, v. 10, n. 3, p. 271-295, 1966.

RAFINESQUE, C. S. **Analyse de la Nature ou Tableau de l'Univers et des corps organisés**, p. 1-224, 1815.

SCHEMBRI, P. J.; JACCARINI, V. Some aspects of the ecology of the echiuran worm *Bonellia viridis* and associated infauna. **Marine Biology**, v. 47, n. 1, p. 55-61, 1978.

SCHMITT, W. L. Report on the Macrura, Anomura and Stomatopoda collected by the Barbados-Antigua Expedition from the University of Iowa in 1918. **University of Iowa Studies of Natural History**, v.10. p. 65-99, 1924.

SILLIMAN, B. R.; LAYMAN, C. A.; ALTIERI, A. H. Symbiosis between an alpheid shrimp and a xanthoid crab in salt marshes of mid-Atlantic states, USA. **Journal of Crustacean Biology**, v. 23, n. 4, p. 876-879, 2003.

VANNINI, M. A shrimp that speaks crab-ese. **Journal of Crustacean Biology**, v. 5, n. 1, p. 160-167, 1985.

WILLIAMS, S. T.; KNOWLTON, N.; WEIGT, L. A. & JARA, J. A. Evidence for three major clades within the snapping shrimp genus *Alpheus* inferred from nuclear and mitochondrial gene sequence data. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 20, n. 3, p. 375-389, 2001.

WIRTZ, P. Four amphi-Atlantic shrimps new for São Tomé and Príncipe (eastern central Atlantic). **Arquipélago**, Life and Marine Science v. 21A, p. 83-85, 2004.

4. Artigo Científico I

4.1. REVISÃO TAXONÔMICA DE *Alpheus intrinsecus* SPENCE BATE, 1888 (CRUSTACEA: DECAPODA: ALPHEIDAE) DO ATLÂNTICO

Abstract

The objective of this study was to review the shrimp *Alpheus intrinsecus* Spence Bate, 1888, distributed in Western and Eastern Atlantic, using traditional taxonomy and molecular biology in order to confirm the amphi-Atlantic distribution reported for the species or if populations on both sides of the Atlantic include cryptic species. We attempted to obtain specimens throughout the geographic range of the species under study. The material examined is deposited in the crustacean collections of the Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Bahia, of the Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, of the Museu de Oceanografia, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Pernambuco and of the Netherlands Centre for Biodiversity Naturalis, Leiden, the Netherlands. A total of 134 specimens previously identified as *A. intrinsecus*, 43 males and 91 females, of which 38 ovigerous, from different localities in the Western [Mexico (Veracruz); Venezuela (Sucre); Suriname; Brazil (Pernambuco, Bahia, São Paulo and Santa Catarina)] and Eastern Atlantic (Sierra Leone, Benin, Cameroon, Democratic Republic of Congo, Angola). For each specimen 16 morphological characters were analyzed. The mouthparts were also examined, although unusual for the group, in order to provide more data for the comparison between the specimens. The redescription of the material and the drawings were carried out based on material from the coast of Bahia, near the type locality. Furthermore, all existing information of the species was compiled. Morphological analysis revealed that there is no consistent difference between specimens from the various locations. Genetic analysis (Kimura 2-parameter distances and Maximum likelihood) corroborated the morphological results. In addition, based on the small distance between the specimens from the western and eastern Atlantic, the amphi-Atlantic distribution of the species is confirmed, refuting the hypothesis of existence of two or more cryptic species.

Keywords: Alpheidae, *Alpheus intrinsecus*, amphi-Atlantic distribution, traditional taxonomy, molecular biology.

Introdução

Alpheus intrinsecus Spence Bate, 1888, foi descrito originalmente para Salvador, Bahia, durante a expedição Britânica Challenger (Spence Bate, 1888). O material-tipo no qual se baseia a descrição consiste em uma fêmea, coletada em uma profundidade de 15–44 m, o qual se encontra depositado no Natural History Museum, Londres, Inglaterra. Esta espécie pertence ao grupo **edwardsi**, o qual apresenta mais de 97 espécies descritas que compartilham as seguintes características morfológicas: rostro presente; dentes orbitais ausentes (exceto para *Alpheus euchirus* Dana, 1852); processo orbitorostral geralmente ausente; pedúnculos oculares sem processos; quelípodo maior com palma ligeiramente comprimida, entalhada dorsal e ventralmente com depressões triangulares ou quadrangulares; dedos do quelípodo menor nos machos com cerdas tipo balaeniceps, e às vezes em ambos os sexos; terceiro pereiópodo com dátilo geralmente simples, às vezes sub-espatulado (Coutière, 1899; Anker, 2001).

Alpheus intrinsecus diferencia-se das outras espécies do grupo **edwardsi** pela combinação de caracteres como rostro dorsalmente plano, pelo menos na porção distal; capuzes oculares armados com dentes que se originam da superfície e não da margem dos capuzes, delimitados por depressões ou sulcos adrostrais profundos e largos; dedos do quelípodo menor não curvados lateralmente; meros do terceiro e quarto pereiópodos armados com dente distal na margem ventral; ausência de dente ou tubérculo na linha média de carapaça; palmas do quelípodo maior entalhadas dorsal e ventralmente; pólex não entalhado na margem distal à fossa (Spence Bate, 1888; Crosnier & Forest, 1966; Christoffersen, 1979; Soledade & Almeida, 2013).

Esta espécie apresenta uma distribuição geográfica anfiatlântica amplamente reportada na literatura (Crosnier & Forest, 1966; Christoffersen, 1979; Coelho *et al.*, 2006, Soledade & Almeida, 2013). Esta distribuição é interessante, mas não atípica, visto que outras espécies congênicas apresentam também esse padrão. *Alpheus bouvieri* A. Milne-Edwards, 1878 teve sua legitimidade de ocorrência confirmada para ambos os lados do Atlântico, com base em atributos morfológicos e moleculares (Anker *et al.*, 2009). Neste mesmo estudo, os autores descreveram também o anfiatlantismo de *Alpheus agilis* Anker, Hurt & Knowlton, 2009, táxon críptico do complexo de espécies *Alpheus hebes* Kim & Abele 1988, e atribuíram as populações do Pacífico Oriental a *Alpheus javieri* Anker, Hurt & Knowlton 2009.

Alpheus buckupi Almeida, Terossi, Araújo-Silva & Mantelatto, 2013 e *Alpheus vanderbilti* Boone, 1930 também tiveram o anfiatlantismo reconhecido, mediante o uso de

dados morfológicos e moleculares (Anker *et al.*, 2008a; Almeida *et al.*, 2013). Além disso, recentemente, Anker & Pachelle (2013), re-examinando o material de *Alpheus malleator* Dana, 1852 confirmaram através de caracteres morfológicos e de coloração a presença deste em ambos os lados do Atlântico.

Contudo, casos de espécies que apresentam ampla distribuição geográfica devem ser analisados com cautela, pois podem consistir em complexos de espécies crípticas. Um exemplo disto é o complexo de espécies *Alpheus cristulifrons* Rathbun, 1900. Reportado na literatura como uma espécie com distribuição geográfica para o Pacífico leste e os dois lados do Atlântico, após revisão com base em caracteres moleculares, morfológicos e padrões de coloração, está restrita às populações do Atlântico Ocidental (Anker *et al.*, 2008b). Neste mesmo estudo, as populações do Atlântico Oriental foram atribuídas a *Alpheus xanthocarpus* Anker, Hurt & Knowlton, 2008b e as populações do Pacífico leste foram atribuídas a *Alpheus utriensis* Ramos & Von Prahl, 1989.

Outrossim, os complexos de espécies *Alpheus armillatus* H. Milne Edwards, 1837 e *Alpheus heterochaelis* Say, 1818 largamente reportados na literatura como espécies de ampla distribuição geográfica, ambos após revisão multidisciplinar, foram reconhecidas como táxons crípticos (Almeida *et al.*, 2006, 2014; Anker, 2012). Além disso, o material citado para costa brasileira para ambas as espécies foi atribuído a novas espécies. Neste contexto, a pergunta que naturalmente surge é se a distribuição geográfica atualmente descrita para *A. intrinsecus* é verdadeira ou tratam-se na realidade de um complexo com duas ou mais espécies crípticas envolvidas.

Diante disso, o objetivo do presente estudo foi revisar *Alpheus intrinsecus* distribuído no Atlântico, utilizando taxonomia tradicional e técnicas de biologia molecular, a fim de confirmar a distribuição atualmente descrita para a espécie ou verificar a potencial existência de espécies crípticas.

Material e Métodos

Foram obtidos exemplares de *Alpheus intrinsecus* ao longo da maior parte da distribuição geográfica descrita para a espécie. Analisou-se lotes depositados nas Coleções de Crustáceos da Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC), do Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo (CCDB/FFCLRP/USP), do Museu de Oceanografia da Universidade Federal de Pernambuco (MOUFPE) e do “Netherlands Centre for Biodiversity Naturalis”, Leiden, Holanda.

A revisão taxonômica foi feita a partir da identificação dos exemplares, realizada com base nas características morfológicas diagnósticas da espécie (Spence Bate, 1888; Crosnier & Forest, 1966; Christoffersen, 1979; Soledade & Almeida, 2013). Os dados morfológicos foram obtidos a partir do estudo da morfologia externa dos indivíduos adultos. Exemplares juvenis também foram analisados a fim de ampliar a análise sobre a variabilidade dos caracteres ao longo da ontogenia. Além dos caracteres diagnósticos, foram pesquisados outros caracteres com o intuito de fornecer mais dados para a comparação entre os espécimes (Tabela 1).

Em laboratório, todos os indivíduos tiveram seu sexo verificado com base na presença ou ausência do *appendix masculina* no segundo par de pleópodos, ou de embriões incubados no abdome (Bauer, 2004). Para cada exemplar, foi medido o comprimento da carapaça que vai desde a extremidade do rostro até a borda posterior da carapaça. As medidas foram obtidas com um paquímetro digital (0.01 mm de precisão). Foram considerados indivíduos juvenis aqueles com tamanho da carapaça inferior ao tamanho da menor fêmea ovígera deste estudo.

As análises morfológicas foram realizadas com estereomicroscópio no Laboratório de Organismos Aquáticos (LOA) na Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC). Posteriormente, foram realizados desenhos das estruturas diagnósticas da espécie com um microscópio de dissecação equipado com câmara clara. Estes desenhos foram digitalizados e editados no Adobe Illustrator CS6 (Adobe System®).

As análises moleculares foram realizadas no Laboratório de Biecolgia e Sistemática de Crustáceos da FFCLRP/USP. Nesta etapa, quase todas as sequências utilizadas neste estudo foram geradas a partir de nossas próprias extrações (Tabela 2). Foram utilizadas sequências de seis espécimes de outras espécies de *Alpheus* (Tabela 2), cinco delas recuperadas do GenBank, para comparar a divergência genética entre a espécie em estudo e as outras congêneras. Uma sequência comparativa adicional de *Synalpheus* cf. *brevicarpus* Herrick, 1891 foi utilizada como grupo externo, de modo a tornar a análise mais robusta (Tabela 2).

A extração de DNA seguiu o protocolo de Palero *et al.* (2010) com modificações apropriadas à adequação do tipo de material. O DNA genômico total foi extraído a partir de tecido muscular abdominal. O tecido foi transferido para um tubo de 1,5ml com 200µl de solução Chelex Bio-Rad 5% e 10 µl de proteinase K (20 mg/ml), e incubado a 55°C. Após o tecido ter sido dissolvido (aproximadamente 5 horas), o tubo foi aquecido a 95°C por três minutos, e deixado no gelo por 10 minutos. Após a centrifugação a 14.000 rpm em 18 °C por

3 min, o sobrenadante contendo o DNA foi transferido para um novo tubo de 1,5ml. Nos casos de amostras com suspeita de terem sido fixadas em formaldeído, previamente a estes procedimentos, o tecido passou uma hora imerso em 80 µl de tetrametilsilano. A concentração de DNA extraído foi quantificada e a pureza foi observada por espectrofotometria utilizando o equipamento Nanodrop 2000c (Thermo Scientific) em absorbância a 260 nm.

Fragmentos parciais (~ 600 pb) do gene 16S do mtDNA foram amplificados mediante a técnica de PCR (Polymerase Chain Reaction) (Sambrook *et al.*, 1989) realizada em um Termociclador Veriti Applied Biosystems, utilizando os “primers” universais 1472 (5'-AGATAGAAACCAACCTGG -3') e 16L2 (5'-TGCCTGTTTATCAAAAACAT-3') (Crandall & Fitzpatrick 1996; Schubart *et al.*, 2002, respectivamente). Os ciclos de PCR foram realizados começando com a desnaturação durante 5 min a 95°C, seguido de 40 ciclos de 1 min a 95°C, 45s a 42–48°C, e 1 min a 72°C, com uma extensão final de 3 min a 72°C. Os resultados dos PCRs foram visualizados em eletroforese com gel de agarose 1,5% corado com GelRed™.

Os produtos de PCR foram purificados utilizando o kit de purificação SureClean® e foram sequenciados em sequenciadores automáticos ABI 3100 Genetic Analyzer® (Applied Biosystems) do Departamento de Tecnologia da Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias de Jaboticabal, Universidade Estadual Paulista. Foi utilizado o sequenciamento de ambas as fitas e a sequência consenso foi obtida usando o programa Bioedit 7.0.9.0 (Hall, 1999). Os fragmentos de DNA obtidos a partir da metodologia empregada foram submetidos ao alinhamento no sistema BLAST para comparação com a assembleia do banco de dados NCBI (<http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/blast.cgi>) visando a confirmação de suas respectivas identidades.

As sequências foram alinhadas no programa Bioedit 7.0.9.0 com parâmetros definidos no programa Clustal W (Thompson *et al.*, 1994). A análise de máxima verossimilhança (ML) foi realizada com RAxML 7.2.8 (Stamatakis, 2006) usando a versão on-line no *Cyberinfrastructure for Phylogenetic Research* (CIPRES) (Stamatakis *et al.*, 2008). Esta análise foi realizada com os parâmetros predefinidos para RAxML para o modelo GTR de evolução, usando a opção para determinar automaticamente o número de *bootstraps* para ser executado em RAxML. Assim, 400 de *bootstrap* pseudo-réplicas foram executados, e apenas os valores de confiança > 50% foram incluídos. A matriz de distâncias genéticas foi calculada de acordo com o modelo de Kimura 2 parâmetros (K2P) (Kimura, 1980) no software MEGA v5 (Tamura *et al.*, 2011).

Tabela 1 - Caracteres morfológicos analisados em exemplares de *Alpheus intrinsicus* Spence Bate, 1888 provenientes de diferentes localidades no Atlântico Ocidental e Oriental.

Lista de caracteres morfológicos	
Caráter	Característica analisada
Rostro	Forma e comprimento em relação ao limite distal do 1º segmento do pedúnculo antenular
Segmento basal da antênula	Forma do dente na superfície ventromesial
Estilocerito	Forma e comprimento em relação ao limite distal do 1º segmento do pedúnculo antenular
Basicerito	Forma e desenvolvimento do dente distolateral
Escafoerito	Forma e desenvolvimento do dente distolateral
Carpocerito	Forma e comprimento em relação ao limite distal do pedúnculo antenular
Mandíbula	Presença de palpo; forma do processo incisivo e do processo molar; número e formato dos dentes
Terceiro maxilípodo	Forma e comprimento em relação ao limite distal do pedúnculo antenular
Quelípodo maior	Forma e comprimento do mero; forma do carpo, do ombro e pólex da palma; desenvolvimento de dente agudo nas superfícies dorsomesial, dorsolateral e ventrolateral da palma
Quelípodo menor	Forma e comprimento do mero; desenvolvimento de dente na superfície dorsomesial do mero; forma do carpo; forma e desenvolvimento de dente agudo na superfície dorsomesial e dorsolateral da palma; presença de cerdas tipo balaeniceps nos dedos dos machos; forma do pólex e do dátilo

Segundo pereiópodo	Comprimento do ísquio e mero, proporção dos segmentos do carpo e forma e comprimento dos dedos da quela
Terceiro e quarto pereiópodos	Presença/ausência de cerdas espiniformes na superfície ventrolateral do ísquio; presença de dente na margem ventral do mero; comprimento do carpo; presença de cerdas espiniformes na margem ventral do própodo; forma e comprimento do dáctilo
Quinto pereiópodo	Presença de espinho distoventral no carpo, comprimento do carpo; forma, comprimento e presença de cerdas espiniformes ao longo da margem ventral do própodo; forma e comprimento do dáctilo
Telso	Forma de cerdas espiniformes dorsais, comprimento de cerdas espiniformes no ângulo posterolateral
Urópodos	Forma do protopodito, comprimento do exopodito e endopodito, presença/ausência de pigmentação escura no espinho distolateral do exopodito, presença de espinhos na margem posterior do endopodito

Tabela 2 - Espécimes utilizados nas análises genéticas. CCDB: Coleção de Crustáceos do Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, São Paulo; CNCR: Colección Nacional de Crustáceos, Instituto de Biología, Universidade Nacional Autónoma do México; FLMNH: Florida Museum of Natural History, Gainesville, Florida, USA; MOUFPE: Museu de Oceanografia da Universidade Federal de Pernambuco; RMNH: Netherlands Centre for Biodiversity Naturalis, Leiden, Holanda; UESC: Coleção de Crustáceos da Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Bahia; USNM: National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington D.C.

Espécimes	Localidade	Número de Catálogo	GenBank	Referência
<i>Alpheus intrinsecus</i> Spence Bate, 1888	México, Morro de la Mancha, Mpio de Actopan, Veracruz	CNCR 20277	KU665628	Presente estudo
<i>Alpheus intrinsecus</i>	Suriname, Rio Suriname	RMNH.Crus.D.11462	KU665629	Presente estudo
<i>Alpheus intrinsecus</i>	Camarões, Kribi	RMNH.Crus.D.21736	KU665630	Presente estudo
<i>Alpheus intrinsecus</i>	Brasil, Bahia, Ilhéus, Praia do Malhado	UESC 1571	KU665631	Presente estudo
<i>Alpheus intrinsecus</i>	Brasil, Bahia, Prado, Corumbau	UESC 1572	KU665632	Presente estudo
<i>Alpheus intrinsecus</i>	Brasil, Rio de Janeiro	MOUFPE 15.610	KU665633	Presente estudo
<i>Alpheus intrinsecus</i>	Brasil, São Paulo, Ubatuba	CCDB 3499	KU312970	Almeida <i>et al.</i> (em preparação)
<i>Alpheus intrinsecus</i>	Brasil, Santa Catarina, Penha, Itapocoroy	MOUFPE 15.611	KU665634	Presente estudo
<i>Alpheus angulosus</i> McClure, 2002	México, Quintana Roo, Ascension Bay	USNM 135891	JX286600	Presente estudo

<i>Alpheus armillatus</i> H. Milne Edwards, 1837	Aruba, Baby Beach	—	FJ528477	Mathews & Anker (2009)
<i>Alpheus bouvieri</i> A. Milne-Edwards, 1878	Brasil, São Paulo, Ubatuba	CCDB2375	KU312965	Almeida <i>et al.</i> (em preparação)
<i>Alpheus carlae</i> Anker, 2012	Brasil, São Paulo, Cananéia	CCDB 4842	KU312968	Almeida <i>et al.</i> (em preparação)
<i>Alpheus estuariensis</i> Christoffersen, 1984	Brasil, São Paulo, Cananéia	CCDB 3809	JX286608	Almeida <i>et al.</i> (2013)
<i>Alpheus heterochaelis</i> Say, 1818	EUA, Florida, Whitney Marine Lab.	FLMNH 23208	JX286610	Almeida <i>et al.</i> (2013)
<i>Synalpheus</i> cf. <i>brevicarpus</i> Herrick, 1891	Brasil, São Paulo, Ubatuba, Praia de Itaguá	CCDB 3419	KF667548	Almeida <i>et al.</i> (2014)

Taxonomia

Família Alpheidae Rafinesque, 1815

Gênero *Alpheus* Fabricius, 1798

Alpheus intrinsecus Spence Bate, 1888

(Figs 1–2)

Alpheus intrinsecus Spence Bate, 1888, p. 557, pr. 100, fig. 1; Osorio, 1892: 201, 313; 1898, p. 186, 194; Coutière, 1899, p. 44, 94–97, 147, 236, 237, 352, fig. 64; Rathbun, 1900, p. 313; Moreira, 1901, p. 10; 1906, p.131; Balss, 1916, p. 20; 1925, p. 292, fig. 75; Monod, 1927, p. 594; Holthuis, 1951, p. 87, 88; 1952, p. 44; 1959, p.103; Sourie, 1954, p. 112, 253; Buchanan, 1958, p. 19–21; Longhurst, 1958, p. 91; Crosnier & Forest, 1964, p. 358; 1965, p. 607; 1966, p. 286, fig. 26a–e; Fausto-Filho, 1970, p. 56; 1974, p. 13; 1978, p. 66; 1980, p. 113; Chace, 1972, p. 68; Coelho & Ramos, 1972, p. 148; Christoffersen, 1979, p. 316, figs. 9, 10; 1980, p. 71, figs. 16, 17; 1982, p. 105, 106; 1998, p. 358; Coelho *et al.*, 1980, p. 63; Ramos-Porto, 1980, p. 299; Rodriguez, 1980, p. 147, fig. 594; Coelho *et al.*, 1984, p. 89; Sampaio & Fausto-Filho, 1984, p. 13; Martinez-Iglesias *et al.*, 1997, p. 425; Coelho-Santos & Coelho, 1998, p. 75, figs. 14, 15; Costa *et al.*, 2000, p. 779; Anker, 2001, p. 202; Almeida *et al.*, 2006, p. 6, 9, 19, 24; 2007a, p. 13; 2007b, p. 9, 18; 2012, p. 11; Coelho *et al.*, 2006, p. 51; Felder *et al.*, 2009, p. 1057; De Grave & Fransen, 2011, p. 384; Boos *et al.*, 2012, p. 1024; Santos *et al.*, 2012, p. 149, 151, fig. 3f; Soledade & Almeida, 2013, p. 101, 107, 113, 114, fig. 5e.

Alpheus intrinseccus Luederwaldt, 1919, p. 430; Luederwaldt, 1929, p. 52 (erro de grafia).

Crangon intrinsecus Schmitt, 1926, p. 23.

Material-tipo. Não examinado (Depositado no Natural History Museum, Londres, Inglaterra [NHMUK 1888.22]).

Material Examinado. ATLÂNTICO OCIDENTAL - México. 1 macho, Morro de la Mancha, Mpio de Actopan, Veracruz, col. R. Alvarez, 16.v.1996, CNCR 20277; Venezuela. 1 macho, Sucre, Rio de Oro, 16–20 m, Expedição Mercator XIV, 30.xii.1937,

RMNH.Crus.D.8588; Suriname. 1 macho, Rio Suriname, 7 m, 3.v.1957, RMNH.Crus.D.11462; Brasil. 1 fêmea ovígera, 1 macho, Pernambuco, Goiana, Praia de Ponta de Pedras, associado à esponja *Desmaysamma anchorata*, col. U. Pinheiro, 16.v.2014, MOUFPE 15.626; 1 fêmea ovígera, Bahia, Ilhéus, São Domingos, col. R.O. Vasques, 02.v.2003, UESC 188; 1 fêmea ovígera, Bahia, Ilhéus, costa de Ilhéus, 21.i.2004, UESC 292; 2 fêmeas ovígeras, 1 fêmea, Bahia, Ilhéus, Rio Cachoeira, 18.ix.2004, UESC 584; 1 macho, 1 fêmea ovígera, Bahia, Ilhéus, Rio Cachoeira, 13.i.2005, UESC 619; 1 fêmea, Bahia, Camamu, 06.viii.2005, UESC 705; 2 machos, 1 fêmea ovígera, Bahia, Ilhéus, Praia do Malhado, col. F.J. Guimarães, 20.ix.2011, UESC 1571; 2 machos, 2 fêmeas ovígeras, Bahia, Prado, Corumbau, 27.iv.2006, UESC 1572; 1 fêmea, Rio de Janeiro, col. A.O. Almeida, 05.xii.2007, MOUFPE 15.610; 1 fêmea ovígera, 1 fêmea, 2 machos, São Paulo, Santos, col. Castilho *et al.*, 24.x.2011, CCDB 1591; 1 macho, 1 fêmea ovígera, São Paulo, Ubatuba, Enseada de Ubatuba, cols. Mantelatto *et al.*, 03.v.2007, CCDB 1951; 2 machos, 3 fêmeas ovígeras, São Paulo, Ubatuba, Enseada de Ubatuba, col. F. Mantelatto, 18.xiii.2007, CCDB 2219; 2 fêmeas ovígeras, São Paulo, Ubatuba, Enseada de Ubatuba, cols. Mantelatto *et al.*, 02.vi.2008, CCDB 2357; 2 fêmeas ovígeras, 1 fêmea, São Paulo, Ubatuba, Enseada de Ubatuba, 13.iii.2005, CCDB 3410; 1 fêmea ovígera, 1 fêmea, São Paulo, Ubatuba, Enseada de Ubatuba, 7 m, col. F. Mantelatto, 27.v.2009, CCDB 3496; 3 machos e 1 fêmea ovígera, São Paulo, Ubatuba, Enseada de Ubatuba, 04.v.2009, CCDB 3497; 3 machos, 5 fêmeas, São Paulo, Ubatuba, Enseada de Ubatuba, col. F. Mantelatto, 12.v.2010, CCDB 3499; 1 fêmea, São Paulo, Ubatuba, Enseada de Ubatuba, 25m, viii.2002, CCDB 3500; 2 machos, São Paulo, Ubatuba, Enseada de Ubatuba, 20,viii.2002, CCDB 3502; 1 macho, 1 fêmea, São Paulo, Ubatuba, Enseada de Ubatuba, col. F. Mantelatto, 23.iv.2012, CCDB 3957; 1 fêmea, São Paulo, Ubatuba, Praia Grande, col. F. Mantelatto, 01.v.2002, CCDB 1126; 2 Fêmeas ovígeras, São Paulo, Ubatuba, Ilha Anchieta, cols. Mantelatto *et al.*, 01.viii.2002, CCDB 1416; 1 macho, 2 fêmeas, São Paulo, Ubatuba, Ilha Anchieta, iii.2001, CCDB 3490; 1 fêmea, São Paulo, Ubatuba, Ilha Anchieta, cols. F. Mantelatto, R. Biagi, xi.2002, CCDB 4096; 1 fêmea, São Paulo, Ubatuba, Enseada de Ubatuba, Praia do Cedro, cols. Costa *et al.*, 07.viii.2011, CCDB 425; 7 machos, 6 fêmeas ovígeras, São Paulo, Ubatuba, Enseada de Ubatuba, Praia do Cedro, col. F. Mantelatto, 04.iv.2011, CCDB 3414; 2 machos, 1 fêmea, São Paulo, Ubatuba, Enseada de Ubatuba, Praia do Cedro, cols. T. Castilho, R.C. Costa, 06.vii.2011, CCDB 3441; 3 machos, 11 fêmeas, São Paulo, Ubatuba, Enseada de Ubatuba, Praia do Cedro, cols. Castilho *et al.*, 07.vii.2011, CCDB 3817; 3 machos, 18 fêmeas, São Paulo, Ubatuba, offshore, col. D. Rosa, 05.ix.2011, CCDB 3618; 1 macho, São Paulo, Caraguatatuba, Enseada de

Caraguatatuba, 01.ix.2002, CCDB 3504; 1 fêmea ovígera, Santa Catarina, Penha, Itapocoroy, 17 m, 25.v.2014, MOUFPE 15.611; ATLÂNTICO ORIENTAL - Serra Leoa. 2 fêmeas ovígeras, em frente ao Rio Serra Leoa, 19.iii.1953, RMNH.Crus.D.9313; 1 fêmea ovígera, Freetown, Estação Freetown Harbour, 28.iii.1953, RMNH.Crus.D.9314; Gana. 1 fêmea ovígera, 1 fêmea, 1 macho, Gold Coast, 14.iii.1951, RMNH.Crus.D.10209; Benin. 1 fêmea ovígera, Cotonou, 11.iv.1964, RMNH.Crus.D.19933; Camarões. 1 fêmea ovígera, 2 fêmeas, Kribi, 09.viii.1964, RMNH.Crus.D.21736; República Democrática do Congo. 1 fêmea ovígera, 2 fêmeas, 2 machos, Banana, 1968, RMNH.Crus.D.24888; Angola. 1 fêmea ovígera, Expedição Mercator XIV, 11.i.1930, RMNH.Crus.D.8587.

Distribuição. Atlântico Ocidental - Porto Rico até o Brasil (do Piauí até Santa Catarina). Atlântico Oriental - Saara Ocidental até o Gabão (Crosnier & Forest, 1966; Christoffersen 1979, 1998).

Localidade-tipo. Ao largo de Salvador, Bahia, Brasil.

Ecologia. Ocorre em um intervalo de profundidade de 0 a 40 m. É encontrado em vários tipos de fundos moles, tais como lama, argila, areia, areia com gorgônias, substrato com *Halodule*, areia grossa com conchas, em algas calcárias, e em fendas de cascalho de coral (Christoffersen, 1979; Almeida *et al.*, 2006; Santos *et al.*, 2012).

Medidas. Maior espécime analisado: UESC 1573 – Macho, Comprimento de Carapaça: 13,48 mm; menor espécime analisado: RMNH.Crus.D.21736 – Fêmea, Comprimento de Carapaça: 2,13 mm

Registros prévios. Spence Bate, 1888 (Ao largo de Salvador, Bahia, Brasil, 15–44 m). — Osorio, 1892 (São Tomé). — Moreira, 1906 (Ilha de São Sebastião, São Paulo, Brasil, 24 m). — Balss, 1916 (África Ocidental); 1925 (Victoria, Camarões). — Luederwaldt, 1919 (Ilha São Sebastião, São Paulo, Brasil); 1929 (São Paulo, Brasil). — Schmitt, 1926 (Banana, Zaire, Congo) — Holthuis, 1951 (Ao largo da Guiné, 25 m); 1952 (Angra de Cintra, Rio de Oro, Guiné); 1959 (Ao largo do Suriname, 7–26 m). — Sourie, 1954 (Senegal). — Buchanan, 1958 (Acra, Gana). — Longhurst, 1958 (Serra Leoa). — Crosnier & Forest, 1964 (Congo); 1965 (Conakri, Guiné; Ilha do Príncipe); 1966 (Guiné, 10 m; Ilha do Príncipe, 12 m; Togo,

14–17 m; Benin, 12–14 m; Congo; Gabão). — Fausto-Filho, 1970 (Fortaleza, Ceará, Brasil, 1–5 m); 1980 (Piauí, Ceará, Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco, Alagoas, Brasil). — Coelho & Ramos, 1972 (Pernambuco, Brasil). — Chace, 1972 (Tobago). — Christoffersen, 1979 (Suriname, 25,6 m; Fortaleza, Ceará, Brasil; Espírito Santo, Brasil, 0–6 m; Rio de Janeiro, Brasil, 40 m; Ilha de São Sebastião, São Paulo, Brasil, 24 m; Santa Catarina, Brasil, 18–32 m); 1982 (Rio de Janeiro a Santa Catarina, Brasil). — Fausto-Filho, 1978 (Ceará, Brasil). — Ramos-Porto, 1980 (Pernambuco, Brasil). — Rodriguez, 1980 (Mochima, Sucre, Venezuela). — Sampaio & Fausto-Filho, 1984 (Ceará, Brasil). — Coelho *et al.*, 1986; 2006 (Piauí, Brasil, Ceará, Brasil, Rio Grande do Norte, Brasil, Pernambuco, Brasil, Alagoas, Brasil, Bahia, Brasil). — Coelho-Santos & Coelho, 1998 (Pernambuco, Brasil). — Costa *et al.*, 2000 (São Paulo, Brasil) — Almeida *et al.*, 2007b (Camamu, Bahia, Brasil) — Almeida *et al.*, 2006; 2007a; 2012 (Ilhéus, Bahia, Brasil). — Felder *et al.*, 2009 (Golfo do México). — Boos *et al.*, 2012 (Santa Catarina, Brasil). — Santos *et al.*, 2012 (Maraú, Bahia, Brasil).

Redescrição. Carapaça lisa, sem dentes ou tubérculos na linha média; rostro dorsalmente plano, ao menos na porção distal, em formato de Y invertido, alcançando muito além da metade do comprimento do primeiro segmento do pedúnculo antenular; sulcos adrostrais profundos e largos, nitidamente delimitados; capuzes oculares inflados dorsalmente, com forte dente agudo decorrente da inclinação dorsomesial (Fig. 1A); segmento basal da antênula com pequeno dente triangular na superfície ventromesial, em formato de barbatana de tubarão (Fig. 1C). Ângulo pterigostomial arredondado. Endentação cardíaca bem desenvolvida.

Olhos não visíveis em vista dorsal e lateral; córnea bem desenvolvida, arredondada; pedúnculo antenular com estilocerito agudo na margem distal, não alcançando a margem distal do primeiro segmento do pedúnculo antenular; antena com basicerito largo, apresentando dente distolateral agudo, voltado para frente; escafoцерito com margem lateral ligeiramente côncava; dente distolateral forte ultrapassando muito a lâmina relativamente estreita; carpocerito moderadamente alargado, não ultrapassando a porção distal do terceiro segmento do pedúnculo antenular (Fig. 1B).

Peças bucais típicas para *Alpheus* (Fig. 1 D–G); mandíbula com palpo; processo incisivo muito robusto apresentando oito ou nove dentes distalmente arredondados; processo molar também robusto (Fig. 1G); primeiro e segundo maxilípodo como ilustrado, não específicos da espécie; terceiro maxilípodo robusto, mais longo do que o pedúnculo antenular e o carpocerito quando estendido; pleurobrânquia ausente na base; coxa com placa lateral,

levemente truncada distalmente; antepenúltimo segmento do endopodito estreito, não achatado, com margem ventral rugosa, apresentando poucas cerdas; penúltimo segmento com aproximadamente metade do comprimento do último segmento; margem lateral um pouco rugosa; segmento final afinando distalmente, com margem lateral ligeiramente rugosa, apresentando cerdas muito longas; exopodito do terceiro maxilípodo não atingindo a extremidade distal do antepenúltimo segmento do endopodito, com cerdas longas e flexíveis na margem posterior (Fig. 1D).

Quelípodo maior com mero achatado ventralmente apresentando $\frac{1}{2}$ do comprimento do mero do quelípodo menor; margens ventromesial e ventrolateral serrilhadas; carpo em formato de taça, com cerdas distodorsais longas; palma entalhada dorsal e ventralmente; entalhe ventral com três pequenos tubérculos; com superfície lisa, coberta com cerdas; comprimida lateralmente em vista dorsal; *linea impressa* bem marcada; superfícies dorsomesial, dorsolateral e ventrolateral da palma cada uma com forte dente agudo; ombro dorsal não saliente, arredondado, inclinado suavemente para o entalhe; ombro ventral não saliente anteriormente, arredondado; dedos menores que a metade do comprimento da palma; dedo fixo com margem distal arredondada; pólex não entalhado na margem distal à fossa; plunger pouco desenvolvido (Fig. 2 A, B).

Quelípodo menor com mero apresentando aproximadamente o dobro do comprimento do mero do quelípodo maior; margens ventromesial e ventrolateral serrilhadas; armado distalmente com dente na superfície dorsomesial; carpo em forma de taça, levemente maior do que o da quela maior; palma delgada, com superfície lisa, coberta com cerdas; superfície dorsomesial e dorsolateral da palma com forte dente agudo; dedos delgados e retos; dedos nos machos com cerdas tipo balaeniceps; pólex com margem cortante afiada; dátilo com margem serrilhada (Fig. 1 C, D).

Segundo pereiópodo com ísquio e mero subiguais em comprimento, primeiro segmento do carpo mais longo; proporção dos segmentos do carpo (proximal para distal) 3: 2: 1: 1: 2; quela simples, com os dedos subiguais à palma, apresentando poucos tufo de cerdas na porção distal (Fig. 2E). Terceiro e quarto pereiópodos com cerdas espiniformes na superfície ventrolateral do ísquio; mero armado com dente distal na margem ventral; carpo desarmado, apresentando $\frac{1}{2}$ do comprimento do mero; própodo com sete cerdas espiniformes ao longo da margem ventral e duas cerdas espiniformes distoventrais perto da articulação com dátilo; dátilo cerca de $\frac{1}{3}$ comprimento do própodo, simples, gradualmente curvado em direção a ponta aguda (Fig. 2 F, G). Quinto pereiópodo com ísquio e mero desarmados, carpo armado com dente distoventral, aproximadamente metade do comprimento do mero; própodo

ligeiramente maior do que o carpo, com seis cerdas espiniformes ao longo da margem ventral e um par distal próximo ao dátilo; dátilo simples, cerca de $\frac{1}{3}$ do comprimento do própodo, ligeiramente curvo, agudo na porção distal (Fig. 2H).

Somitos abdominais lisos, margens ventral e posterior das pleuras arredondadas; telso largo; superfície dorsal convexa, sem sulco mediano, com dois pares de grandes cerdas espiniformes, inseridas aproximadamente a $\frac{1}{3}$ e $\frac{2}{3}$ do comprimento do telso; margem posterior delgada e convexa, com fileira de pequenas cerdas espiniformes, ângulo posterolateral cada um com dois pares de cerdas espiniformes, pares laterais muito mais curtos do que mesiais; tubérculos anais bem desenvolvido; urópodos com protopodito bífido, cada lobo terminando em dente agudo; exopodito e endopodito subiguais em comprimento; espinho distolateral do exopodito sem pigmentação escura; endopodito com uma série de espinhos irregularmente distribuídos ao longo da margem posterior (Fig. 2I).

Variação. Não foi verificada nenhuma variação morfológica consistente nos caracteres analisados para todos os indivíduos. Os caracteres morfológicos analisados não apresentaram variação entre os sexos, nem ao longo da ontogenia.

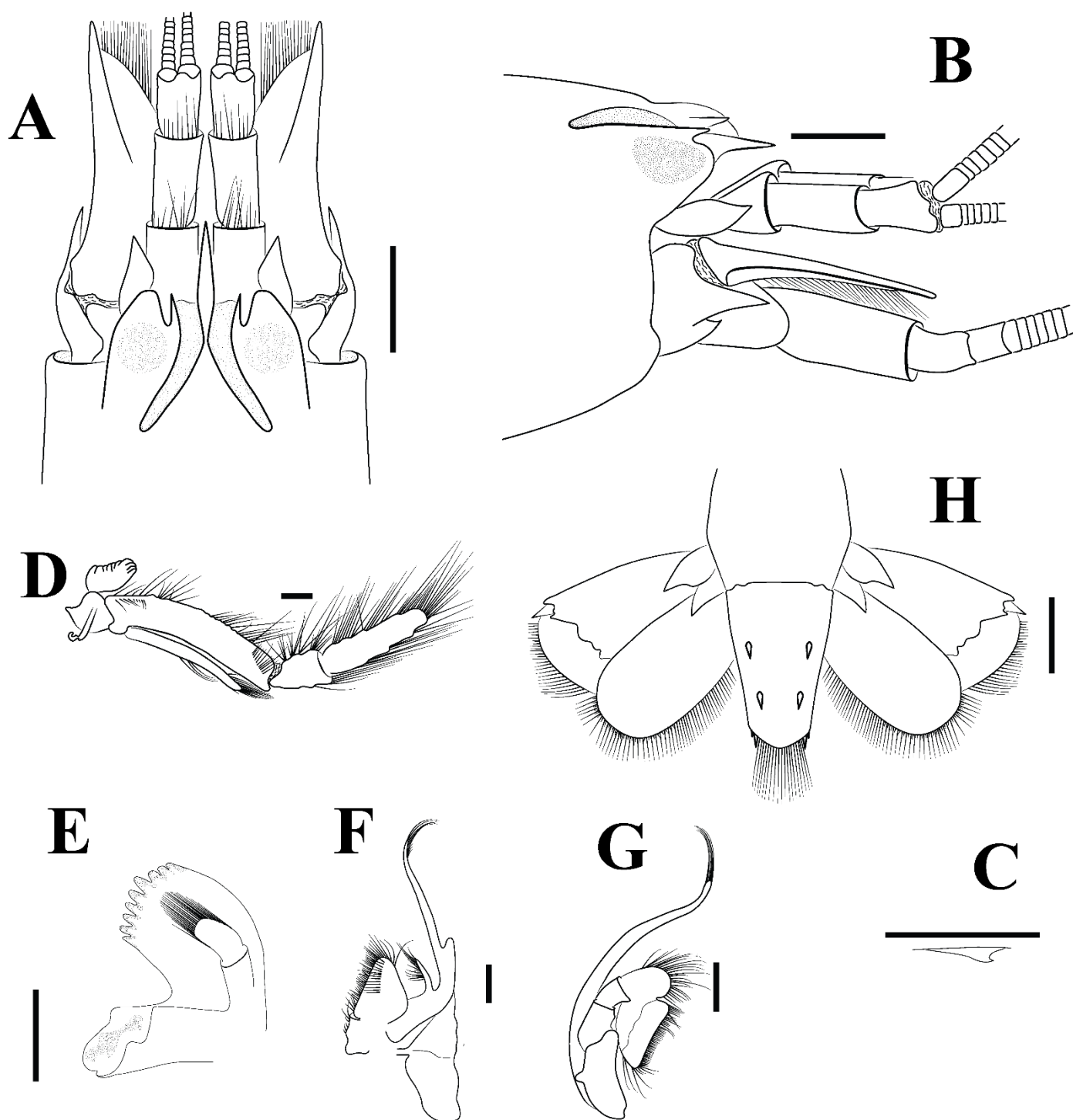


Figura 1 - *Alpheus intrinsecus* Spence Bate, 1888, macho (UESC 1571), Praia do Malhado, Ilhéus, Bahia, Brasil: A, região frontal da carapaça e apêndices cefálicos, vista dorsal; B, região frontal da carapaça e apêndices cefálicos, vista lateral; C, dente mesioventral do primeiro segmento do pedúnculo antenular; D, terceiro maxilípodo, vista lateral; E, mandíbula, vista mesial; F, primeiro maxilípodo, vista lateral; G, segundo maxilípodo, vista lateral; H, telso e urópodos, vista dorsal. Barras de escala = 1 mm.

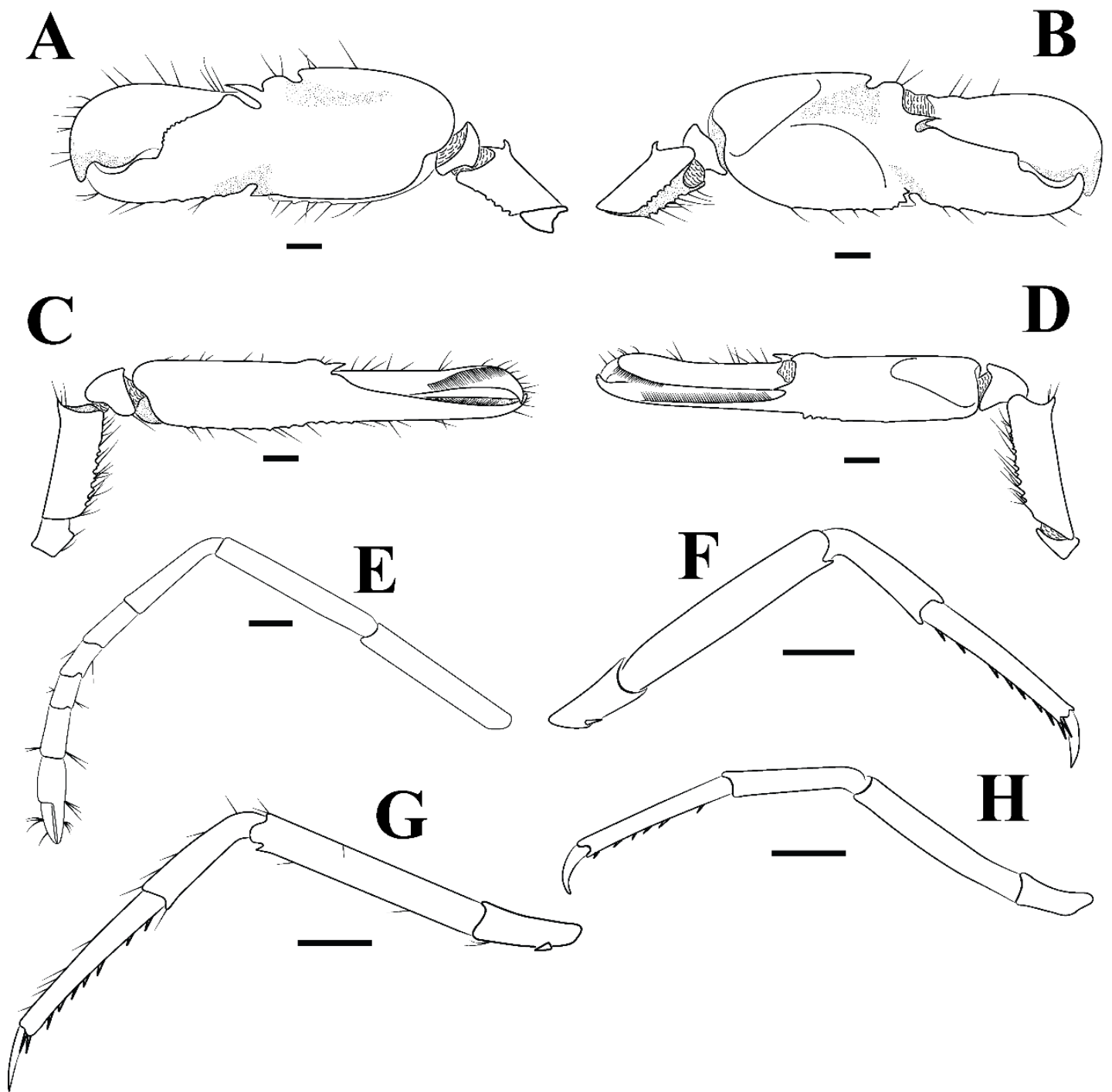


Figura 2 - *Alpheus intrinsicus* Spence Bate, 1888, macho (UESC 1571), Praia do Malhado, Ilhéus, Bahia, Brasil: A, quelípodo maior, vista mesial; B, quelípodo maior, vista lateral; C, quelípodo menor, vista mesial; D, quelípodo menor, vista lateral; E, segundo pereiópodo, vista lateral; F, terceiro pereiópodo, vista lateral; G, quarto pereiópodo, vista lateral; H, quinto pereiópodo, vista lateral. Barras de escala = 1 mm.

Discussão

O alinhamento das seqüências do gene 16S consistiu de 575 posições de pares de bases. A distância genética média (K2P) estimada entre os oito exemplares de *Alpheus intrinsecus* foi 0,009. A variação intraespecífica de 0 a 0,022. As distâncias genéticas estimadas entre os espécimes de *A. intrinsecus* e outras espécies do gênero variaram de 0,283 a 0,460. A variação interespecífica de 0,114 a 0,472 (Tabela 3).

A comparação minuciosa dos caracteres morfológicos analisados nos exemplares de *Alpheus intrinsecus* revelou que não existe diferença consistente entre espécimes provenientes das diversas localidades que tiveram material examinado.

As distâncias genéticas intraespecíficas de *A. intrinsecus* (0 a 0,022) foram muito menores que as divergências genéticas interespecíficas (0,114 a 0,472). Os valores intraespecíficos encontrados são mais elevados do que os valores encontrados em outro estudo baseado no gene 16S, no qual as distâncias genéticas (K2P) entre a espécie *A. tenuis* Kim & Abele, 1988, do Pacífico e o complexo *A. armillatus*, do Caribe variaram de 0,070–0,100 (Mathews, 2006).

A árvore filogenética gerada pela análise de ML mostrou uma clara separação dos espécimes de *A. intrinsecus* de outras espécies congêneras (Fig. 3). Esta análise incluiu outras espécies do grupo *A. edwardsi*, incluindo algumas espécies morfológicamente semelhantes, tais como *Alpheus bouvieri* e *Alpheus heterochaelis*.

Portanto, a análise genética (distâncias K2P e ML) corroborou os resultados morfológicos. Além disso, com base na pequena distância (0 a 0,022) entre os espécimes do Atlântico ocidental e oriental, a distribuição anfiatlântica da espécie foi confirmada, refutando a hipótese de existência de duas ou mais espécies crípticas.

A hipótese mais provável que justifica a distribuição geográfica apresentada por este alfeídeo é a dispersão natural, por meio de larvas em fase dispersiva (Udekem d'Acoz, 2000; Wirtz, 2004). Em sistemas marinhos a extensão espacial da dispersão larval tem sido inferida a partir de estimativas da duração de estágios larvais dispersivos, a partir do movimento de partículas através das correntes oceânicas, ou a partir de análises de variação das frequências alélicas de genes mitocondriais ou nucleares (Johnson, 1960; Scheltema, 1988; Cowen, *et al.*, 2007; Nunes *et al.*, 2011). Contudo, para a espécie estudada e outros congêneres esta extensão espacial da dispersão larval ainda é desconhecida.

Em geral, as longas distâncias de mar aberto podem ser intransponíveis para as larvas de alguns organismos marinhos (Nunes *et al.*, 2011). Com isso, a distância entre o ponto mais

oriental do Brasil e a Ilha de São Tomé, separados por 4.800 km, consistiria em uma verdadeira barreira geográfica para a distribuição de espécies marinhas. Todavia, essa hipótese não parece se aplicar as populações de *A. intrinsecus*, visto que a distância genética entre as populações dos dois lados do Atlântico foi muito baixa.

Casos como o da espécie em estudo sugerem que as faunas marinhas do Atlântico oriental e ocidental podem apresentar conexão por meio das correntes equatoriais (Wirtz & Martins, 1993). Essas correntes fluem de leste para oeste determinando os padrões de distribuição geográfica das espécies e são capazes de manter o fluxo gênico entre populações (Scheltema, 1971; Nunes *et al.*, 2011). Além disso, a migração vertical ontogenética facilitaria a dispersão no Atlântico Equatorial porque as distâncias de dispersão tendem a aumentar nas correntes de águas superficiais em comparação com o fundo do mar (Young *et al.*, 1996, 2012).

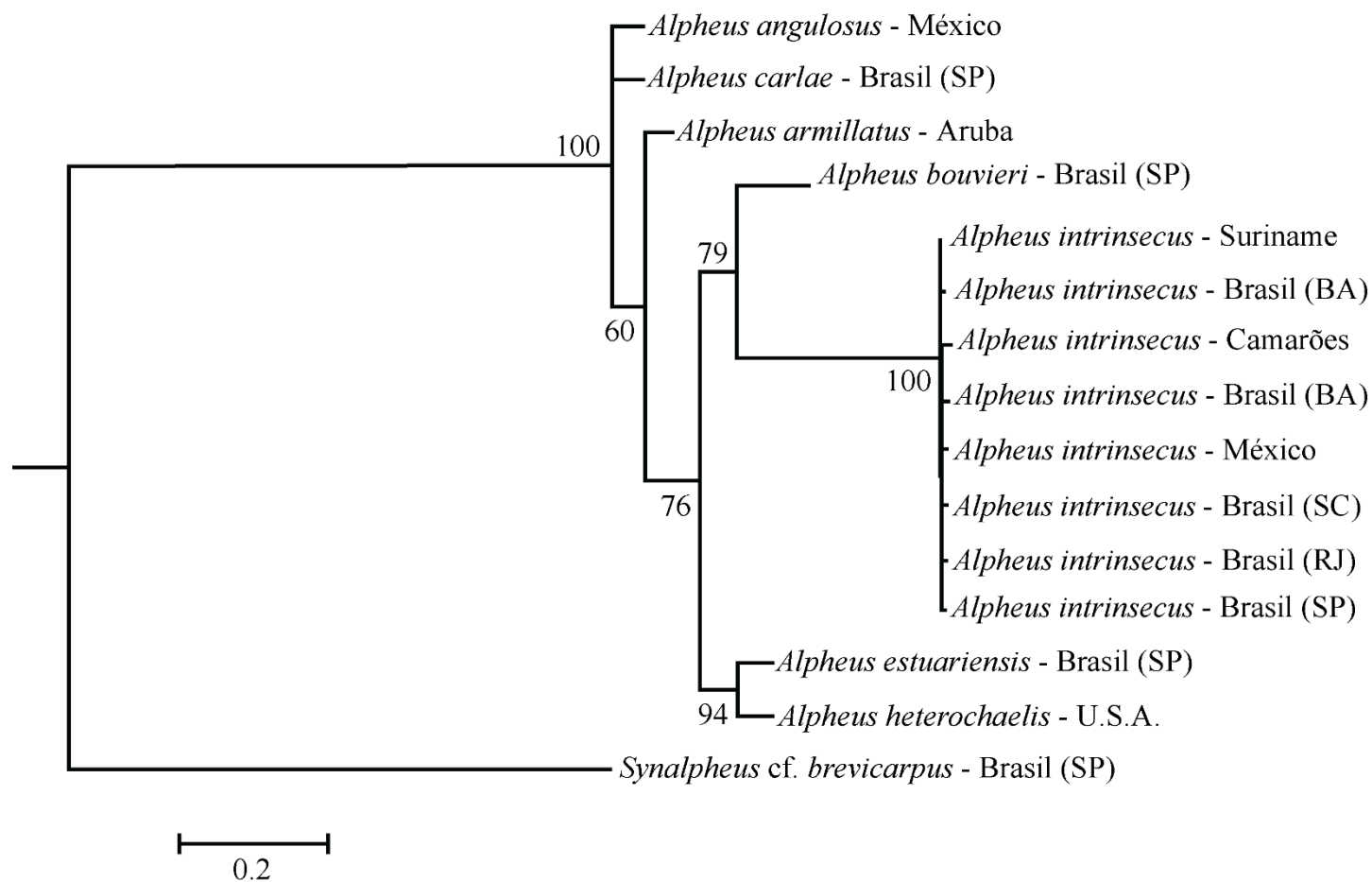
A conectividade entre grandes áreas geográficas tem repercussões importantes para a dinâmica populacional de uma espécie (Nunes *et al.*, 2011). Populações conectadas por dispersão podem se comportar como grandes populações, ignorando os efeitos negativos da deriva genética. Este padrão de conectividade preserva a variabilidade genética de populações menores que são mais suscetíveis à perda de diversidade genética através dos efeitos da deriva genética (Wright, 1931; Nunes *et al.*, 2011).

Estudos prévios com espécies de ampla distribuição têm verificado pequenas variações morfológicas, morfométricas ou mesmo de coloração, as quais aliadas à variabilidade genética suportaram a separação destas espécies em linhagens crípticas completamente distintas. Este padrão não foi verificado em *A. intrinsecus*, uma vez que as características, morfológicas e genéticas utilizadas aqui se mostraram conservadas entre as populações de ambos os lados do Atlântico. Estes resultados, portanto, refutam a hipótese original de que linhagens crípticas poderiam estar envolvidas, e assume-se desta forma que *A. intrinsecus* apresenta uma distribuição anfiatlântica.

Tabela 3 - Matriz de distância genética (Kimura 2 parâmetros) do gene 16S entre alguns espécimes de *Alpheus intrinsecus* Spence Bate, 1888 e outras espécies de *Alpheus* Fabricius, 1798 e *Synalpheus* Spence Bate, 1888. Abreviaturas de localidade - BA: Bahia; RJ: Rio de Janeiro; SP: São Paulo; SC: Santa Catarina.

Espécimes	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1 – <i>A. intrinsecus</i> (México)	—													
2 – <i>A. intrinsecus</i> (Suriname)	0,005													
3 – <i>A. intrinsecus</i> (Camarões)	0,017	0,011												
4 – <i>A. intrinsecus</i> (Brasil – BA)	0,011	0,005	0,017											
5 – <i>A. intrinsecus</i> (Brasil – BA)	0,017	0,011	0,022	0,005										
6 – <i>A. intrinsecus</i> (Brasil – RJ)	0,005	0,000	0,011	0,005	0,011									
7 – <i>A. intrinsecus</i> (Brasil – SP)	0,011	0,005	0,017	0,011	0,017	0,005								
8 – <i>A. intrinsecus</i> (Brasil – SC)	0,005	0,000	0,011	0,005	0,011	0,000	0,005							
9 – <i>A. angulosus</i> (México)	0,399	0,389	0,378	0,399	0,409	0,389	0,389	0,389						
10 – <i>A. armillatus</i> (Aruba)	0,357	0,348	0,340	0,357	0,366	0,348	0,348	0,348	0,161					
11 – <i>A. bouvieri</i> (Brasil – SP)	0,292	0,283	0,300	0,292	0,300	0,283	0,283	0,283	0,268	0,221				
12 – <i>A. carlae</i> (Brasil – SP)	0,449	0,438	0,426	0,449	0,460	0,438	0,438	0,438	0,114	0,141	0,278			
13 – <i>A. estuariensis</i> (Brasil – SP)	0,417	0,407	0,426	0,417	0,427	0,407	0,407	0,407	0,216	0,179	0,172	0,194		
14 – <i>A. heterochaelis</i> (EUA)	0,379	0,369	0,359	0,379	0,389	0,369	0,369	0,369	0,237	0,158	0,186	0,208	0,160	
15 – <i>S. cf. brevicarpus</i> (Brasil – SP)	0,461	0,461	0,472	0,461	0,471	0,461	0,461	0,461	0,299	0,266	0,357	0,275	0,282	0,340

Figura 3 - Árvore filogenética de *Alpheus intrinsecus* Spence Bate, 1888 e outras espécies de *Alpheus* Fabricius, 1798 e *Synalpheus* Spence Bate, 1888, usando a análise de Máxima Verossimilhança de sequências do gene 16S. Os números nós são valores de suporte para 400 pseudo-réplicas de bootstraps; valores <50% não foram incluídos. Abreviaturas de localidade - BA: Bahia; SC: Santa Catarina; SP: São Paulo; RJ: Rio de Janeiro.



Referências

- Almeida, A.O., Boehs, G., Araújo-Silva, C.L., & Bezerra, L.E.A. (2012) Shallow-water caridean shrimps from southern Bahia, Brazil, including the first record of *Synalpheus ul* (Ríos & Duffy, 2007) (Alpheidae) in the southwestern Atlantic Ocean. *Zootaxa*, 3347, 1–35.
- Almeida, A.O., Coelho, P.A., Santos, J.T.A. & Ferraz, N.R. (2006) Crustáceos decápodos estuarinos de Ilhéus, Bahia, Brasil. *Biota Neotropica*, 6, 1–24.
- Almeida, A.O., Coelho, P.A., Santos, J.T.A. & Ferraz, N.R. (2007a) Crustáceos estomatópodos e decápodos da costa de Ilhéus, Bahia, Brasil. *Atlântica*, 29, 5–20.
- Almeida, A.O., Guerrazzi, M.C., & Coelho, P.A. (2007b) Stomatopod and decapod crustaceans from Camamu Bay, state of Bahia, Brazil. *Zootaxa*, 1553, 1–45.
- Almeida, A.O., Terossi, M., Araújo-Silva, C.L. & Mantelatto, F.L. (2013) Description of *Alpheus buckupi* spec. nov., a new amphi-Atlantic snapping shrimp (Caridea: Alpheidae), based on morphological and molecular data. *Zootaxa*, 3652, 4, 437–452.
- Almeida, A.O., Terossi, M. & Mantelatto, F.L. (2014) Morphology and DNA analyses reveal a new cryptic snapping shrimp of the *Alpheus heterochaelis* Say, 1818 (Decapoda: Alpheidae) species complex from the western Atlantic. *Zoosystema*, 36, 1, 53–71.
- Anker, A. (2001) Taxonomie et évolution des Alpheidae (Crustacea, Decapoda). Thèse de Doctorat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 2, 547 + 331.
- Anker, A. (2012) Revision of the western Atlantic members of the *Alpheus armillatus* H. Milne Edwards, 1837 species complex (Decapoda, Alpheidae), with description of seven new species. *Zootaxa*, 3386, 1–109.
- Anker, A., Hurt, C., Jara, J. & Knowlton, N. (2008a) Revision of the *Alpheus cylindricus* Kingsley, 1878 species complex (Crustacea: Decapoda: Alpheidae), with revalidation of *A. vanderbilti* Boone, 1930. *Zootaxa*, 1943, 53–68.
- Anker, A., Hurt, C. & Knowlton, N. (2008b) Revision of the *Alpheus websteri* Kingsley, 1880 species complex (Crustacea: Decapoda: Alpheidae), with revalidation of *A. arenensis* (Chace, 1937). *Zootaxa*, 1694, 51–68.
- Anker, A., Hurt, C. & Knowlton, N. (2009) Description of cryptic taxa within the *Alpheus bouvieri* A. Milne-Edwards, 1878 and *A. hebes* Kim and Abele, 1988 species complexes (Crustacea: Decapoda: Alpheidae). *Zootaxa*, 2153, 1–23.
- Anker, A. & Pachelle, P.P.G. (2013) Re-examination of the eastern Pacific and Atlantic material of *Alpheus malleator* Dana, 1852, with the description of *Alpheus wonkimi* sp. nov (Crustacea: Decapoda: Alpheidae). *Zootaxa*, 3637, 4, 412–431.
- Balss, H. (1916) Crustacea II: Decapoda Macrura und Anomura (ausser Fam. Paguridae). In: Beiträge zur Kenntnis der Meeresfauna Westafrikas, 2, 13–46.
- Balss, H. (1925) *Macrura der Deutschen Tiefsee-Expedition*. 2. *Natantia*, Teil A. Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition “Valdivia”, 20, 217–315, 20–28.
- Bauer, R.T. (2004) *Remarkable shrimps: adaptations and natural history of the carideans*. University of Oklahoma Press, 7, 111–136.
- Boone, L. (1930) *Crustacea: Anomura, Macrura, Schizopoda, Isopoda, Amphipoda*,

- Mysidacea, Cirripedia, and Copepoda. In: Scientific Results of Cruises of the yachts "Eagle" and "Ara", 1921-1928, William K. Vanderbilt Commanding. Bulletin Vanderbilt Marine Museum, 3, 1-221, 1-83.*
- Boos, H., Bond-Buckup, G., Buckup, L., Araujo, P.B., Magalhães, C., Almerão, M.P., Santos, R.A. & Mantelatto, F.L. (2012) Checklist of the Crustacea from state of Santa Catarina, Brazil. *Check List*, 8, 6, 1020-1046.
- Buchanan, J.B. (1958) The bottom fauna communities across the continental shelf of Accra, Ghana (Gold Coast). *Proceedings of the Zoological Society of London*, 130, 1, 1-56.
- Chace, F.A. Jr. (1972) The shrimps of the Smithsonian-Bredin Caribbean expeditions with a summary of the West Indian shallowwater species (Crustacea: Decapoda: Natantia). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 98, 1-179.
- Christoffersen, M.L. (1979) Decapod Crustacea: Alpheoidea. Campagnes de la Calypso au large des côtes Atlantiques de l'Amérique du Sud (1961-1962). I. *Résultats Scientifiques de la Campagne de la Calypso*, 11, 297-377.
- Christoffersen, M.L. (1980) Taxonomia e distribuição geográfica dos Alpheoidea (Crustacea, Decapoda, Natantia) do Brasil, Uruguay e norte da Argentina, incluindo considerações sobre a divisão do sul do continente em províncias biogeográficas marinhas. PhD Thesis, Universidade do São Paulo, São Paulo, 467.
- Christoffersen, M.L. (1982) Distribution of warm water Alpheoid shrimp (Crustacea, Caridea) on the continental shelf of eastern South America between 23 and 35° lat. *S. Boletim do Instituto Oceanográfico*, São Paulo, 31, 1, 93-112.
- Christoffersen, M.L. (1984) The western Atlantic snapping shrimps related to *Alpheus heterochaelis* Say (Crustacea, Caridea), with the description of a new species. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 35, 19, 189-208.
- Christoffersen, M.L. (1998) Malacostraca. Eucarida. Caridea, Crangonoidea and Alpheoidea (except Glyphocrangonidae and Crangonidae). In: Young P.S. (ed.), Catalogue of Crustacea of Brazil, 351-372. Museu Nacional, Rio de Janeiro
- Coelho, P.A., Almeida, A.O., de Souza-Filho, J.F., Bezerra, L.E.A. & Giraldes, B.W. (2006) Diversity and distribution of the marine and estuarine shrimps (Dendrobranchiata, Stenopodidea and Caridea) from North and Northeast Brazil. *Zootaxa*, 1221, 41-62.
- Coelho, P.A. & Ramos, M.A. (1972) A constituição e a distribuição da fauna de decápodos do litoral leste da América do Sul entre as latitudes de 5°N e 39°S. *Trabalhos Oceanográficos da Universidade Federal de Pernambuco*, 13, 133-236.
- Coelho, P.A., Ramos-Porto, M., & Calado, T.C.S. (1986) Litoral do Rio Grande do Norte: Decapoda. *Cad. ômega Univ. Fed. Rural PE, Sér. Ci. Aquát*, 2, 79-105.
- Coelho, P.A., Ramos-Porto, M.A. & Koenig, M.L. (1980) Biogeografia e bionomia dos crustáceos do litoral equatorial brasileiro. *Trabalhos do Instituto Oceanográfico da Universidade Federal de Pernambuco, Recife*, 15, 7-138.
- Coelho-Santos, M.A. & Coelho, P.A. (1998) Camarões (Crustacea Decapoda) do litoral de Jaboatão dos Guararapes, Pernambuco-Brasil. *Trabalhos Oceanográficos da Universidade Federal de Pernambuco*, 26, 63-83.
- Costa, R.C., Fransozo, A., Mantelatto, F.L.M. & Castro, R.H. (2000) Occurrence of

- shrimp species (Crustacea: Decapoda: Natantia: Penaeidea and Caridea) in Ubatuba Bay, Ubatuba, SP, Brazil. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 113, 776–781.
- Coutière, H. (1899) Les “Alpheidae”, morphologie externe et interne, formes larvaires, bionomie. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie, série 8*, 9, 1–560, pls. 1–6. Masson, Paris.
- Cowen, R.K., Gawarkiewicz, G.G., Pineda, J., Thorrold, S.R., & Werner, F.E. (2007). Population connectivity in marine systems: an overview. *Oceanography*, 20, 3, 14–21.
- Crandall K.A. & Fitzpatrick J.F., Jr. (1996) Crayfish molecular systematics: Using a combination of procedures to estimate phylogeny. *Systematic Biology*, 45, 1–26. <http://dx.doi.org/10.1093/sysbio/45.1.1>
- Crosnier, A. & Forest, J. (1964) Remarques sur quelques espèces ouest-africaines d’Alpheidae (Decapoda Macrura). Description d’*Alpheus blachei* sp. nov. *Bulletin du Muséum National d’Histoire Naturelle*, 36, 355–367.
- Crosnier, A. & Forest, J. (1965) Note préliminaire sur les Alpheidae recueillis par la Calypso dans l’Atlantique oriental tropical. *Bulletin du Muséum national d’Histoire naturelle, Paris*, 36, 602–610.
- Crosnier, A. & Forest, J. (1966) Crustacés Décapodes: Alpheidae. In: Campagnes de la Calypso dans le Golfe de Guinée et aux Iles Principe, São Tomé et Annobon (1956), et Campagne aux Iles du Cap Vert (1959). Part 19: Résultats Scientifiques des Campagnes de la Calypso 7(27). *Annales de l’Institut Océanographique de Monaco*, 44, 199–314.
- Dana, J.D. (1852) Crustacea. United States Exploring Expedition during the years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842 under the command of Charles Wilkes, U. S. N., 1, 13, i–viii, 1–1620.
- De Grave, S. & Fransen, C.H.J.M. (2011) Carideorum catalogus: the recent species of the dendrobranchiate, stenopodidean, procarididean and caridean shrimps (Crustacea: Decapoda). *Zoologische Mededelingen*, 89, 195–589.
- Fausto-Filho, J. (1970) Quarta contribuição ao inventário dos crustáceos decápodos do nordeste brasileiro. *Arquivos de Ciências do Mar*, 10, 55–60.
- Fausto-Filho, J. (1974) Stomatopod and decapod crustaceans of the Archipelago of Fernando do Noronha, Northeast Brazil. *Arquivos de Ciências do Mar*, 14, 1–35.
- Fausto-Filho, J. (1978) Crustáceos estomatopodos e decápodos dos substratos de lama do nordeste brasileiro. *Arquivos de Ciências do Mar*, 18, 63–71.
- Fausto-Filho, J. (1980) Crustáceos estomatópodos e decápodos dos substratos de cascalho do nordeste brasileiro. *Arquivos de Ciências do Mar*, 20, 101–124.
- Felder, D.L., Álvarez, F., Goy, J.W. & Lemaitre, R. (2009) Decapoda (Crustacea) of the Gulf of Mexico, with comments on the Amphionidacea. In: Felder, D.L. & Camp, D.K. (eds.), Gulf of Mexico. Origin, Waters, and Biota. 1. Biodiversity. 59, 1019–1104. Texas A&M University Press.
- Hall, T.A. (1999) BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, 41, 95–98.
- Herrick, F.H. (1891) *Alpheus*: a study in the development of Crustacea. In: Brooks, W.K. & Herrick, F.H. (eds.), The embryology and metamorphosis of the Macrura. *Memories of the National Academy of Sciences*, 5, 370–463.
- Holthuis, L.B. (1951) The caridean Crustacea of tropical West Africa. *Atlantide Report*,

- 2, 1–187.
- Holthuis, L.B. (1952) Crustacés Décapodes, Macroures. *Expédition Océanographique Belge dans les eaux côtières Africaines de l'Atlantique du Sud (1948-1949). Résultats Scientifiques*, 2, 1–88.
- Holthuis, L.B. (1959) The Crustacea Decapoda of Suriname (Dutch Guiana). *Zoologische Verhandelingen*, 44, 1–296, pls. 1–16.
- Johnson, M.W. (1960). The offshore drift of larvae of the California spiny lobster *Panulirus interruptus*. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*, 7, 147–161.
- Kim, W. & Abele, L.G. (1988) The snapping shrimp genus *Alpheus* from the eastern Pacific (Decapoda: Caridea: Alpheidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 454, 1–119.
- Kimura, M. (1980) A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution*, 16, 111–120.
<http://dx.doi.org/10.1007/bf01731581>
- Longhurst, A.R. (1958) An ecological survey of the West African marine benthos. Colonial Office, *Fisheries Publication*, 11, 1–102.
- Luederwaldt, H. (1919) Lista dos crustáceos superiores (Thoracostraca) do Museu Paulista que foram encontrados no estado de São Paulo. *Revista do Museu Paulista*, 11, 427–435.
- Luederwaldt, H. (1929) Resultados de uma excursão científica à Ilha de São Sebastiao no litoral do Estado de São Paulo e em 1925. *Revista do Museu Paulista*, 16, 1–79, 1011–1019, pl. 3.
- Mantelatto, F.L., Robles, R., Biagi, R. & Felder, D.L. (2006). Molecular analysis of the taxonomic and distributional status for the hermit crab genera *Loxopagurus* Forest, 1964, and *Isocheles* Stimpson, 1858 (Decapoda, Anomura, Diogenidae). *Zoosystema*, 28, 2, 495–506.
- Mantelatto, F.L., Robles, R., Schubart, C.D. & Felder, D.L. (2009) Molecular phylogeny of the genus *Cronius* Stimpson, 1860, with reassignment of *C. tumidulus* and several American species of *Portunus* to the genus *Achelous* De Haan, 1833 (Brachyura: Portunidae). In: Martin, J.W., Crandall, K.A. & Felder, D.L. (Eds), *Crustacean Issues: Decapod Crustacean Phylogenetics*, vol. 18, chapter 29. Taylor & Francis/CRC Press, Boca Raton, Florida, 537–551.
- Martínez-Iglesias, J.C., Ríos, R. & Carvacho, A. (1997) Las especies del género *Alpheus* (Decapoda: Alpheidae) de Cuba. *Revista de Biología Tropical*, 44/45, 401–429.
- Mathews, L.M. (2006) Cryptic biodiversity and phylogeographic patterns in a snapping shrimp species complex. *Molecular Ecology*, 15, 4049–4063.
- McClure, M.R. (2002) Revised nomenclature of *Alpheus angulatus* McClure, 1995 (Decapoda: Caridea: Alpheidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 115, 2, 368–370.
- Milne-Edwards, A. (1878) Description de quelques espèces nouvelles de Crustacés provenant du voyage aux îles du Cap-Vert de MM. Bouvier et de Cessac. *Bulletin de la Société Philomathique de Paris*, 7, 2, 225–232
- Milne Edwards, H. (1837) [1834 –1840] Histoire naturelle des Crustacés, comprenant l'anatomie, la physiologie et la classification de ces animaux: 1–468, 1–532, 1–638, 1–32, pls. 1–42. Librairie Encyclopédique de Roret, Paris.

- Monod, T. (1927) Crustacea IV. Decapoda (excl. Palaemonidae, Atyidae et Potamonidae). In: Monod, T. (ed.) Contribution à l'étude de la faune du Cameroun. *Faune des Colonies Françaises*, 1, 593–624.
- Moreira, C. (1901) Crustáceos do Brasil. Contribuições para o conhecimento da fauna brasileira. *Archivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*, 11, 1–151, pls. 1–4.
- Moreira, C. (1906) Crustáceos. Campanhas de pesca do “Annie”. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*, 13, 121–145.
- Nunes, F.L., Norris, R.D., & Knowlton, N. (2011). Long distance dispersal and connectivity in amphi-Atlantic corals at regional and basin scales. *PLoS One*, 6, 7, e22298, 1–12.
- Osorio, B. (1892) *Nova contribuição para a fauna carcinologica da ilha de S. Thomé*. Typ. da Academia Real das Sciencias.
- Osorio, B. (1898) Da distribuição geographica dos peixes e crustaceos: colhidos nas possessões portuguesas d'Africa occidental e existentes no Museu Nacional de Lisboa. *Typographia da Academia Real das Sciencias*, 2, 5, 185–202.
- Palero, F., Hall, S., Clark, P., Johnston, J., Mackenzie-Dodds, J., & Thatje, S. (2010). DNA extraction from formalin-fixed tissue: new light from the Deep-Sea. *Scientia Marina*, 74, 3, 465–470.
- Ramos, G.E. & Von Prael, H. (1989) *Alpheus utriensis*, new species (Caridea: Alpheidae) from Utria Sound, Pacific coast of Colombia. *Journal of Crustacean Biology*, 9, 477–481.
- Ramos-Porto, M. (1980) Estudo ecológico da região de Itamaracá, Pernambuco, Brasil. VII. Crustáceos Decápodos Natantes. *Trabalhos Oceanográficos da Universidade Federal de Pernambuco*, 15, 277–309.
- Rathbun, M.J. (1900) The decapod and stomatopod Crustacea, Part I. In: Results of the Branner-Agassiz Expedition to Brazil. *Proceedings of the Washington Academy of Sciences*, 2, 133–156, pl. 8.
- Rodríguez, G. (1980) Crustáceos decápodos de Venezuela. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas, 494 pp.
- Sambrook, J., Fritsch, E. F. & Maniatis, T. (1989) *Molecular cloning: a laboratory manual*. 2ª ed., Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York.
- Sampaio, C.M.S. & Fausto-Filho, J. (1984) Considerações sobre a bioecologia dos crustáceos decápodos da enseada do Mucuripe (Fortaleza, Ceará, Brasil). *Arquivos de Ciências do Mar*, 23, 11–24.
- Santos, P.S., Soledade, G.O. & Almeida, A.O. (2012) Decapod crustaceans on dead coral from reef areas on the coast of Bahia, Brazil. *Nauplius*, 20, 145–169.
- Say, T. (1818) An account of the Crustacea of the United States. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 1, 57–80, 97–101, 155–169 (1817); 235–253, 313–319, 374–401, 423–441, 445–458.
- Scheltema, R.S. (1971). The dispersal of the larvae of shoal-water benthic invertebrate species over long distances by ocean currents. In *Fourth European Marine Biology Symposium*, 7, 8. Cambridge University Press Cambridge.
- Scheltema, R.S. (1988). Initial evidence for the transport of teleplanic larvae of benthic invertebrates across the East Pacific Barrier. *The Biological Bulletin*, 174, 2, 145–152.
- Schmitt, W.L. (1926) The macruran, anomuran, and stomatopod crustaceans collected

- by the American Museum Congo Expedition, 1909–1915. With field notes by Herbert Lang and James P. Chapin. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 53, 1–67, pls. 1–9.
- Schubart, C.D., Cuesta, J.A. & Felder, D.L. (2002) Glyptograpsidae, a new brachyuran family from Central America: larval and adult morphology, and a molecular phylogeny of the Grapsoidea. *Journal of Crustacean Biology*, 22, 1, 28–44. [http://dx.doi.org/10.1651/0278-0372\(2002\)022\[0028:GANBFF\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1651/0278-0372(2002)022[0028:GANBFF]2.0.CO;2)
- Soledade, G.O. & Almeida, A.O. (2013) Snapping shrimps of the genus *Alpheus* Fabricius, 1798 from Brazil (Caridea: Alpheidae): updated checklist and key for identification. *Nauplius*, 21, 1, 89–122.
- Sourie, R. (1954) Contribution à l'étude écologique des côtes rocheuses du Sénégal. *Mémoires de l'Institut Français de l'Afrique Noire*, 38, 342, 23 pls.
- Spence Bate, C.S. (1888) Report of the Crustacea Macrura collected by the H.M.S. "Challenger" during the years 1873-1876. *Report on the Scientific Results of the Voyage of H.M.S. "Challenger" During the Years 1873-1876, Zoology*, 24, 1–942.
- Stamatakis, A. (2006) RAxML-VI-HP: Maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics*, 22, 2688–2690.
- Stamatakis, A., Hoover, P. & Rougemont, J. (2008) A rapid bootstrap algorithm for the RaxML web-servers. *Systematic Biology*, 57, 758–771. <http://dx.doi.org/10.1080/10635150802429642>
- Tamura, K., Peterson, D., Peterson, N., Stecher, G., Nei, M. & Kumar, S. (2011) MEGA5: Molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molecular Biology and Evolution*, 28, 2731–2739. <http://dx.doi.org/10.1093/molbev/msr121>
- Thompson, J.D., Higgins, D.G., Gibson, T.J. (1994) CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic acids research*, 22, 2, 4673–4680.
- d'Udekem d'Acoz, C. (2000) First record of *Janicea antiguensis* (Chace, 1972) from the Cape Verde Islands and in the eastern Atlantic (Decapoda, Caridea, Hippolytidae). *Crustaceana*, 116, 3, 1163–1166.
- Wirtz, P. (2004) Four amphi-Atlantic shrimps new for São Tomé and Príncipe (eastern central Atlantic). *Arquipélago, Life and Marine Science*, 21A, 83–85.
- Wirtz, P. & Martins, H. (1993) Notes on some rare and little known marine invertebrates from the Azores, with a discussion of the zoogeography of the area. *Arquipélago, Life and Marine Sciences*, 11A, 55–63.
- Wright, S. (1931). Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, 16, 2, 97.
- Young, C.M., Devin, M.G., Jaekle, W.B., Ekaratne, S.U.K. & George, S.B. (1996) The potential for ontogenetic vertical migration by larvae of bathyal echinoderms. *Oceanologica acta*, 19, 3–4, 263–271.
- Young, C.M., He, R., Emlet, R.B., Li, Y., Qian, H., Arellano, S.M., Gaest, A.V., Bennett, K.C., Wolf, M., Smart, T.I. & Rice, M.E. (2012). Dispersal of deep-sea larvae from the intra-American seas: simulations of trajectories using ocean models. *Integrative and Comparative Biology*, 52, 4, 483–496.

5. Anexo

5.1. Normas de submissão de manuscritos para a Revista Zootaxa.

Preparation of manuscripts

1) *General*. All papers must be in English. Authors whose native language is not English are encouraged to have their manuscripts read by a native English-speaking colleague before submission. Nomenclature must be in agreement with the *International Code of Zoological Nomenclature* (4th edition 1999), which came into force on 1 January 2000. Author(s) of species name must be provided when the scientific name of any animal species is first mentioned (the year of publication needs not be given; if you give it, then provide a full reference of this in the reference list). Authors of plant species names need not be given. Metric systems should be used. If possible, use the common font New Times Roman and use as little formatting as possible (use only **bold** and *italics* where necessary and indentions of paragraphs except the first). Special symbols (e.g. male or female sign) should be avoided because they are likely to be altered when files are read on different machines (Mac versus PC with different language systems). You can code them as m# and f#, which can be replaced during page setting. The style of each author is generally respected but they must follow the following general guidelines.

2) The **title** should be concise and informative. The higher taxa containing the taxa dealt with in the paper should be indicated in parentheses: e.g. A taxonomic revision of the genus *Aus* (Order: family).

3) The **name(s) of all authors** of the paper must be given and should be typed in the upper case (e.g. ADAM SMITH, BRIAN SMITH & CAROL SMITH). The address of each author should be given in *italics* each starting a separate line. E-mail address(es) should be provided if available.

4) The **abstract** should be concise and informative. Any new names or new combinations proposed in the paper should be mentioned. Abstracts in other languages may also be included in addition to English abstract. The abstract should be followed by a list of **key words** that are not present in the title. Abstract and key words are not needed in short correspondence.

5) The arrangement of the **main text** varies with different types of papers (a taxonomic revision, an analysis of characters and phylogeny, a catalogue etc.), but should usually start with an **introduction** and end with a list of **references**. References should be cited in the text as Smith (1999), Smith & Smith (2000) or Smith *et al.* (2001) (3 or more authors), or alternatively in a parenthesis (Smith 1999; Smith & Smith 2000; Smith *et al.* 2001). All literature cited in the text must be listed in the references in the following format.

A) Journal paper:

Smith, A. (1999) Title of the paper. *Title of the journal in full*, volume number, page range.

B) Book chapter:

Smith, A. & Smith, B. (2000) Title of the Chapter. *In*: Smith, A, Smith, B. & Smith, C. (Eds), *Title of Book*. Publisher name and location, pp. x–y.

C) Book:

Smith, A., Smith, B. & Smith, C. (2001) *Title of Book*. Publisher name and location, xyz pp.

D) Internet resources

Author (2002) Title of website, database or other resources, Publisher name and location (if indicated), number of pages (if known). Available from: <http://xxx.xxx.xxx/> (Date of access).

Dissertations resulting from graduate studies and non-serial proceedings of conferences/symposia are to be treated as books and cited as such. Papers not cited must not be listed in the references.

Please note that:

(1) journal titles must be written in full (not abbreviated)

(2) **journal titles and volume numbers are followed by a ", "**

(3) **page ranges are connected by "n dash", not hyphen "-", which is used to connect two words.**

For websites, it is important to include the last date when you see that site, as it can be moved or deleted from that address in the future.

On the use of dashes: (1) Hyphens are used to link words such as personal names, some prefixes and compound adjectives (the last of which vary depending on the style manual in use). (2) En-dash or en-rule (the length of an 'n') is used to link spans. In the context of our journal that means numerals mainly, most frequently sizes, dates and page numbers (e.g. 1977–1981; figs 5–7) and also geographic or name associations (Murray–Darling River; a Federal–State agreement). (3) Em-dash or em-rule (the length of an 'm') are used far more infrequently, and are used for breaks in the text or subject, often used much as we used parentheses. In contrast to parentheses an em-dash can be used alone; e.g. What could these results mean—that Niel had discovered the meaning of life? En-dashes and em-dashes should not be spaced.

6) Legends of **illustrations** should be listed after the list of references. Small illustrations should be grouped into plates. When preparing illustrations, authors should bear in mind that the journal has a matter size of 25 cm by 17 cm and is printed on A4 paper. For species illustration, line drawings are preferred, although good quality B&W or colour photographs are also acceptable.

7) **Tables**, if any, should be given at the end of the manuscript. Please use the table function in your word processor to build tables so that the cells, rows and columns can remain aligned when font size and width of the table are changed. Please do not use Tab key or space bar to type tables.

8) **Keys** are not easy to typeset. In a typical dichotomous key, each lead of a couplet should be typed simply as a paragraph as in the box below:

1 Seven setae present on tarsus I; four setae present on tibia I; leg I longer than the body; legs black in color ... Genus A

- Six setae present on tarsus I; three setae present on tibia I; leg I shorter than the body;

legs brown in color ... 2

2 Leg II longer than leg I ... Genus B

- Leg II shorter than leg I ... Genus C

Our typesetters can easily convert this to a proper format as in this PDF file.