



Universidade Federal da Paraíba
Centro de Ciências Exatas e da Natureza
Departamento de Sistemática e Ecologia
Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas - Zoologia

**Sistemática de Pycnogonida: Levantamento
taxonômico das coleções brasileiras e análise
filogenética**

Rudá Amorim Lucena

João Pessoa – PB,
2020

Rudá Amorim Lucena

**Sistemática de Pycnogonida: Levantamento
taxonômico das coleções brasileiras e análise
filogenética**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Área de concentração em Zoologia) da Universidade Federal da Paraíba para a obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas (Zoologia).

Orientador: Prof. Dr. Martin Lindsey
Christoffersen

João Pessoa – PB

2020

L935s Lucena, Rudá Amorim.

Sistemática de Pycnogonida: levantamento taxonômico das coleções brasileiras e análise filogenética / Rudá Amorim Lucena. - João Pessoa, 2020.

440 f. : il.

Orientação: Martin Lindsey Christoffersen. Tese (Doutorado)
- UFPB/CCEN.

UFPB/BC

CDU 575.86:595.315(043)

Rudá Amorim Lucena

**Sistemática de Pycnogonida: Levantamento taxonômico das coleções
brasileiras e análise filogenética**

Esta tese foi julgada e aprovada para obtenção do Grau de Doutor em Ciências Biológicas, área de concentração Zoologia no Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Federal da Paraíba.

João Pessoa, 30 de novembro de 2020.

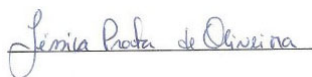
Banca examinadora:



Prof. Martin Lindsey Christoffersen – Doutor – (UFPB) – orientador


Prof. Dr. Pedro Gnaspini

Prof. Pedro Gnaspini Netto – Doutor – (USP) – membro externo



Jéssica Prata – Doutora – (UFPB) – membro externo



Prof. Márcio Bernardino da Silva – Doutor – (UFPB) – membro interno



Prof. Gustavo H. C. Vieira – Doutor – (UFPB) – membro interno

Profa. Karla Paresque – Doutora – (UFAL) – suplente externo

Prof. Miodeli Nogueira Júnior – Doutor – (UFPB) – suplente interno

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiro a minha família, que sempre me apoiou nos momentos mais difíceis, de maior cansaço e estresse, especialmente ao meu pai, Ricardo de F. Lucena e a minha companheira, Laura Martini F. Mas, agradeço ainda mais ao meu filho, Theo M. Lucena, que no auge dos seus 4 anos me ensina muito sobre compreensão, carinho e amor incondicional, além de ter me ajudando diretamente na pesquisa ao brincar de cortar e colar figurinha.

À minha mãe, Rosana P. Amorim, que muito me ensinou e incentivou, e que sei que continua me incentivando, mesmo fisicamente já não esteja mais aqui, e ao meu avô, Iveraldo Lucena, que foi fazer companhia a minha mãe, mas que segue me apoiando como apoiava antes.

Ao prof. Dr. Martin Lindsey Christoffersen pela orientação ao longo desses últimos anos, seja de forma virtual como nesses últimos meses, seja durante os cafezinhos da tarde.

À todos os meus amigos que direta ou indiretamente me ajudaram nesses anos de academia, pessoas que eu tenho o prazer de compartilhar a vida, por mais que haja momentos de distanciamento, entre eles meus amigos de longa data Alexandre Santos, Anthony Bessa, Cássio Rachid, Everton Lorenzo, Fabrício Conga, Ian Bandeira, Katyanne Farias e Lucila Fernandes.

Aos meus amigos de pesquisa, com quem tenho o prazer de compartilhar o laboratório, e que possibilitaram agradáveis e produtivas conversas ao longo desses quatro anos, Daniela Granjeiro, Jéssica de Oliveira, Ruã Pontes, Thais Kananda, Victoria Stevenson, Gabriel Ferrario, Julia Martini e Henrique Santos,

À todos os pesquisadores/curadores das instituições contactadas que dedicaram seu tempo me passando informações sobre os materiais depositados nas instituições que trabalham, dra. Arianne Lima Bettim, dra. Maria Angélica Haddad, dra. Rosana Moreira da Rocha, dr. Cláudio Gonçalves Tiago, dr. Paulo Sumida, dra. Monica Petti, ma. Thaís Moron Machado, dra. Carla Martinho de Lima Barros, dra. Irene Azevedo Cardoso, dra. Carmen Regina Parisotto Guimarães, dra. Stefane de Lyra Pinto, dra. Thelma Lúcia Pereira Dias, me. Roberto Lima Santos, dra. Cristina de Almeida Rocha-Barreira, dra. Helena Matthews-Cascon, dra. Soraya Rabay, dr. Colin Robert Beasley, dra. Cristiana Ramalho Maciel, dra. Rita de Cássia, dr. José Eduardo Martinelli e dr. Cléverson Ranniéri Meira dos Santos.

Agradeço especialmente ao dr. Ricardo Ott, dr. Ricardo Pinto da Rocha, dr. Vinícius Queiroz Araújo, dra. Michela Borges, dra. Ermininda da Conceição Guerreiro Couto, dra. Luana M.C. Mendonça, dra. Cynthia Lara de Castro Manso e dr. Jesser Fidellis que, além de responder, disponibilizaram material para a realização da pesquisa.

À todos os pesquisadores que me ensinaram e vem me ensinando sobre o ofício da pesquisa científica, me. Fabrizio Scarabino, dra. Anna Soler-Membrives, dr. Joafrâncio P. de Araújo, dr. Silvio Felipe B. Lima, me. Yaser Fatemi, dra. Claudia Arango, dra. Zarish George, dr. Franz Krapp e dra. Bonnie Bain.

À todos os membros da banca, que gentilmente aceitaram o convite.

Ao programa de Pós-Graduação, a UFPB e a CAPES pela estrutura e auxílio financeiro.

RESUMO

A classe Pycnogonida é composta por quelicerados exclusivamente marinhos com mais de 1.300 espécies descritas. Contudo, poucos têm sido os trabalhos realizados com o grupo, principalmente em regiões tropicais. No Brasil o estudo de Pycnogonida se concentrou entre as décadas de 1940 e 1970, com 38 espécies novas descritas. Porém, não há mais registro desse material, que pode estar perdido ou depositado em coleções brasileiras, as quais possuem uma grande quantidade de informações em seus acervos. A fim de localizar o material-tipo das espécies foi feito, no capítulo 1, um mapeamento das coleções brasileiras que possuem Pycnogonida depositados, identificando seus acervos e redescrivendo os tipos que fossem encontrados. Foram contatadas 27 instituições, das quais sete disponibilizaram material. No total, 1.800 espécimes foram analisados, e identificados em 49 espécies nominais e duas espécies novas, além de terem sido encontrados os tipos de *Pycnogonum gibberum* e *Anoplodactylus arescus*. Neótipos de *Achelia sawayai*, *Tanystylum isabellae* e *Ascorhynchus corderoi* foram designados, além de novos registros para o Brasil e Uruguai. Com os dados levantados foi possível mapear áreas sem representatividade em coleções nacionais, como a região Norte, e definir áreas prioritárias de coleta, demonstrando a importância das coleções biológicas como fonte de informações da biodiversidade e a necessidade de estudo desses acervos. Atualmente são aceitas 12 famílias e 81 gêneros de Pycnogonida, mas com relações incertas devido às incongruências obtidas tanto por trabalhos moleculares quanto morfológicos. Tais incongruências podem estar associadas à baixa representatividade dos grupos utilizados, apenas 30% dos gêneros foram analisados filogeneticamente, além do que, boa parte das espécies foram coletadas apenas uma vez, não havendo informações sobre os tipos. Baseado nisso foi realizado, no capítulo 2, uma análise filogenética quali/quantitativa da classe Pycnogonida a partir de dados morfológicos, testando a monofilia das famílias aceitas atualmente e o relacionamento filogenético entre os gêneros. Para a análise qualitativa foram levantadas informações sobre 1.179 espécies (86.27% das espécies atuais), distribuídas em 80 gêneros. Estas espécies foram analisadas na forma de pranchas pictóricas. Já para a análise quantitativa foi montada uma matriz com 145 terminais e 112 caracteres que foram levantados por meio da comparação mútua entre as espécies e os grupos externos. Com a análise quantitativa apenas três famílias se mantiveram monofiléticas. Alguns padrões de relacionamento foram mantidos em mais de uma análise, principalmente entre as

famílias Nymphonidae e Callipallenidae, Pycnogonidae, Rhynchothoracidae e Austrodecidae, e Ammotheidae, Pallenopsidae, Phoxichilidiidae e Endeidae, sendo possível observar vários eventos independentes de redução e perda, gerando um elevado número de homoplasias no grupo. Os dados obtidos demonstram a importância da inclusão de diferentes linhagens de Pycnogonida, as quais fornecem informações importantes para o entendimento da evolução do grupo, especialmente dos gêneros incertos aqui inseridos pela primeira vez em uma análise filogenética. A análise das pranchas pictóricas é uma ferramenta viável para análises filogenéticas, possibilitando o acesso a toda informação já publicada, inclusive dos grupos raros, assim como de uma análise mais abrangente, mas que, assim como toda análise morfológica, necessita de tempo para correta codificação dos caracteres.

Palavras-chave: Aranhas do mar, taxonomia, filogenia, morfologia, evolução.

ABSTRACT

Class Pycnogonida contains more than 1,300 described species of exclusively marine chelicerates. Few studies are available for the group, particularly from tropical regions. In Brazil the study of Pycnogonida is concentrated between the decades of 1940 to 1970, with 38 new species having been described. Unfortunately, records to most of the material on which these descriptions are based has not been found. The material may be lost or hidden among non-catalogued material in several Brazilian institutions. As a result of our search of the type-material, Chapter 1 provides information on Brazilian collections containing Pycnogonida. We describe these collections, and redescribe those few types that have been found. Twenty-seven institutions were contacted, seven of which made material available. In all, 1,800 specimens were analysed, identified into 49 nominal species and two new species. The types of *Pycnogonum gibberum* and *Anoplodactylus arescus* were located. Neotypes of *Achelia sawayai*, *Tanystylum isabellae* and *Ascorhynchus corderoi* were designated, including new records for Brazil and Uruguay. With the data investigated it has been possible to map the representativity of the national collections, and to define priority areas in need of sampling, such as the Northern coast of Brazil. Such planning would enhance the importance of biological collections as sources of information for biodiversity studies. Presently 12 families and 81 genera of Pycnogonida are accepted. Relationships proposed on the base of morphology and molecules remain incongruent. Such incongruence may be the result of the low representativity of the studied groups. Only 30% of the genera have been analysed phylogenetically. Furthermore, most species have been collected only once, and information on type material is largely lacking. Considering this panorama, Chapter 2 presents a qualitative/quantitative analysis of the class Pycnogonida on the basis of morphological information. The monophyly of presently accepted families is tested, and relationships among the genera are provided. For the quantitative analysis information was processed for 1,179 species (86.27% of the species presently considered valid), which are allocated to 80 genera. These species were analysed in the form of pictoric plates. For the quantitative analysis a matrix with 145 terminals and 112 characters was constructed and compared mutually and with selected outgroups. Only three families remained monophyletic in the quantitative analysis. Some patterns of relationships were repeated in more than one analysis, mainly among the families Nymphonidae and Callipallenidae, Pycnogonidae, Rhynchothoracidae and Austrodecidae, and

Ammonotheidae, Pallenopsidae, Phoxichilidiidae and Endeidae. Several independent events of evolutionary loss of characters were observed, which produced high levels of homoplasy for the group. The obtained results demonstrate the importance of including broad representations of Pycnogonida in the analyses. Insights into the evolution of the group are thus obtained, and genera of uncertain position have been included herein for the first time. The analyses of pictorial plates is a viable tool for phylogenetic analyses. These plates summarizing morphological information provide access to all available published information, including information on rare groups. They also permit the production of more inclusive analyses. From pictorial plates it is possible to compare in detail the different character states appearing in the group. Hypothesis on character transformations are thus formulated, and character codings can be checked and continuously recoded as a function of new understandings on character evolution. Producing a character matrix is not a trivial process and requires time and patience for the obtention of better results.

Keywords: Sea spiders, taxonomy, phylogeny, morphology, evolution.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: <i>Anoplodactylus</i> sp. em hidrozoários. Seta apontado o Pycnogonida.....	38
Figura 2: <i>Endeis</i> sp. predando hidrozoa (foto de Guilherme Gainett).....	39
Figura 3: <i>Anoplodactylus californicus</i> Hall, 1912 em algas e hidrozoários.....	40
Figura 4: Desenho esquemático corporal de um Pycnogonida (Modificado de Child, 1979).....	41
Figura 5: <i>Pentapycnon geaiy</i> Bouvier, 1911, uma espécie polimérica.	45
Figura 6: <i>Endeis mollis</i> (Carpenter, 1904) macho carregando ovos aderidos ao ovígero. A, vista dorsal; B, vista ventral.	47
Figura 7: Larvas de <i>Anoplodactylus eroticus</i> Stock, 1968 parasitando hidrozoário. A e B, estágios larvais; C e D, jovens ainda não completamente formados deixando as hidrotecas. Setas brancas indicam os picnogonídeos.	49
Figura 8: Larva protonymphon de <i>Pallenopsis tumidula</i> Loman, 1923 em vista dorsal.	50
Figura 9: Mapa das coleções contactadas. Círculos vermelhos: instituições que não responderam ao contato. Círculos azuis: instituições que responderam mas não tinha material ou este estava sendo processado. Círculos verdes: instituições que disponibilizaram/doaram pelo menos parte do material.....	60
Figura 10: <i>Achelia echinata</i> (MZUSP 019) fêmea. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, palpo; D, própodo.....	71
Figura 11: Distribuição de <i>Achelia echinata</i> no Brasil. Círculo vermelho: novo registro.	71
Figura 12: Distribuição de <i>Achelia gracilis</i> no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Círculo vermelho: novo registro.....	73
Figura 13: <i>Achelia sawayai</i> (UFS) macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, cista lateral com detalhe do palpo; D, própodo.....	76
Figura 14: Distribuição de <i>Achelia sawayai</i> no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Círculo vermelho: novo registro.....	76
Figura 15: <i>Achelia</i> sp. nov. A–C macho. A, vista dorsal; B, quelíforos; C, últimos quatro artículos do palpo; D, fêmea.....	79

Figura 16: Distribuição conhecida de <i>Achelia</i> sp. nov.. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Interrogação vermelha: possível novo registro.....	79
Figura 17: <i>Ammothea childi</i> (MZUSP 002) macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, quelíforo; D, própodo.	81
Figura 18: Distribuição conhecida de <i>Ammothea childi</i> . Círculos azuis: registros previamente conhecidos.	82
Figura 19: <i>Ammothea tetrapoda</i> (FZBRS.PYC-06) fêmea. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, quelíforo; D, própodo.	84
Figura 20: Distribuição conhecida de <i>Ammothea tetrapoda</i> . Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Círculo vermelho: novo registro.....	84
Figura 21: <i>Ammothella rugulosa</i> , macho. A, vista dorsal; B, quelíforo; C, perna; D, própodo. Seta branca indicando o quelíforo.....	88
Figura 22: Distribuição de <i>Ammothea tetrapoda</i> no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Círculo vermelho: novo registro.....	88
Figura 23: <i>Ammothella spinifera</i> (UESC) macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, vista lateral com detalhe do seta claviforme; D, própodo. Seta branca indicando a seta claviforme no segundo segmento do tronco.	90
Figura 24: Distribuição de <i>Ammothea spinifera</i> no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Círculos vermelhos: novos registros.....	91
Figura 25: <i>Ammothella</i> sp. nov. (UNICAMP 061) macho. A, vista dorsal; B, vista frontal; C, perna; D, própodo.....	93
Figura 26: Distribuição conhecida de <i>Ammothella</i> sp. nov.. Círculo azul: distribuição previamente conhecida. Círculo vermelho: novo registro.....	94
Figura 27: Distribuição de <i>Tanystylum acuminatum</i> no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Círculo vermelho: novo registro.....	97
Figura 28: Distribuição de <i>Tanystylum evelinae</i> no Brasil. Círculo azul: distribuição previamente conhecida. Círculo vermelho: novo registro.....	98
Figura 29: Distribuição de <i>Tanystylum</i> cf. <i>geminum</i> no Brasil. Círculo vermelho: novo registro.....	99

Figura 30: <i>Tanystylum isabellae</i> (MZUSP 126) macho. A, vista dorsal; B, art�culos distais do palpo; C, vista ventral da prob�scide; D, art�culos distais da perna.....	102
Figura 31: Distribui��o de <i>Tanystylum isabellae</i> no Brasil. C�rculos azuis: distribui��o previamente conhecida.	102
Figura 32: <i>Tanystylum orbiculare</i> (MZUSP 097) macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, palpo; D, tarso e pr�podo.....	106
Figura 33: Distribui��o de <i>Tanystylum orbiculare</i> no Brasil. C�rculos azuis: distribui��o previamente conhecida. C�rculo vermelho: novo registro.....	107
Figura 34: <i>Ascorhynchus castellioides</i> , macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, quel�foro; D, tarso e pr�podo.....	109
Figura 35: Distribui��o de <i>Ascorhynchus castellioides</i> no Brasil. C�rculos azuis: distribui��o previamente conhecida.	109
Figura 36: <i>Ascorhynchus corderoi</i> (MZUSP 133) macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, quel�foro; D, tarso e pr�podo.....	112
Figura 37: Distribui��o de <i>Ascorhynchus corderoi</i> no Brasil. C�rculos azuis: distribui��o previamente conhecida. C�rculos vermelhos: novos registros.....	112
Figura 38: <i>Pigrogromitus timsanus</i> , macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, vista dorsal do c�fal�n; D, pr�podo. Setas brancas indicando os quel�foros.	114
Figura 39: Distribui��o de <i>Pigrogromitus timsanus</i> no Brasil. C�rculos azuis: distribui��o previamente conhecida. C�rculo vermelho: novo registro.....	115
Figura 40: <i>Colossendeis geoffroyi</i> (MZUSP 236) f�mea. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, palpo; D, art�culos distais da perna.	117
Figura 41: Distribui��o de <i>Colossendeis geoffroyi</i> no Brasil. C�rculos azuis: distribui��o previamente conhecida.	117
Figura 42: <i>Colossendeis megalonyx</i> (FZBRS.PYC-02) f�mea. A, vista dorsal; B, art�culos distais do palpo; C, art�culos distais do ov�gero; D, tarso e pr�podo.	120
Figura 43: Distribui��o de <i>Colossendeis megalonyx</i> na Am�rica do Sul. C�rculos azuis: distribui��o previamente conhecida. C�rculo vermelho: novo registro.....	120
Figura 44: Distribui��o de <i>Callipallene abrolhiensis</i> no Brasil. C�rculos azuis: distribui��o previamente conhecida.	122

Figura 45: <i>Callipallene evelinae</i> (MZUSP 272) fêmea. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, ovígero; D, strigilis do ovígero.	123
Figura 46: Distribuição de <i>Callipallene evelinae</i> no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida.	124
Figura 47: <i>Callipallene gabriellae</i> (MZUSP 273) fêmea. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, fêmur; D, quelíforo.	125
Figura 48: Distribuição de <i>Callipallene gabriellae</i> no Brasil. Círculo azul: distribuição previamente conhecida.	126
Figura 49: Distribuição de <i>Pallenoides amazonica</i> no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Círculo vermelho: novo registro.	127
Figura 50: <i>Nymphon inaquipes</i> (MZUSP 271) macho. A, vista dorsal; B, quela; C, artículos distais do ovígero; D, tarso e própodo.	129
Figura 51: Distribuição de <i>Nymphon inaquipes</i> no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida.	130
Figura 52: <i>Nymphon vulcanellum</i> (MZUSP 270) macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, fêmur; D, tarso e própodo.	132
Figura 53: Distribuição de <i>Nymphon vulcanellum</i> no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Círculo vermelho: novo registro.	132
Figura 54: <i>Pallenopsis boehmi</i> (MZUSP 062) macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, fêmur com glândula argamassadora; D, própodo.	135
Figura 55: Distribuição de <i>Pallenopsis boehmi</i> no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida.	135
Figura 56: <i>Pallenopsis candidoi</i> (FZBRS.PYC-03) fêmea. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, ovígero; D, própodo.	137
Figura 57: Distribuição de <i>Pallenopsis candidoi</i> no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Círculo vermelho: novo registro.	138
Figura 58: <i>Pallenopsis fluminensis</i> (MZUSP 177) macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, ovígero; D, artículos distais da perna.	140
Figura 59: Distribuição de <i>Pallenopsis fluminensis</i> no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida.	140

Figura 60: <i>Pallenopsis meinerti</i> (MZUSP 027) macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, ovígero; D, própodo.....	142
Figura 61: Distribuição de <i>Pallenopsis meinerti</i> no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Círculo vermelho: novo registro.....	142
Figura 62: <i>Pallenopsis patagônica</i> (FZBRS.PYC-08) fêmea. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, ovígero; D, própodo.....	145
Figura 63: Distribuição de <i>Pallenopsis patagonica</i> na América do Sul. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida.	145
Figura 64: <i>Pallenopsis schimitti</i> (MZUSP 038) fêmea. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, fêmur com glândula argamassadora; D, própodo.	147
Figura 65: Distribuição de <i>Pallenopsis schimittii</i> no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida.	148
Figura 66: <i>Pallenopsis tumidula</i> (MZUSP 175) macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, perna; D, própodo.	149
Figura 67: Distribuição de <i>Pallenopsis tumidula</i> no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida.	150
Figura 68: Distribuição de <i>Endeis biseriata</i> no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Círculos vermelhos: novos registros.....	153
Figura 69: Distribuição de <i>Endeis flaccida</i> no Brasil. Círculos vermelhos: novos registros.	155
Figura 70: <i>Endeis mollis</i> (MZUSP 181) macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, fêmur; D, artículos distais da perna.	156
Figura 71: Distribuição de <i>Endeis mollis</i> no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Círculo vermelho: novo registro.....	157
Figura 72: Distribuição de <i>Endeis</i> cf. <i>nodosa</i> na América. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida.	158
Figura 73: <i>Endeis spinosa</i> (MZUSP 043) macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, fêmur; D, artículos distais da perna.	160
Figura 74: Distribuição de <i>Endeis spinosa</i> no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Círculo vermelho: novo registro.....	161

Figura 75: <i>Anoplodactylus arescus</i> (MZUSP 181) macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, fêmur; D, artículos distais da perna.	165
Figura 76: Distribuição de <i>Anoplodactylus arescus</i> na África. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida.	166
Figura 77: Distribuição de <i>Anoplodactylus batangensis</i> no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida.	168
Figura 78: <i>Anoplodactylus californicus</i> (UESC) macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, fêmur com glândula argamassadora; D, própodo.	170
Figura 79: Distribuição de <i>Anoplodactylus californicus</i> no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida.	171
Figura 80: <i>Anoplodactylus eroticus</i> , macho. A, vista dorsal; B, vista dorsal do céfalon; C, glândula argamassadora; D, perna. Seta branca indicando a glândula argamassadora.	173
Figura 81: Distribuição de <i>Anoplodactylus eroticus</i> no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Círculo vermelho: novo registro.	173
Figura 82: <i>Anoplodactylus evelinae</i> (UESC) macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, ovígero; D, própodo.	175
Figura 83: Distribuição de <i>Anoplodactylus evelinae</i> no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Círculo vermelho: novo registro.	176
Figura 84: <i>Anoplodactylus marculsi</i> (MZUSP 144) macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, ovígero; D, própodo.	177
Figura 85: Distribuição de <i>Anoplodactylus marculsi</i> no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida.	178
Figura 86: Distribuição de <i>Anoplodactylus mirim</i> no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Círculo vermelho: novo registro.	179
Figura 87: Distribuição de <i>Anoplodactylus monotrema</i> no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida.	180
Figura 88: <i>Anoplodactylus petiolatus</i> (MZUSP 129) macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, fêmur; D, artículos distais da perna.	183

Figura 89: Distribuição de <i>Anoplodactylus petiolatus</i> no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida.	183
Figura 90: Distribuição de <i>Anoplodactylus</i> cf. <i>spurius</i> no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida.	184
Figura 91: <i>Anoplodactylus stictus</i> (MZUSP 135) fêmea. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, fêmur com glândula argamassadora; D, própodo.	186
Figura 92: Distribuição de <i>Anoplodactylus stictus</i> no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida.	186
Figura 93: Distribuição de <i>Anoplodactylus trispinosus</i> no Brasil. Círculo vermelho: novo registro.	188
Figura 94: Distribuição conhecida de <i>Anoplodactylus viridintestinalis</i> . Círculos azuis: distribuição previamente conhecida.	189
Figura 95: <i>Pentapycnon geayi</i> (UESC) fêmea. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, perna; D, artículos distais da perna.	191
Figura 96: Distribuição de <i>Pentapycnon geayi</i> no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Círculo vermelho: novo registro.	192
Figura 97: <i>Pycnogonum cessaci</i> (UESC) macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, ovígero; D, artículos distais da perna.	194
Figura 98: Distribuição de <i>Pycnoogonum cessaci</i> no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Círculo vermelho: novo registro.	195
Figura 99: <i>Pycnogonum elephas</i> (UNICAMP 056-2) macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, ovígero; D, artículos distais da perna.	196
Figura 100: Distribuição de <i>Pycnogonum elephas</i> no Brasil. Interrogação azul: provável distribuição previamente conhecida. Círculo vermelho: novo registro.	197
Figura 101: <i>Pycnogonum gibberum</i> (MZUSP 016) macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, ovígero; D, artículos distais da perna.	200
Figura 102: Distribuição de <i>Pycnogonum gibberum</i> no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida.	200

Figura 103: Classificação e filogenia propostas por Hedgpeth (1947). A, famílias, características e número aproximado de gêneros e espécies. B, árvore filogenética das famílias.	211
Figura 104: Cluster dos gêneros e famílias obtido por Fry (1978) a partir da análise do Coeficiente de Similaridade Geral de Gower.	212
Figura 105: Relações filogenéticas entre as famílias de Pycnogonida proposta por Munilla & de Haro (1981).	213
Figura 106: Relações filogenéticas propostas Stock (1994).	214
Figura 107: Cladograma apresentado por Munilla (1999) baseado nas famílias aceitas na época.	214
Figura 108: Cladograma mais parcimonioso obtido por Arango (2002).	215
Figura 109: Árvore de consenso obtida por Arango (2003b) para o gene 18S.	216
Figura 110: Conflitos entre as análises moleculares de Arango & Wheeler (2007) e Nakamura et al. (2007) (Modificado de Arabi et al. (2010). A, cladograma obtida por Arango & Wheeler (2007). B, cladograma obtido por Nakamura et al. (2007).	218
Figura 111: Representação da reinterpretação holística de Bamber (2007).	219
Figura 112: Cladograma de consenso obtido por Arabi et al. (2010).	220
Figura 113: Cladograma de relacionamento de Pycnogonida obtido por Sabroux et al. (2017) a partir da análise bayesiana dos genes CO1 e 18S concatenados.	222
Figura 114: Relações filogenéticas de Pycnogonida baseada na análise de máxima verossimilhança obtida por Ballesteros et al. (2020).	223
Figura 115: Modelo de organização das pranchas pictóricas, com a separação por estrutura, e armazenamento em envelopes.	231
Figura 116: Cladograma único obtido a partir da análise "new technology", comprimento 1.743, IC 14 e IR 62. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.	237
Figura 117: Parte 1 do cladograma apresentado na figura 116, com foco nos clados 1 e 2. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-	

homoplásticas. Círculos vermelho: espécies-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.....	239
Figura 118: Parte 2 do cladograma apresentado na figura 116 com foco no clado 3. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelho: espécies-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.....	240
Figura 119: Parte 3 do cladograma apresentado na figura 116, com foco no clado 4. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelho: espécies-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.....	240
Figura 120: Parte 3.1 do cladograma apresentado na figura 116, com foco no clado 5A. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelho: espécies-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.....	242
Figura 121: Parte 3.2 do cladograma apresentado na figura 116, com foco no clado 5B. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelho: espécies-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.....	243
Figura 122: Cladograma de consenso de 144 cladogramas obtidos a partir da análise da busca tradicional, comprimento 1.765, IC de 14 e IR 61. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.....	245
Figura 123: Parte 1 do cladograma apresentado na figura 122, com foco nos cladogramas 1, 2 e 3. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelho: espécies-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.....	246
Figura 124: Parte 2A do cladograma apresentado na figura 122, com foco nos cladogramas 4 e 5. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelho: espécies-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.....	247

Figura 125: Parte 2B do cladograma apresentado na figura 122, com foco no clado 5, família Callipallenidae. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelho: espécies-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.....	248
Figura 126: Parte 3 do cladograma apresentado na figura 122, com foco no clado 6. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelho: espécies-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.....	250
Figura 127: Parte 4A do cladograma apresentado na figura 122, com foco no clado 7. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelho: espécies-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.....	251
Figura 128: Parte 4B do cladograma apresentado na figura 122, com foco no clado 7. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelho: espécies-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.....	252
Figura 129: Cladograma de consenso obtido a partir da análise tradicional de caracteres ordenados, comprimento 1818, IC 13 e IR 60. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.....	253
Figura 130: Parte 1 do cladograma apresentado na figura 129, com foco no clado 1. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelho: espécies-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.....	255
Figura 131: Parte 2 do cladograma apresentado na figura 129, com foco no clado 2. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelho: espécies-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.....	256
Figura 132: Parte 3 do cladograma apresentado na figura 129, com foco no clado 3. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelho: espécies-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.....	257

Figura 133: Parte 4 do cladograma apresentado na figura 129, com foco no clado 4. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelho: espécie-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.....	258
Figura 134: Parte 5 do cladograma apresentado na figura 129, com foco no clado 5A. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelho: espécie-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.....	259
Figura 135: Parte 6 do cladograma apresentado na figura 129, com foco no clado 5B. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelho: espécie-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.....	260
Figura 136: Cladograma de consenso obtido a partir da análise “new technology” de caracteres ordenados, comprimento 1849, IC de 13 e IR 59. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.....	261
Figura 137: Parte 1 do cladograma apresentado na figura 136, com foco no clado 1. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelho: espécie-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.....	263
Figura 138: Parte 2 do cladograma apresentado na figura 136, com foco no clado 2. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelho: espécie-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.....	264
Figura 139: Parte 3 do cladograma apresentado na figura 136, com foco no clado 3. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelho: espécie-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.....	265
Figura 140: Parte 4 do cladograma apresentado na figura 136, com foco no clado 4. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelho: espécie-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.....	266

Figura 141: Parte 5 do cladograma apresentado na figura 136, com foco no clado 5. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelho: espécies-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.....	267
Figura 142: Análise de bootstrap parte 1, com 1000 réplicas e clados com valores menores que 1 colapsados.	268
Figura 143: Análise de bootstrap parte 2, com 1000 réplicas e clados com valores menores que 1 colapsados.	269
Figura 144: Análise de bootstrap parte 3, com 1000 réplicas e clados com valores menores que 1 colapsados.	270
Figura 145: Análise de bootstrap parte 4, com 1000 réplicas e clados com valores menores que 1 colapsados.	271
Figura 146: Representação da probóscide mostrando as diferentes seções, os lábios e a região da boca. Modificado de Wagner et al. (2016).	275
Figura 147: Probóscides de diferentes grupos. A, <i>Ammothella exornata</i> Stock, 1974; B, <i>Anoplodactylus eroticus</i> ; C, <i>Stylopallene cheilorhynchus</i> Clark, 1963(modificado de Clark (1963)); D, <i>Eurycyde raphiaster</i> Loman, 1912; E, <i>Ascorynchus armatus</i> (Wilson, 1881); F, <i>Pycnogonum cessaci</i> ; G, <i>Colossendeis concedis</i> Child, 1995 (modificado de Child (1995b)); H, <i>Achelia lagena</i> Child, 1994 (modificado de Child (1994a)); I, <i>Ascorhynchus athemum</i> Child, 1982; J, <i>Elassorhis laterospina</i> Child, 1982; K, <i>Tanystylum tibirostrum</i> Stock, 1954; L, <i>Anoplodactylus micros</i> Bourdillon, 1955; M, <i>Mimipallene atlantis</i> Child, 1982; N, <i>Callipallene abrolhiensis</i> ; O, <i>Pantopipetta buccina</i> Stock, 1994 (modificado de Child (1994b)). D, K e L, modificado de Müller & Krapp (2009); A e E, modificado de Stock (1974); I, J e M, modificado de Child (1982b).	276
Figura 148: A–H, forma e tamanho do céfalon, tronco e processos laterais em vista dorsal; I–M, vista lateral com diferentes posições da probóscide e tubérculos no tronco. A, <i>Rhopalorhynchus claudus</i> Stock, 1974 (modificado de Stock (1974)); B, <i>Endeis mollis</i> ; C, <i>Callipallene minuta</i> Müller & Krapp; D, <i>Ascorhynchus castellioides</i> ; E, <i>Ammothella rugulosa</i> ; F, <i>Pycnogonum gibberum</i> ; G, <i>Tanystylum acuminatum</i> ; H, <i>Paranymphe spinosum</i> ; <i>Pallenopsis fluminensis</i> ; I, <i>Pigrogromitus timsanus</i> ; J, <i>Nymphopsis duodorsospinosa</i> Hilton, 1942; K, <i>Ascorhynchus corderoi</i> ; L,	

Anoplodactylus eroticus. B e C, modificado de Müller & Krapp (2009); H e J, modificado de Child (1992)..... 280

Figura 149: Tubérculos oculares. A, *Dromedopycnon acanthus* Child, 1982 (modificado de Child (1982b)); B, *Rhynchothorax architectus* Child, 1979; C, *Ascorhynchus latipes* (Cole, 1906); D, *Endeis spinosa*; E, *Callipallene cinto* Müller & Krapp, 2009; F, *Colossendeis cosncedis* Child, 1995 (modificado de Child (1995b)); G, *Anoplodactylus quadratispinosus* Hedgpeth, 1948; H, *Austrodecus serratus* Child, 1994 (modificado de Child (1994b)); I, *Callipallene minuta* Müller & Krapp, 2009; J, *Ammothella panamensis* Child, 2004. B, C, E, G, I e J, modificado de Müller & Krapp (2009). ... 282

Figura 150: Quelíforos. A, *Ammothella rugulosa*; B, *Ascorhynchus corderoi*; C, *Achelia gracilis*; D, *Ascorhynchus pyrginospinus* (modificado de Child (1992)); E, *Bathypallenopsis tydemani* (Loman, 1908); F, *Nymphon vulcanellum* (modificado de Stock (1992)); G, *Anoplodactylus batangensis*; H, *Anoplosactylus eroticus*; I, *Tanystylum acuminatum*; J, *Nymphon caementarum* Stock, 1974. E e J, modificado de Stock (1974). 285

Figura 151: Palpos. A, *Colossendeis colossea*; B, *Ascorhynchus corderoi*; C, *Sericosura dissita* Child, 2000 (modificado de Child (2000)); D, *Achelia sawayai*; E, *Nymphon aemulum* Stock, 1975; F, *Tanystylum isabellae*; G, *Elassorhis laterospina* Child, 1982 (modificado de Child (1982b)); H, *Rhynchothorax architectus* Child, 1979; I, *Queubus echidna* Bamber & Steffani, 2007 (modificado de Bamber & Steffani (2007)); J, *Austrodecus cestum* Child, 1994; K, *Pallenopsis fluminensis*. E e H, modificado de Müller & Krapp (2009). 287

Figura 152: Ovíferos dos machos. A, *Colossendeis colossea*; B, *Bathypallenopsis comosa* Stock, 1974 (modificado de Stock (1974)); C, *Anoplodactylus batangensis* (Helfer, 1938); D, *Endeis spinosa*; E, *Achelia gracilis*; F, *Callipallene abrolhiensis*; G, *Pigrogromitus timsanus*; H, *Phoxichillidium ungellatum* Hedgpeth, 1949 (modificado de Hedgpeth (1949)); I, *Austrodecus fryi* Child, 1994; J, *Ammothella spinifera*; K, *Pycnogonum cessaci*; L, *Mimipallene atlantis* Child, 1982; M, *Tanystylum isabellae*; N, *Austrodecus cestus* Child, 1994; O, *Rhynchothorax tiaharensis* Muller, 1989 (modificado de Müller (1989)); P, *Ascorhynchus castellioides*; Q, *Nymphon chainae* Child, 1982. I e N, modificado de Child (1994b); L e Q, modificado de Child (1982b). Seta preta indicando o ovífero. 290

Figura 153: Pernas. A, *Nymphon monothrix* Child, 1995 (modificado de Child (1995c)); B, *Endeis biseriata*; C, *Colosendeis colossea*; D, *Queubus echidna* Bamber & Steffani, 2007 (modificado de Bamber & Steffani (2007)); E, *Anoplodactylus monotrema* Stock, 1979; *Pentapycnon geayi*; G, *Pigrogromitus timsanus*. 293

Figura 154: Abdomens. A, *Ascorhynchus pyrginospinus* McCloskey, 1971; B, *Tanystylum oculospinosum* Hilton, 1939; C, *Nymphopsis anarthra* Loman, 1928; D, *Asutroraptus preacox* Calman, 1915 (Calman, 1915); E, *Rhopalorhynchus claudus* Stock, 1974 (modificado de Stock, 1974); F, *Callipallene brevirostris* (Johnston, 1837); G, *Paranymphon spinosum* Caullery, 1896. A, B, C, F e G modificado de Child, 1992. 295

Figura 155: Reprodução. A–F, poros e tubos da glândula argamassadora; G–I, ovos aderidos ao ovígero. A, tubo de *Ammothella rugulosa*; B, tubos de *Anoplodactylus glandulifer* Stock, 1954; C, poros de *Endeis biseriata*; D, tubo de *Eurycyde raphiaster* Loman, 1912; E, poro de *Pentapycnon bouvieri* Child, 1995 (modificado de Child (1995a)); F, poros de *Nymphon vulcanellum* (modificado de Stock (1992)); G, ovos de *Sericosura disstta* Child, 2000 (modificado de Child (2000)); H, ovos de *Anoplodactylus antillianus* Stock 1974 (modificado de Stock, 1974); I, ovos de *Callipallene cinto* Müller & Krapp, 2009. Setas pretas indicam as aberturas. B, D e I, modificado de Müller & Krapp (2009). 298

Figura 156: Parte 1 do cladograma apresentado na figura 129, com foco nos clados 1 e 2. Vermelho: Colossendeidae; Azul: Ascorhynchidae. 305

Figura 157: Parte 2A do cladograma apresentado na figura 129, com foco no clado 2, família Ammotheidae. Azul: Ascorhynchidae; Verde escuro: Ammotheidae. 313

Figura 158: Parte 2B do cladograma apresentado na figura 129, com foco no clado 2. Roxo: Ascorhynchoidae *incertae sedis*; Cinza: Endeidae; Laranja claro: Pallenopsidae; Marrom: Callipallenidae; Verde claro: Phoxichilidiidae; Verde escuro: Ammotheidae. 314

Figura 159: Parte 3 do cladograma apresentado na figura 129, com foco no clado 3. Amarelo: Rhynchothoracidae; Laranja: Austrodecidae; Rosa: Pycnogonidae; Roxo: Ascorhynchoidae *incertae sedis*. 318

Figura 160: Parte 4 do cladograma apresentado na figura 129, com foco no clado 4.
Azul claro: Nymphonidae; Azul escuro: Ascorhynchoidea; Marrom: Callipallenidae;
Roxo: Ascorhynchoidea *incertae sedis*; Verde escuro: Ammotheidae. 322

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Espécies descritas por pesquisadores brasileiros e os seus respectivos tipos. DZAS-SP – Departamento de Zoologia da Secretaria de Cultura do Estado de São Paulo; Nd – Não designado; IO-USP – Instituto de Oceanografia da Universidade de São Paulo; MP – Museu Paranaense; EBM-IOC – Estação de Biologia Marinha do Instituto Oswaldo Cruz; MNRJ – Museu Nacional do Rio de Janeiro; DZFF-USP – Departamento de Zoologia da Faculdade de Filosofia da Universidade de São Paulo; SH-IOC – Seção de Hidrobiologia do Instituto Oswaldo Cruz; UFPB.PYC – Seção de Pycnogonida da Coleção de Invertebrados Paulo Young da Universidade Federal da Paraíba.	359
Tabela 2: Coleções brasileiras contatadas. * Lotes analisados no mestrado.	362
Tabela 3: Quantidade de espécies, por gênero, que foram obtidos trabalhos de descrição.	368
Tabela 4: Matriz de caracteres, parte 1. <i>Peripatus</i> a <i>Austrodecus glaciale</i> , caracteres 1 a 21. Negrito: espécie-tipo; “+”: espécies fósseis; “-”: caráter não aplicável; “?”: caráter não observado; números de 0 a 9: diferentes estados de caráter.	406
Tabela 5: Matriz de caracteres, parte 2. <i>Peripatus</i> a <i>Austrodecus glaciale</i> , caracteres 22 a 42. Negrito: espécie-tipo; “+”: espécies fósseis; “-”: caráter não aplicável; “?”: caráter não observado; números de 0 a 9: diferentes estados de caráter.	409
Tabela 6: Matriz de caracteres, parte 3. <i>Peripatus</i> a <i>Austrodecus glaciale</i> , caracteres 43 a 63. Negrito: espécie-tipo; “+”: espécies fósseis; “-”: caráter não aplicável; “?”: caráter não observado; números de 0 a 9: diferentes estados de caráter.	412
Tabela 7: Matriz de caracteres, parte 4. <i>Peripatus</i> a <i>Austrodecus glaciale</i> , caracteres 64 a 84. Negrito: espécie-tipo; “+”: espécies fósseis; “-”: caráter não aplicável; “?”: caráter não observado; números de 0 a 9: diferentes estados de caráter.	415
Tabela 8: Matriz de caracteres, parte 5. <i>Peripatus</i> a <i>Austrodecus glaciale</i> , caracteres 85 a 105. Negrito: espécie-tipo; “+”: espécies fósseis; “-”: caráter não aplicável; “?”: caráter não observado; números de 0 a 9: diferentes estados de caráter.	418
Tabela 9: Matriz de caracteres, parte 6. <i>Peripatus</i> a <i>Austrodecus glaciale</i> , caracteres 106 a 112. Negrito: espécie-tipo; “+”: espécies fósseis; “-”: caráter não aplicável; “?”: caráter não observado; números de 0 a 9: diferentes estados de caráter.	421

Tabela 10: Matriz de caracteres, parte 7. *Austrodecus fryi* a *Labrumoides vibrissa*, caracteres 1 a 21. Negrito: espécie-tipo; “+”: espécies fósseis; “-”: caráter não aplicável; “?”: caráter não observado; números de 0 a 9: diferentes estados de caráter. 424

Tabela 11: Matriz de caracteres, parte 8. *Austrodecus fryi* a *Labrumoides vibrissa*, caracteres 22 a 42. Negrito: espécie-tipo; “+”: espécies fósseis; “-”: caráter não aplicável; “?”: caráter não observado; números de 0 a 9: diferentes estados de caráter. 427

Tabela 12: Matriz de caracteres, parte 9. *Austrodecus fryi* a *Labrumoides vibrissa*, caracteres 43 a 63. Negrito: espécie-tipo; “+”: espécies fósseis; “-”: caráter não aplicável; “?”: caráter não observado; números de 0 a 9: diferentes estados de caráter. 430

Tabela 13: Matriz de caracteres, parte 10. *Austrodecus fryi* a *Labrumoides vibrissa*, caracteres 64 a 84. Negrito: espécie-tipo; “+”: espécies fósseis; “-”: caráter não aplicável; “?”: caráter não observado; números de 0 a 9: diferentes estados de caráter. 433

Tabela 14: Matriz de caracteres, parte 11. *Austrodecus fryi* a *Labrumoides vibrissa*, caracteres 85 a 105. Negrito: espécie-tipo; “+”: espécies fósseis; “-”: caráter não aplicável; “?”: caráter não observado; números de 0 a 9: diferentes estados de caráter. 436

Tabela 15: Matriz de caracteres, parte 12. *Austrodecus fryi* a *Labrumoides vibrissa*, caracteres 106 a 112. Negrito: espécie-tipo; “+”: espécies fósseis; “-”: caráter não aplicável; “?”: caráter não observado; números de 0 a 9: diferentes estados de caráter. 440

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	36
Morfologia Externa.....	41
Reprodução E Anatomia	45
CAPÍTULO 1: Mapeamento das coleções brasileiras de Pycnogonida	53
1. Introdução	54
2. Justificativa.....	56
3. Objetivos.....	58
3.1 Objetivo Geral	58
3.2 Objetivos EspecíficoS	58
4. Material e Métodos.....	59
4.1 Busca das Coleções BiológicaS	59
4.2 Identificação dos Espécimes	60
5. Resultados.....	62
5.1 Lista Taxonômica.....	63
5.2 Descrição das Espécies.....	66
Chave para as famílias encontradas para águas brasileiras.....	66
Pantopoda	67
Pantopoda sp.	67
Ammonotheidae Dohrn, 1881.....	68
Chave para os gêneros encontrados de Ammonotheidae	68
Ammonotheidae sp.....	68
<i>Achelia</i> Hodge, 1864	68
Chave para as espécies encontradas de <i>Achelia</i>	68
<i>Achelia echinata</i> Hodge, 1864	69
<i>Achelia gracilis</i> Verril, 1900.....	72
<i>Achelia sawayai</i> Marcus, 1940.....	73

<i>Achelia</i> sp. nov	77
<i>Achelia</i> sp.	80
<i>Ammonothea</i> Leach, 1814	80
Chave para as espécies encontradas de <i>Ammonothea</i>	80
<i>Ammonothea childi</i> Cano & López-González, 2013.....	80
<i>Ammonothea tetrapora</i> Gordon, 1932	82
<i>Ammonothella</i> Verrill, 1900	85
Chave para as espécies encontradas de <i>Ammonothella</i>	85
<i>Ammonothella rugulosa</i> Verrill, 1900.....	85
<i>Ammonothella spinifera</i> Cole, 1904.....	89
<i>Ammonothella</i> sp. nov.	91
<i>Ammonothella</i> sp. 1	94
<i>Ammonothella</i> sp. 2	94
<i>Cilunculus</i> Loman, 1908.....	95
<i>Cilunculus</i> sp.	95
<i>Tanystylum</i> Miers, 1879.....	95
Chave para as espécies encontradas de <i>Tanystylum</i>	95
<i>Tanystylum acuminatum</i> Stock, 1954.....	95
<i>Tanystylum evelinae</i> Marcus, 1940	97
<i>Tanystylum</i> cf. <i>geminum</i> Stock, 1954.....	98
<i>Tanystylum isabellae</i> Marcus, 1940	99
<i>Tanystylum orbiculare</i> Wilson, 1878	103
<i>Tanystylum</i> sp. 1	107
<i>Tanystylum</i> sp. 2	107
Ascorhynchidae Hoek, 1881	108
<i>Ascorhynchus</i> Sars, 1877	108
Chave para as espécies encontradas de <i>Ascorhynchus</i>	108

<i>Ascorhynchus castellioides</i> Stock, 1957	108
<i>Ascorhynchus corderoi</i> du Bois-Reymond Marcus, 1952	110
Ascorhynchoidae incertae sedis	113
<i>Pigrogromitus</i> Calman, 1927.....	113
<i>Pigrogromitus timsanus</i> Calman, 1927	113
Colossendeidae Jarzynsky, 1870.....	115
<i>Colossendeis</i> Jarzynsky, 1870	115
Chave para as espécies encontradas de <i>Colossendeis</i>	115
<i>Colossendeis geoffroyi</i> Mané-Garzón, 1944	115
<i>Colossendeis megalonyx</i> Hoek, 1881.....	118
Callipallenidae Hilton, 1942	121
Chave para os generos encontrados de Callipallenidae	121
<i>Callipallene</i> Flynn, 1929	121
Chave para as espécies encontradas de <i>Callipallene</i>	121
<i>Callipallene abrohiensis</i> Lucena & Christoffersen, 2017.....	121
<i>Callipallene evelinae</i> Marcus, 1940.....	122
<i>Callipallene gabriellae</i> Corrêa, 1948.....	124
<i>Pallenoides</i> Stock, 1951	126
<i>Pallenoides amazonica</i> Stock, 1974.....	126
Nymphonidae Wilson, 1878	127
<i>Nymphon</i> Fabricius, 1794	127
Chave para as espécies encontradas de <i>Nymphon</i>	127
<i>Nymphon inaequipis</i> Stock, 1992	128
<i>Nymphon vulcanellum</i> Stock, 1992.....	130
Pallenopsidae Fry, 1978	133
<i>Pallenopsis</i> Wilson, 1881	133
Chave para as espécies encontradas de <i>Pallenopsis</i>	133

<i>Pallenopsis boehmi</i> Schimkewitsch, 1930	133
<i>Pallenopsis candidoi</i> Mello-Leitao, 1949	136
<i>Pallenopsis fluminensis</i> (Krøyer, 1844)	138
<i>Pallenopsis meinerti</i> Schimkewitsch, 1930	141
<i>Pallenopsis patagônica</i> (Hoek, 1881)	143
<i>Pallenopsis schmitti</i> Hedgpeth, 1943	146
<i>Pallenopsis tumidula</i> Loman, 1923	148
<i>Pallenopsis</i> sp. 1	150
<i>Pallenopsis</i> sp. 2	150
Endeidae Norman, 1908	151
<i>Endeis</i> Philippi, 1843	151
Chave para as espécies encontradas de <i>Endeis</i>	151
<i>Endeis biseriata</i> Stock, 1968	151
<i>Endeis flaccida</i> Calman, 1923	153
<i>Endeis mollis</i> (Carpenter, 1904)	155
<i>Endeis</i> cf. <i>nodosa</i> Hilton, 1942	157
<i>Endeis spinosa</i> (Montagu, 1808)	158
<i>Endeis</i> sp. 1	161
<i>Endeis</i> sp. 2	162
Phoxichilidiidae Sars, 1891	162
<i>Anoplodactylus</i> Wilson, 1878	162
Chave para as espécies encontradas de <i>Anoplodactylus</i> reportadas	162
<i>Anoplodactylus arescus</i> du Bois-Reymond Marcus, 1959	163
<i>Anoplodactylus batangensis</i> (Helfer, 1938)	166
<i>Anoplodactylus californicus</i> Hall, 1912	168
<i>Anoplodactylus eroticus</i> Stock, 1968	171
<i>Anoplodactylus evelinae</i> Marcus, 1940	174

<i>Anoplodactylus marcus</i> (Mello-Leitão, 1949)	176
<i>Anoplodactylus mirim</i> Lucena, de Araújo & Christoffersen, 2015.....	178
<i>Anoplodactylus monotrema</i> Stock, 1979.....	179
<i>Anoplodactylus petiolatus</i> (Krøyer, 1844)	181
<i>Anoplodactylus</i> cf. <i>spurius</i> Stock, 1992	184
<i>Anoplodactylus stictus</i> Marcus, 1940.....	185
<i>Anoplodactylus trispinosus</i> Stock, 1951	187
<i>Anoplodactylus viridintestinalis</i> (Cole, 1904).....	188
<i>Anoplodactylus</i> sp. 1	189
<i>Anoplodactylus</i> sp. 2	190
Pycnogonidae Wilson, 1878	190
Chave para os gêneros encontrados de Pycnogonidae	190
<i>Pentapycnon</i> Bouvier, 1910.....	190
<i>Pentapycnon geayi</i> Bouvier, 1911	190
<i>Pycnogonum</i> Brünnich, 1764.....	192
Chave para as espécies encontradas de <i>Pycnogonum</i>	192
<i>Pycnogonum cessaci</i> Bouvier, 1911.....	192
<i>Pycnogonum elephas</i> Stock, 1966.....	195
<i>Pycnogonum gibberum</i> du Bois-Reymond Marcus & Marcus, 1962	197
<i>Pycnogonum</i> sp.	201
6. Discussão	202
6.1 Acesso à Informação	204
6.2 Tipos.....	205
7. Conclusão	208
CAPÍTULO 2: Análise Filogenética da Classe Pycnogonida	209
1. Introdução.....	210
2. Justificativa.....	225

3.	Objetivos.....	228
3.1	Objetivo Geral	228
3.1	Objetivos Específicos	228
4.	Material e Métodos.....	229
4.1	Levantamento Bibliográfico, Organização e Montagem das Pranchas.....	229
4.2	Análise Qualitativa, Polarização e Lista de Caracteres.....	232
4.3	Matriz de Caracteres e Análises Quantitativas.....	233
5.	Resultados.....	236
5.1	Análise Caracteres Não-Ordenados	236
5.2	Análise Caracteres Ordenados	252
5.3	Índices de Bootstrap	267
6.	Discussão	272
6.1	Caracteres	272
6.1.1	Probóscide	272
6.1.2	Tronco	277
6.1.3	Tubérculo ocular	281
6.1.4	Quelíforos	283
6.1.5	Palpos	286
6.1.6	Ovígeros.....	288
6.1.7	Pernas	291
6.1.8	Abdômen.....	294
6.1.9	Reprodução.....	296
6.2	Cladogramas.....	299
6.2.1	Fósseis	300
6.2.2	Clado 1: Colossendeidae e “Ascorhynchidae”	302
6.2.3	“Gêneros incertos”.....	305

6.2.4Clado	2:	“Ammonotheidae”+alguns gêneros incertos +”Pallenopsidae”+“Phoxichilidiidae”+ Endeidae	309
6.2.5Clado	3:	“Pycnogonidae”+”Rhynchothoracidae”+Austrodecidae	314
6.2.6Clado	4:	Paranymphon+Hemichela+“Nymphonidae”+”Callipallenidae”	318
6.3	Índices		323
7.	Conclusão		329
Referências			331
Apêndices			358
Apêndice 1 – Tabelas.....			359
Apêndice 2 – Lista de Trabalhos das Pranchas.....			372
Apêndice 3 – Lista de Caracteres			397
Apêndice 4 – Matriz de Caracteres			406

INTRODUÇÃO GERAL

O nome Pycnogonida vem do grego “pyknós”, que significa grosso, nodoso, e “góny”, joelho, provavelmente em alusão às pernas robustas e mais dilatadas próximas às articulações, observadas nas primeiras espécies do grupo, atualmente pertencentes ao gênero *Pycnogonum* Brünnich, 1764. Apesar de, por muito tempo, Pycnogonida Latreille, 1810 e Pantopoda Gerstaecker, 1863 terem sido tratados como sinônimos, atualmente designam agrupamentos diferentes. Tal separação foi feita inicialmente por Hedgpeth (1956) e seguido desde então. Pycnogonida agrupa todos os Chelicerata que possuem uma série de características sinapomórficas, como os ovígeros (pernas especializadas em carregar os ovos), uma probóscide externa proeminente, e o abdômen extremamente reduzido (Arnaud & Bamber, 1987; Arango, 2002; Arango & Wheeler, 2007).

Já Pantopoda designa uma ordem de Pycnogonida que inclui todas as espécies que possuem pernas cilíndricas com podômeros de diferentes tamanhos, abdômen não segmentado, e processos laterais simples (sem estrias ou articulações) (Hedgpeth 1954, 1955; Bergström et al., 1980; Munilla, 1999; Waloszek & Dunlop, 2002; Dunlop & Arango, 2005; Bamber, 2007). Tal agrupamento inclui todas as espécies atuais e seis espécies fósseis (Sabroux et al., 2019a). Além de Pantopoda, atualmente são aceitas outras três ordens de pycnogonídeos (Nectopantopoda, Paleoisopoda e Paleopantopoda), e dois gêneros de posição incerta (*Palaeomarachne* Rudkin, Cuggy, Young & Thompson, 2013 e *Pentapantopus* Kühn, Poschmann & Rust, 2013), todas apenas com representantes fósseis (Bamber et al., 2020a).

Pycnogonida apareceu pela primeira vez no registro fóssil no Cambriano Tardio, cerca de 500 Ma (Waloszek & Dunlop, 2002). Tal registro é baseado em seis exemplares larvais da região de Orsten, denominados de *Cambropycnogon klausmuelleri* Waloszek & Dunlop, 2002. Já o registro fóssil dos pantopodes é discutível, sendo aceito atualmente como o primeiro pantopode conhecido *Palaeothea devonica* Bergström et al., 1980, do Devoniano Inicial, cerca de 400 Ma (Sabroux et al., 2019a). As relações internas em Pantopoda têm se demonstrado confusas, uma vez que dados moleculares e morfológicos tem chegado a agrupamentos familiares muito distintos, apontando para uma rápida diversificação (Arabi et al., 2010). Baseado nisso, Sabroux et al. (2019a) propuseram que Pantopoda provavelmente tenha passado por um

efeito gargalo, seguido por esta rápida radiação, em algum momento entre o Devoniano Inicial e o Jurássico Médio.

A classe Pycnogonida é composta por artrópodes exclusivamente marinhos (du Bois-Reymond Marcus, 1952; Munilla, 1999), distribuindo-se desde a zona entremarés, onde são particularmente numerosos (Corrêa, 1987), aos mares profundos (Bamber, 2007) chegando a 6.000m (King, 1973). São animais cosmopolitas, porém mais frequentemente registrados nas regiões temperadas e polares, principalmente da região Antártica (Corrêa, 1987), onde alguns táxons atingem os maiores tamanhos corporais.

Atualmente são conhecidas aproximadamente 1.349 espécies válidas (Bamber et al., 2020b) entre espécies fósseis e recentes. Estas espécies são agrupadas em 12 famílias e 81 gêneros, 23 (28,3%) dos quais possuem apenas uma espécie descrita (muitos deles coletados apenas uma vez), e um número similar tem apenas duas ou três espécies descobertas, sendo mais conhecidos para águas profundas ou outras áreas remotas (Arango & Wheeler, 2007).

Apesar do relativamente elevado número de espécies conhecidas, poucos têm sido os estudos com o grupo, não só no Brasil como no mundo (Souza & Tiago, 2011; Lucena et al. 2015; Lucena & Christofferesen, 2017). Alguns fatores podem, talvez, justificar o desinteresse de estudos com Pycnogonida, como sua baixa abundância, eficiente camuflagem e tamanho pequeno com formas aberrantes, assim como a ausência de valor econômico (Arango, 2003b). As espécies de águas rasas e quentes são particularmente negligenciadas, devido principalmente ao seu tamanho ainda mais reduzido, hábitos crípticos e ocorrências ocasionais (Arango & Krapp, 2007).

Os Pycnogonida possuem tamanho variável, sendo normalmente animais pequenos com pernas curtas, principalmente as espécies da região entremarés (0,65 a 2,5 mm de comprimento) (figura 1) (Corrêa, 1987). Porém, há algumas espécies gigantes, com pernas longas, de mar profundo (Arango & Wheeler, 2007), como o gênero *Colossendeis* Jarzynsky, 1870, no qual as espécies podem atingir até 75 cm de comprimento (Bain & Govedich, 2004). Algumas espécies com corpo atenuado e pernas relativamente longas, como *Nymphon gracile* Leach, 1863, podem nadar através de movimentos verticais desses membros (King, 1974). Contudo tal movimentação é mais similar a um “pisoteio na água” do que a uma natação propriamente dita, o que pode explicar a presença de algumas espécies bentônicas em amostras de plâncton (Clark & Carpenter, 1977).



Figura 1: *Anoplodactylus* sp. em hidrozoários. Seta apontado o Pycnogonida.

São animais eurihalinos e euritérmicos, em geral com baixo poder de locomoção (Corrêa, 1987). Atualmente são considerados como predominantemente ectoparasitas, especialmente de formas sésseis, uma vez que as formas adultas tendem a ingerir apenas fragmentos das suas presas (Dietz et al., 2018). Já foram reportados alimentando-se de algas (Bamber & Davies, 1982), esponjas (du Bois-Reymond Marcus, 1952), actinários (Prell, 1910), corais (Barnard, 1954), medusas (Prell, 1910; Wyer & King, 1974), briozoários (Fry, 1965), moluscos (Rogers et al., 2000), anelídeos (Wyer & King, 1974; Salazar-Vallejo & Stock, 1987), crustáceos (Lotz, 1968), equinodermos (Stock, 1981a), detritos (Hedgpeth, 1971), hidroides (King 1973; Staples & Watson, 1987), e até bactérias (Bergquist et al., 2007). Os hidrozoários são apontados como o principal item alimentar do grupo, principalmente para as espécies litorâneas (figura 2). As larvas de ammotheideos e phoxichilidiideos são conhecidas por serem endoparasitas de hidrozoários durante o seu desenvolvimento inicial.

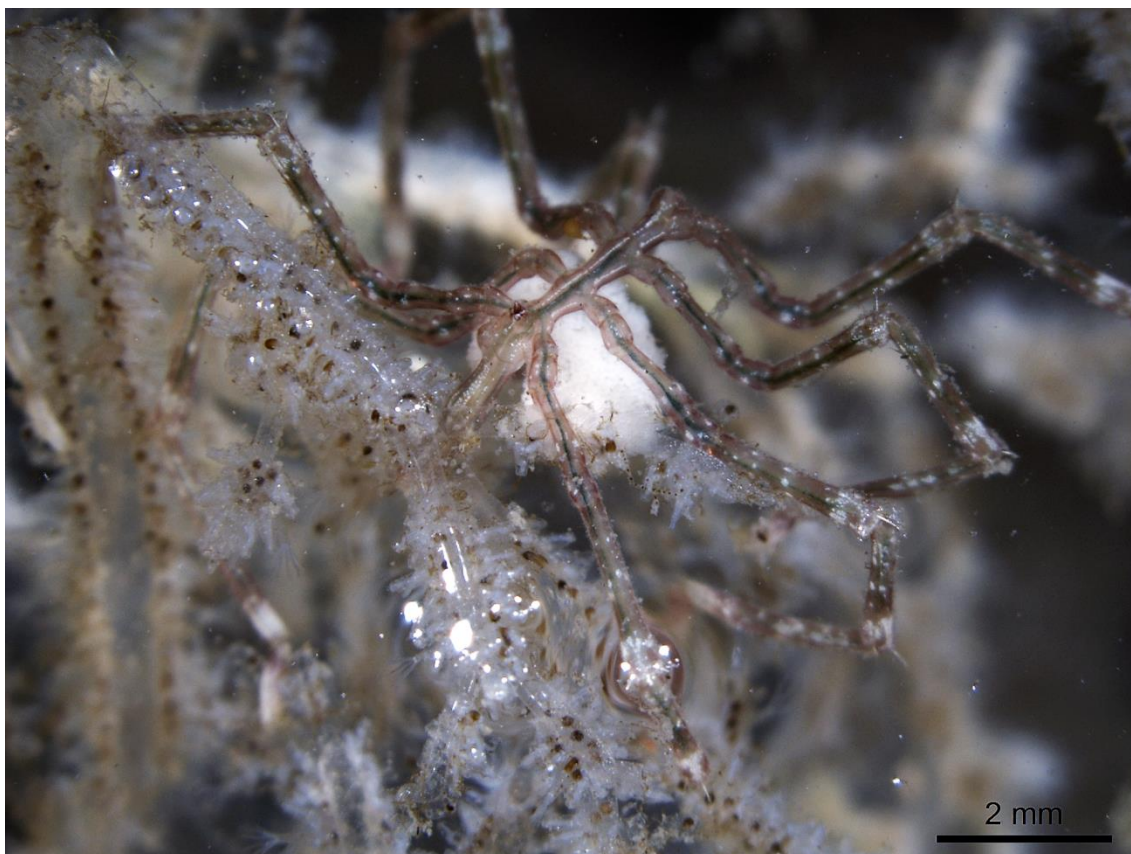


Figura 2: *Endeis* sp. predando hidrozóia (foto de Guilherme Gainett).

Enquanto alguns grupos tendem a ser generalistas (e.g. Ammonotheidae e Nymphonidae), algumas famílias de picnogonídeos aparentam estar relacionados com grupos específicos, como Austrodecidae que se alimentam de hidrozóários e briozóários, e Pycnogonidae, frequentemente encontrado associado a anêmonas (Dietz et al., 2018). Em alguns a ausência de um determinado item alimentar pode levar a morte de picnogonídeos por inanição, como é o caso de *Achelia echinata* Hodge, 1864, *Nymphon brevirostre* e *Callipallene brevirostris* (Johnston, 1837), que comem apenas hidrozóários (Lotz, 1968), ou *Achelia transfugoides* Stock, 1973, que possui adaptações para se alimentar da hidroteca de *Stereotheca elongata* (Lamouroux, 1816) e *Sertularia marginata* (Kirchenpauer, 1864) (Staples & Watson, 1987).

Já outras espécies foram reportadas alimentando-se de organismos inteiros, como *Ammonothea longipes* reportada predando nemátodes (Soler-Membrives et al., 2013), e um nudibrânquio, *Okenia* sp. (Arango & Brodie, 2003). Os diferentes hábitos alimentares estão diretamente associados aos três primeiros pares de apêndices e a probóscide (eventualmente com a utilização das pernas (Rogers et al., 2000)), assim, muito frequentemente os picnogonídeos possuem adaptações específicas para cada fonte

alimentar preferida, principalmente na morfologia da probóscide e dos quelíforos (Dietz et al., 2018).

Um maior número de espécies e indivíduos é encontrado nos substratos duros, com algas ricas em fauna epífita (Arango, 2003a) (figura 3), ou em pedras e conchas revestidas de organismos (Corrêa, 1987). As algas têm sido demonstradas como um importante substrato para o desenvolvimento de densas comunidades de Pycnogonida. Algas que possuem uma estrutura morfológica formada por tufos ramificados fornecem proteção e um grande potencial de presas (Arnaud & Bamber, 1987). Desta forma, o substrato algal abriga uma maior densidade, biomassa e porcentagem de adultos, quando comparados com fundos inconsolidados. O biótopo rochoso das algas oferece uma melhor proteção e mais alimento que as praias arenosas (Munilla & Galparsoro, 2000).

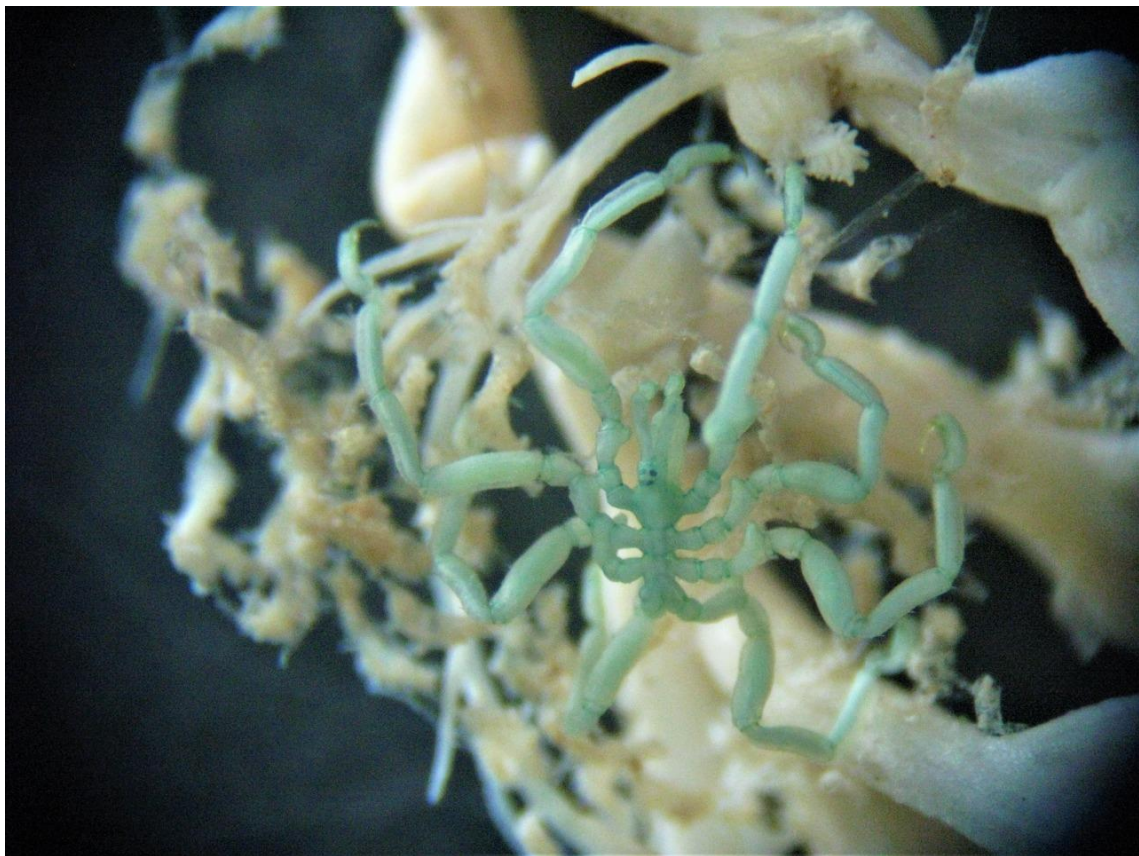


Figura 3: *Anoplodactylus californicus* Hall, 1912 em algas e hidrozoários.

MORFOLOGIA EXTERNA

Pycnogonida é um dos grupos de artrópodes mais extraordinários e intrigantes (Arango & Wheeler, 2007), cuja morfologia é bem característica e única dentro de Arthropoda. O corpo é, em geral, estreito e alongado, motivo pelo qual o grupo é popularmente conhecido como “aranhas do mar” ou “nobody crabs” (Cobb, 2010). Contudo, espécies muito estreitas com corpo discoide e curto são bem comuns, encontradas principalmente na família Ammotheidae Dohrn, 1881. Possuem o tronco dividido em céfalo, tórax e abdômen (Corrêa, 1987), com apêndices unirremes (Dunlop & Arango, 2005) (figura 4).

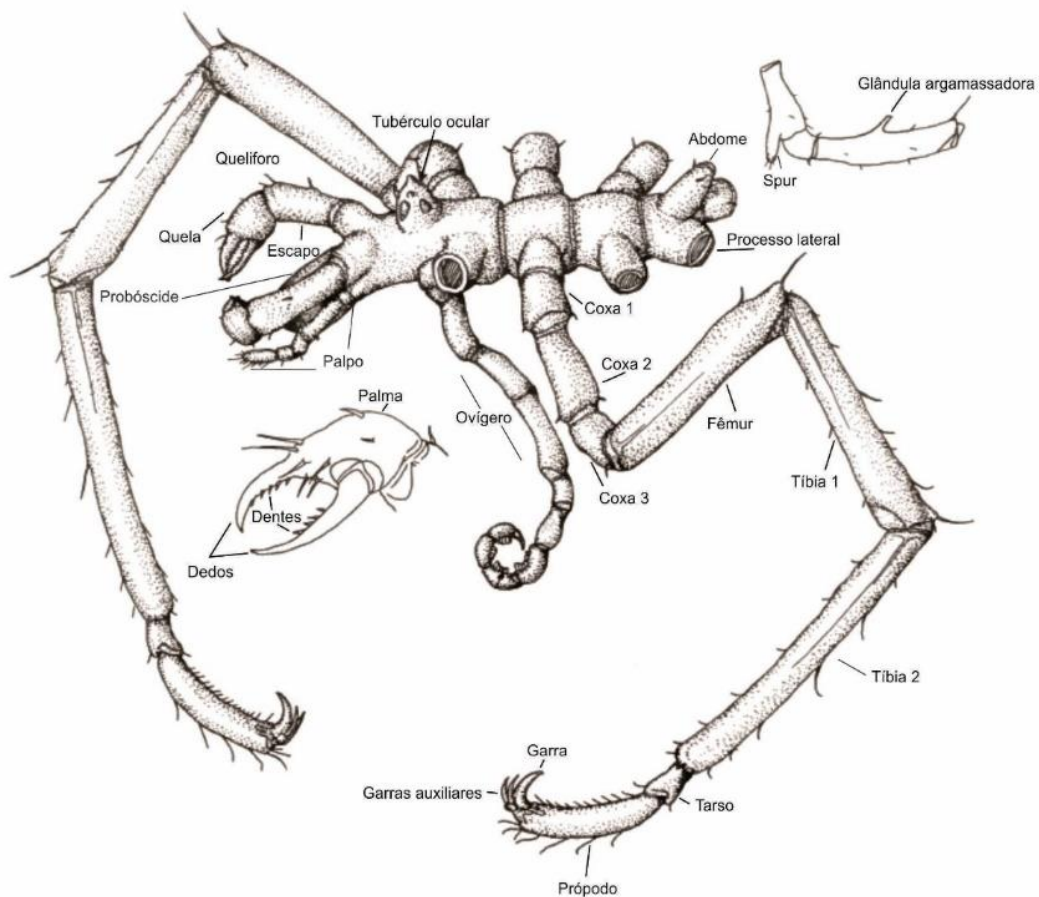


Figura 4: Desenho esquemático corporal de um Pycnogonida (Modificado de Child, 1979).

O céfalo é fundido ao primeiro segmento torácico. Possui em sua extremidade anterior uma estrutura grande bi ou tripartida, a probóscide. Esta pode ter uma ou duas articulações (Hedgpeth, 1954), possuindo na extremidade anterior a boca, e ser formada

por pequenos anéis (no caso das espécies da família Austrodecidae). A probóscide pode variar de tamanho e forma, chegando a ser maior que o tronco (Arango, 2002), e possuir desde a forma cilíndrica (comum em *Anoplodactylus* Wilson, 1878) a completamente cônicas (em Austrodecidae). Além disso pode possuir uma protuberância nas fêmeas do gênero *Anoplodactylus* (Arango & Maxmen, 2006).

Dorsalmente, no céfalo, encontra-se o tubérculo ocular, que varia quanto à posição, forma e tamanho, podendo ser encontrado próximo à borda anterior do segmento, ou mais posteriormente próximo à inserção dos ovígeros. O tubérculo ocular pode ser cônico, arredondado ou tricúspide, ter quatro olhos (ou ocelos) (Heb et al., 1996), sendo um par direcionado para a parte anterior e outro para a posterior. Na maioria das espécies os olhos são do mesmo tamanho, porém, em alguns casos, os anteriores são maiores que os posteriores (King, 1974), havendo também espécies sem olhos (Corrêa, 1987).

Há ainda dois apêndices no céfalo: os quelíforos e os palpos (Arango, 2002; Bain & Govendich, 2004). Os quelíforos, o primeiro par de apêndices cefálico, estão inseridos na borda anterior do céfalo, podendo ter um ou dois artículos basais, denominados de escapo. Na extremidade do quelíforo há a quela, formada por um dedo móvel e um fixo (Corrêa, 1987). Setas e espinhos podem estar presentes nos quelíforos, e a quela pode possuir pequenos dentes na margem interna (Arango, 2002). Diferentes níveis de redução podem ser encontrados nas espécies viventes de picnogonídeos, ocorrendo desde formas com quelíforo completamente funcional (Nymphonidae Wilson, 1878 e Phoxichilidiidae Sars, 1891) até completamente ausentes (Pycnogonidae Wilson, 1878, Austrodecidae, Rhynchothoracidae Thompson, 1909 e Endeidae Norman, 1908) (King, 1974; Arango, 2002; Dunlop & Arango, 2005).

Próximo aos quelíforos estão inseridos os palpos. Estes possuem de 1 a 10 artículos e podem ser providos de cerdas sensoriais (Corrêa, 1987). Algumas famílias podem ter esta estrutura ausente, como Pycnogonidae e Phoxichilidiidae (King, 1974; Dunlop & Arango, 2005), sendo que todas as formas transicionais podem ser encontradas.

Os ovígeros, terceiro par de apêndices cefálicos, se inserem ventralmente, próximo ao primeiro par de pernas locomotoras (Hedgpeth, 1954). Possuem alto grau de variação, tanto inter quanto intraespecífica (dimorfismo sexual). Podem ser constituídos de até 10 artículos (Corrêa, 1987), e possuir redução no tamanho total e no número de estruturas, podendo estar completamente ausentes apenas nas fêmeas, ou em ambos os

sexos (Arango, 2002; Bain & Govendich, 2004; Dunlop & Arango, 2005). Em grupos mais basais de pycnogonídeos (e.g. Ammotheidae) os ovígeros do macho e da fêmea são idênticos em tamanho e estrutura, e os quatro artículos distais possuem uma ou mais fileiras de espinhos compostos, além de uma garra terminal (Bain & Govendich, 2004). Estes quatro artículos podem estar modificados em uma estrutura encurvada, semelhante a um gancho, denominada de “strigilis” (Child & Hedgpeth, 2007). Os artículos do ovígero podem possuir, também, espinhos simples e tubérculos. Frequentemente, nas fêmeas, o ovígero é menor, com menos estruturas especializadas em relação ao macho (King, 1974; Corrêa, 1987), ou em espécies mais derivadas, o ovígero, na fêmea, está completamente ausente, e no macho é simplificado e reduzido (Arango, 2002). Porém, em alguns casos, o ovígero do macho é completamente perdido (e.g. Pycnogonidae) (Bain & Govendich, 2004).

O tórax (ou tronco) possui quatro segmentos, cada um deles com prolongamentos laterais (os processos laterais), e um par de pernas locomotoras (ou toracópodes) (Corrêa, 1987). O tórax pode possuir diferentes formatos nos táxons de Pycnogonida; podem ser alongados (aparentemente a forma mais comum, e.g. Nymphonidae), tênues (alguns Phoxichilidiidae), discóides (alguns Ammotheidae), ou pequenos e compactos (Rhynchon thoracidae e Pycnogonidae). A maioria das espécies possui linhas dorsais de segmentação no tórax, porém em outras estas segmentações podem ser parciais ou ausentes (Arango, 2002). Algumas espécies possuem ornamentações (tubérculos, espinhos ou setas) no tórax e nos processos laterais, normalmente próximos à margem distal.

As pernas são alongadas e finas na maioria das espécies. Possuem oito artículos, sendo três coxas, um fêmur, duas tíbias, um tarso e um própodo (Hedgpeth, 1954; King, 1974). Na face ventral da coxa 2 de algumas ou todas as pernas (dependendo do sexo), encontra-se o gonóporo. Em algumas famílias o gonóporo está no ápice de uma elevação, denominado de espório ou esporão (Bain & Govendich, 2004). A glândula argamassadora é uma estrutura normalmente presente no fêmur, porém, raramente pode ser encontrada também na primeira tíbia. Esta estrutura está presente apenas no macho, e excreta uma “cola” usada para manter os ovos aderidos ao ovígero. Sua abertura pode ser na forma de poros (simples ou múltiplos), ou em tubos, com formatos e tamanhos variados (Bain & Govendich, 2004; Child & Hedgpeth, 2007). O própodo possui uma garra terminal (garra principal) e em algumas espécies um par de garras auxiliares, posicionadas lateralmente à garra principal (Corrêa, 1987; Child & Hedgpeth, 2007).

Algumas espécies possuem na base ventral do própodo uma elevação, denominada de “heel”, que pode possuir espinhos robustos. Entre o “heel” e a garra principal encontra-se a sola, nesta região pode-se encontrar pequenas setas, espinhos ou até mesmo uma estrutura única e fina, denominada de lâmina cortante. As pernas podem ser de mesmo comprimento do corpo, como em *Pycnogonum littorale* (Ström, 1762) e *Achelia* spp., ou seis ou sete vezes maiores, como em *Nymphon* Fabricius, 1794, *Endeis* Philippi, 1843 e *Callipallene* Flynn, 1929 (King, 1974).

O abdômen é geralmente muito reduzido e erétil, ausente de apêndices, e no ápice encontra-se o ânus (Child & Hedgpeth, 2007). Ele pode possuir diferentes graus de inclinação (Arango, 2002) e tamanho, possuir setas apicais ou serem lisos, e até biarticulados (espécies do gênero *Eurycyde* Schiodte, 1857).

Apesar de quase todos os picnogonídeos possuírem quatro pares de pernas, algumas espécies possuem um ou dois pares extras (apêndices supranumerários), chamadas de formas poliméricas, que é única entre os Arthropoda (Hedgpeth, 1982). Estas formas são raras, apenas oito espécies poliméricas são conhecidas (Child, 1995a) pertencentes aos gêneros *Pentanympyon* Hodgson, 1904, *Pentapycnon* Bouvier, 1910 (figura 5), *Pentacolossendeis* Hedgpeth, 1943 e *Decolopoda* Eights, 1835 com cinco pares de pernas, e *Dodecolopoda* Calman & Gordon, 1933 e *Sexanympyon* Hedgpeth & Fry, 1964 com seis pares (Bouvier, 1910; Arnaud & Bamber, 1987; Santos, 1996).



Figura 5: *Pentapycnon geaiy* Bouvier, 1911, uma espécie polimérica.

REPRODUÇÃO E ANATOMIA

Os picnogonídeos são em sua maioria animais dioicos, mas a ocorrência de espécies hermafroditas é possível dentro do grupo. Hedgpeth (1956) supõe que a condição hermafrodita é comum entre os picnogonídeos, porém seria necessária uma observação detalhada dos espécimes, principalmente utilizando outros métodos, como cortes histológicos, para determinação. Ainda, ele acreditava que uma condição hermafrodita primitiva tenha dado origem ao cuidado parental do macho com os ovos. Contudo, casos de ginandromorfismo são extremamente raros no grupo (Bain & Godevich, 2004), existindo apenas um caso conhecido e confirmado, *Ascorhynchus corderoi* du Bois-Reymond Marcus, 1952.

As fêmeas são ovíparas, e a fecundação é externa. Após uma série de comportamentos de corte e acasalamento (Bain & Govendich, 2004), a fêmea libera os ovos na água através de poros genitais presentes na segunda coxa das pernas ambulatórias (Miyazaki & Makioka, 1994). Em seguida, o macho fecunda os ovos e os recolhem unindo uns aos outros através de uma secreção mucosa produzida pela

glândula argamassadora. A bola formada de ovos fecundados é transportada pelo macho (figura 6), aderida aos ovígeros (ou ao ventre, nos casos de espécies sem ovígeros, como do gênero *Pycnogonum*) até a eclosão dos ovos (Marcus, 1940; Corrêa, 1987), podendo estender-se até a fase juvenil. Este tipo de cuidado uniparental não é comumente observado entre os invertebrados (Miyazaki & Makioka, 1994). Os Pycnogonida podem apresentar também ninhadas múltiplas, isto é, ninhadas resultantes de diferentes eventos reprodutivos (Burris, 2011a).

O cuidado parental desempenhado pelos picnogonídeos consiste na ventilação dos ovos (movimentando os ovígeros para frente e para trás) e a proteção de predadores. Este tipo de cuidado impede que os machos limpem-se de forma eficiente (já que a limpeza corporal também é feita com o auxílio dos ovígeros), aumentando assim a sua taxa de epibiose (Burris, 2011a). Há espécies que os machos carregam grandes massas de ovos, o que os tornaria mais susceptíveis a predação, sugerindo que o cuidado parental poderia afetar a locomoção e forrageamento do macho (Cole, 1904; King, 1973; Bain, 2003). Burris (2011a), analisando os custos do cuidado parental exclusivo em *Achelia simplissima* (Hilton, 1939), observou que havia sim uma diminuição na locomoção dos machos com ovos (apesar de não diminuir o forrageamento), o que acarretou na diminuição da taxa reprodutiva, porém, não houve aumento significativo na predação. Contudo, foi observado um aumento da taxa de epibiose, o que pode acarretar em uma diminuição da mobilidade do macho, reduzir seu forrageamento, mesmo a longo prazo, já que após adultos os Pycnogonida não fazem mais mudas.

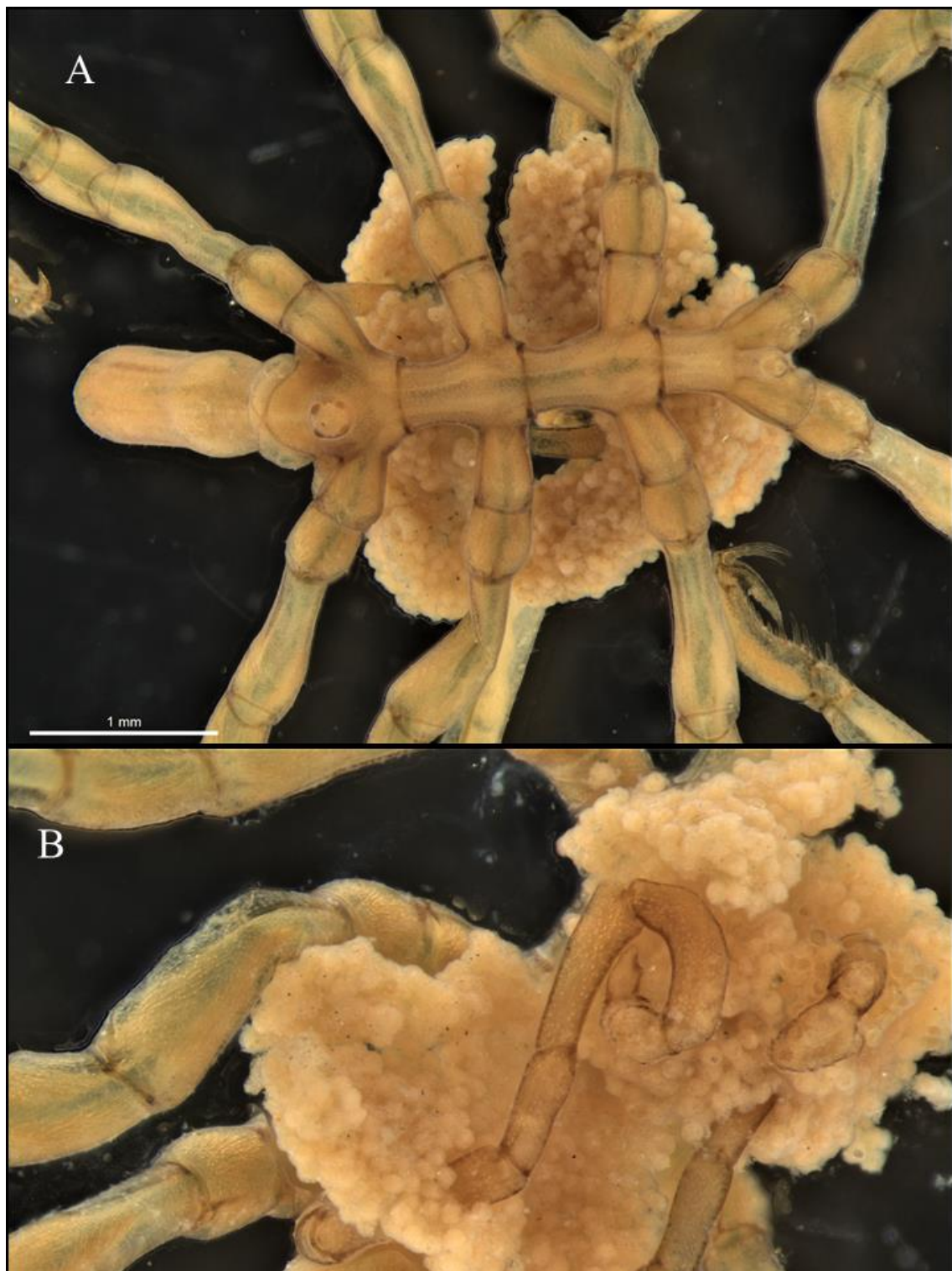


Figura 6: *Endeis mollis* (Carpenter, 1904) macho carregando ovos aderidos ao ovígero. A, vista dorsal; B, vista ventral.

Na maioria dos casos, quando os ovos eclodem, a larva protonímfom deixa o macho e se torna ectoparasita de cnidários (esta é chamada “larva ectoparasita” ou “ectoparasitic larva”, e ocorre na maior parte dos gêneros de Pycnogonida) (figura 7).

Contudo, em algumas espécies as larvas podem formar um cisto em um hidróide ou outro cnidário (chamada de “larva encistada” ou “encysting larva”, uma situação mais comum em espécie dos gêneros *Endeis* e *Anoplodactylus*). A larva pode passar a viver como parasita dentro de algum bivalve ou poliqueta sedentário (“larva endoparasita” ou “endoparasitic larva”, encontrada em algumas espécies do gênero *Ammothea* Leach, 1814) (Bain, 2003; Bain & Godevich, 2004; Burris, 2011b), como um provável comensal desagradável (Hedgpeth, 1954). Além disso, as larvas podem se aderir ao macho após a sua eclosão do ovo. Tais larvas não se alimentam (possuem uma grande quantidade de vitelo internamente) e fazem várias mudas aderidas ao macho, até formarem o terceiro par de pernas e o adomên, e então saírem nadando e se tornarem de vida livre (chamadas de larva “aderida” ou “attaching larva”, ocorrendo em algumas espécies da família Callipallenidae Hilton, 1942). Há ainda um quinto tipo de larva, a larva de “fixação prolongada” ou “prolonged attaching larva”. Assim como as larvas “aderidas” estas larvas permanecem por muito tempo presas ao macho e também não se alimentam, porém, só se soltam após a formação dos quatro pares de pernas e do abdômen, permanecendo por mais tempo aderidas (até o momento foi descrita para *Nymphon grossipes* Fabricius, 1794) (Nakamura, 1981; Bain, 2003; Bogomolova & Malakhov, 2006; Burris, 2011b; Brenneis et al. 2017).

A larva protonímfom é caracterizada por possuir uma forma cubóide ou ovóide, com a probóscide ventral e os olhos na superfície dorsal (figura 8). Possuem três pares de apêndices, que correspondem aos quelíforos, palpos e ovígeros do adulto, sendo cada um constituído de três segmentos (King, 1974; Dunlop & Arango, 2005). Em algumas famílias esta larva possui modificações secundárias, como modificação dos quelíforos em longos filamentos (e.g. Pycnogonidae), e o segundo e terceiro par de apêndices, também transformados em longos filamentos (e.g. Phoxichilidiidae). Os demais apêndices surgem após uma série de mudas até a fase adulta, e os já existentes tendem a aumentar de tamanho (Corrêa, 1987; Dunlop & Arango, 2005). Após a larva protonímfom, segue-se uma forma com quatro pernas, depois uma de seis pernas, cada uma com um par adicional de tubérculos. Quando a forma adulta é alcançada, alguns apêndices podem ser perdidos (King, 1974; ver Bain, 2003; Bogomolova & Malakhov, 2006; Brenneis et al., 2017).

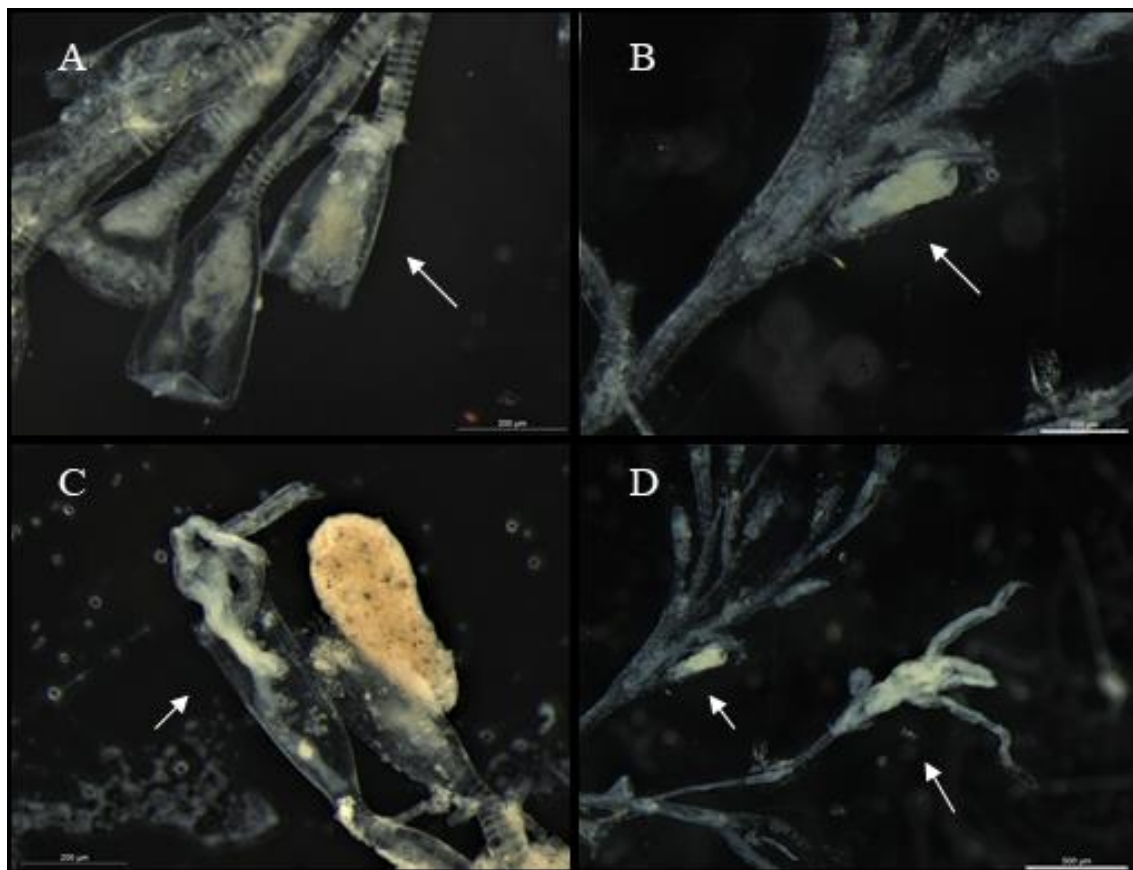


Figura 7: Larvas de *Anoplodactylus eroticus* Stock, 1968 parasitando hidrozoário. A e B, estágios larvais; C e D, jovens ainda não completamente formados deixando as hidrotecas. Setas brancas indicam os pinnogonídeos.



Figura 8: Larva protonymphon de *Pallenopsis tumidula* Loman, 1923 em vista dorsal.

Para as espécies antárticas de grande porte do gênero *Colossendeis*, não se conhecem formas larvais, juvenis ou machos, sugerindo a possibilidade de um desenvolvimento direto (Chimenz Gusso & Gravina, 2001). Acredita-se que em algumas espécies há um desenvolvimento interno de larva para juvenil, e deste para a fase adulta diretamente, no sedimento (King, 1974; Munilla, 1991).

Os picnogonídeos, assim como muitos invertebrados marinhos, tendem a ser altamente restritos quanto à sua área de distribuição. A ausência de uma fase larval planctônica reforça a sua restrição e tende a contribuir com seu elevado grau de endemismo em qualquer região, pelo menos em nível de espécie (Child, 1988). Alguns trabalhos têm sugerido que o Oceano Austral tenha sido um refúgio durante os períodos de glaciação, onde o grupo se diversificou e irradiou, pelo menos para gêneros (Arnaud & Bamber, 1987), em função do seu elevado endemismo relativo (Munilla & Soler-Membrives, 2009). Isso se deve ao fato de picnogonídeos tenderem a atingir o tamanho máximo em águas frias e profundas, comparada a águas tropicais e temperadas, e são frequentemente mais abundantes, particularmente em torno da plataforma antártica,

sendo esta a mais rica e diversa do mundo. O alto nível de endemismo antártico (Munilla & Soler-Membrives, 2009) sugere que as espécies tenham se diversificado e tornado amplamente dispersas na região (Griffiths et al., 2011).

A morfologia interna no grupo é geralmente simples, sendo alguns órgãos e sistemas apomorficamente ausentes (e.g. órgãos respiratórios) ou amplamente deslocados para as pernas (e.g. gônadas, divertículo do intestino) (Dunlop & Arango, 2005). Assim como o sistema respiratório, o sistema excretor está ausente, e as trocas ocorrem através de partes finas da cutícula (King, 1974).

O sistema digestório é constituído de boca, faringe, esôfago, intestino médio e posterior (ou reto), e o ânus. A boca encontra-se na região anterior da probóscide. A faringe está situada na probóscide, após a boca, e é revestida completamente de quitina, assim como o esôfago e o reto. Apresenta três placas quitinosas ligadas entre si. Os dois terços anteriores são providos de espinhos curtos, dirigidos para a abertura bucal, e o terço posterior possui numerosos espinhos rígidos, dispostos em séries e longas cerdas, que auxiliam na quebra da comida ingerida. Toda esta estrutura, movimentada por uma musculatura especial, confere à probóscide essencialmente a função de órgão de sucção e de aparelho de trituração e de filtração (Marcus, 1940; King, 1974).

Após a faringe há o esôfago, situado no final anterior do segmento cefálico. Este possui uma malha de setas para filtrar as grandes partículas sólidas de comida antes de passar pelo intestino médio. Na junção entre o esôfago e o intestino médio há uma constrição tipo válvula. O intestino médio se estende ao longo do tronco, emitindo divertículos cegos para dentro dos apêndices locomotores, juntando o intestino posterior através de uma válvula triangular. O intestino posterior está situado dentro do abdômen e se abre através do ânus (King, 1974).

O sistema circulatório de Pycnogonida ainda não está muito bem estudado, sendo necessários estudos com diferentes espécies, espécimes de diferentes tamanhos, hábitos de vida e posições filogenéticas diferentes (Miyazaki & Pass, 2002). Aparentemente é um sistema simples, aberto, com o coração na região meio-dorsal. Este se estende pelo tronco, desde o primeiro par de pernas até a base do abdômen. Aparentemente é reduzido, funcionando mais como um canal que como uma bomba (possivelmente parte significativa do bombeamento do sangue se dá através dos movimentos peristálticos do intestino e movimento das pernas). Há um par de óstios laterais no primeiro e segundo segmentos do tronco. Pode haver também um óstio posterior. O sangue geralmente flui do coração anterior para a probóscide, e do tronco

para as extremidades dos membros no seio ventral, e retorna ao longo do seio dorsal. Os corpúsculos celulares variam de rosa a roxo e azul escuro, sendo a hemocianina encontrada apenas dissolvida no plasma (King, 1974; Arnaud & Bamber, 1987; Miyazaki & Pass, 2002).

O sistema nervoso central dos picnogonídeos é composto por um gânglio cerebral supra-esofágico, conectivos circum-entéricos, um gânglio sub-esofágico e um cordão nervoso ventral (Arnaud & Bamber, 1987; Brusca & Brusca, 2003). Há ainda, no cordão nervoso, gânglios pareados para cada par de pernas, e três pares de nervos ramificam para o abdômen. O gânglio cerebral inclui um protocérebro, um deutocérebro e um tritocérebro. Os olhos são inervados pelo protocérebro, enquanto o deutocérebro inerva os quelíforos (Jager et al., 2006; Brenneis et al., 2008). Poucos são os órgãos dos sentidos conhecidos. Além dos olhos, há quimiorreceptores e mecanorreceptores nos palpos, provavelmente em setas epidérmicas inervadas, em pelos bífidos e setas em formas de taças, comuns na cutícula, e os “órgãos laterais”, presentes lateralmente no tubérculo ocular, que podem ser termo ou quimiorreceptores (Arnaud & Bamber, 1987).

O sistema reprodutivo de machos e fêmeas em alguns picnogonídeos é conhecido por possuir algumas características únicas entre os artrópodes, como as gônadas “pedais”, que se estendem para dentro das pernas, e os múltiplos poros genitais, que se abrem no segundo segmento (coxa 2) de todos ou de alguns pares de pernas (Miyazaki, 1996; Bilinski et al., 2008). As pernas específicas e o número de pernas que possuem gonóporos variam em diferentes espécies e não são necessariamente as mesmas em ambos os sexos (King, 1974). A presença de poros genitais na segunda coxa de todas as pernas nas fêmeas tem sido considerada como uma condição primária, e a sua ausência como secundária (Miyazaki & Makioka, 1994).

O testículo e o ovário possuem uma forma de “u” na região do tórax (com exceção dos testículos de *Pycnogonum litorale*, cuja estrutura é contínua). Situam-se abaixo do intestino. Possuem quatro pares de divertículos que se estendem para dentro das respectivas pernas, terminando usualmente ao final do fêmur (ovário) ou coxa 2 (testículo) (King, 1974; Miyazaki & Makioka, 1992; Miyazaki, 1996; Bain & Govedich, 2004; Bilinski et al., 2008).

Capítulo 1

Mapeamento das coleções brasileiras de Pycnogonida

1. INTRODUÇÃO

As coleções biológicas podem ser consideradas como bancos de dados de espécimes que são ferramentas indispensáveis no estudo taxonômico (França & Callisto, 2007). Elas também fornecem conhecimento básico em diferentes áreas, desde agronomia à medicina (Magalhães et al., 2005). Considera-se que as coleções representam a fonte mais importante de conhecimento para mapear a composição, distribuição espacial e temporal, e da biodiversidade como um todo (Magalhães et al., 2005; Egler et al., 2006; França & Callisto, 2007).

As coleções biológicas são uma excelente forma de registrar e estudar a biodiversidade da Terra (Zaher & Young 2003). Elas fornecem importantes dados biogeográficos, taxonômicos, ecológicos, genéticos e para estudos sistemáticos (Zaher & Young, 2003; Magalhães et al., 2005). Além disso, permitem o planejamento da conservação e de políticas de manejo (Magalhães et al., 2005). Por documentarem a distribuição, as mudanças nas abundâncias, e a extinção das espécies, elas nos permitem monitorar e caracterizar alterações ambientais e os seus impactos ambientais por prazos longos (Zaher & Young, 2003; Magalhães et al., 2005; Senna et al., 2013).

A degradação de habitats, especialmente quando é antropogênica, representa uma grande ameaça à biodiversidade (Senna et al., 2013). Os ambientes aquáticos são os mais fortemente impactados (França & Callisto, 2007), e a velocidade de degradação é tão alta que grande parte da diversidade será perdida antes que seja possível documentá-la (Zaher & Young, 2003). Devido à degradação ambiental e outras dificuldades de coleta, algumas espécies podem ser impossíveis de serem coletadas novamente. Amostras coletadas no passado e conservadas em coleções podem representar a fonte mais importante, ou até mesmo a única fonte de informação, de suas existências (Winston, 2007).

Além de documentar a biodiversidade, as coleções biológicas podem representar, pelo menos em parte, a solução para o problema da perda de biodiversidade. As coleções biológicas desempenham um papel importante na divulgação científica para a comunidade em geral e na formação de recursos humanos especializados para o estudo da biodiversidade (Senna et al., 2013).

O primeiro museu de história natural foi fundado em 1719 pelo Czar Pedro o Grande, refletindo o hábito de coletar e acumular material biológico (Pyke & Ehrlich, 2010; Senna et al., 2013). No Brasil, a primeira coleção científica foi fundada em 1818, chamada de “Casa dos Pássaros”, dando origem ao Museu Nacional no Rio de Janeiro

(Zaher & Young, 2003). Já a primeira coleção biológica institucional do Nordeste surgiu apenas entre 1950 e 1960: a Coleção Ictiológica e Carcinológica do “Instituto de Ciências do Mar – LABOMAR” (Senna et al., 2013).

As coleções zoológicas brasileiras contêm uma quantidade de informações inesgotáveis, tendo sido estimadas em mais de 26 milhões de espécimes depositadas, representando a maior coleção de espécimes neotropicais do mundo (Zaher & Young, 2003). Elas possuem uma grande quantidade de táxons que nunca foram organizados ou estudados sistematicamente (Lewinsohn & Prado, 2006), principalmente devido à ausência de especialistas (Marques & Lamas, 2006). Ao considerarmos que a taxonomia tem perdido espaço no campo científico desde a década de 1980 como uma consequência da popularização da biologia molecular (Senna et al., 2013), os estudos taxonômicos estão em declínio (Zaher & Young, 2003). Esta “crise taxonômica”, em combinação com a degradação ambiental, intensifica o problema da crise da perda da biodiversidade (Zaher & Young, 2003; Senna et al., 2013).

A classe Pycnogonida é um exemplo deste problema. Apesar de ter sido foco de estudos entre as décadas de 1940 a 1970 (ver Lucena & Christoffersen, 2018a), a maior parte do material estudado foi subsequentemente perdido, a princípio, e poucos foram os estudos com o grupo após este período. Além disso, as grandes coleções biológicas brasileiras não possuem quantidades significativas de material depositado, ou então falham ao fornecer informações sobre o grupo (Lucena & Christoffersen, 2018b).

Em virtude destas lacunas de conhecimento, que permeiam não apenas a classe Pycnogonida, mas quase a totalidade dos grupos biológicos menos representativos, algumas ações básicas podem ajudar a reduzir esse problema atual. O mapeamento das coleções biológicas existentes, e o subsequente estudo destes acervos sem dúvida aumentará nosso conhecimento sobre a biodiversidade nacional, além de revelar dados que há muito se consideravam como perdidos.

2. JUSTIFICATIVA

A determinação de uma espécie-tipo é fundamental para a taxonomia atual, sendo parte obrigatória para a descrição de espécies novas, de acordo com o Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICNZ). O exemplar-tipo é extremamente importante (Santos, 2011), pois é ela que fornece uma referência fixa para a utilização do nome (Winston, 1999).

Desde o primeiro registro de Pycnogonida para o litoral brasileiro, feito por Krøyer (1844) (que descreveu *Pallenopsis fluminensis*), até o presente momento, 38 espécies novas de Pycnogonida foram descritas, com base em espécies coletados em águas brasileiras. Destas, 23 foram descritas por pesquisadores brasileiros, 19 das quais foram feitas por Ernest Marcus, Eveline Marcus, Michel Sawaya, Aloysio Mello-Leitão e Diva D. Corrêa durante as décadas de 1940 e 1970, com material proveniente dos Estados do Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná e Santa Catarina.

Contudo, apesar da existência do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, tais pesquisadores não tinham como hábito designar os tipos das espécies descritas. Isto resultou na existência de apenas seis menções às coleções de depósito do material (Tabela 1). A maior parte destas indicações constituem menções vagas, com apenas o número de indivíduos, como em Mello-Leitão (1946), ou o número de indivíduos e da coleção em que teriam sido depositadas, como em Mello-Leitão (1955). Apenas em dois casos são mencionados o número de indivíduos, a coleção e o número de tombo (du Bois-Reymond Marcus & Marcus, 1962 e Corrêa, 1948). Neste último trabalho o número de tombo informado é o de uma caixa postal.

Desta forma, a maioria das espécies foram descritas apenas mencionando o número de espécimes analisados, como é o caso da maior parte dos trabalhos do Ernest Marcus. Em seu maior trabalho, “Os Pantopoda brasileiros e os demais sul-americanos”, considerado o trabalho mais importante para a América do Sul, Marcus (1940) não cita em nenhum momento onde foi depositado o material, se na sua coleção particular ou em algum setor da USP. Essa prática não é exclusiva de brasileiros, aparentemente está presente no grupo de Pycnogonida como um todo. Das 1348 espécies atualmente válidas, apenas 498 espécies têm seus tipos referenciados no PycnoBase (Bamber et al., 2020a). Tal situação provavelmente deve-se às espécies terem sido descritas antes da implementação do ICNZ (antes de 1931), ou por algum descaso/displícência no ato da descrição das espécies por parte dos autores.

Nenhuma das espécies brasileiras aparece entre os 498 tipos conhecidos. Tal fato provavelmente deve-se à não designação das espécies-tipos por pesquisadores brasileiros, mas também, à não existência (ou divulgação) de coleções biológicas brasileiras que focam os Pycnogonida. Nenhuma das coleções citadas pelos autores brasileiros existem atualmente (com exceção das do Museu Nacional do Rio de Janeiro), o que nos possibilita pensar que (1) todo o material previamente descrito foi perdido, ou (2) o material (ou parte dele) permanece “escondido” em alguma coleção brasileira.

A fim de localizar tais materiais, o mapeamento das coleções biológicas brasileiras se faz necessário, uma vez que é essencial para a comunidade científica a indicação de existência e a correta localização dos tipos das espécies nominais. Caso tais materiais não sejam encontrados, estas buscas nos darão subsídios para afirmar a não existência dos tipos, possibilitando assim a descrição de neótipos (de acordo com o artigo 75 do ICNZ), ou, nos casos das espécies que não tiveram tipos designados, questionar sua validade (uma vez analisada as condições do ICNZ), invalidando assim estas espécies e possibilitando a criação de novos nomes. Além disso, o estudo sistemático das coleções biológicas pode nos revelar dados importantes tanto no aspecto sistemático quanto ecológico dos grupos.

3. OBJETIVOS

3.1 OBJETIVO GERAL

- Mapear as coleções biológicas brasileiras que possuem material de Pycnogonida depositados.

3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Localizar, redescrever e divulgar os tipos depositados no Brasil;
- Redescrever, quando necessário, os tipos localizados;
- Designar neótipos para os tipos perdidos/não designados, quando aplicável;
- Identificar ou atualizar a identificação do material depositado nas coleções brasileiras.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1 BUSCA DAS COLEÇÕES BIOLÓGICAS

Foram contatados 37 professores/pesquisadores, de 27 coleções localizadas em museus ou laboratórios de pesquisa nacionais, para obtenção de material (tanto material para identificação, quanto material tipo). Este material foi localizado em 19 instituições de todo o Brasil (Anexo 1, Tabela 2). Destas, foram obtidas respostas de 29 pesquisadores, dos quais 17 possuíam material, e sete disponibilizaram o material para estudo. Foi obtido, por empréstimo, toda a coleção do Museu de Zoologia de São Paulo (MZUSP), do Museu de Oceanografia da Universidade Federal de Pernambuco (UFPE), e do Museu de Ciências Naturais do Rio Grande do Sul (antiga Fundação ZooBotânica). Além disso, parte do material depositado no Laboratório de Bentos Costeiro da Universidade Federal de Sergipe (UFS) também foi cedido para estudo. Além dos empréstimos, foram recebidos por doação material proveniente do Museu de Oceanografia da UFPE, do Departamento de Biociências da UFS, e do Laboratório de Ecologia Bêntica da Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC). As demais instituições contatadas que responderam aos e-mails, ou não possuíam material, ou este material estava sendo processado de alguma forma e, portanto, não disponível para estudo na ocasião (figura 9).

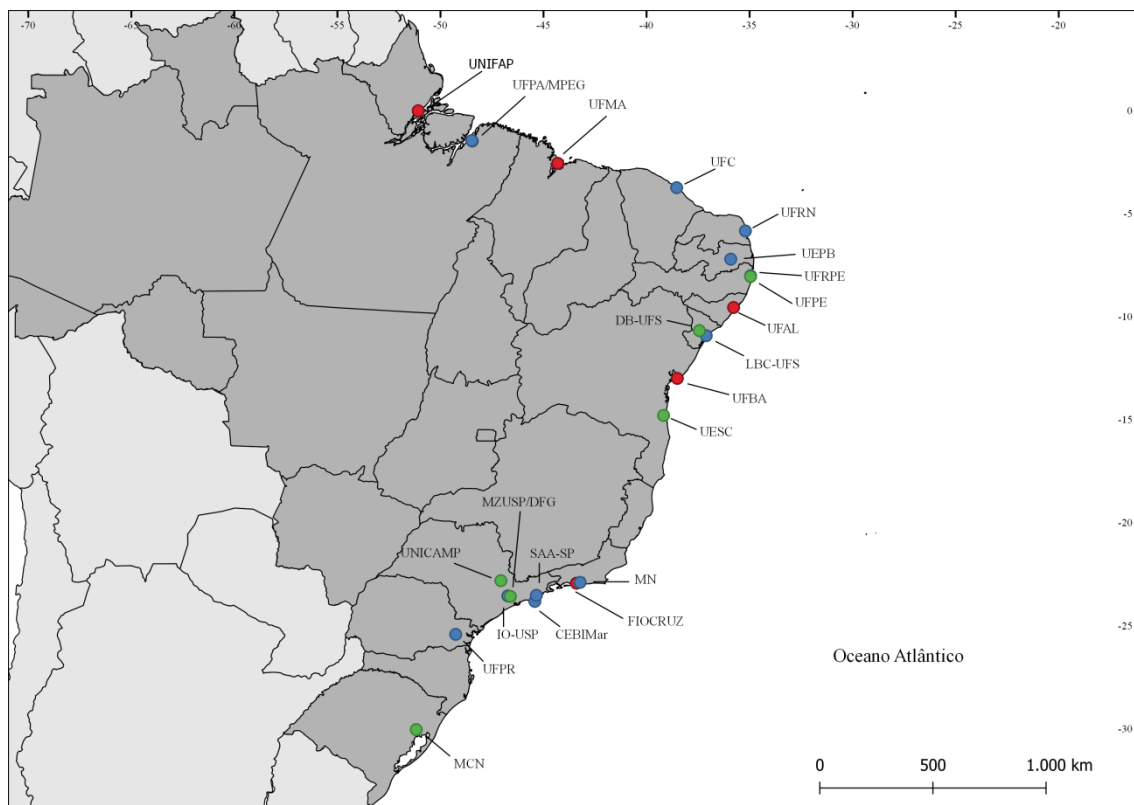


Figura 9: Mapa das coleções contactadas. Círculos vermelhos: instituições que não responderam ao contato. Círculos azuis: instituições que responderam mas não tinha material ou este estava sendo processado. Círculos verdes: instituições que disponibilizaram/doaram pelo menos parte do material.

Em paralelo, foram acessadas as bases de dados do “National Museum of Natural History” dos Estados Unidos da América, “Natural History Museum” da Inglaterra e do “Muséum National de Histoire Naturelle” da França, e contactado o “National Leiden Museum” na Holanda, afim de localizar os tipos das espécies registradas para o Brasil, e eventuais tipos brasileiros que pudessem ter sido transferidos para estas instituições.

4.2 IDENTIFICAÇÃO DOS ESPÉCIMES

Para a identificação, os espécimes, foram observados inicialmente em microscópio estereoscópico Olympus SZ40, com o auxílio de placa de Petri e estiletes. Algumas vezes foi utilizada areia fina na placa de Petri para ajudar na fixação em posição adequada do animal. Quando necessário, pernas, ovígeros, palpos e quelíforos foram dissecados e montados em lâminas temporárias em glicerina, para auxiliar na identificação. As lâminas foram observadas em microscópio óptico (Opton TNB-41 e/ou Olympus BX41). A identificação taxonômica foi baseada, principalmente, nos

trabalhos de Marcus (1940), du Bois-Reymond Marcus & Marcus (1962), Child (1979, 1992, 2004), Stock (1974, 1992a, 1994), Arango & Maxmen (2006), Cano & López-González (2007, 2019) e Müller & Krapp (2009).

O material proveniente da UESC ainda não foi tombado, pois parte dele retornará à instituição, enquanto outra parte ficará na Coleção de Invertebrados Paulo Young (CIPY). O tombo da coleção da Universidade Federal de Sergipe não foi fornecido, sendo referenciada apenas como UFS. O material proveniente do Instituto de Biotecnologia da Universidade de São Paulo foi referenciado apenas como (USP), por também não ter número de tombo.

As fotos foram tiradas na lupa Leica DFC450, utilizando o software LAS V4.5. Quando necessário, foram editadas, utilizando o software CorelDRAW 2019. Os mapas foram feitos no software QGIS Desktop 2.18.16.

5. RESULTADOS

Ao todo foram analisados 468 lotes, totalizando 1.800 espécimes, sendo destes 277 lotes pertencentes ao MZUSP, 39 do Laboratório de Bentos Costeiro da UFS, 30 do Museu da UNICAMP, oito do Museu de Ciências Naturais do Rio Grande do Sul e quatro do Museu de Oceanografia da UFPE. Entre este material, foram redescobertos dois tipos, o holótipo de *Pycnogonum gibberum* du Bois-Reymond Marcus & Marcus, 1962 e a série-tipo de *Anoplodactylus arescus* du Bois-Reymond Marcus, 1959, a qual foi dividida em lectótipo e paralectótipo. Estes dois tipos encontram-se localizados na coleção de Aracnídeos do MZUSP.

Na busca pelos tipos nas instituições internacionais foram encontrados apenas parte dos holótipos designados por Stock (1968, 1974, 1992), como *Pallenoides amazonica* Stock, 1974, *Endeis biseriata* Stock, 1968, *Nymphon bullatum* Stock, 1992, *Anoplodactylus eroticus* Stock, 1968, *Anoplodactylus spurius* Stock, 1992 depositados no Museu Nacional de Leiden (National Leiden Museum), mas que não puderam ser por nós analisados. Com isso, assumimos que parte considerável do material descrito por pesquisadores brasileiros foi perdido. Respeitando as designações do Código de Nomenclatura Zoológica, e a possibilidade de designação de um tipo subsequente a partir das descrições originais, foram designados neótipos para as espécies *Achelia sawayai* Marcus, 1940, *Tanystylum isabellae* Marcus, 1940 e *Ascorhynchus corderoi* du Bois-Reymond Marcus, 1952. Para estes casos e para os tipos redescobertos as espécies foram redescritas, em função das suas descrições serem incompletas, comparando quando, necessário, com as descrições originais.

A quase totalidade dos 1.800 espécimes restantes estava sem identificação, tendo sido por nós identificados em 49 espécies nominais (incluindo os tipos analisados), duas espécies novas, três espécies que ainda precisam ser confirmadas, e 18 morfoespécies/espécies com identificação imprecisa, as quais estão listadas na lista taxonômica a baixo. Em apenas 15 casos (todos do MZUSP) haviam espécies previamente identificadas, mas sem informações sobre seus identificadores. Nestes casos os espécimes foram reanalisados, e reidentificados (ou tiveram suas identificações confirmadas).

Para as todas as espécies nominais são fornecidos material analisado, diagnose, distribuição e comentários. Para as espécies que ainda precisam ser confirmadas são fornecidos material analisado, distribuição e comentários, enquanto que, para as morfoespécies, apenas material analisado e comentários. Quando necessário, para as

espécies mal/pobrementemente descritas, foram realizadas redescrições. Espécies cujas indentificações são problemáticas tiveram, na sua seção de comentários, como foco principal aspectos taxonômicos discutidos, a fim de auxiliar a sua identificação futura. Contudo, em todos os casos, comentários faunísticos foram feitos a fim de trazer uma visão mais completa e atualizada sobre o seu conhecimento atual. Fotos dos espécimes foram tiradas para ilustrar todas as espécies nominais e as espécies novas. Além disso, é fornecido também um mapa com a distribuição atual de cada espécie para o litoral brasileiro ou região a qual foi registrada. Localidades/pontos de coleta muito próximos foram suprimidos em um único ponto, a fim de tornar a visualização dos mapas mais claros. Todas as espécies identificadas encontram-se listadas a baixo.

5.1 LISTA TAXONÔMICA

Pycnogonida

Pantopoda

Pantopoda sp.

Ascorhynchoidea Pocock, 1904

Ammonotheidae Dohrn, 1881

Ammonotheidae sp.

Achelia Hodge, 1864

Achelia echinata Hodge, 1864

Achelia gracilis Verrill, 1900

Achelia sawayai Marcus, 1940

Achelia sp. nov.

Achelia sp.

Ammonothea Leach, 1814

Ammonothea childi Cano & López-González, 2013

Ammonothea tetrapora Gordon, 1932

Ammonothea sp.

Ammonothella Verrill, 1900

Ammonothella rugulosa Verrill, 1900

Ammonothella spinifera Cole, 1904

Ammonothella sp. nov.

Ammonothella sp. 1

Ammothella sp. 2
Cilunculus Loman, 1908
Cilunculus sp.
Tanystylum Miers, 1879
Tanystylum acuminatum Stock, 1954
Tanystylum evelinae Marcus, 1940
Tanystylum cf. *geminum* Stock, 1954
Tanystylum isabellae Marcus, 1940
Tanystylum orbiculare Wilson, 1878
Tanystylum sp. 1
Tanystylum sp. 2
Ascorhynchidae Hoek, 1881
Ascorhynchus Sars, 1878
Ascorhynchus castellioides Stock, 1957
Ascorhynchus corderoi du Bois-Reymond Marcus, 1952
Ascorhynchoidae *incertae sedis*
Pigrogromitus Calman, 1927
Pigrogromitus timsanus Calman, 1927
Colossendeidoidea Hoek, 1881
Colossendeidae Jarzynsky, 1870
Colossendeis Jarzynsky, 1870
Colossendeis geoffroyi Mané-Garzón, 1944
Colossendeis megalonyx Hoek, 1881
Nymphonoidea Pocock, 1904
Callipallenidae Hilton, 1942
Callipallenidae sp.
Callipallene Flynn, 1929
Callipallene abrolhiensis Lucena & Christoffersen, 2017
Callipallene evelinae Marcus, 1940
Callipallene gabriellae Corrêa, 1948
Pallenoides Stock, 1951
Pallenoides amazonica Stock, 1975
Nymphonidae Wilson, 1878
Nymphon Fabricius, 1794

Nymphon inaequipes Stock, 1992

Nymphon vulcanellum Stock, 1992

Pallenopsidae Fry, 1978

Pallenopsis Wilson, 1881

Pallenopsis boehmi Schimkewitsch, 1930

Pallenopsis candidoi Mello-Leitao, 1949

Pallenopsis fluminensis (Krøyer, 1844)

Pallenopsis meinerti Schimkewitsch, 1930

Pallenopsis patagônica (Hoek, 1881)

Pallenopsis schmitti Hedgpeth, 1943

Pallenopsis tumidula Loman, 1923

Pallenopsis sp. 1

Pallenopsis sp. 2

Phoxichilidoidea Sars, 1891

Endeidae Norman, 1908

Endeis Philippi, 1843

Endeis biseriata Stock, 1968

Endeis flaccida Calman, 1923

Endeis mollis (Carpenter, 1904)

Endeis cf. *nodosa* Hilton, 1942

Endeis spinosa (Montagu, 1808)

Endeis sp. 1

Endeis sp. 2

Phoxichilidiidae Sars, 1891

Anoplodactylus Wilson, 1878

Anoplodactylus arescus Marcus, 1959

Anoplodactylus batangensis (Helfer, 1938)

Anoplodactylus californicus Hall, 1912

Anoplodactylus eroticus Stock, 1968

Anoplodactylus evelinae Marcus, 1940

Anoplodactylus marcus (Mello-Leitão, 1949)

Anoplodactylus mirim Lucena, Pereira & Christoffersen, 2015

Anoplodactylus monotrema Stock, 1979

Anoplodactylus petiolatus (Krøyer, 1844)

Anoplodactylus cf. *spurius* Stock, 1992
Anoplodactylus stictus Marcus, 1940
Anoplodactylus trispinosus Stock, 1951
Anoplodactylus viridintestinalis (Cole, 1904)
Anoplodactylus sp. 1
Anoplodactylus sp. 2

Pycnogonoidea Pocock, 1904

Pycnogonidae Wilson, 1878

Pentapycnon Bouvier, 1910

Pentapycnon geayi Bouvier, 1911

Pycnogonum Bruennich, 1764

Pycnogonum cessaci Bouvier, 1911

Pycnogonum elephas Stock, 1966

Pycnogonum gibberum du Bois-Reymond Marcus & Marcus,
1962

Pycnogonum sp.

5.2 DESCRIÇÃO DAS ESPÉCIES

Chave para as famílias encontradas para águas brasileiras:

1. Probóscide anelada. Boca birradiada Austrodecidae
- 1'. Probóscide não anelada. Boca trirradiada 2
2. Quelíforos e palpos presentes 3
- 2'. Quelíforos e/ou palpos ausentes 5
3. Ovígeros com no máximo uma fileira de setas foliares ou simples Ammonotheidae
- 3'. Ovígeros com várias fileiras de setas compostas 4
4. Palpos com quatro ou cinco artículos (uma espécie parasita com 19 a 20). Quelíforos longos, funcionais Nymphonidae
- 4'. Palpos com sete ou nove artículos. Quelíforos curtos, não funcionais Ascorhynchidae
5. Quelíforos completamente ausentes 6
- 5'. Quelíforos presentes 9
6. Palpos e ovígeros com 10 artículos. Ovígeros com várias fileiras de setas compostas nos quatro últimos artículos, adaptadas à limpeza Colossendeidae

- 6'. Palpos com menos de seis artículos ou ausentes. Ovígeros sem fileiras de setas compostas 7
7. Ovígeros com nove artículos nas fêmeas, e 10 nos machos, com setas compostas ou simples. Palpos com quatro ou seis artículos Rhynchothoracidae
- 7'. Ovígeros com dois a nove artículos, com setas simples. Palpos ausentes 8
8. Animal alongado. Ovígeros com sete artículos, com strigilis presente, porém pouco proeminente. Garras auxiliares alongadas Endeidae
- 8'. Animal robusto. Ovígeros com dois ou sete a nove artículos, ou completamente ausente, sem strigilis. Garras auxiliares presentes ou ausentes Pycnogonidae
9. Ovígeros com cinco ou seis artículos, presentes apenas nos machos Phoxichilidiidae
- 9'. Ovígeros com oito a 10 artículos, presentes em ambos os sexos 10
10. Ovígeros com setas foliares e denticuladas. Palpos ausentes, ou com um a quatro artículos apenas nos machos. Escapo do quelíforo com um artículo Callipallenidae
- 10'. Ovígero com setas simples. Palpos ausentes ou com até 10 artículos em ambos os sexos. Escapo com um ou dois artículos 11
11. Palpos com ausentes ou com um artículo em ambos os sexos. Quelíforos alcançando a boca. Escapo do quelíforo com um ou dois artículos. Probóscide cilíndrica Pallenopsidae
- 11'. Palpos completamente ausentes. Quelíforos curtos, não alcançando a boca. Probóscide robusta e longa, em forma de barril Ascorhynchoidae *incertae sedis* (*Pigrogromitus timsanus*)

PANTOPODA

Pantopoda sp.

Material analisado: **Brasil** (MZUSP 060) 1 indivíduo, Ilha Grande, 25.xi; (MZUSP 076) 1 indivíduo St. 53/CB92, 19°34'S 38°55'W, 29.v.1987, 360 m; (MZUSP 149) 1 larva, Praia de Boa Viagem, Niterói, Rio de Janeiro, Brasil, 2H.

Comentários: Espécimes estragados, muito danificados ou muito jovens, impossível de identificar a nível específico, ou distinção entre morfoespécies.

AMMOTHEIDAE DOHRN, 1881

Chave para os gêneros encontrados de Ammotheidae:

1. Tronco alongado; processos laterais bem separados; palpos com nove a 10 artículos; escapo com um a dois artículos 2
- 1'. Tronco circular em vista dorsal; processos laterais contíguos ou muito próximos; palpos com quatro a oito artículos; escapo com um artículo 4
2. Animal muito grande, com mais de 3 cm. Tronco com tubérculos dorsais. Quelíforos muito pequenos, não chegando a metade do comprimento da probóscide.....*Ammothea*
- 2'. Animais medianos a pequenos, com menos de 1 cm. Tronco sem tubérculos dorsais. Quelíforos com pelo menos metade do comprimento da probóscide 3
3. Abdômen e apêndices com setas claviformes. Tubérculo ocular alongado*Ammothella*
- 3'. Abdômen e apêndices com setas simples. Tubérculo ocular ausente*Cilunculus*
4. Quelíforo com escapo uniarticulado; quela reduzida, sem dedos*Achelia*
- 4'. Quelíforo reduzido a um pequeno artículo (escapo); quela completamente ausente*Tanystylum*

Ammotheidae sp.

Material analisado: **Brasil** (MZUSP 183) 1 jovem, Angra dos Reis, Rio de Janeiro, Brasil, 22.x.1990, col. Cláudia Pasqual, em saco de areia;

Comentários: Animal muito jovem. Não é possível identificar a nível de espécie.

***Achelia* Hodge, 1864**

Chave para as espécies encontradas de *Achelia*:

1. Segmentação no tronco presente, incompleta, ausente entre os segmentos 3 e 4 2
- 1'. Segmentação no tronco completamente ausente 3
2. Setas na região dorsal dos processos laterais. Pernas ornamentados apenas por setas, sem tubérculos na região dorsal*Achelia* sp. nov.
- 2'. Processos laterais com um a dois tubérculos dorsais alongados. Pernas com tubérculos longos dorsais em todos os artículos*A. echinata*
3. Palpo com oito artículos. Processos laterais lisos. Próximo com espinhos uniformes por toda a sua extensão interna*A. sawayai*

3'. Palpo com sete artículos. Processos laterais 1 a 3 com um tubérculo dorsal na região posterior dorsal. Própodo com três espinhos robustos na região do “heel”, e quatro menores na sola*A. gracilis*

***Achelia echinata* Hodge, 1864** (figuras 10 e 11)

Ammonothea fibulifera Dohrn, 1881: 141–145, 15, 49, 51, 81, pl. IV, figs. 1–22.

?*Achelia echinata* var. *japonica* Ortmann, 1890: 164.

Ammonothea echinata – Sars, 1891: 120–124, pl. XIII, figs. 1a-m.

Ammonothea (Achelia) echinata – Bouvier, 1923a: 55.

Ammonothea echinata subsp. *orientalis* Losina-Losinsky, 1933: 55–57, 77–78, fig. 7.

Ammonothea (Achelia) echinata var. *sinensis* Lou, 1936: 19, figs. 7–9, pls. 2–4.

Material analisado: **Brasil** (MZUSP 017) 1 macho, Iate Clube Ilha Bela (23°46'22.53"S 45°21'19.74"W) São Sebastião, São Paulo, Brasil, 31.x.2013, col. M. Tavares, J.B. Mendonça, A. Anker & P. Pachelle, em placas penduradas no píer; (MZUSP 019) 1 fêmea e 2 jovens, Praia do Segredo (23°49'43.62"S 45°25'21.89"W), São Sebastião, São Paulo, Brasil, 30.x.2013, col. M. Tavares, J.B. Mendonça, A. Anker & P. Pachelle; (MZUSP 267) 1 jovem, Canal de São Sebastião, São Sebastião, São Paulo, Brasil, 17.iv.2013, col. M. Tavares & Braga, 14 m (UNICAMP 031) 1 fêmea, Ponta das Canas, Ilhabela, São Paulo, Brasil, 26.ii.2008.

Diagnose: Corpo discoide, com segmentação incompleta, ausente apenas entre os segmentos 3 e 4. Processos laterais contíguos, com um a dois tubérculos dorsais. Quelíforo com escapo uniarticulado, com um tubérculo dorsal. Palpo com oito artículos. Pernas com tubérculos alongados em todos os artículos. Coxa 1 e coxa 2 com quatro tubérculos dorsais no macho, e dois na fêmea. Fêmur com seis tubérculos na margem distal. Própodo com três espinhos alongados na região do heel. Garras auxiliares com metade do comprimento da garra principal.

Distribuição: Mediterrâneo, toda a costa do Atlântico Norte, e Noroeste do Pacífico (Müller, 1993; Kim, 2013; Munilla & Soler-Membrives, 2014). Brasil: São Paulo.

Material tipo: Não designado.

Comentários: Os jovens aqui analisados possuem quase o mesmo tamanho da fêmea, mas os quelíforos ainda não estão completamente formados, e ovígeros completos, com dedos e dentes nos dedos. Além disso, os jovens possuem dois espinhos no “heel” (um a

menos que os adultos). As demais estruturas são iguais às encontradas nos adultos. Único macho analisado (MZUSP 017) está fragmentado, com todos os apêndices soltos.

Achelia echinata difere das espécies brasileiras pela presença de um par de tubérculos alongados nos processos laterais (*A. sawayai* não possui ornamentação nos processos laterais, e *A. gracilis* possui apenas um tubérculo mais curto), além de uma intensa tuberculação em todos os apêndices, especialmente nas pernas (não observado em nenhuma espécie brasileira). Os espécimes analisados se assemelham muito com o descrito e ilustrado por Turpaeva (2009), Lehman et al. (2014), Munilla & Soler-Membrives (2014) e Kim (2013), possuindo segmentação entre 1-2 e 2-3 segmentos do tronco, artículos nos palpos alongadas, tubérculos alongados nas pernas e processos laterais, própodo alongado, com três espinhos no “heel”. Poucas diferenças foram observadas em relação as descrições anteriores, sendo estas: alguns processos laterais com três tubérculos dorsais (sendo dois o padrão geral), quelíforo com dois tubérculos dorsais e um ventral na região distal, e algumas pernas com quatro espinhos no “heel”.

A. echinata é encontrada com facilidade em algas e hidrozoários na costa europeia, sendo considerada uma espécie eurióica (Munilla & Soler-Membrives, 2014). Possui uma grande resistência a contaminação e a variações de salinidade, sendo encontradas em regiões portuárias (Arnaud, 1987). Este é o primeiro registro desta espécie para o hemisfério Sul, e conseqüentemente para águas brasileiras, tendo sido encontrada na região de São Sebastião (SP). Baseado no registro histórico da região, acreditamos tratar-se de uma espécie exótica, provavelmente inserida em função do Porto de São Sebastião, com considerável poder de invasão, uma vez que tem sido demonstrado sua alta capacidade de adaptação. Novos levantamentos na área se fazem importantes a fim de monitorar a sua ocorrência e possível dispersão.

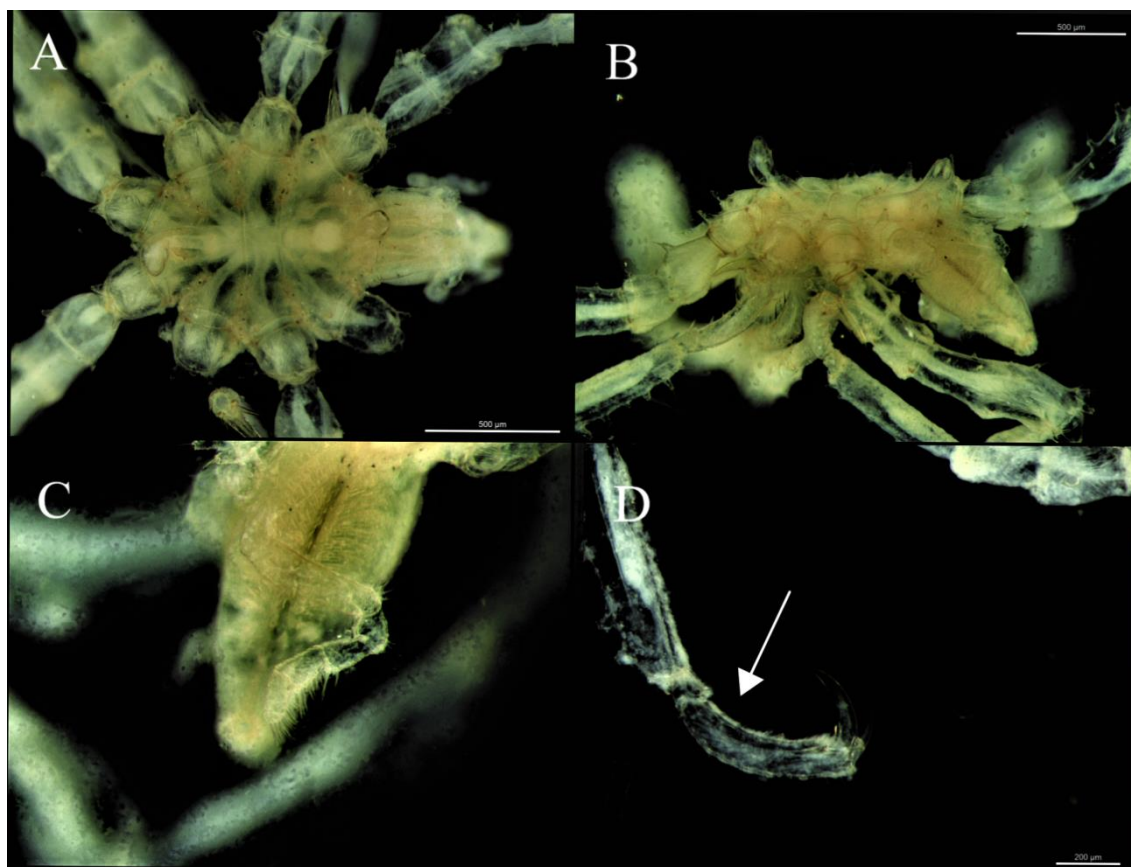


Figura 10: *Achelia echinata* (MZUSP 019) fêmea. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, palpo; D, própodo.



Figura 11: Distribuição de *Achelia echinata* no Brasil. Círculo vermelho: novo registro.

***Achelia gracilis* Verril, 1900** (figura 12)

Achelia (?) *gracilis* Verrill, 1900: 582, pl. 70, fig. 10.

Ammonothea gracilis – Cole, 1904: 317–323, pl. 21, fig. 4–14.

Ammonothea (*Achelia*) *gracilis* – Giltay, 1934: 5.

Achelia (*Pigrolavatus*) *gracilis* – Fry & Hedgpeth, 1969: 104, figs. 152, 153, 155.

Material analisado: **Local incerto** (MZUSP 091) 1 macho, Moint. Plataf. SS-06, 8º campanha, fase 2, ano 5, perfil 2, amostra 2D5A, 22.iv.2006; (MZUSP 231) 1 fêmea, 21.iv.2006, Monit. Plataf. SS-06, 8º campanha, fase 2, ano 5, perfil 3, amostra 3D5B; (MZUSP 248) 2 fêmeas, 20.iv.2006, Monit. Plataf. SS-06, 8º campanha, fase 2, ano 5, perfil 2, amostra 2D1B; **Brasil** (MZUSP 232) 1 macho e 1 fêmea, Yacht Club de Ilha Bela, Ilha Bela, São Paulo, Brasil, 03.v.2013, sobre *Bugula neritina* (Linnaeus, 1758).

Diagnose: Tronco pequeno, quase tão longo quanto a probóscide, e sem segmentação. Com um tubérculo cônico acima da inserção dos palpos. Processos laterais contíguos, com um tubérculo dorsal nos processos 1 a 3. Palpo com oito artículos e setas em todos eles. Segundo artículo do mesmo tamanho do quarto e quinto artículo juntos. Sétimo e oitavo artículo dos ovígeros com um par de setas foliares. Pernas robustas. Coxa 1 com quatro tubérculos dorsais nas pernas 1 e 2, nos machos. Própodo com três espinhos na região basal. Garra principal com metade do comprimento do própodo. Garras auxiliares com pouco mais da metade do comprimento da garra principal.

Distribuição: Região tropical e subtropical oeste do Atlântico. Brasil: Espírito Santo e Paraíba (Stock, 1992a; Lucena et al., 2019), São Paulo. Norte do Atlântico, de Curaçao ao Canal de Yucatan, Martinique, Ilhas Virgens, Porto Rico, Bahamas e EUA (Florida) (Müller & Krapp, 2009; Lucena & Christoffersen, 2018a).

Material tipo: Não designado.

Comentários: Pode ser distinguida facilmente de *A. sawayai* pela presença de tubérculos nos processos laterais (ausentes em *A. sawayai*) (Stock, 1992a; Müller & Krapp, 2009). No Brasil foi inicialmente registrada para o Espírito Santo por Stock (1992a), sendo este o seu registro mais ao sul até o presente momento. Aqui registramos pela primeira vez para o estado de São Paulo, sendo o seu registro mais ao sul. Além disso, há três ocorrências ainda não confirmadas, possivelmente para o Rio de Janeiro (ver discussão em *Achelia* sp. nov.), contudo mais dados precisam ser levantados para confirmar.

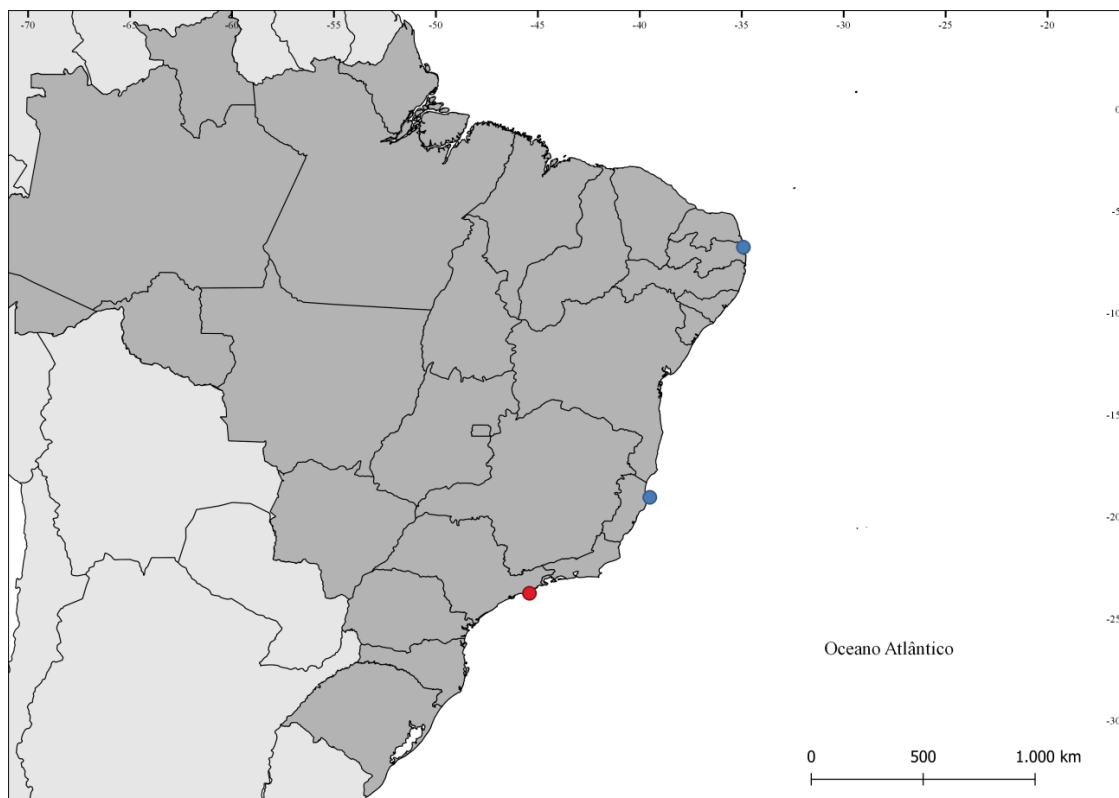


Figura 12: Distribuição de *Achelia gracilis* no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Círculo vermelho: novo registro.

***Achelia sawayai* Marcus, 1940** (figuras 13 e 14)

Achelia (*Pigrolavatus*) *sawayai* – Fry & Hedgpeth, 1969: 104, figs. 152, 153, 155.

Achelia sawayai f. *typica* – Stock, 1986: 400 [tab.].

Material analisado: **Brasil** **Neótipo aqui estabelecido** – (MZUSP 276) 1 macho, Santos/Itanhaém, São Paulo, Brasil. **Demais materiais** – (MZUSP 107) 1 macho, 3 fêmeas e 1 jovem, Boa Viagem, Rio de Janeiro, Fauna fital 5L; (MZUSP 112) 3 fêmeas e 3 jovens, Boa Viagem, Rio de Janeiro, Fauna fital 5B; (MZUSP 113) 1 fêmea, Praia de Boa Viagem, Niterói, Rio de Janeiro, Brasil, 28.x.2008, Fauna bryozoa 1C; (MZUSP 124) 22 machos, 20 fêmeas e 13 jovens, Santos/Itanhaém, São Paulo, Brasil; (MZUSP 153) 3 machos, 3 fêmeas e 1 jovem, Praia de Boa Viagem, Niterói, Rio de Janeiro, Brasil, 4L; (MZUSP 184) 1 fêmea, Praia de Boa Viagem, Niterói, Rio de Janeiro, Brasil, 28.x.2008, Réplica 2j; (MZUSP 198) 1 fêmea, Boa Viagem, Rio de Janeiro, Fauna fital 4M; (MZUSP 208) 1 fêmea, Praia de Ibucuí, xii.1986, St. CI; (MZUSP 219) 2 machos, Boa Viagem, Rio de Janeiro, Fauna fital 2L; (MZUSP 221) 1 jovem, Boa Viagem, RJ, Fauna fital 2M; (MZUSP 224) 1 fêmea, Praia de Caetés, 19.ii.2005, C1R2; (MZUSP 269) 9 machos, 15 fêmeas e 7 jovens, Santos/Guarujá, São Paulo, Brasil;

(UFS) 1 jovem, Rio Vaza Barris, Sergipe, 09.iv.2017, Corda 1 Placas 3 e 4; (UFS) 1 macho, Rio Vaza Barris, Sergipe, 09.iv.2017, Corda 1 Placas 5 e 6; (UFS) 1 macho, 1 fêmea e 1 jovem, Rio Vaza Barris, Sergipe, 09.iv.2017, Corda 2 Placas 3 e 4; (UFS) 1 macho, 1 fêmea e 1 jovem, Rio Vaza Barris, Sergipe, 09.iv.2017, Corda 2 Placas 5 e 6; (UFS) 1 macho, Rio Vaza Barris, Sergipe, x.2017, Corda 1 Placas 3 e 4; (UFS) 1 fêmea, Rio Vaza Barris, Sergipe, x.2017, Corda 3 Placas 3 e 4; (UFS) 1 macho, 1 fêmea e 2 jovens, Rio Vaza Barris, Sergipe, x.2017, Corda 3 Placas 5 e 6.

Redescrição: Tronco pequeno, menor que a probóscide, discoide e sem segmentação. Céfalão dilatado anteriormente, com um tubérculo cônico acima da inserção dos palpos. Processos laterais contíguos, sem ornamentação dorsal. Probóscide longa, com uma leve dilatação mediana. Tubérculo ocular na região distal do céfalão, arredondado; quatro olhos pequenos. Abdomen terminal, horizontal ao tronco, com a região distal curvada para cima.

Quelíforos dorsais a probóscide, com aproximadamente $\frac{1}{4}$ do seu diâmetro. Escapo fino e curto. Quela reduzida a um pequeno tubérculo arredondado, com setas distais. Palpo com oito artículos, alcançando a boca. Artículos 2 e 4 longos, quase do mesmo tamanho, sendo o artigo 2 pouco maior. Artículos 5 a 8 pequenos, sendo o artigo 6 maior, seguido do 5, 7 e 8, que é arredondado. Ovígero com 10 artículos nos dois sexos, sendo o ovígero da fêmea pouco menor e mais simples que do macho. Artigo 2 maiores que os artigos 1 e 3. Artigo 4 pouco maior que o 5. Artigo 10 reduzido a uma pequena bola. Artículos 7 a 10 com um par de setas foliares.

Pernas alongadas com aproximadamente 3x o comprimento do tronco. Coxa 1 com três tubérculos dorsais nos machos e dois nas fêmeas. Coxa 2 com dois tubérculos dorsais; aproximadamente 1,5x maior que as coxas 1 e 3. Fêmur alongado, com setas pequenas. Glândula argamassadora se abrindo em um pequeno tubo na região dorso-distal do fêmur. Tíbia 2 maior que a 1, ambas com uma seta distal alongada. Própodo sem “heel”, com espinhos curtos por toda a sua margem ventral. Garra principal $\frac{1}{3}$ do comprimento do própodo. Garras auxiliares pouco maiores que $\frac{2}{3}$ do comprimento da garra principal. Poro genital na região ventro-distal das coxas 2 de todas as pernas na fêmea, e nas pernas 3 e 4 do macho.

Distribuição: Pantropical. Brasil: São Paulo, Rio de Janeiro, Espírito Santo, Bahia, Alagoas, Pernambuco, Paraíba, Rio Grande do Norte, Ceará, Maranhão e Arquipélago de São Pedro e São Paulo (Lucena, 2016; Lucena & Christoffersen, 2018a; Lucena et

al., 2019), Sergipe. Do Brasil aos EUA (Georgia). Madagascar, Indonésia, Papua Nova-Guiné. Ilhas Fiji, Arquipélago Society (Müller, 1990a; Müller & Krapp, 2009).

Material tipo: Neótipo (MZUSP 276).

Comentários: *Achelia sawayai* é a espécie de água rasa mais amplamente distribuída no litoral brasileiro, e com uma ampla distribuição mundial, tendo sido registrada para todos os estados que tiveram um mínimo levantamento, com exceção do sul e norte do Brasil pela ausência de levantamento em águas rasas. Ocorre de São Paulo até o Maranhão, com exceção do Estado do Piauí (Lucena, 2016; Lucena & Christoffersen, 2018a; Lucena et al., 2019).

Apesar de sua ampla distribuição, da reportada variação morfológica (Müller & Krapp, 2009) e de trabalhos recentes terem demonstrado um possível polifiletismo da espécie (ver Sabroux et al., 2019b), esta é uma espécie morfológicamente homogênea no Brasil, sendo caracterizada pela ausência de tubérculos nos processos laterais, processos laterais contíguos, três tubérculos nas coxas 1 do macho e própodo sem a distinção de espinhos da região do heel e da sola.

Assim como a quase totalidade das espécies descritas por Marcus, o material tipo não foi designado e em nossas buscas não foram encontrado o material correspondente. Visto que é uma espécie de ampla distribuição em função da sua variação morfológica global, como discutido acima, mas que no litoral brasileiro é homogênea morfológicamente, consideramos importante designar aqui o neótipo a fim de delimitá-la e determiná-la morfológicamente como uma espécie válida.

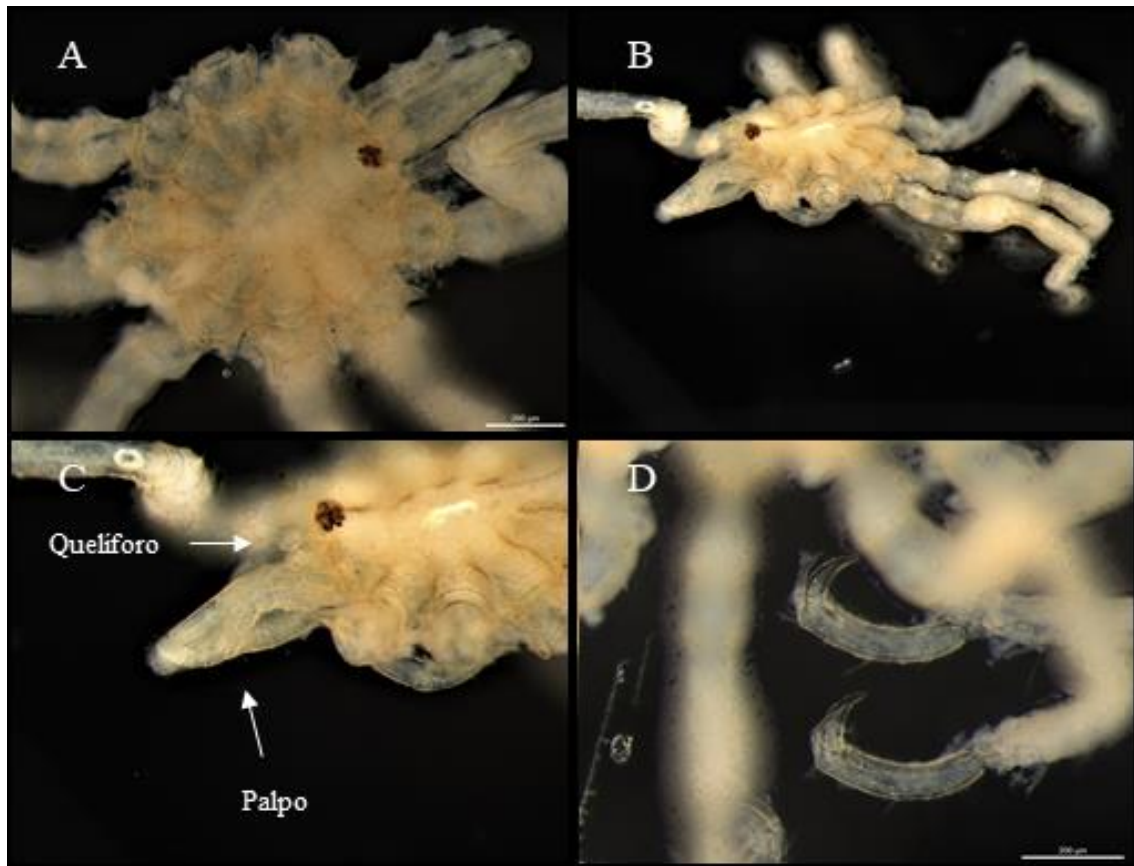


Figura 13: *Achelia sawayai* (UFS) macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, cista lateral com detalhe do palpo; D, própodo.

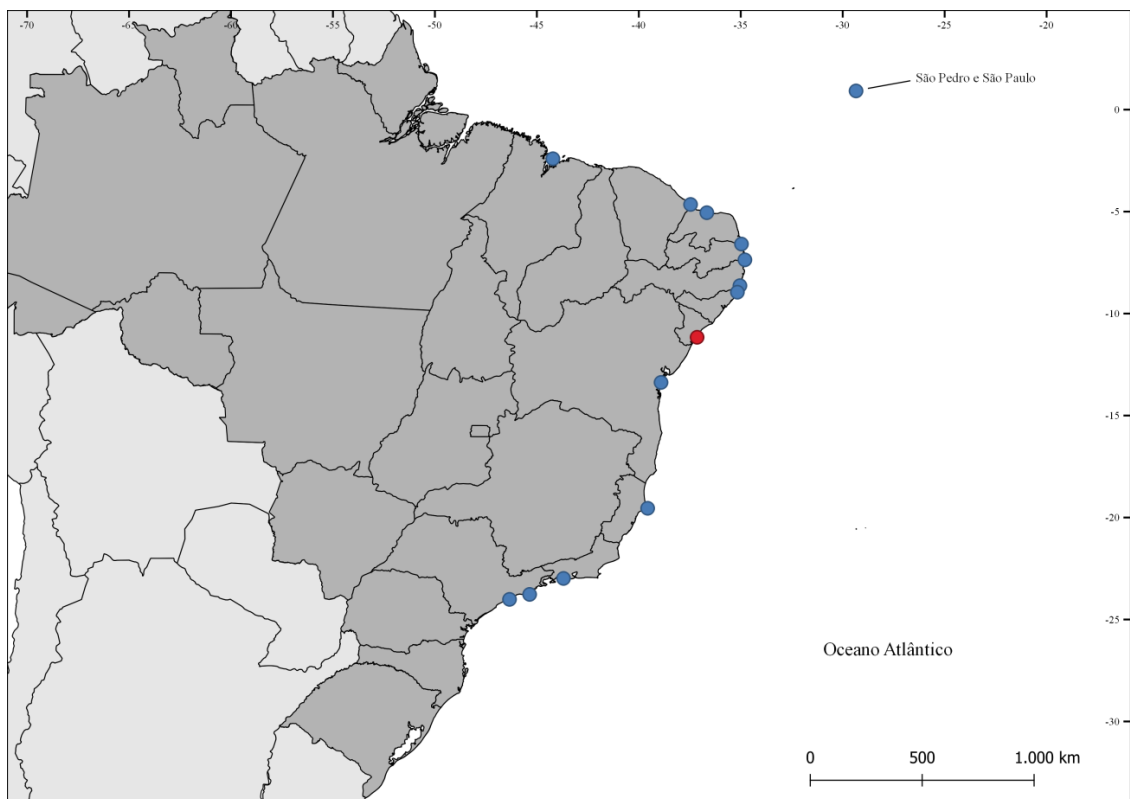


Figura 14: Distribuição de *Achelia sawayai* no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Círculo vermelho: novo registro.

***Achelia* sp. nov.** (figuras 15 e 16)

Material analisado: *Local incerto* (MZUSP 93) 1 macho e 2 fêmeas, 20.iv.2006, 201B, Plataforma SS-06; (MZUSP 264) 1 fêmea, 20.iv.2006, 2D10C, perfil 2, Plataforma SS-06. Holótipos determinados em Lucena (2016).

Diagnose: Segmentação entre os segmentos 1–2 e 2–3. Abdômen horizontal, com sua extremidade terminal um pouco mais elevada; com três a quatro setas apicais. Palpo com oito artículos; 5 a 8 subiguais, aumentando o número de setas gradativamente, e tornando-se mais arredondados. Ovígero com 10 artículos; 9 com uma e 10 com duas setas foliares. Perna curta, com poucas setas. Tubo da glândula argamassadora curto. Própodo pouco maior que a tíbia 2; com três espinhos robustos, dois na região do “heel”, que não se encontra distinguível, e um quase na metade da sola; Sola com dois pequenos espinhos e duas setas na margem distal.

Descrição: Tronco robusto, oval em vista dorsal. Coberto por pequenos poros, e com um tubérculo arredondado e uma seta apical acima da inserção dos palpos. Segmentação entre os segmentos 1–2 e 2–3. Probóscide menos que o tronco, robusta e dilatada na sua metade proximal. Processos laterais contíguos, com uma a duas setas dorsais na margem distal. Tubérculo ocular curto, trilobado; olhos pouco pigmentados, difíceis de observar. Abdômen horizontal, com sua extremidade terminal um pouco mais elevada; com três a quatro setas apicais.

Escapo do quelíforo com um artículo, com três setas dorsais. Quela arredondada, sem dedos; com uma seta terminal alongada. Palpo com oito artículos. Artículo 1 robusto, com poucas setas ventrais; 2 com três setas; 3 muito pequeno, com uma seta dorsal alongada; 4 é o mais longo, possui uma dilatação lateral; 5 a 8 subiguais, aumentando o número de setas gradativamente, e tornando-se mais arredondados; 8 quase redondo. Ovígero com 10 artículos, com strigilis bem formada. Artículos 1 a 3 pequenos, setas a partir do 2. Artículos 4 e 5 quase do mesmo tamanho, sendo o 5 pouco maior e mais estreito; 6 a 9 muito pequenos, só não menores que o 10; 9 com uma e 10 com duas setas foliares.

Perna curta, com poucas setas. Coxa 1 mais robusta que as demais, com dois a três tubérculos dorsais arredondados. Coxa 2 mais alongada, com dois tubérculos dorsais; esporão curto, presente nas pernas 3 e 4. Coxa 3 é a menor, com poucas setas. Fêmur robusto, sendo o artículo mais longo da perna, pouco mais longo que a tíbia 2. Tubo da glândula argamassadora curto, localizado na margem dorso-distal do fêmur.

Tíbia 1 mais robusta e mais curta que a 2; ambas com três ondulações arredondadas na superfície dorsal. Tarso subretangular, com uma seta dorsal e quatro setas e um pequeno espinho ventrais. Própodo pouco maior que a tíbia 2; “heel” ausente. Com três espinhos robustos, dois na região do “heel” e um quase na metade da sola. Sola com dois pequenos espinhos e duas setas na margem distal. Garra principal com pouco menos da metade do comprimento do própodo. Garras auxiliares quase do mesmo tamanho da principal.

Distribuição: Brasil: Pernambuco. O presente registro é ainda incerto, mas pode ampliar consideravelmente a distribuição desta espécie.

Material tipo: Holótipo (UFPB.PYC-246), parátipo (UFPB.PYC-233), descrito por Lucena (2016).

Comentários: Esta é a mesma espécie registrada para o porto de Suape, Pernambuco, por Lucena (2016), mas que ainda não se encontra oficialmente descrita. No presente registro ela foi encontrada associada a plataforma de petróleo SS-06. Apesar de alguns dados indicarem que na época da coleta esta plataforma estava em operação na Bacia de Campos, Rio de Janeiro, algumas informações ainda precisam ser confirmadas para oficializar o registro e estender a distribuição desta espécie, inicialmente identificada no porto de Suape (PE).

Nenhuma variação morfológica significativa foi observada entre a descrição de Lucena (2016) e os espécimes analisados.



Figura 15: *Achelia* sp. nov. A–C macho. A, vista dorsal; B, quelíforos; C, últimos quatro artículos do palpo; D, fêmea.



Figura 16: Distribuição conhecida de *Achelia* sp. nov.. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Interrogação vermelha: possível novo registro.

***Achelia* sp.**

Material analisado: *Local incerto* (MZUSP 71) 1 jovem, iv.2001, 201B, BioPlat.BG, Campanha IV, #34VV3.

Comentários: Animal ainda não completamente formado, faltando os ovígeros, os palpos possuem apenas 2 artículos, e os quelíforos estão completos.

***Ammonothea* Leach, 1814**

Chave para as espécies encontradas de *Ammonothea*:

1. Processos laterais com dois tubérculos dorsais. Probóscide cilíndrica. Dedos da quela completamente formados e longos. Próximo com três espinhos na região do "heel"*A. childi*
- 1'. Processos laterais lisos. Probóscide cônica. Dedos da quela reduzidos, não funcionais. Próximo com dois espinhos na região do "heel"*A. tetrapoda*

***Ammonothea childi* Cano & López-González, 2013 (figuras 17 e 18)**

Material analisado: *Antártida* (MZUSP 002) 1 macho, Est. 4875, T° 1.71°C, S 34.464, 63°17'S 62°30'W, 14.ii.1986, PROANTAR, 157 m.

Diagnose: Probóscide cilíndrica, direcionada para baixo, maior que o tronco. Tronco com segmentação completa, e um tubérculo cônico com ápice pontiagudo. Processos laterais separados por menos da metade de seu próprio diâmetro. Tubérculo ocular menor que os tubérculos do tronco; olhos anteriores maiores que os posteriores. Quelíforos com quelas funcionais. Palpo com nove artículos, artículo 4 é o mais longo. Último artículo do ovígero com espinhos na margem ventral. Próximo com três espinhos longos na região do "heel", e um mais curto no final da sola. Garras auxiliares com metade do comprimento da garra principal.

Distribuição: Ilhas Shetland do Sul (Cano & López-González, 2013).

Material tipo: Holótipo (ZMH A41/12) (material não analisado).

Comentários: *A. childi* pode ser distinguida das demais espécies do gênero pela probóscide cilíndrica voltada para baixo e maior que o tronco, pelos adultos possuírem quelíforos funcionais, o artículo 2 do palpo menor que o 4, e a tibia 2 ser o maior artículo da perna (Cano & López-González, 2013).

Este é apenas o seu segundo registro desde a sua descrição, a 2º mais a sul. Além disso foi encontrada em uma profundidade de 157 m, enquanto que em seu único registro foi entre 263–270 m.



Figura 17: *Ammothea childi* (MZUSP 002) macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, quelíforo; D, própodo.

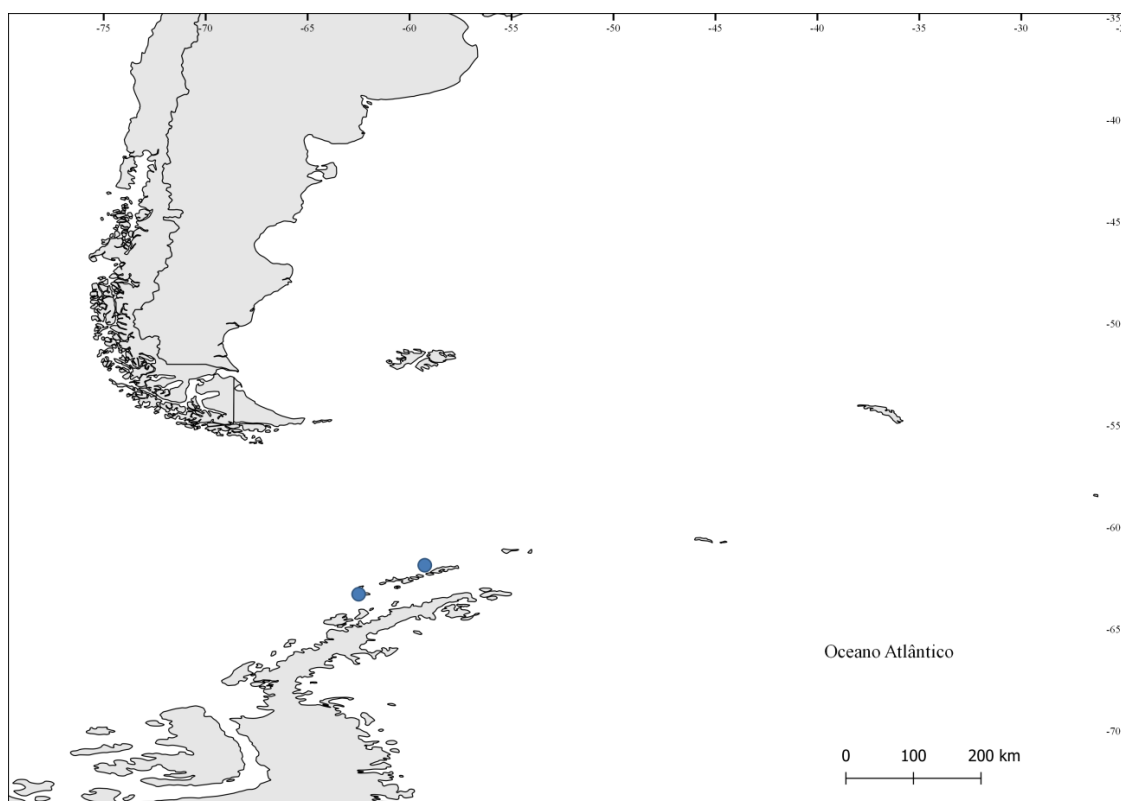


Figura 18: Distribuição conhecida de *Ammothea childi*. Círculos azuis: registros previamente conhecidos.

***Ammothea tetrapora* Gordon, 1932** (figuras 19 e 20)

Anammothea tetrapoda Fry & Hedgpeth, 1969: 97–98, figs 104, 105, 147, 150, 151.

Material analisado: Uruquai (FZBRS.PYC-06) 1 fêmea, 35°31'S 52°52'W, 13.vii.1964.

Diagnose: Segmentos 1 a 3 do tronco com um tubérculo cônico na margem distal sendo o segundo tubérculo o maior de todos. Tubérculo ocular localizado no centro do céfalon, com uma projeção apical. Olhos anteriores maiores que os posteriores. Processos laterais separados por menos da metade do seu próprio diâmetro, todos com uma projeção dorsal pequena e setas na margem distal. Probóscide longa e cônica, pouco maior que a metade do comprimento do tronco, e dirigida verticalmente para baixo. Região terminal da probóscide levemente inclinada para frente. Dedos da quela pequenos e cônicos. Palpo com oito artículos. Artículo 4 do palpo é o maior, seguido do 2, que possui 4/5 do comprimento do 4. Própodo sem “heel”, e com dois espinhos na região proximal. Garra principal com metade do comprimento do própodo. Garras auxiliares com pouco mais de 1/3 da garra principal.

Distribuição: Registrado anteriormente para as Ilhas Malvinas (Falkland), o sul da Argentina, e para a Ilha Geórgia do Sul (Fry & Hedgpeth, 1969). Uruguai.

Material tipo: Desconhecido.

Comentários: O espécime analisado aqui é praticamente idêntico ao descrito em sua descrição original, particularmente no que diz respeito aos olhos anteriores, que são muito maiores que os olhos posteriores; probóscide com quase metade do comprimento do tronco; tubérculos dorsais cônicos; abdome atingindo margem distal do quarto processo lateral, sendo ereto, formando um ângulo de quase 45°; região distal do escapo do quelíforo espessada; probóscide reta; ovígero com oito artículos, e artículos 4 e 5 do palpo aparentemente fundidos.

Ressaltamos algumas pequenas diferenças com a descrição original (Gordon, 1932a: 99–101), relativa à probóscide, que é dirigida para baixo quase na vertical; o fêmur é mais longo que a tibia 1 e, aparentemente, um pouco mais longo que a tibia 2. Quanto à descrição de Fry & Hedgpeth (1969), não observamos cerdas nos palpos enquanto os segmentos. O presente espécime não parece ter a região distal da probóscide tão fortemente curvada para cima. Os olhos são diferentes entre si, e as setas estão presentes nas margens posteriores dos tubérculos dorsais, bem como na margem anterior.

Pushkin (1993) destacou que o segundo tubérculo do tronco é o grande, como observamos, e a presença de um “tubérculo perceptível” (mais parecido com uma pequena elevação) na base do abdômen, não desenhado por ele, mas ilustrado por Fry & Hedgpeth (1969) e Gordon (1932a). Como Fry & Hedgpeth (1969), Pushkin (1993) observou que os olhos são iguais e os tubérculos dorsais têm cerdas apenas na margem anterior. Essas diferenças observadas por Fry & Hedgpeth (1969) e Pushkin (1993) diferem não apenas do nosso espécime, mas também da descrição original. No entanto, eles representam pequenas diferenças, de pouco significado taxonômico.

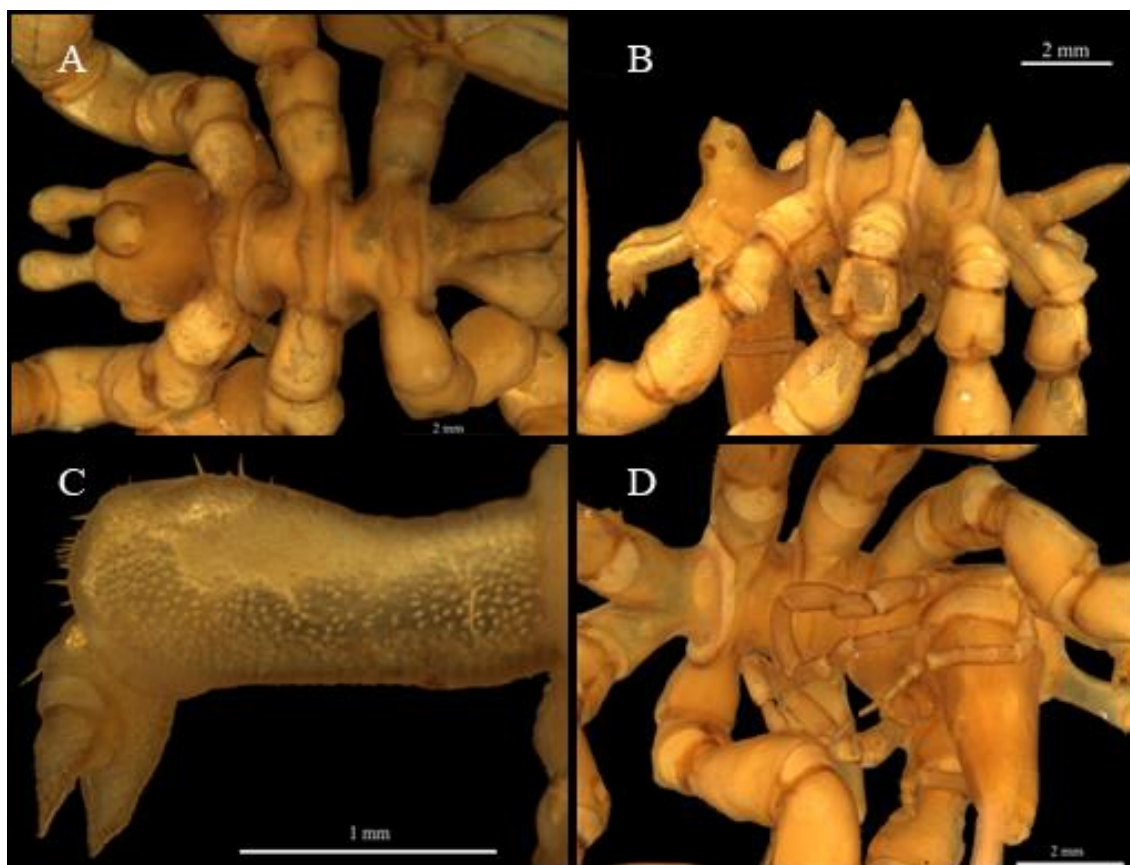


Figura 19: *Ammothea tetrapoda* (FZBRS.PYC-06) fêmea. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, quellíforo; D, própodo.

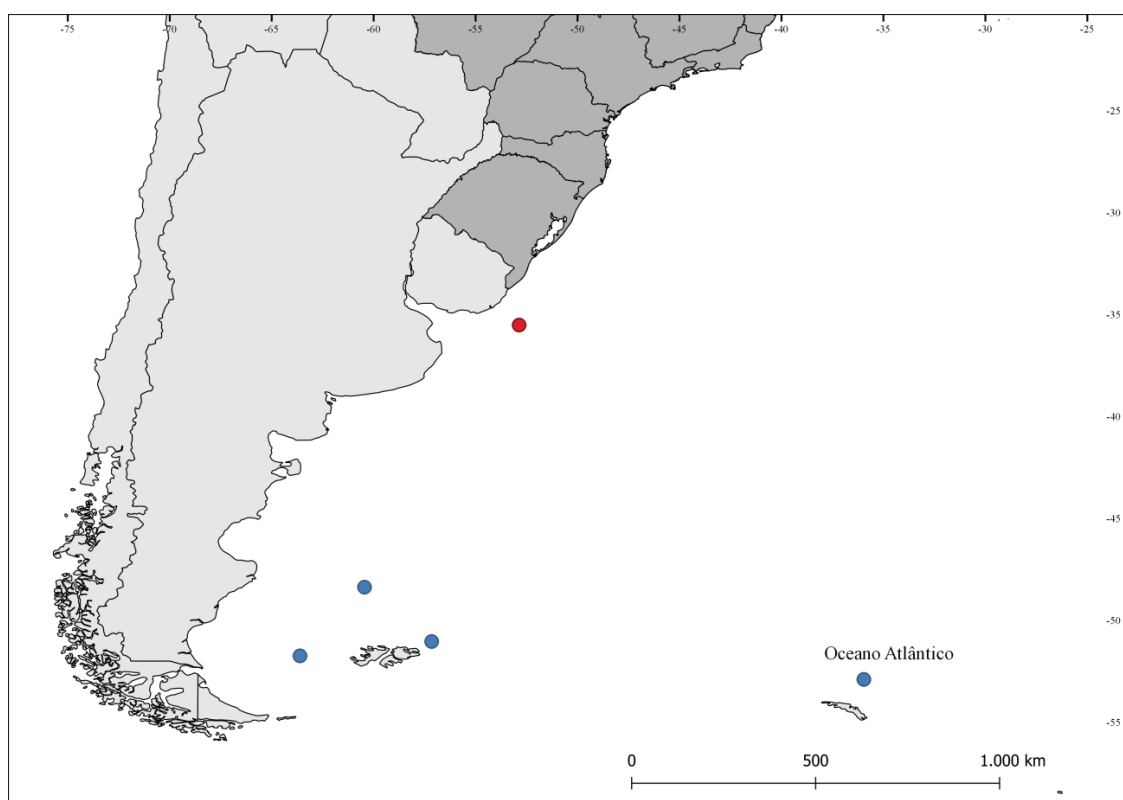


Figura 20: Distribuição conhecida de *Ammothea tetrapoda*. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Círculo vermelho: novo registro.

***Ammothella* Verril, 1900**

Chave para as espécies encontradas de *Ammothella*:

1. Tronco alongado. Processos laterais separados por metade do seu próprio diâmetro ou mais. Tubérculo com seta claviforme acima da inserção do palpo 2
- 1'. Tronco curto, arredondado em vista dorsal. Processos laterais quase contíguos ou contíguos. Sem tubérculo acima da inserção dos palpos*Ammothella* sp. nov.
2. Segmento 2 do tronco com um par de setas dorsais. Tubérculo acima da inserção do palpo com duas setas claviformes*A. spinifera*
- 2'. Segmento 2 do tronco sem setas. Tubérculo acima da inserção do palpo com uma seta claviforme*A. rugulosa*

***Ammothella rugulosa* Verril, 1900 (figuras 21 e 22)**

Ammothella (*Ammothella*) *rugulosa* Verrill, 1900: 581, figs. 2–3, pl. 70, fig. 9.

Material analisado: **Local incerto** (MZUSP 040) 1 jovem, BCG01, 182G214; **Brasil** (MZUSP 130) 10 machos, 6 fêmeas e 1 jovem, Santos/Itanhaém, São Paulo; (MZUSP 132) 1 macho e 1 jovem, Rio; (MZUSP 138) 2 jovens e 10 indivíduos em diferentes estágios larvais, Praia de Boa Viagem, Niterói, Rio de Janeiro, 28.x.2008, Réplica 2j; (MZUSP 179) 1 macho, Ilhabela, SP, 1959; (MZUSP 190) 1 jovem, Ilha das Palmas, 1965; (MZUSP 213) 1 macho e 3 jovens, Praia de Ibucuí, 29.v.1986, St. CI em *Sargassum*; (MZUSP 262) 2 machos e 4 jovens, Santos/Guarujá, São Paulo; (MZUSP 263) 6 machos, 2 fêmeas e 2 jovens, Ilha Porchat; (UFS) 2 machos e 1 fêmea, Rio Vaza Barris, Sergipe, 09.iv.2017, Corda 1 Placas 1 e 2; (UFS) 2 fêmeas e 2 jovens, Rio Vaza Barris, Sergipe, 09.iv.2017, Corda 1 Placas 3 e 4; (UFS) 1 macho e 2 jovens, Rio Vaza Barris, Sergipe, 09.iv.2017, Corda 1 Placas 5 e 6; (UFS) 1 macho e 1 jovem, Rio Vaza Barris, Sergipe, 09.iv.2017, Corda 2 Placas 1 e 2; (UFS) 2 machos, 3 fêmeas e 3 jovens, Rio Vaza Barris, Sergipe, 09.iv.2017, Corda 2 Placas 3 e 4; (UFS) 2 machos e 2 jovens, Rio Vaza Barris, Sergipe, 09.iv.2017, Corda 2 Placas 5 e 6; (UFS) 1 macho, Rio Vaza Barris, Sergipe, 09.iv.2017, Corda 3 Placas 3 e 4; (UFS) 1 macho e 1 fêmea, Rio Vaza Barris, Sergipe, 09.iv.2017, Corda 3 Placas 5 e 6; (UFS) 1 macho e 1 jovem, Rio Vaza Barris, Sergipe, x.2017, Corda 1 Placas 5 e 6; (UFS) 1 fêmea, Rio Vaza Barris, Sergipe, x.2017, Corda 2 Placas 1 e 2; (UFS) 1 fêmea e 2 jovens, Rio Vaza Barris, Sergipe, x.2017, Corda 2 Placas 3 e 4; (UFS) 1 jovem, Rio Vaza Barris, Sergipe, x.2017, Corda 2 Placas 5 e 6; (UFS) 1 macho, 3 fêmeas e 4 jovens, Rio Vaza Barris, Sergipe, x.2017,

Corda 3 Placas 1 e 2; (UFS) 1 macho, 2 fêmeas e 1 jovem, Rio Vaza Barris, Sergipe, x.2017, Corda 3 Placas 3 e 4; (UFS) 6 machos e 2 jovens, Rio Vaza Barris, Sergipe, x.2017, Corda 3 Placas 5 e 6.

Diagnose: Tronco alongado, com duas setas claviformes acima da inserção dos palpos. Probóscide longa. Processos laterais separados por pelo menos a metade de seu próprio diâmetro, com um pequeno tubérculo dorsal e setas laterais. Tubérculo ocular alongado. Artículo 1 do escapo do quelíforo com metade do comprimento do 2. Artículo 2 do palpo quase do mesmo tamanho do 4. Pernas com mais de 4,5 vezes o comprimento do tronco. Coxa 2 do mesmo tamanho das coxas 1 e 3 juntas. Fêmur com o mesmo comprimento das três coxas juntas. Tíbia 1 maior que a tíbia 2, que é maior que o fêmur. Própodo subigual a coxa 2.

Distribuição: Brasil: São Paulo, Rio de Janeiro, Alagoas e Paraíba (Lucena & Christoffersen, 2018a; Lucena et al., 2019), Sergipe. Do Brasil aos EUA (Flórida), incluindo o Caribe (Stock, 1986).

Material tipo: Não designado.

Comentários: *Ammothella rugulosa* faz parte de um grupo de espécies que possuem tronco alongado e tubérculo ocular com metade do comprimento do abdômen, que inclui, além de *A. rugulosa*, *A. spinifera*, *Ammothella appendiculata* (Döhrn, 1881), *Ammothella alcalai* Child, 1988, *Ammothella fistela* Lee & Arango, 2003, *Ammothella omanensis* Stock, 1992, *Ammothella prolixa* Child, 1990, *Ammothella stocki* Clark, 1963, *Ammothella tippula* Child, 1983, e *Ammothella vanninii* Stock, 1982. A identificação deste grupo de espécies, assim como para a maior parte do gênero, é problemática, uma vez que boa parte delas é mal descrita e ilustrada, como é o caso de *A. rugulosa* cuja descrição original de feita por Verril (1900), limitando assim a sua identificação a poucos caracteres. Em decorrência disso, uma ampla variação morfológica é posta sob o mesmo nome, especialmente para espécies de ampla distribuição. *Ammothella appendiculata* pode ser visto como um dos principais exemplos. Amplamente distribuída no mundo, suas descrições incluem desde espécimes com tubérculo ocular curto (Döhrn, 1881; Stock, 1955; Child, 1992) até espécimes com tubérculo ocular alongado (Stock, 1955; Müller & Krapp, 2009; George et al., 2020).

A complexidade das variações associada à ausência de dados comparativos precisos, ao mesmo tempo em que não nos permite distinguir as espécies com precisão, não nos permite sinonimizá-las, como sugerido por Stock (1974) ao propor *A. rugulosa* como sinônimo júnior de *A. appendiculata*. Uma revisão completa do gênero é

necessária e urgente, especialmente deste grupo de espécies, como já apontado por Child (1979), avaliando todas em um contexto global.

Contudo, até que isto seja realizado, a única base de dados que nos permite realizar tal análise é a feita por Marcus (1940). Ele nos apresenta caracteres que, no contexto regional brasileiro, são factíveis, e que nos permitem fazer a distinção entre dois grupos distintos de espécies que seriam correspondentes a *A. rugulosa* e *A. appendiculata*. Aqui, utilizamos desta proposta e incluimos a *A. spinifera*, tratando assim das três espécies do grupo que ocorrem em águas brasileiras.

Assim, distinguimos *A. rugulosa* das demais espécies do litoral brasileiro pela: presença de um tubérculo arredondado curto nos processos laterais (alongado em *A. appendiculata*, e ausente ou truncado em *A. spinifera*); tubérculo ocular mediano, mais longo que em *A. spinifera*, e mais curto que em *A. appendiculata*; e pelo tamanho do artículo 1 do escapo do quelíforo, que é quase do mesmo tamanho do 2 em *A. rugulosa*, enquanto que em *A. spinifera* possui metade do comprimento do 2, e em *A. appendiculata* não chega a $\frac{3}{4}$. *A. rugulosa* é a espécie mais comum do gênero no litoral brasileiro.

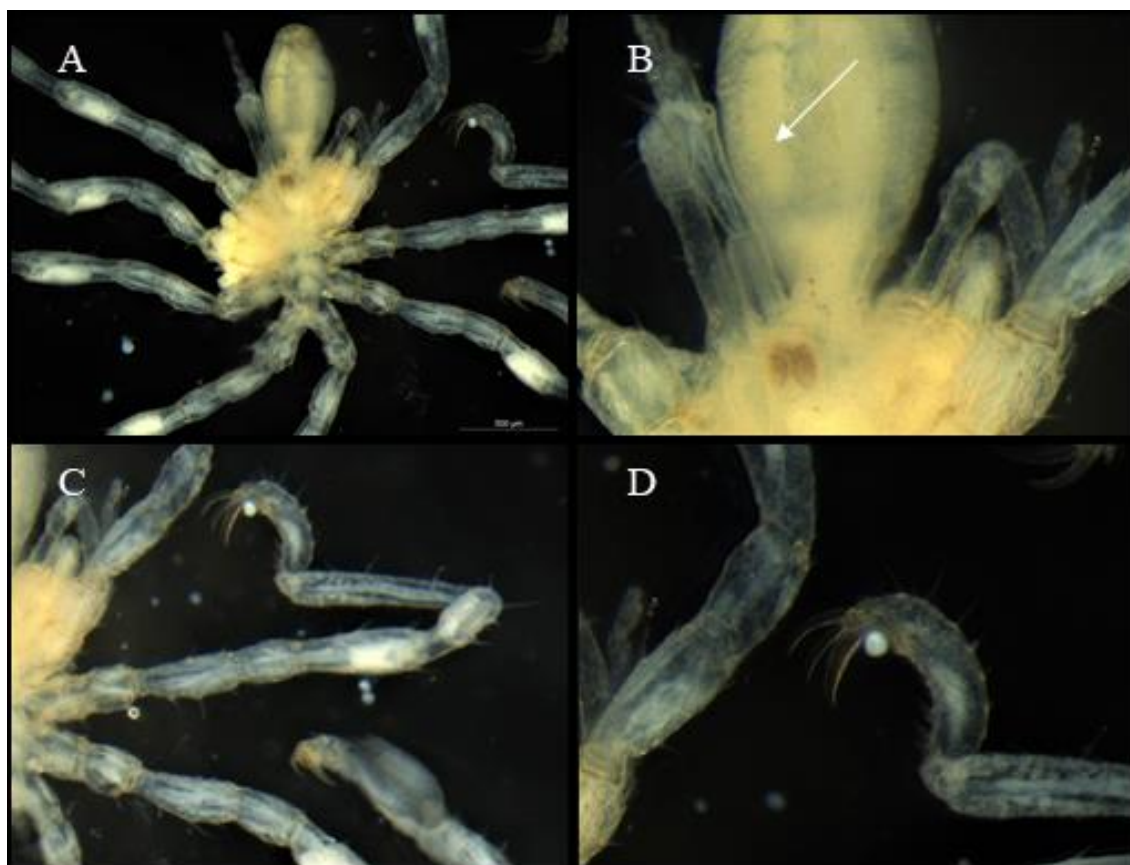


Figura 21: *Ammothella rugulosa*, macho. A, vista dorsal; B, quelíforo; C, perna; D, própodo. Seta branca indicando o quelíforo.

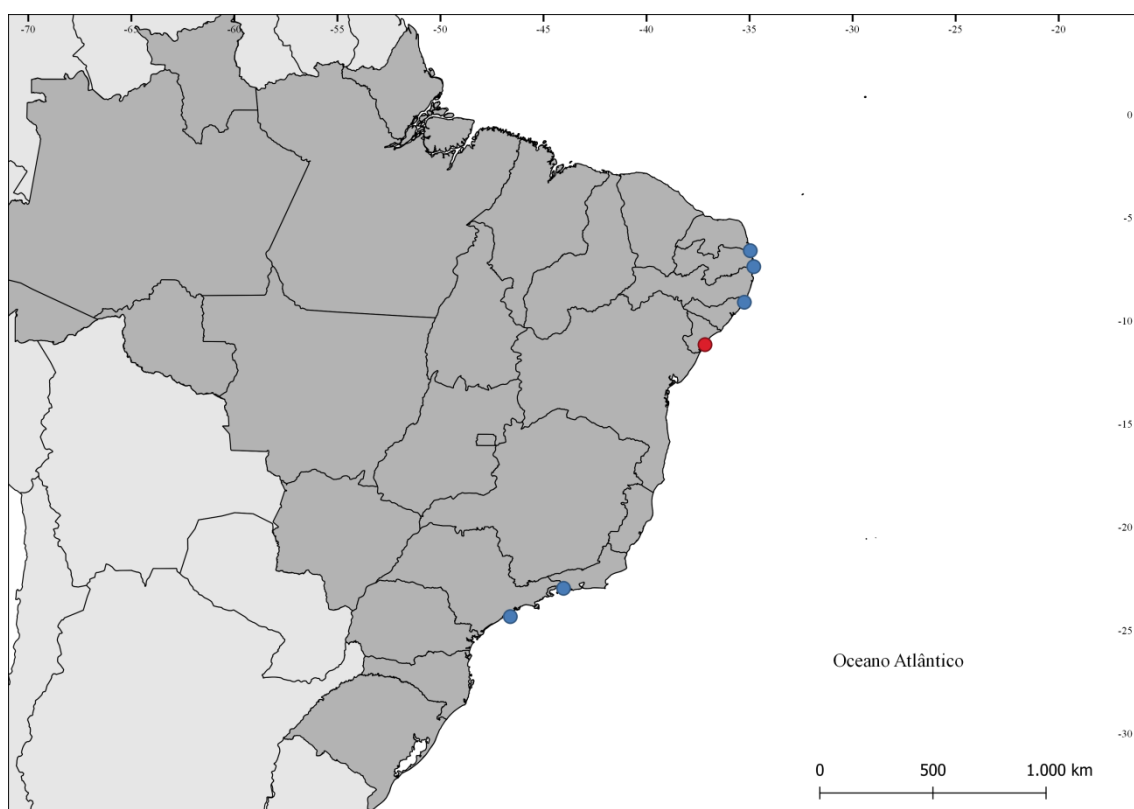


Figura 22: Distribuição de *Ammothea tetrapoda* no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Círculo vermelho: novo registro.

***Ammothella spinifera* Cole, 1904** (figuras 23 e 24)

Material analisado: Brasil (MZUSP 044) 1 macho, Angra dos Reis, Rio de Janeiro, 14.vii.1966, sobre o bryosoa *Crisia pseudosolena* (Marcus, 1937); (MZUSP 104) 2 fêmeas, Praia de Boa Viagem, Niterói, Rio de Janeiro, 3H; (MZUSP 185) 1 macho, Canal de São Sebastião, São Sebastião, São Paulo, 17.iv.2013, col. Tavares & Braga; (MZUSP 189) 1 fêmea, Praia de Boa Viagem, Niterói, Rio de Janeiro, 4L; (MZUSP 206) 1 fêmea, Boa Viagem, RJ, Fauna fital 5L; (MZUSP 215) 1 fêmea, Boa Viagem, Rio de Janeiro, Fauna fital 3E; (UESC) 1 macho, Morro de Pernambuco, Bahia, MPC9; (UESC) 1 jovem, Morro de Pernambuco, Bahia, NaGISA; (UESC) 1 fêmea, Morro de Pernambuco, Bahia, MPC18; (UESC) 1 macho, Morro de Pernambuco, Bahia, MPC3.

Diagnose: Tronco alongado. Com duas setas claviformes acima da inserção dos palpos, e duas na região dorso-distal do segundo segmento do tronco. Processos laterais separados por metade de seu próprio diâmetro, com um tubérculo dorsal e setas laterais. Tubérculo ocular pequeno, com dois pequenos tubérculos médio-laterais. Artículo 1 do escapo do quelíforo pouco maior que a metade do comprimento do 2. Artículo 2 do palpo com 2/3 do comprimento do 4. Artículos 4 e 5 do ovígero subiguais. Artículo 10 do ovígero com dois espinhos denteados. Pernas longas.

Distribuição: Brasil: São Paulo, Pernambuco e Paraíba (Stock, 1992a; Lucena et al., 2019), Rio de Janeiro e Bahia. Colômbia, Barbados, Panamá (Atlântico). Panamá aos USA (Califórnia) (Pacífico) (Müller & Krapp, 2009; Lucena & Christoffersen, 2018a).

Material tipo: Holótipo (MVZ nº. 19.509) (material não analisado).

Comentários: *A. spinifera* é caracterizada por possuir duas setas claviformes na região dorsal do segmento 2 do tronco, sendo este o seu principal caractere diagnóstico. Algumas populações não têm apresentado tal característica, o que dificulta a sua identificação (Müller, 1992). Acrescentamos aqui mais uma variação neste caractere. Um dos indivíduos coletados na Bahia possuía uma seta claviforme no segmento 1 do tronco.

É uma espécie muito semelhante a *A. rugulosa*, diferindo pela presença das setas claviformes no tronco, tubérculo ocular mais curto, e artículo 1 do escapo menor que o artículo 2.

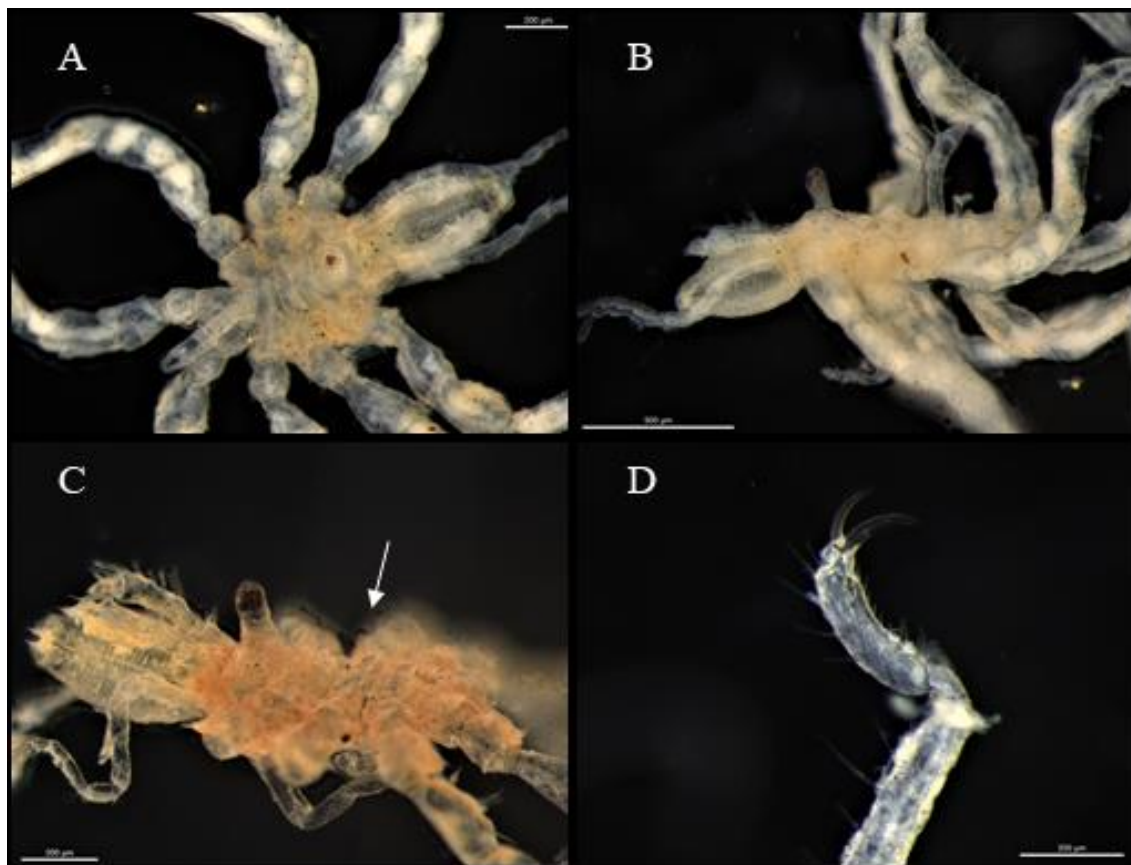


Figura 23: *Ammothella spinifera* (UESC) macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, vista lateral com detalhe do seta claviforme; D, própodo. Seta branca indicando a seta claviforme no segundo segmento do tronco.

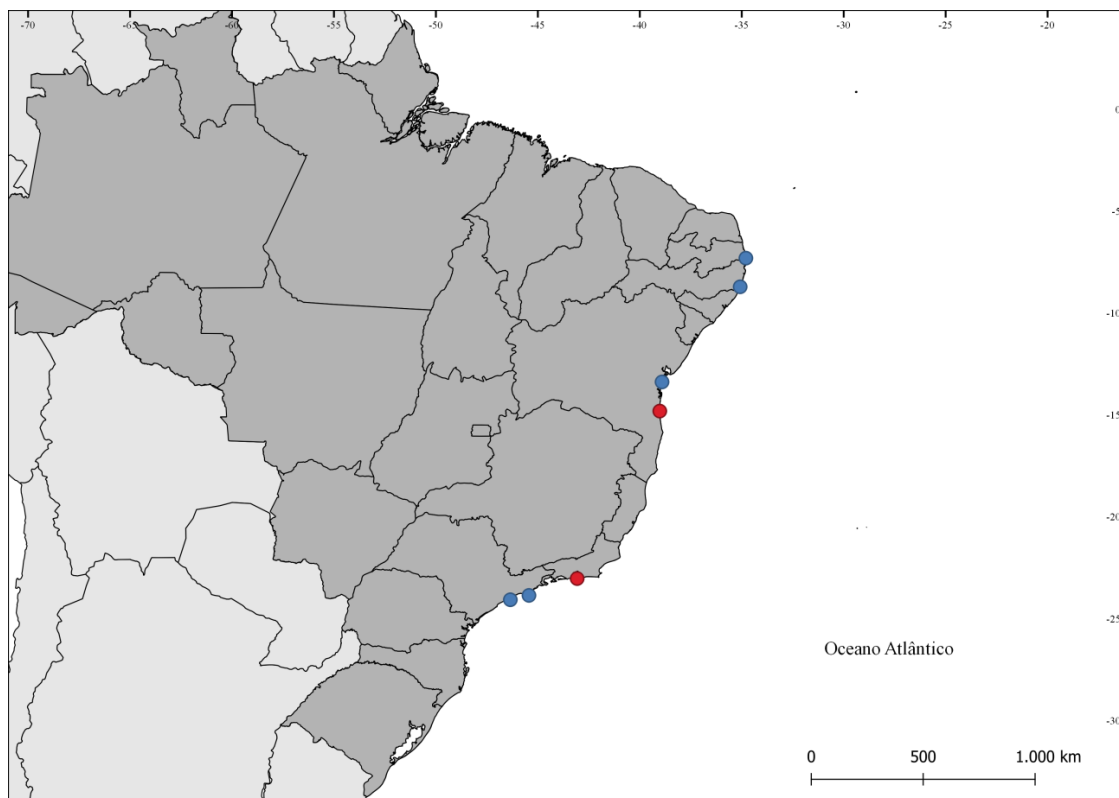


Figura 24: Distribuição de *Ammothera spinifera* no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Círculos vermelhos: novos registros.

***Ammothera* sp. nov.** (figuras 25 e 26)

Material analisado: **Brasil** (UNICAMP 061) 1 macho, Baía do Araçá, São Sebastião, São Paulo, 10.vii.2014; (UESC) 1 fêmea, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB7; (UESC) 1 macho e 1 jovem, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB14; (UESC) 1 macho, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB20; (UESC) 2 machos e 1 jovem, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB16; (UESC) 1 macho, 2 fêmeas e 1 jovem, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB16; (UESC) 1 macho, 3 fêmeas e 5 jovens, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB20; (UESC) 1 fêmeas, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB13; (UESC) 2 jovens, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB12; (UESC) 1 fêmea, Morro de Pernambuco, Bahia, IC2 NaGISA; (UESC) 3 machos e 1 fêmea, Morro de Pernambuco, Bahia, To4C; (UESC) 1 fêmea, Morro de Pernambuco, Bahia, 2B2; (UESC) 1 macho, 1 fêmea e 1 jovem, Morro de Pernambuco, Bahia, MPC1; (UESC) 1 macho, Morro de Pernambuco, Bahia, MPC15.

Diagnose: Tronco com segmentação completa. Setas claviformes presentes nos artículos com menos da metade do tamanho normal para o gênero. Probóscide quase do

mesmo tamanho do tronco sendo muito dilatada. Processos laterais quase contíguos, com um tubérculo simples ou bífido em sua margem dorso-distal. Palpo com nove artículos; 4 é o mais longo, sendo parcialmente fundido ao 3. Próximo com quatro espinhos grandes na região do “heel”, porém, sem tal elevação. Sola com cinco espinhos pequenos.

Descrição: Macho – Tronco arredondado em vista dorsal. Segmentação completa. Proboscide quase do mesmo tamanho do tronco, muito dilatada. Processos laterais quase contíguos; com um tubérculo simples ou bífido em sua margem dorso-distal. Tubérculo ocular curto e arredondado; olhos escuros. Abdômen quase horizontal, articulado na base, com cinco setas claviformes pequenas.

Escapo do quelíforo com dois artículos, sendo o 1 com metade do comprimento do 2; ambos com setas distais e uma a duas setas claviformes. Quela reduzida, com dedos vestigiais. Palpo com nove artículos. Setas presentes a partir do artigo 2, aumentando em número gradativamente. Artigo 4 é o mais longo, sendo parcialmente fundido ao 3, e possui uma pequena dilatação lateral na sua região mediana. Segundo artigo pouco menor que o 4; demais artículos com, no máximo, metade do comprimento do 2º. Cinco a 9 subiguais, sendo o 7 e 8 menores que os demais. Ovígero com 10 artículos. Cinco primeiros artículos subiguais; setas iniciando a partir do artigo 2. Artigo 7 com uma dilatação distal, com quatro setas alongadas; 8 com duas setas alongadas distais; 8 e 9 com uma seta foliar, e 10 com duas setas foliares.

Pernas finas, com poucas setas claviformes, e as presentes pequenas. Coxa 1 pequena. Coxa 2 quase do mesmo tamanho das coxas 1 e 3 juntas. Fêmur robusto, menor apenas que a tíbia 2. Tubo da glândula argamassadora na região dorso-distal do fêmur, formado por um poro estreito e mais curto que o normal do gênero. Tíbia 1 mais robusta e menor que a tíbia 2; com setas claviformes pequenas, e duas setas alongadas dorsais, uma próxima a margem distal e a outra próxima a margem proximal. Tíbia 2, tarso e próximo sem setas claviformes. Tíbia 2 com uma seta alongada próxima a margem distal. Tarso trapezoidal, com um espinho fino e duas setas na região ventral e uma seta dorsal. Próximo com quatro espinhos grandes na região do “heel”, porém, sem tal elevação. Sola com cinco espinhos pequenos. Garra principal com pouco mais que a metade do próximo. Garras auxiliares quase do mesmo tamanho da principal.

Fêmea – idêntica ao macho, variando apenas no número de setas nos apêndices, pouco menos numerosas que nos machos.

Distribuição: Brasil: São Paulo e Bahia.

Material tipo: Holótipo (UFPB.PYC–189).

Comentários: Esta é a mesma espécie descrita por Lucena (2016) para a região de Ilhéus Bahia (como *Ammothella* sp. nov. 1). Aqui foi encontrado um grande número de exemplares para a mesma localidade tipo, além de um único registro inesperado para a Baía do Araçá, São Paulo. Em relação a descrição de Lucena (2016) as poucas variações encontradas foram no número de espinhos no “heel”, que variou de dois a quatro espinhos, tanto em machos quanto em fêmeas, no material da Bahia. Em relação ao material de São Paulo (UNICAMP 061) foi observado que o macho possui o tubo da glândula argamassadora mais curto e aparentemente mais robusto que o observado para as espécies da Bahia. A análise de um maior número de exemplares se faz necessário para entender se esta variação na glândula argamassadora é populacional ou individual, além de sua real distribuição, se contínua ou disjunta.



Figura 25: *Ammothella* sp. nov. (UNICAMP 061) macho. A, vista dorsal; B, vista frontal; C, perna; D, própodo.

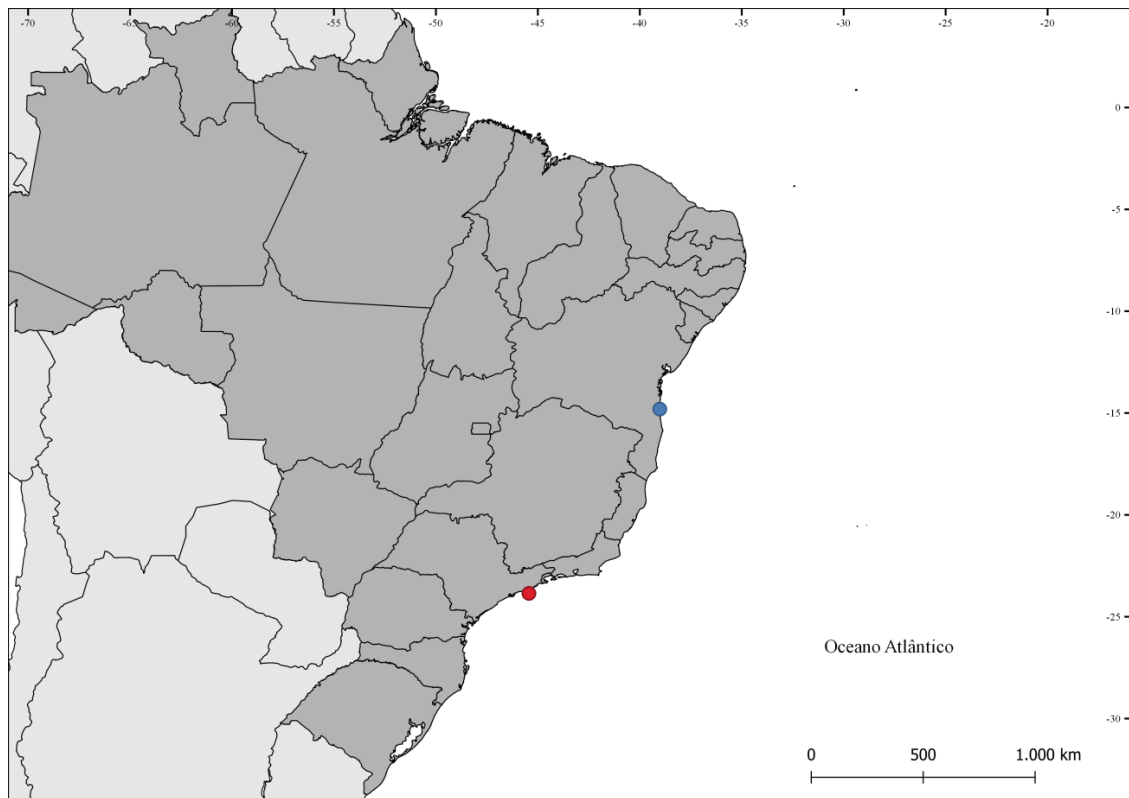


Figura 26: Distribuição conhecida de *Ammothella* sp. nov.. Círculo azul: distribuição previamente conhecida. Círculo vermelho: novo registro.

***Ammothella* sp. 1**

Material analisado: **Brasil** (MZUSP 268) 1 jovem, Ilha Porchat, 1941.

Comentários: Animal ainda muito jovem, com os ovígeros ainda não completamente formados impossibilitando a identificação.

***Ammothella* sp. 2**

Material analisado: **Brasil** (UESC) 1 jovem, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB12; (UESC) 1 jovem, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB13.

Comentários: Animais ainda muito pequenos, sem todos os apêndices completamente formados, e com o corpo amassado, impossibilitando a identificação.

***Cilunculus* Loman, 1908**

***Cilunculus* sp.**

Material analisado: *Local incerto* (MZUSP 033) 1 jovem, Login 244, Poços, P18(5) 244G129.

Comentários: Talvez seja a mesma espécie encontrada por Stock (1992a), já que não possui tubérculo ocular e nenhuma ornamentação no tronco e nos processos laterais. Possui as quelas ainda formadas. Contudo o animal não está bem conservado, estando meio amassado, faltando todas as pernas, e os palpos estão amassados, o que impossibilita a sua identificação.

***Tanystylum* Miers, 1879**

Chave para as espécies encontradas de *Tanystylum*:

- 1. Palpo com seis artículos 2
- 1'. Palpo com quatro a cinco artículos 4
- 2. Probóscide se estreitando bruscamente a partir da sua metade distal ou no seu quarto anterior 3
- 2'. Probóscide cilíndrica*T. evelinae*
- 3. Probóscide com o seu distal terminando em um tubo estreito. Setas do 10º artículo do ovígero com dentes em apenas uma margem*T. acuminatum*
- 3'. Probóscide formada por um tubo estreito a partir da sua metade. Setas do 10º artículo do ovígero com dentes em ambos os lados*T. isabellae*
- 4. Palpo com quatro artículos. Abdômen na região terminal do tronco*T. cf. geminum*
- 4'. Palpo com cinco artículos. Abdômen localizado próximo ao tubérculo ocular*T. orbiculare*

***Tanystylum acuminatum* Stock, 1954 (figuras 27)**

Material analisado: *Brasil* (MZUSP 008) 1 macho, Praia do Leste, Angra dos Reis, Rio de Janeiro, 13.ii.1987; (MZUSP 051) 2 fêmeas, Ilha Grande, 31.i; (MZUSP 054) 8 machos, 5 fêmeas e 1 jovem, Ilha Grande, 31.i; (MZUSP 199) 3 fêmeas, Ilha Grande, 31.i; (MZUSP 211) 2 fêmeas, Praia de Ibucuí, 29.v.1986, St. CI em *Sargassum*;

(MZUSP 238) 4 machos e 13 fêmeas, Ilha Porchat, Brasil, 1941; (UESC) 1 macho, Morro de Pernambuco, Bahia, MPC3.

Diagnose: Tronco arredondado. Probóscide com o $\frac{1}{4}$ distal estreito. Processos laterais contíguos, com um ou dois tubérculos arredondados. Tubérculo ocular cônico. Quelíforos reduzidos a um pequeno tubérculo com uma seta terminal. Palpo com seis artículos, o 4 é o mais longo. Divisão entre os artículos 3 e 4 quase imperceptível. Artículo 10 do ovígero com duas setas foliares. Coxa 1 com dois tubérculos arredondados dorsais. Própodo com três espinhos ventrais próximos a base. Garras auxiliares com $\frac{1}{3}$ do comprimento da garra principal.

Distribuição: Brasil: São Paulo, Rio de Janeiro, Pernambuco e Paraíba (Stock, 1992a; Lucena et al., 2019), Bahia. Colômbia (Caribe), Pequenas Antilhas, Martinique (Stock, 1986; Müller & Krapp, 2009).

Material tipo: Desconhecido.

Comentários: É uma espécie relativamente muito semelhante a *T. isabellae*, mas facilmente discernível em função da sua probóscide robusta, com o seu $\frac{1}{4}$ distal formando um tubo estreito (Müller & Krapp, 2009). Aqui registramos ela pela primeira vez para o litoral da Bahia.

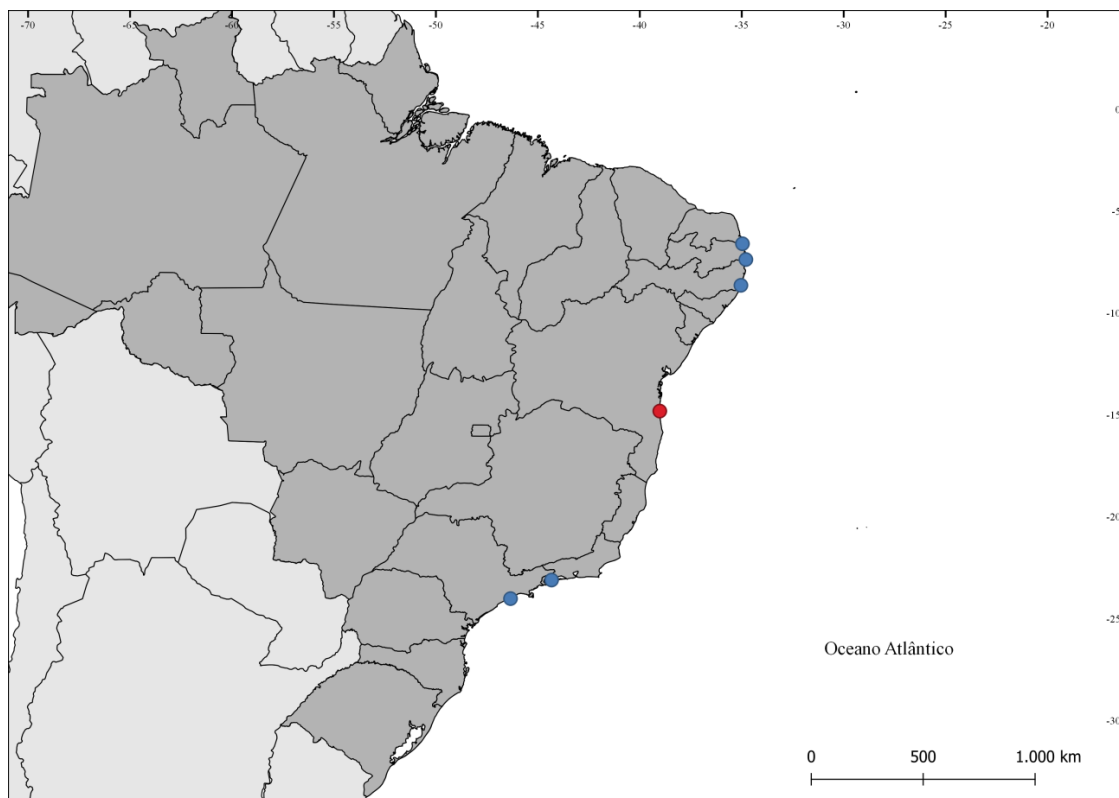


Figura 27: Distribuição de *Tanystylum acuminatum* no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Círculo vermelho: novo registro.

***Tanystylum evelinae* Marcus, 1940** (figura 28)

Material: **Brasil** (MZUSP 134) 1 macho e 1 fêmea, Ilha Porchat, São Paulo (EGM Ceq.); (UESC) 1 macho, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB14; (UESC) 1 macho e 1 fêmea, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB20; (UESC) 3 fêmeas e 1 jovem, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB16; (UESC) 1 macho, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB12; (UESC) 3 fêmeas e 1 jovem, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB16; (UESC) 1 macho, Morro de Pernambuco, Bahia, MPC13; (UESC) 1 fêmea, Morro de Pernambuco, Bahia, MPC5; (UESC) 1 macho, Morro de Pernambuco, Bahia, MPC12; (UESC) 1 macho, 1 fêmea e 1 jovem, Morro de Pernambuco, Bahia, MPC15.

Diagnose: Tronco circular. Probóscide curta, cilíndrica. Processos laterais contíguos. Processo lateral 1 com um tubérculo arredondado dorsal na região distal, demais processos com dois tubérculos com seta apical. Base dos quelíforos fundidas. Palpo com 6 artículos. Artículos 9 e 10 do ovígero com uma e duas setas foliares respectivamente. Coxa 1 com três tubérculos dorsais, sendo o mais anterior bífido.

Própodo com dois espinhos grandes no “heel”. Garras auxiliares com pouco mais da metade do comprimento da principal.

Distribuição: Brasil: São Paulo, Piauí (Lucena, 2016; Lucena & Christoffersen, 2018a), Bahia.

Material tipo: Não designado.

Comentários: Este é o primeiro registro desta espécie para o litoral da Bahia. Previamente descrita por Marcus (1940) para o estado de São Paulo, e registrada por Lucena (2016) para o estado do Piauí, esta aparenta ser uma das espécies mais raras do litoral brasileiro, pelo menos no que diz respeito as espécies de águas rasas.



Figura 28: Distribuição de *Tanystylum evelinae* no Brasil. Círculo azul: distribuição previamente conhecida. Círculo vermelho: novo registro.

***Tanystylum cf. geminum* Stock, 1954 (figura 29)**

Material: **Brasil** (UESC) 1 jovem, Morro de Pernambuco, Bahia, MPC18.

Distribuição: Oeste do Atlântico. Colômbia, Panamá, México aos EUA (Flórida), Bonaire, Ilha de Margarita, Barbados, Martinique, Ilha de São Martinho, Jamaica e Porto Rico (Child, 1979; Stock, 1974, 1979; Müller & Krapp, 2009). Brasil: Bahia.

Material tipo: Holótipo e Parátipo (ZMA), número de tombo não fornecido no trabalho.

Comentários: Animal com quatro artículos no palpo, quelíforos fundidos na base e probóscide igual ao descrito. Contudo, o tubérculo ocular é pontiagudo, aproximando o animal analisado a *T. isabellae*. Por não ter os ovígeros formados, não é possível confirmar a identificação, necessitando assim de mais material. Caso seja confirmada, este é o primeiro registro de *T. geminum* para Brasil.



Figura 29: Distribuição de *Tanystylum* cf. *geminum* no Brasil. Círculo vermelho: novo registro.

***Tanystylum isabellae* Marcus, 1940** (figuras 30 e 31)

Tanystylum tubirostre – Bourdillon, 1955: 600 (não Stock, 1954).

Material: **Brasil** **Neótipo aqui estabelecido** – (MZUSP 275) 1 macho, Ilha Porchat, 1941. **Demais material** – (MZUSP 025) 4 machos e 2 fêmeas, St. BM em *Sargassum*, Praia de Ibucuí, 29.ix.1986; (MZUSP 046) 3 machos, Ilha Grande, 30.iii.2005; (MZUSP 048) 3 machos, Ilha Grande, 31.i; (MZUSP 049) 1 fêmea, Ilha Grande, 9.ix; (MZUSP 053) 3 machos, 1 fêmea e 1 jovem, Ilha Grande, 31.i; (MZUSP 055) 2 machos, 2 fêmeas e 1 jovem, Ilha Grande; (MZUSP 056) 1 macho e 3 fêmeas, Ilha

Grande, 31.i; (MZUSP 057) 1 macho e 10 jovens, Ilha Grande, 25.xi.2004; (MZUSP 059) 1 jovem, Ilha Grande, 31.i; (MZUSP 073) 1 macho, Praia Vermelha, Ibicuí, Rio de Janeiro, 06.x.1987; (MZUSP 126) 5 machos e 5 fêmeas, Santos/Itanhaém, São Paulo; (MZUSP 209) 1 fêmea, Praia de Ibucuí, xii.1986, St. CI; (MZUSP 214) 3 machos, 1 fêmea, 1 jovem e 1 larva, Praia de Ibucuí, 14.iii.1986, St. CI em *Sargassum*; (MZUSP 223) 2 machos, 1 fêmea e 1 jovem, Praia de Caetés, 19.ii.2005, C1R2; (MZUSP 234) 1 macho, Cabo de São Thomé, 10.ii.1969, Est. 1 draga 21; (MZUSP 239) 5 machos, 3 fêmeas e 32 jovens, Ilha Porchat, 1941; (MZUSP 244) 1 fêmea, Ubatuba, São Paulo; (MZUSP 261) 3 machos e 2 fêmeas, Santos/Guarujá, São Paulo; (UNICAMP 003) 1 macho e 1 jovem, Praia Brava, São Sebastião, São Paulo, 28.iii.2008; (UNICAMP 006) 3 fêmeas, Ponta da Sela, Ilhabela, São Paulo, 25.ii.2008; (UNICAMP 015) 4 machos, 4 fêmeas e 1 jovem, Barequeçaba (Costão Sul), São Sebastião, São Paulo, 25.ii.2008; (UNICAMP 016) 1 macho, Praia do Sino, Ilhabela, São Sebastião, São Paulo, 26.ii.2008; (UNICAMP 026) 2 fêmeas, Curral, Ilhabela, São Paulo, 25.ii.2008; (UESC) 1 fêmea, Morro de Pernambuco, Bahia, MPS10; (UESC) 1 macho, Morro de Pernambuco, Bahia, Tiririca B3; (UESC) 1 macho, Morro de Pernambuco, Bahia, MPR5; (UESC) 2 machos, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB1; (UESC) 10 machos, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB20; (UESC) 1 fêmea, Morro de Pernambuco, Bahia, MPS3; (UESC) 1 macho, Morro de Pernambuco, Bahia, T5FA mix.

Redescrição: Tronco estreito e discoide, sem segmentação. Céfalão dilatado anteriormente, com um pequeno tubérculo arredondado acima da inserção dos palpos. Processos laterais contíguos, com dois tubérculos dorsais nos processos laterais 1 a 3, e um no 4. Probóscide cônica, se estreitando a partir da região mediana distal. Tubérculo ocular arredondado, tão largo quanto longo, com uma projeção apical pontiaguda. Abdomen localizado acima do início dos processos laterais 4, formando um ângulo de aproximadamente 45° com o tronco, com um tubérculo dosal na base.

Quelíforos dorsais à probóscide, reduzidos a um pequeno tubérculo, com uma seta terminal. Palpo com seis artículos, sendo o 4 o mais longo. Separação entre os artículos 3 e 4 indistinguíveis. Ovígero com 10 artículos. Artículos 2 e 3 pouco maiores que o 1. Artículo 5 pouco maior que o 4. Artículo 7 com uma apófise e duas setas apicais, nos machos. Setas foliares em pares, a partir do artículo 8 do ovígero. Fêmeas com ovígero menor e mais simples, mas com mesmo número de artículos.

Pernas robustas, aproximadamente 2x mais longas que o tronco. Coxa 1 com tubérculos arredondados laterais. Coxas 1 a 3 aproximadamente do mesmo tamanho.

Fêmur pouco maior que as tíbias. Glândula argamassadora se abrindo em um tubo curto na região dorso-distal do fêmur. Tarso subtriangular, com menos de 1/3 do comprimento do própodo. Própodo quase do mesmo tamanho da tíbia 2, sem “heel” formado, com três espinhos alongados próximos a base. Garra principal levemente curvada, com ½ do comprimento do propodo. Poros genitais abrindo-se na região ventro-distal das coxas 2 de todas as pernas na fêmea, e nas pernas 3 e 4 nos machos.

Distribuição: Brasil: São Paulo, Rio de Janeiro, Espírito Santo, Bahia, Alagoas, Pernambuco, Paraíba, Rio Grande do Norte, Ceará, Piauí e Maranhão (Lucena, 2016; Lucena & Christoffersen, 2018a; Lucena et al., 2019). Colômbia, Ilhas Virgens, Congo, Papua-Nova Guiné (Müller, 1993; Stock, 1994; Müller & Krapp, 2009).

Material tipo: Neótipo (MZUSP 275).

Comentários: *T. isabellae* é a espécie de *Tanystylum* mais comum no litoral brasileiro, sendo a única registrada para praticamente todos os estados litorâneos do Brasil. Não tem apresentado variações morfológicas significativas, sendo caracterizada por sua probóscide em forma de funil (Müller & Krapp, 2009; Lucena, 2016). Alguns dos espécimes analisados provenientes de São Paulo (UNICAMP 03, 06, 15, 16 e 26) possuíam os tubérculos nas coxas 1 extremamente pontiagudos, característica esta previamente observada para alguns indivíduos provenientes dos estados da Paraíba, Rio Grande do Norte, Ceará, Piauí e Maranhão (Lucena, 2016). Aqui designamos o neótipo, baseado no material proveniente da mesma localidade original, Ilha Porchat, e de data de coleta muito próxima à da descrição original, 1941.



Figura 30: *Tanystylum isabellae* (MZUSP 126) macho. A, vista dorsal; B, artículos distais do palpo; C, vista ventral da probóscide; D, artículos distais da perna.

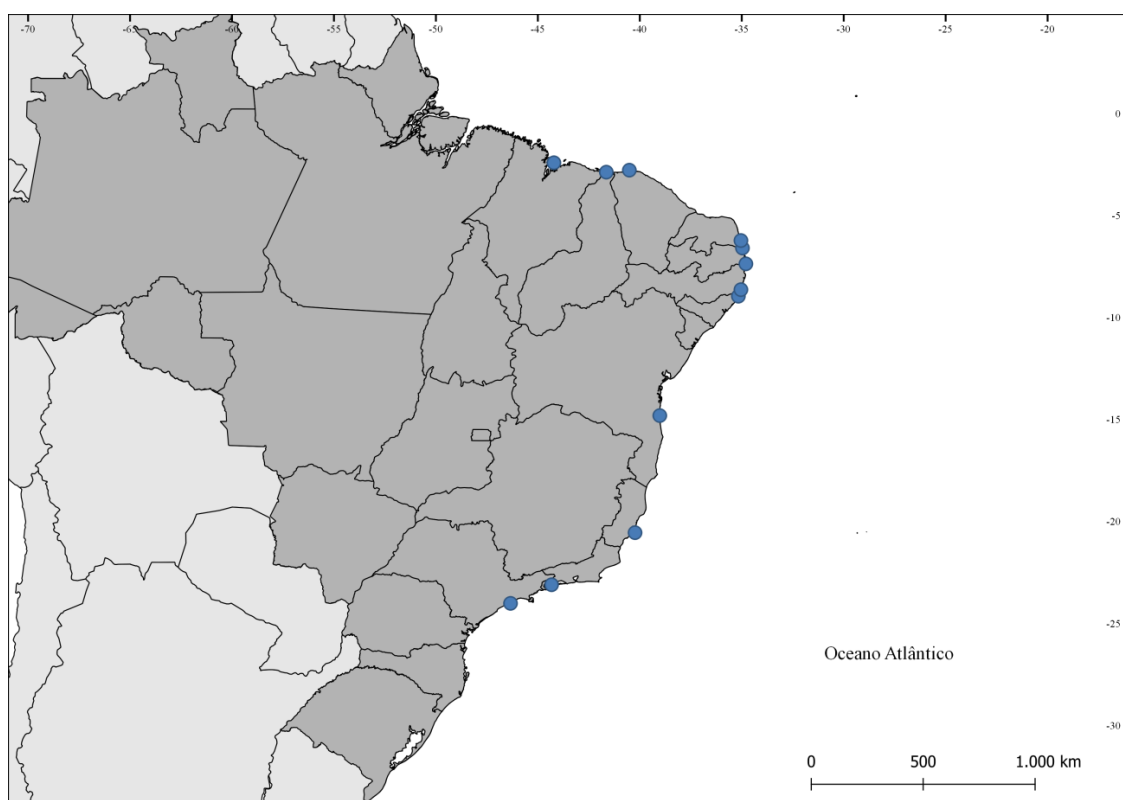


Figura 31: Distribuição de *Tanystylum isabellae* no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida.

***Tanystylum orbiculare* Wilson, 1878** (figuras 32 e 33)

? *Pasithoe umbonata* Gould, 1844: 92–93.

Clotenina orbiculare – Bouvier, 1923a: 57.

Material: **Local incerto** (MZUSP 94) 1 macho e 1 fêmea, 20.iv.2006, 2D10C, perfil 2, plataforma SS-06; **Brasil** (MZUSP 047) 1 fêmea, Ilha Grande, 9.iv; (MZUSP 050) 1 fêmea, Ilha Grande, 09.iv; (MZUSP 092) 2 machos e 1 fêmea, Ilha de Búzios, 17.x.1963, col. CDZ; (MZUSP 097) 1 macho, Praia de Boa Viagem, Macrofauna vagil 1F; (MZUSP 098) 1 macho e 2 fêmeas, Praia de Boa Viagem, Fauna Fital 3E; (MZUSP 099) 1 fêmea, Praia de Boa Viagem, Fauna bryozoa 4D; (MZUSP 101) 2 jovens, Praia de Boa Viagem, 28.x.2008, Fauna bryozoa 6A; (MZUSP 106) 1 fêmea, Praia de Boa Viagem, Fauna bryozoa 3B; (MZUSP 108) 1 jovem, Boa Viagem, Rio de Janeiro, Macrofauna vágil 2G; (MZUSP 109) 1 fêmea e 1 jovem, Boa Viagem, Rio de Janeiro Fauna fital 1J; (MZUSP 111) 2 machos, 2 fêmeas e 1 jovem, Boa Viagem, Rio de Janeiro, Fauna fital 2L; (MZUSP 122) 3 machos e 8 fêmeas, Santos/Guarujá, São Paulo; (MZUSP 137) 1 fêmea, Praia de Boa Viagem, Niterói, Rio de Janeiro, 28.x.2008, 1D; (MZUSP 139) 1 macho e 2 jovens, Praia de Boa Viagem, Niterói, Rio de Janeiro, 1M, macrofauna vágil; (MZUSP 140) 1 macho e 5 fêmeas, Praia de Boa Viagem, Niterói, Rio de Janeiro, 26.ii.2009, col. da Costa, R.A.G., 2E; (MZUSP 143) 3 machos, 5 fêmeas e 42 jovens, Boa Viagem, Rio de Janeiro, Fauna bryozoa 5M; (MZUSP 145) 1 macho e 2 jovens, Boa Viagem, Rio de Janeiro, Fauna fital, 6B; (MZUSP 147) 1 fêmea, Praia de Boa Viagem, Niterói, Rio de Janeiro, 3L, fauna fital; (MZUSP 148) 1 fêmea, Praia de Boa Viagem, Niterói, Rio de Janeiro, 4J; (MZUSP 150) 1 fêmea, Praia de Boa Viagem, Niterói, Rio de Janeiro, 2A; (MZUSP 151) 1 fêmea, Praia de Boa Viagem, Niterói, Rio de Janeiro, fauna fital; (MZUSP 152) 2 fêmeas, Praia de Boa Viagem, Niterói, Rio de Janeiro, 3J; (MZUSP 156) 5 fêmeas e 1 jovem, Praia de Boa Viagem, Niterói, Rio de Janeiro, Réplica 1B; (MZUSP 191) 1 macho, Boa Viagem, 4E; (MZUSP 196) 3 jovens, Boa Viagem, Rio de Janeiro, Fauna fital 4M; (MZUSP 202) 4 machos, 13 fêmeas e 15 jovens, Boa Viagem, Rio de Janeiro, Fauna fital 4B; (MZUSP 203) 1 fêmea e 1 jovem, Boa Viagem, Rio de Janeiro, Fauna fital 4A; (MZUSP 205) 1 fêmea e 1 jovem, Boa Viagem, Ri de Janeiro, Fauna fital 5L; (MZUSP 207) 1 macho e 1 fêmea, Boa Viagem, Rio de Janeiro, Fauna fital 5B; (MZUSP 212) 1 macho e 1 jovem, Praia de Ibucuí, 29.v.1986, St. CI em *Sargassum*; (MZUSP 217) 3 machos, 2 fêmeas e 4 jovens, Boa

Viagem, Rio de Janeiro, Fauna bryozoa 2D; (MZUSP 220) 1 fêmea e 3 jovens, Boa Viagem, Rio de Janeiro, Fauna fital 2M; (MZUSP 233) 1 fêmea, Cabo de São Thomé, 10.ii.1969, Est. 1 draga 21; (MZUSP 237) 2 machos e 1 fêmea, Ilha Porchat, 1941; (MZUSP 242) 1 macho e 2 fêmeas, Ubatuba, São Paulo; (UESC) 2 machos, 3 fêmeas e 1 jovem, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB1; (UESC) 2 machos e 3 fêmeas, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB7; (UESC) 1 macho e 3 fêmeas, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB17; (UESC) 1 macho e 1 fêmea, Morro de Pernambuco, Bahia, S/ETIQ SAR; (UESC) 3 machos e 5 fêmeas, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB16; (UESC) 3 machos, 4 fêmeas e 2 jovens, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB1; (UESC) 1 macho, 4 fêmeas e 1 jovem, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB13; (UESC) 4 machos, 3 fêmeas e 5 jovens, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB12; (UESC) 5 machos, 5 fêmeas e 2 jovens, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB14; (UESC) 31 machos, 23 fêmeas e 2 jovens, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB20; (UESC) 3 machos e 1 fêmea, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB9; (UESC) 2 fêmeas e 1 jovem, Morro de Pernambuco, Bahia, Brasil, MPC3; (UESC) 1 macho, Morro de Pernambuco, Bahia, MPC5; (UESC) 5 machos e 2 fêmeas, Morro de Pernambuco, Bahia, MPC12; (UESC) 5 machos, 5 fêmeas e 1 jovem, Morro de Pernambuco, Bahia, MPC1; (UESC) 11 machos, 5 fêmeas e 2 jovens, Morro de Pernambuco, Bahia, MPC15.

Diagnose: Probóscide curta, cônica e com a região terminal pouco mais estreita que a basal. Processos laterais contíguos, sem ornamentação. Palpo com cinco. Artículo 3 é o maior, com uma dilatação lateral na porção mediana. Artículo 10 do ovígero com duas setas bifurcadas muito alongadas. Pernas curtas e robustas. Coxas 1, 2 e 3 subiguais, sendo a coxa 2 a maior. Fêmur muito curto, sendo o maior e mais robusto artículo, com setas esparsas. Própedo com três espinhos grandes na região do “heel”, mas sem a elevação. Garras auxiliares com pouco mais da metade do comprimento da principal.

Distribuição: Argentina; São Paulo (Stock, 1992a), Rio de Janeiro (Marcus, 1940) e Espírito Santo (Sawaya, 1949), Bahia. Venezuela, São Bartolomeu, São Martin, Golfo do México, Cuba, México (Atlântico), EUA (Flórida, Texas, Carolina do Sul, Carolina do Norte, Georgia, Nova Iorque, Virginia, Massachusetts, Oregon, California), Bermudas, Açores, Marrocos, Portugal, Mediterrâneo (Lucena & Christoffersen 2018b).

Material tipo: Desconhecido.

Comentários: *T. orbiculare* foi descrita por Wilson (1878, 1880) baseado em um exemplar fêmea, tendo sido ilustrada posteriormente por Krapp (1973), o qual ilustrou pela primeira vez um macho, proveniente do mar Mediterrâneo. É uma espécie com

ampla distribuição mundial e também grande variação morfológica. Variações no tamanho, posição e inclinação do abdômen, presença de apófise no ovígero do macho, forma da probóscide e até no número de artículos nos palpos tem sido apontado e ilustrado na literatura (ver Wilson, 1878; Marcus, 1940; Krapp, 1973; Child, 1990, 1992; Stock, 1992a). Enquanto espécimes do mar Mediterrâneo aparentam possuir normalmente quatro artículos (raramente cinco) (Krapp, 1973), animais do Caribe e dos EUA possuem seis artículos no palpo (Child, 1992), e alguns espécimes já foram registrados com sete artículos (Child, 1990).

Já os espécimes brasileiros, os quais foram registrados pela primeira vez por Marcus (1940), possuem diferenças significativas tanto em relação à descrição original, quanto em relação aos espécimes registrados para o Caribe, Mediterrâneo e até o Pacífico, o que segundo Stock (1992a) torna estes espécimes “not orbiculares at all, but another look-alike in this difficult genus”. Entre as diferenças podemos apontar: o número de artículos nos palpos, cinco em espécimes brasileiros; probóscide cônica (arredondada, quase cilíndrica na descrição original), previamente apontado por Marcus (1940) e Stock (1992a), além da forma e posição do abdômen, que é robusto, quase ereto e central ao tronco, muito próximo ao tubérculo ocular (estreito, inclinado para trás e na região terminal do tronco, na descrição original). Em face a estas variações acreditamos que todos os espécimes previamente classificados como *T. orbiculare* no Brasil (incluindo os aqui analisados) na verdade se tratem de uma nova espécie, mas que só pode ser confirmada (ou não) ao se analisar e comparar com o exemplar tipo.

Esta espécie aparenta ser muito comum na região central do litoral brasileiro, se estendendo ao sul, pelo menos até o estado de São Paulo, e ao norte até o sul da Bahia, não tendo sido registrada para as demais localidades do Nordeste, mesmo em levantamentos recentes realizados por Lucena (2012, 2016), que registrou tal espécie apenas para a região de Ilhéus (mesma localidade aqui representada). Novos levantamentos, principalmente para regiões mais ao norte do estado da Bahia podem ajudar a entender seus limites de distribuição ao longo do litoral brasileiro.



Figura 32: *Tanystylum orbiculare* (MZUSP 097) macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, palpo; D, tarso e própodo.

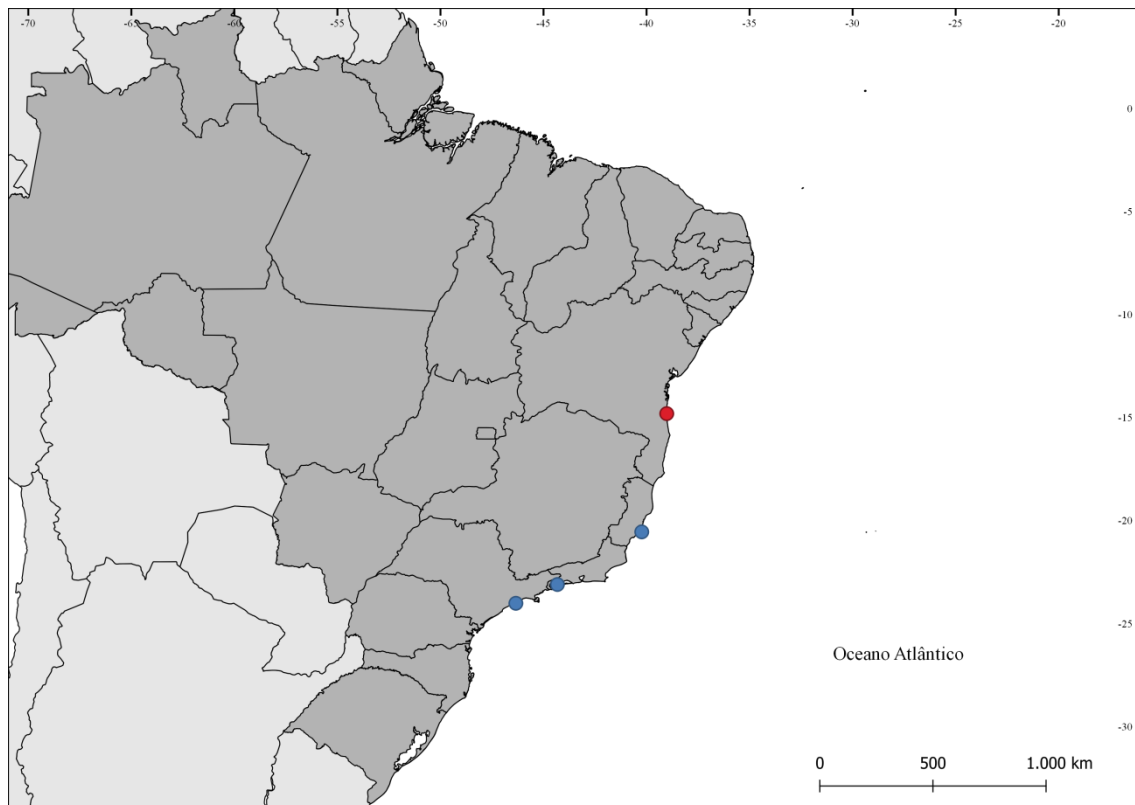


Figura 33: Distribuição de *Tanystylum orbiculare* no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Círculo vermelho: novo registro.

***Tanystylum* sp. 1**

Material: **Brasil** (MZUSP 052) 1 fêmea, Ilha Grande, 25.xi; (MZUSP 154) 1 fêmea, Praia de Boa Viagem, Niterói, Rio de Janeiro.

Comentários: Animais sem ovígeros e com o tronco estragado, impossibilitando a identificação específica.

***Tanystylum* sp. 2**

Material: **Brasil** (MZUSP 095) 1 jovem, Praia de Boa Viagem, Macrofauna vagil 2A; (MZUSP 230) 3 jovens, Praia de Boa Viagem, Rio de Janeiro, Macrofauna vágil, 6G.

Comentários: Jovens ainda não completamente formados, com quela completa e ovígeros incompletos, impossibilitando assim a identificação específica.

ASCORHYNCHIDAE HOEK, 1881

***Ascorhynchus* Sars, 1877**

Chave para as espécies encontradas de *Ascorhynchus*:

2. Tubérculos do tronco pontiagudos. Pernas com muitas setas. Escapo do quelíforo biarticulado*A. corderoi*
2'. Tubérculos do tronco do mesmo formato do tubérculo ocular, quase pentagonais em vista lateral. Pernas com setas esparsas. Escapo do quelíforo uniarticulado*A. castellioides*

***Ascorhynchus castellioides* Stock, 1957** (figuras 34 e 35)

Material: Panamá (MZUSP 010) 1 jovem, Station 7, Near Bastimentos village, Isla Bastimentos, Bocas del Toro, Caribe, 30.vii.2015, col. A. Anker, J. Luque, A.R. Palmer, T. Kaji & J. Vicente.

Diagnose: Tronco alongado, com tubérculos cônicos na margem dorso-distal de cada segmento. Processos laterais separados por $\frac{1}{2}$ do seu próprio diâmetro, com setas dorsais. Tubérculo ocular cônico. Escapo do quelíforo uniarticulado, com o primeiro $\frac{1}{3}$ dirigido ventralmente. Quela reduzida. Palpo com 10 artículos. Últimos cinco artículos do palpo com setas dorso-distais. Últimos quatro artículos do ovígero com setas foliares. Coxa 1 muito pequena e lisa. Tíbia 2 maior que a tíbia 1 e o fêmur. Tarso pequeno. Própodo com metade do comprimento da tíbia 2. Garra principal com a metade distal curvada para baixo.

Distribuição: Brasil: Pernambuco e Paraíba (Lucena et al., 2019). Bonaire, Curaçao, Barbados, Venezuela, Colômbia, Panamá e EUA (Florida) (Müller, 1993; Müller & Krapp, 2009).

Material tipo: Holótipo (ZMH K 12835), parátipo (ZMH K 12809) (material não analisado).

Comentários: Esta é uma espécie comum para a região caribenha (Müller & Krapp, 2009). Caracterizada pelos seus tubérculos dorsais do tronco cônicos e o escapo uniarticulado fortemente curvado para baixo.

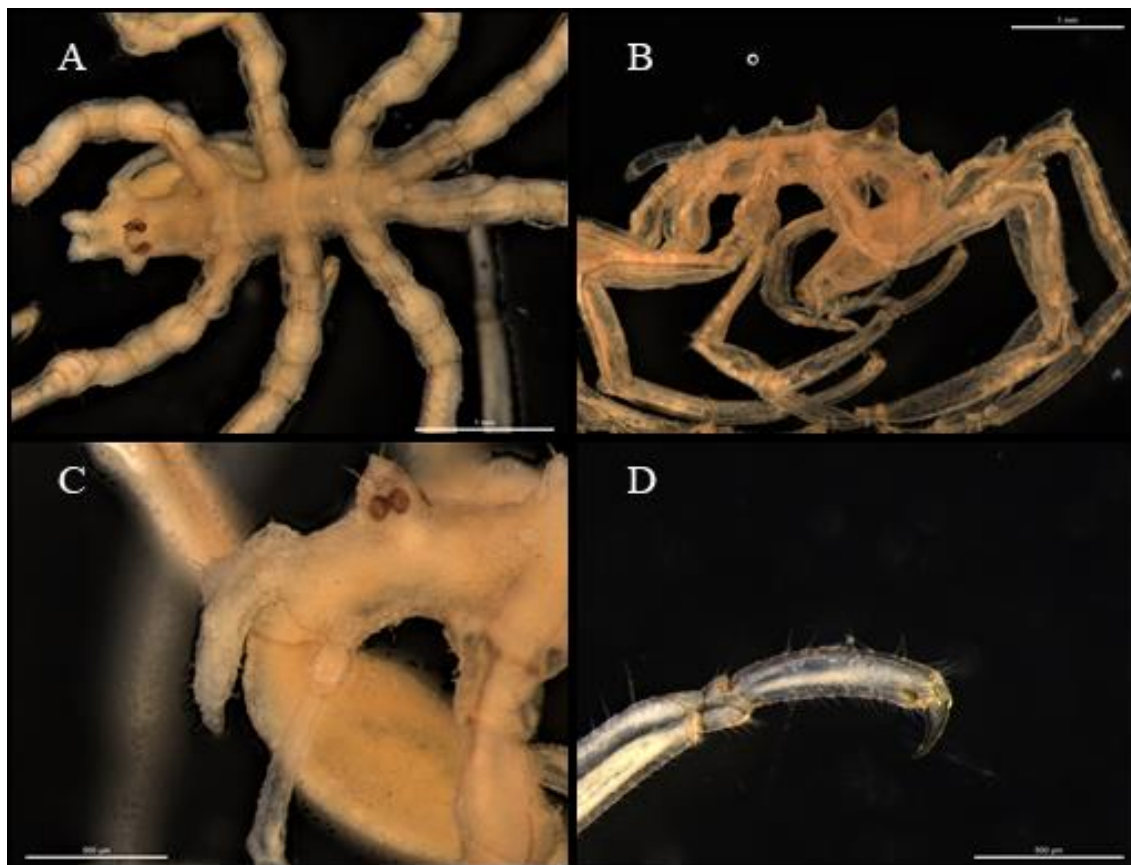


Figura 34: *Ascorhynchus castellioides*, macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, quelíforo; D, tarso e própodo.



Figura 35: Distribuição de *Ascorhynchus castellioides* no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida.

***Ascorhynchus corderoi* du Bois-Reymond Marcus, 1952** (figuras 36 e 37)

Material: **Brasil** **Neótipo aqui estabelecido** – (MZUSP 274) 1 indivíduo, Ilhabela, São Paulo, 1952. **Demais material** – (FZBRS.PYC-01) 5 indivíduos, Fernando de Noronha, Pernambuco, 21.xii.1978; (FZBRS.PYC-07) 31 indivíduos, Perequê, 02.xi.1972; (MZUSP 020) 1 jovem, 23°49'29.82"S 45°24'46.85"W, Praia Grande, São Sebastião, São Paulo, 29.x.2013, Tavares, Mendonça, Anker & Pachelles, sublitoral; (MZUSP 070) 1 macho, Ilha Sul, Arquipélago de Trindade, Espírito Santo (20°31'34.32"S 29°19'27.98"W), 05.v.2014, 22,2 m; (MZUSP 072) 1 indivíduo, Farrilhões, Arquipélago de Trindade, Espírito Santo (20°31'22.4"S 29°19'52.0"W), 05.v.2014, 14,4 m; (MZUSP 116) 1 indivíduo, Praia dos Ossos, Armação de Búzios, Búzios, Rio de Janeiro, ponto 4, 19.iii.2005, 1,5 m; (MZUSP 133) 40 adultos e 15 jovens, Ilha Bela, São Paulo, 1952; (MZUSP 166) 1 indivíduo (com ovos), Enseada da Cachoeira (Farrilhões), Ilha de Trindade, Espírito Santo, 04.vii.2012, 17,9 m.

Redescrição: Tronco alongado, com um tubérculo pontiagudo na margem distal dos segmentos 1 a 3, com setas terminais. Céfalão alongado, quase 2x mais longo que largo, com um tubérculo pontiagudo acima da inserção dos quelíforos. Processos laterais separados por menos que seu próprio diâmetro, com um tubérculo pontiagudo dorsal. Probóscide com pouco mais da metade do comprimento do tronco, em forma de bulbo, com a região mediana dilatada. Tubérculo ocular tão largo quanto longo, com uma projeção apical pontiaguda e inclinada para frente; com quatro olhos pequenos. Abdomen terminal ao tronco, horizontal, alongado, com quase 2x o comprimento do processo lateral 4, e com uma articulação na base.

Escapo do quelíforo biarticulado, dorsal a probóscide e voltado para baixo. Artículo 1 com metade do comprimento do 2. Quela reduzida a uma pequena bola, sem dedos. Palpo com 10 artículos, sendo os dois primeiros muito pequenos. Artículos 2 e 4 quase do mesmo tamanho, sendo o 2 um pouco maior. Artículos 6 a 10 pequenos, com numerosas setas ventrais. Ovígero com 10 artículos e garra terminal. Artículos 2 e 3 pouco maiores que o 1. Artículo 4 maior que o 5. Artículos 7 a 10 do ovígero com três fileiras de setas foliares.

Pernas alongadas, com aproximadamente 2x o comprimento do tronco, com muitas setas. Coxa 2 1,5x maior que a 1 e a 3. Fêmur robusto, menor que as tíbias. Tíbia 2 maior que a tíbia 1. Tarso muito pequeno, com ¼ do comprimento do própodo.

Própodo levemente curvado, sem “heel”, com muitas setas na margem ventral. Garra principal com menos da metade do comprimento do própodo.

Distribuição: Brasil: São Paulo e Paraíba (Lucena & Christoffersen, 2018a; Lucena et al., 2019), Rio de Janeiro, Espírito Santo, Fernando de Noronha. Seychelles (Aldabra Atoll), Mauritius, Oman e Tonga (Child, 1998a; Bamber, 2004a).

Material tipo: Neótipo (MZUSP 274).

Comentários: *Ascorhynchus corderoi* faz parte do grupo de espécies que possuem dois artículos nos quelíforos e tarso curto (Child, 1998a, 2002). Este é o grupo com menor número de espécies, apenas nove conhecidas. Pode ser distinguida por possuir muitas setas ao longo do corpo, tubérculos triangulares curtos no tronco, processos laterais e acima da inserção dos quelíforos, primeiro artículo do quelíforo menor que o segundo, e com um tubérculo dorsal.

Child (1998a) descreveu a primeira e única fêmea conhecida, baseado em um material de Tonga. Ele observou que a fêmea é muito menor que o descrito por du Bois-Reymond Marcus (1952), e possui o tubérculo ocular maior e mais ereto. Os tubérculos cônicos medianos do tronco são muito menores e menos pontiagudos nos espécimes de Tonga, sugerindo que eles estão relacionados ao sexo e o primeiro segmento do escapo não possui um tubérculo dorsal como descrito por du Bois-Reymond Marcus (1952).

Aqui ampliamos o seu registro no Brasil, tanto a norte quanto ao sul (Fernando de Noronha e Perequê, respectivamente), além de registrarmos para o Arquipélago de Trindade, Espírito Santo, e para o Litoral do Rio de Janeiro. E designamos o neótipo, uma vez que o tipo está perdido, com material proveniente da mesma localidade Ilhabela (Ilha de São Sebastião), e da mesma data do material da descrição original.



Figura 36: *Ascorhynchus corderoi* (MZUSP 133) macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, quellíforo; D, tarso e própodo.

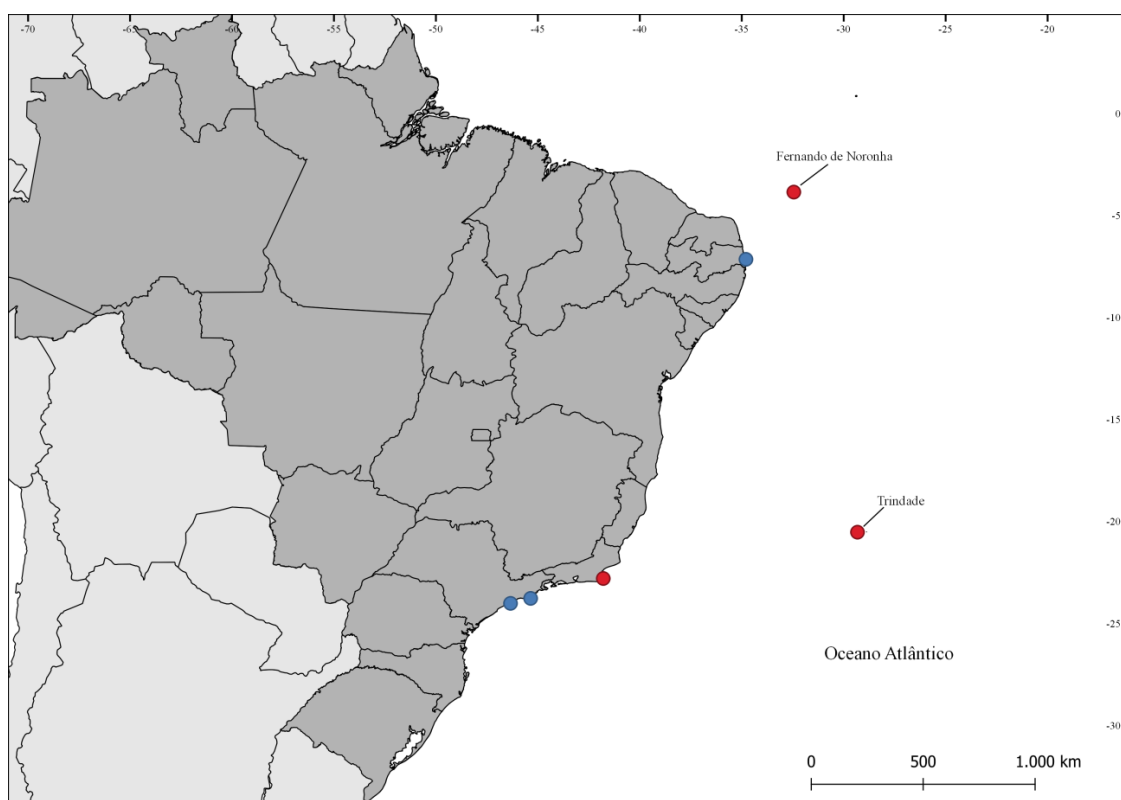


Figura 37: Distribuição de *Ascorhynchus corderoi* no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Círculos vermelhos: novos registros.

ASCORHYNCHOIDAE INCERTAE SEDIS

***Pigrogromitus* Calman, 1927**

***Pigrogromitus timsanus* Calman, 1927** (figuras 38 e 39)

Clotenopsa prima Hilton 1942a: 52–53, fig. 8.

Material: **Local incerto** (MZUSP 089) 1 fêmea, Moint. Plataf. SS-06, 8º campanha, fase 2, ano 5, perfil 3, amostra 3D10C, 21.iv.2006; (MZUSP 090) 1 macho, Moint. Plataf. SS-06, 8º campanha, fase 2, ano 5, perfil 3, amostra 3CA, 21.iv.2006; **Brasil** (USP) 1 fêmea, São Sebastião, São Paulo, parasitando um nudibrânquio.

Diagnose: Corpo pequeno e robusto, com um tubérculo arredondado dorso-distal em cada segmento. Processos laterais muito próximos, quase contíguos, com três tubérculos arredondados e setas apicais, distais. Tubérculo ocular pequeno e arredondado, olhos de tamanho médio. Escapo do quelíforo com dois artículos, sendo o artículo 2 duas vezes o comprimento do 1. Ovígero com 10 artículos e garra terminal. Setas bifurcadas a partir do artículo 3 do ovígero. Coxa 1, 2 e 3 subiguais. Setas bifurcadas e esparsas a partir da coxa 2. Fêmur do mesmo tamanho da tíbia 1 e 2 juntas. Própodo maior que a tíbia 2. Garra principal com mais da metade do comprimento do própodo.

Distribuição: Considerada circum(sub)tropical (Zenetos et al., 2010). Brasil: Paraíba e Rio Grande do Norte (Lucena & Christoffersen, 2019), São Paulo. Curaçao (Stock 1974), Colômbia (Müller & Krapp, 2009), Panamá (Atlântico e Pacífico) (Reimer, 1976), México (Atlântico e Pacífico) (Child, 1979), Belize (Child, 1982), EUA (Flórida) (Hedgpeth, 1948), Hawaii (Hilton, 1942a), Israel (Lipkin & Safriel, 1971), Canal de Suez (Calman, 1927), Madagascar (Arnaud, 1972), Ilha Reunion (Müller, 1990c), Omã (Stock, 1992b), Paquistão (Stock, 1968), Índia (Stock, 1968), Sri Lanka (Müller, 1990b), Singapura (Lucena & Christoffersen, 2018b), Austrália (Staples, 1982), Nova Caledônia (Stock, 1991), Indonésia (Nakamura & Child, 1990), Filipinas (Child, 1988), Hong Kong (Bamber, 1997), e Japão (Nakamura & Child, 1988).

Material tipo: Desconhecido.

Comentários: Apesar da ampla distribuição geográfica, poucas diferenças morfológicas têm sido mencionadas na literatura. Em sua maior parte, relacionadas ao tamanho dos indivíduos e a proximidade dos processos laterais, ora contíguos ora separados por metade do seu próprio diâmetro (Calman, 1927; Hilton, 1942a; Hedgpeth, 1948; Staples, 1982; Arango, 2003a; Müller & Krapp, 2009). É uma espécie de fácil

determinação, sendo a presença de escapo dos quelíforos com dois artículos, tubérculos dorsais no tronco curtos e arredondados, e a probóscide robusta suas principais características. Inicialmente registrada para o Rio Grande do Norte e Paraíba (Lucena & Christoffersen, 2019), aparentemente está se distribuindo pela costa brasileira, sendo reportada para São Paulo no presente trabalho, além de dois registros incertos, muito provavelmente para o Rio de Janeiro.



Figura 38: *Pigrogromitus timsanus*, macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, vista dorsal do céfalon; D, própodo. Setas brancas indicando os quelíforos.

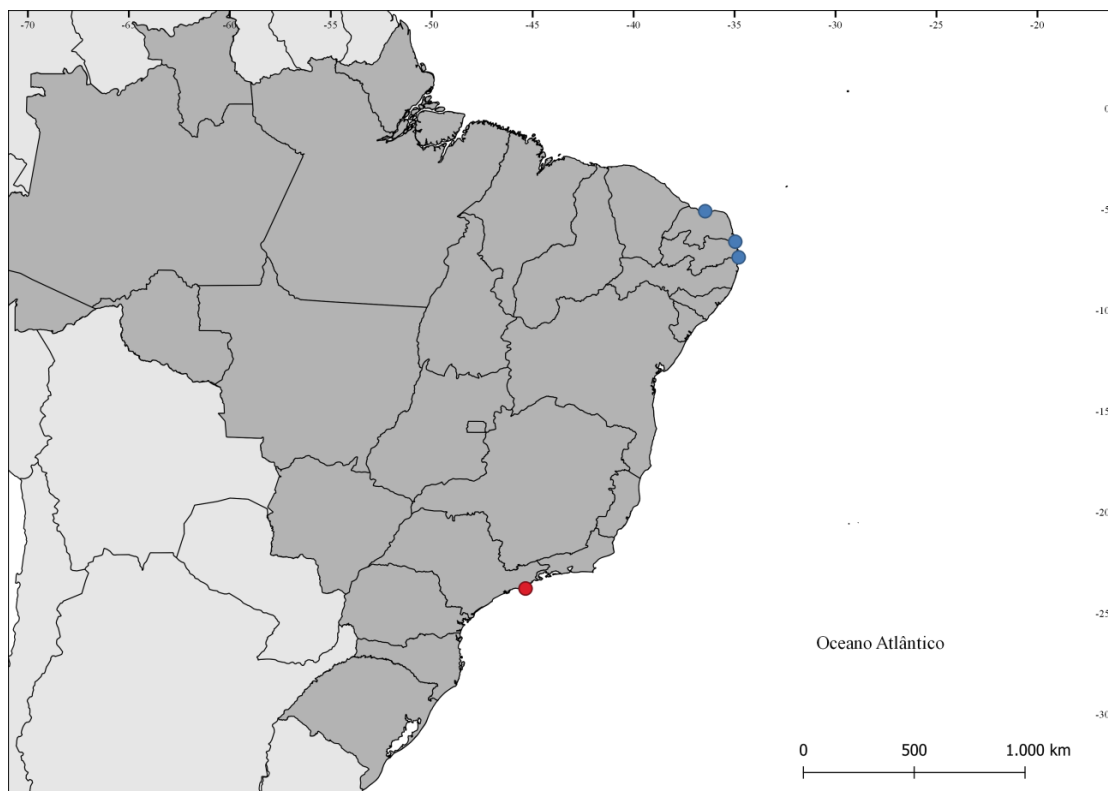


Figura 39: Distribuição de *Pigrogromitus timsanus* no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Círculo vermelho: novo registro.

COLOSSENDEIDAE JARZYNSKY, 1870

Colossendeis Jarzynsky, 1870

Chave para as espécies encontradas de *Colossendeis*:

1. Garra terminal com pelo menos $\frac{3}{4}$ do comprimento do própodo. Abdômen longo, com pelo menos duas vezes o comprimento do processo lateral 4*C. geoffroyi*
- 1'. Garra terminal com metade do comprimento do própodo. Abdômen curto, alcançando a margem distal do processo lateral 4*C. megalonyx*

Colossendeis geoffroyi Mané-Garzón, 1944 (figuras 40 e 41)

Material: Local incerto (MZUSP 251) 3 fêmeas, 07.iii.1971, St. 1469, BT20; Brasil (MZUSP 012) 1 fêmea, GEDIP, est. 575, nº 6, Rio Grande do Sul, 14.iii.1969; (MZUSP 236) 1 fêmea, 23°42'S 42°07'W, 01.06, St. 63, CB104, TAAF MD 55.

Diagnose: Tronco sem segmentação. Probóscide cilíndrica pouco maior que o tronco, com uma leve dilatação na região mediana. Processos laterais separados por aproximadamente seu próprio diâmetro. Tubérculo ocular arredondado, com ápice

pontiagudo; olhos alongados. Abdômen alongado, com mais de duas vezes o comprimento do processo lateral 4. Artículos 8 e 9 do mesmo tamanho, artículo 7 com metade do comprimento do 8; três últimos artículos do palpo do mesmo tamanho do 5 e 6 juntos. Pernas longas, fêmur é o maior artículo. Garra terminal e tarso aproximadamente do mesmo tamanho, ambas pouco menor que o tarso.

Distribuição: Argentina ao Brasil: ao largo do Rio Grande do Sul e Rio de Janeiro (Lucena & Christoffersen, 2018c).

Material tipo: Desconhecido.

Comentários: O gênero *Colossendeis* é conhecido por ser predominantemente habitante de águas profundas, abaixo de 2.000 m (Staples, 2007; Vinu et al., 2016), sendo *C. geoffroyi* uma das poucas espécies do gênero encontradas em águas rasas, normalmente entre 60 e 130 m (Stock, 1992a). Era a única espécie do gênero registrada para águas brasileiras (Lucena & Christoffersen, 2018a), retrato da baixa amostragem e do pouco estudo dos exemplares de mar profundo brasileiros.

Dos espécimes analisados apenas o lote MZUSP 236 possui alguma diferença em relação a descrição original. Observamos que a fêmea possui os olhos alongados lateralmente, e as pernas 3 são as mais alongadas. Mané-Garzón (1944) descreveu a perna 2 sendo a mais longa e a perna 3 a mais curta.

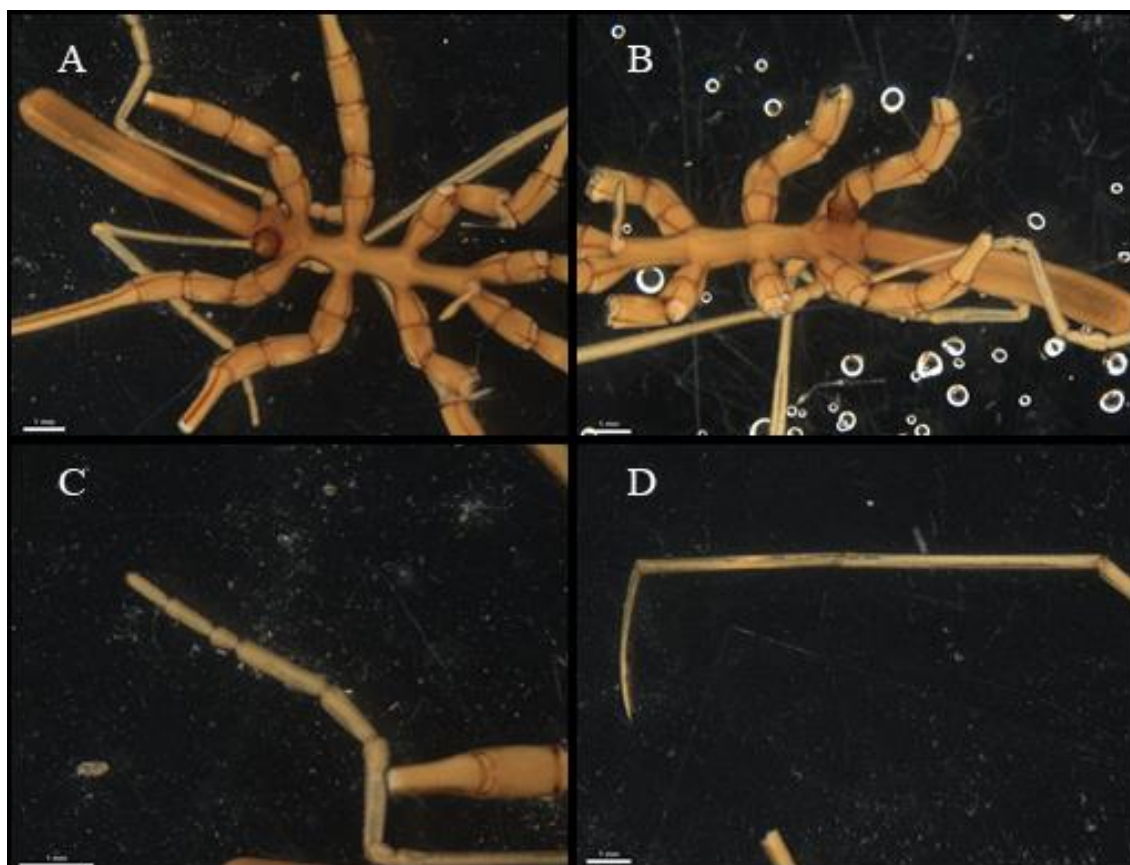


Figura 40: *Colossendeis geoffroyi* (MZUSP 236) fêmea. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, palpo; D, artículos distais da perna.



Figura 41: Distribuição de *Colossendeis geoffroyi* no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida.

***Colossendeis megalonyx* Hoek, 1881** (figuras 42 e 43)

Colossendeis frigida Hodgson, 1902: 63.

Colossendeis rugosa Hodgson, 1907: 64, pl. IX, fig. 3, pl. X, figs. 5–6.

Colossendeis orcadense – Hodgson, 1908: 184.

Colossendeis scoresbii Gordon, 1932a: 18–21, figs. 5c, 6b–c, 7ab.

Material: **Local incerto** (FZBRS.PYC-02) 1 fêmea, Atlântico Sul, 08.vii.1964; **Uruguai** (FZBRS.PYC-05) 1 fêmea, iii.1961; **Argentina:** (FZBRS.PYC-04) 5 fêmeas, 38°22'S 55°37'W, iv.1961, col. L.R. Pontes.

Diagnose: Probóscide maior que o tronco, com uma dilatação mediana. Processos laterais separados por aproximadamente metade do seu próprio diâmetro. Tubérculo ocular curto e pontiagudo. Abdômen curto, pouco maior que o processo lateral 4. Palpo com nove artículos, artículo 2 com mais de duas vezes o comprimento do 4; artículo 7 com menos da metade do comprimento do artículo 8, artículo 9 um pouco maior que o 8; três últimos artículos do palpo pouco maiores que o artículo 7. Maior artículo da perna é a tibia 1. Tarso maior que o própodo. Garra terminal com até metade do comprimento do própodo.

Distribuição: Circumpolar. Antártica, Oeste da América do Sul até Buenos Aires, África do Sul, sul de Madagascar, Nova Zelândia, Leste da América do Sul (Child, 1995b; Muilla & Soler-Membrives, 2009; Scarabino et al., 2019). Uruguai.

Material tipo: Desconhecido.

Comentários: *Colossendeis megalonyx* é uma espécie extremamente variável (Fry & Hedgpeth, 1969; Child, 1998a), o que tem levantado muitas discussões sobre ser ou não um complexo de espécies. Apenas a probóscide longa, o artículo 8 do palpo menor que os artículos 9 e 10 e tarso maior que o própodo se mantem como caracteres estáveis comuns a todos os espécimes analisados (Child, 1995b). Há uma grande variação morfológica, principalmente quanto a forma e tamanho do tubérculo ocular (ora elevado ora curta, cônico ou arredondado), nos olhos (do mesmo tamanho ou os anteriores maiores que os posteriores, e com olhos pretos bem pigmentados, olhos brancos ou sem olhos), no tamanho da probóscide (do mesmo tamanho ou mais longa que o tronco), e no tamanho dos artículos das pernas (ora o fêmur ora a tibia 1 é o maior artículo) (Child, 1995b, 1998a; Cano & Lopez-Gonzales, 2007).

Diferentes análises moleculares têm apontado para a existência de um complexo de espécies sob o nome *C. megalonyx*, um complexo de cinco a setes espécies

crípticas/pseudocrípticas (Krabbe et al., 2010; Dietz et al., 2015). Estes trabalhos têm sugerido a fixação do nome *C. megalonyx* aos espécimes provenientes da América do Sul e da região Subantártica (Krabbe et al., 2010; Dietz et al., 2015, 2019), região tipo de *C. megalonyx*. Apesar de não utilizarem caracteres morfológicos para a distinção destas espécies, os caracteres hoje utilizados para a separação das subespécies propostos por Fry & Hedgpeth (1969) podem ser utilizados a nível específico (Cano & Lopez-Gonzales, 2007).

Os espécimes aqui analisados pertenceriam, portanto, a *C. megalonyx*, uma vez que foram coletados no Uruguai (sendo este o registro mais ao norte conhecido da espécie, 2º mais ao norte do que o registro feito por Child (1995b)), além de estarem em conformidade com a descrição feita por Hoek (1881a). Contudo a variação na forma do tubérculo ocular foi observada, com alguns indivíduos possuindo o tubérculo cônico enquanto outros o tubérculo arredondado. Todos os exemplares tinham, em média, a probóscide 1,5x o comprimento do tronco, mesma proporção observada por Stock (1963) para indivíduos classificados como *C. orcadensis*. É importante ressaltar que, apesar das análises moleculares apresentarem dados muito interessantes para a validação e distinção das espécies, estas análises precisam ser acompanhadas por análises morfológicas detalhadas a fim de entender as variações existentes e validar ou não as hipóteses levantadas.

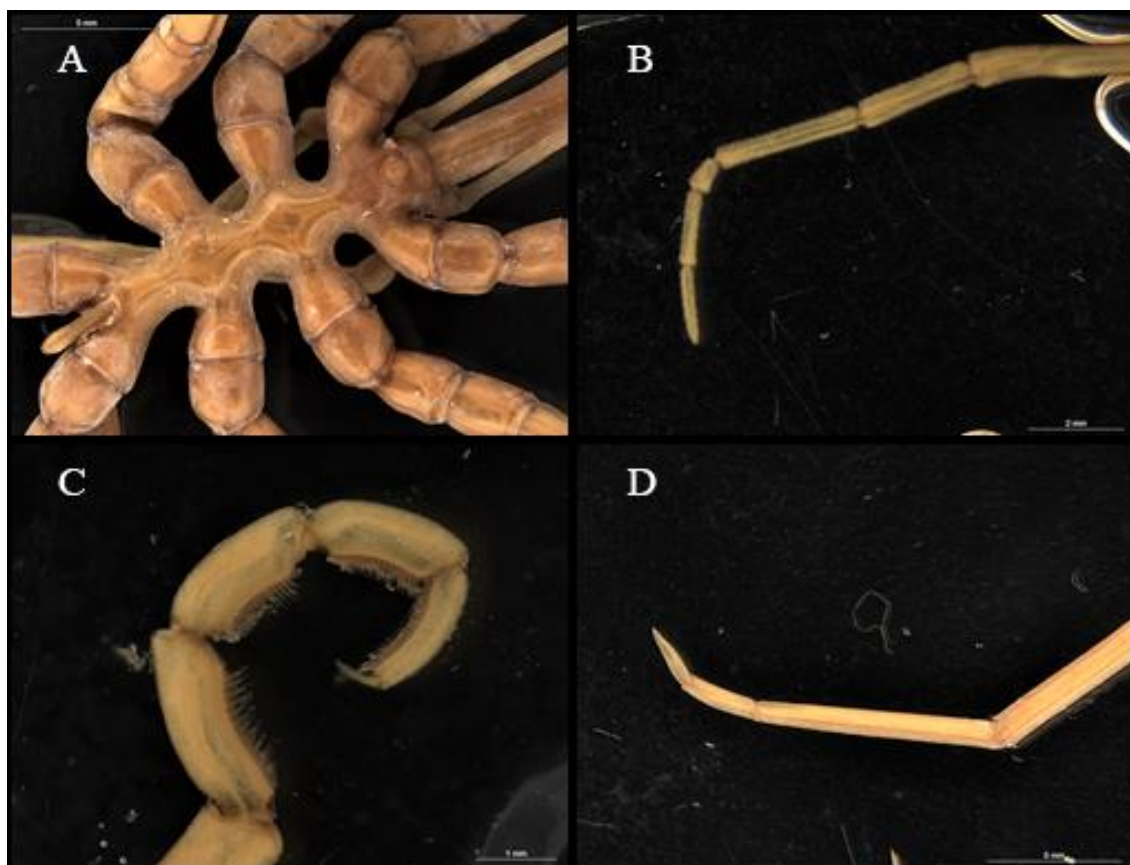


Figura 42: *Colossendeis megalonyx* (FZBRS.PYC-02) fêmea. A, vista dorsal; B, art culos distais do palpo; C, art culos distais do ov gero; D, tarso e pr podo.

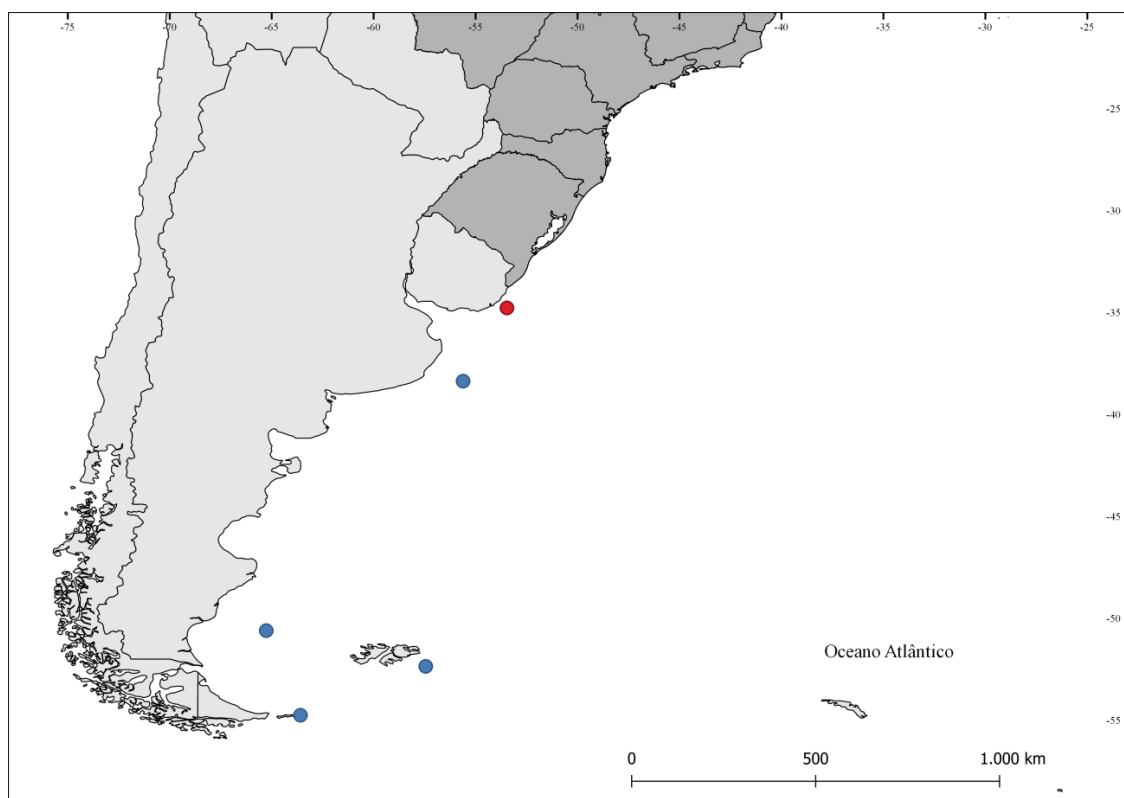


Figura 43: Distribui  o de *Colossendeis megalonyx* na Am rica do Sul. C rculos azuis: distribui  o previamente conhecida. C rculo vermelho: novo registro.

CALLIPALLENIDAE HILTON, 1942

Chave para os generos encontrados de Callipallenidae:

1. Própodo com garras auxiliares presentes; corpo liso ou com pequenas setas na superfície dorsal*Callipallene*
- 1'. Própodo com garras auxiliares ausentes; corpo ornamentado com espinhos espalhados pela sua superfície dorsal*Pallenoides*

Callipallene Flynn, 1929

Chave para as espécies encontradas de *Callipallene*:

1. Animal com pescoço longo. Machos com pelos ramificados nas pernas*C. evelinae*
- 1'. Animal com pescoço curto. Machos com pelos lisos nas pernas 2
2. Tronco com segmentação completa. Quatro últimos artículos do ovígero com 6-5-5-5 setas escamiformes*C. abrolhiensis*
- 2'. Tronco com segmentação incompleta, ausente entre os segmentos 3 e 4. Quatro últimos artículos do ovígero com 5-5-4-4 setas escamiformes*C. gabriellae*

Callipallene abrolhiensis Lucena & Christoffersen, 2017 (figura 44)

Material: Brasil (UESC) 1 macho e 1 fêmea, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB20; (UESC) 1 macho, Morro de Pernambuco, Bahia, MPC15.

Diagnose: Segmentação completa. Pescoço curto. Processos laterais sem ornamentação, separados por menos da metade do seu próprio diâmetro. Tubérculo ocular curto e arredondado. Quelíforos com dentes arredondados apenas na margem distal do dedo móvel. Ovígero com setas escamiformes nos últimos quatro artículos, 7 com seis setas e os demais com cinco setas, última seta dos artículos 7, 8 e 9 possuindo na margem externa dois dentes fortes. Própodo com quatro espinhos no “heel”; espinhos do “heel” com pequenos dentes na margem distal; sola com pequena lâmina cortante na região distal. Garras auxiliares com micro-ondulações na metade proximal da margem interna.

Distribuição: Brasil: Bahia, Alagoas e Pernambuco (Lucena et al., 2019).

Material tipo: Holótipo (UFPB.PYC-137), parátipo (UFPB.PYC-138).

Comentários: Esta espécie foi descrita a partir de material proveniente de Abrolhos, sendo esperada a ocorrência para a região de Ilhéus. Em comparação com a descrição

original, a única diferença encontrada é a presença de duas fileiras de pequenos dentes nos dedos dos quelíforos do lote MPB20.

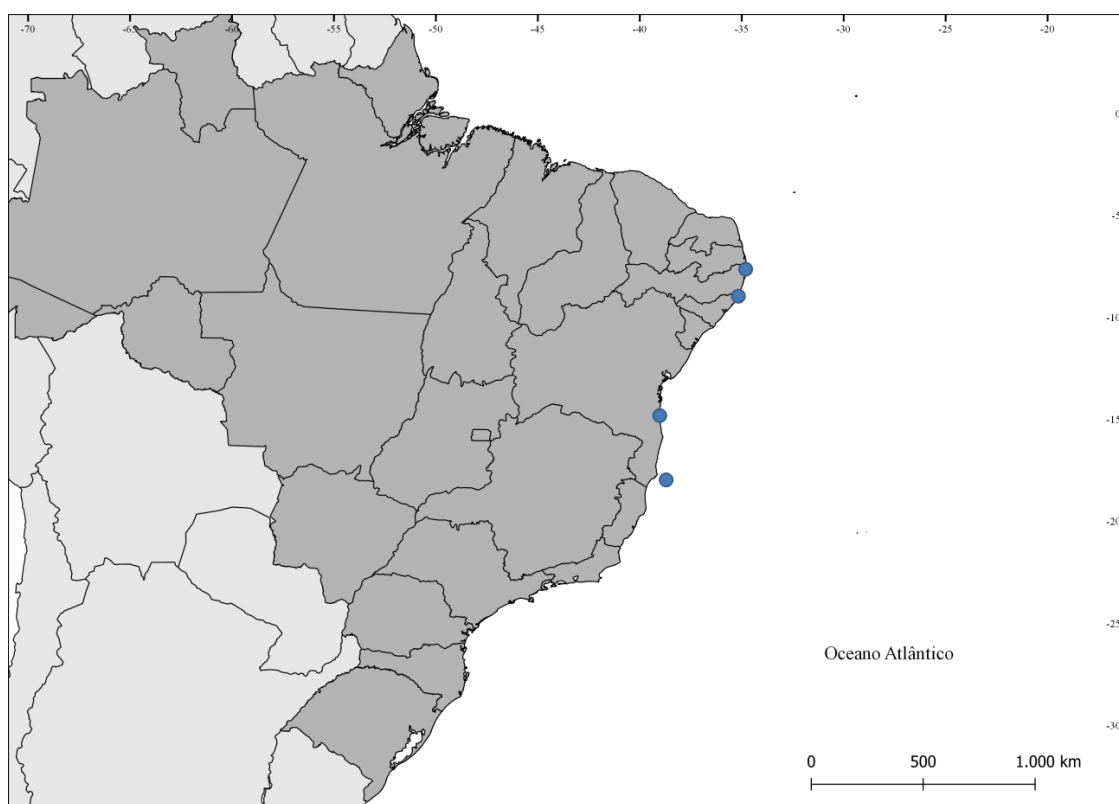


Figura 44: Distribuição de *Callipallene abrolihiensis* no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida.

***Callipallene evelinae* Marcus, 1940** (figuras 45 e 46)

Material: **Brasil** (MZUSP 193) 1 fêmea, Ilha Grande, 12; (MZUSP 272) 1 fêmea, Santos/Guarujá, São Paulo.

Diagnose: Tronco alongado, com segmentação incompleta, faltado entre os artículos 3 e 4. Pescoço alongado. Probóscide cônica. Processos laterais separados por aproximadamente o seu próprio diâmetro. Tubérculo ocular curto e arredondado. Dedos das quelas alongados, com quatro dentes pequenos. Ovígero com 15 a 20 setas escamiformes nos quatro últimos artículos do ovígero (4:4:4:4). Pernas alongadas. Fêmea com uma grande dilatação na região ventral do fêmur. “Heel” do própodo pequeno, com quatro espinhos robustos. Garra principal com metade do comprimento do própodo, garras auxiliares com 2/3 da garra principal (modificado de Marcus, 1940)

Distribuição: Brasil: São Paulo e Rio de Janeiro (Lucena & Christoffersen, 2018c).

Material tipo: Não designado.

Comentários: Assim como Stock (1992a), nosso material é composto apenas por fêmeas, o que tornaria a identificação não tão precisa, uma vez que esta espécie é baseada em caracteres masculinos, como a presença de setas plumosas nas pernas e ausência de uma projeção no artigo 5 do ovígero. Contudo, a presença de pescoço alongado e a pouca quantidade de setas escamiformes nos quatro últimos artigos do ovígero a torna única para águas brasileiras.

O material analisado aparenta possuir o pescoço um pouco mais longo que o ilustrado por Marcus (1940), além de pequenas ornamentações na base das garras auxiliares e nos espinhos do própodo, não mencionados na sua descrição original.

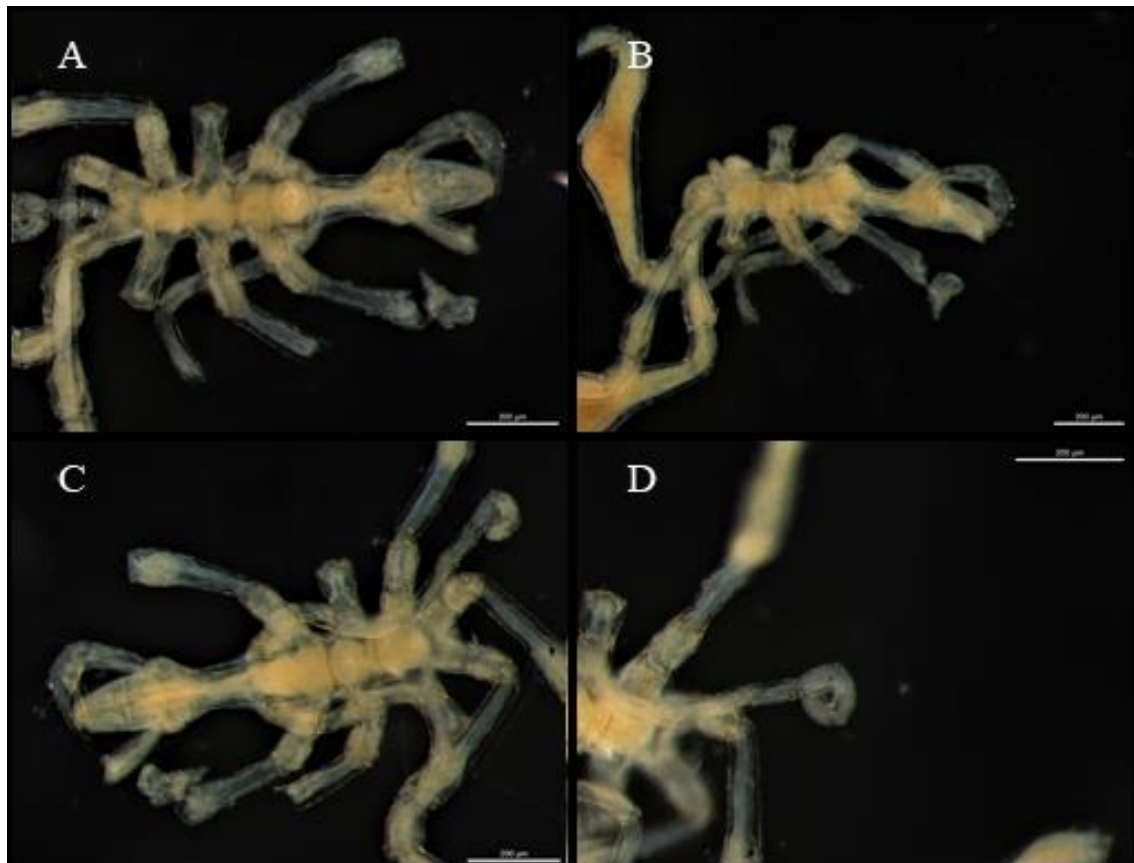


Figura 45: *Callipallene evelinae* (MZUSP 272) fêmea. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, ovígero; D, strigilis do ovígero.

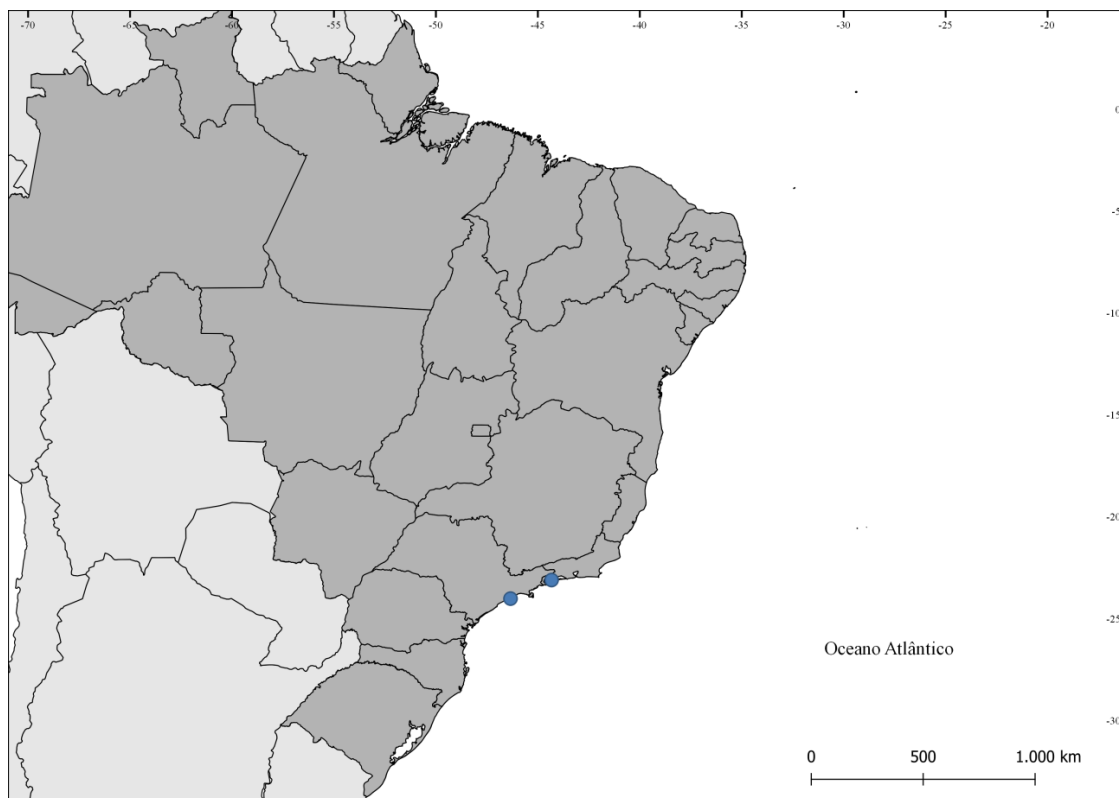


Figura 46: Distribuição de *Callipallene evelinae* no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida.

***Callipallene gabriellae* Corrêa, 1948** (figuras 47 e 48)

Callipallene kenyensis Müller, 1990d: 71–74, figs. 21–26.

Material: Brasil (MZUSP 273) 2 fêmeas, Santos/Guarujá, São Paulo.

Diagnose: Tronco compacto com segmentação incompleta, ausente entre os segmentos 3 e 4. Pescoço curto. Processos laterais separados por metade de seu próprio diâmetro. Dedos dos quelíforo robustos, com sete dentes em cada dedo. Ovígero com 18 setas escamiformes nos quatro últimos artículos (5:5:4:4). Própodo com “heel” muito curto, com quatro espinhos; sola com 10 espinhos curtos. Garra principal com metade do comprimento do própodo, garras auxiliares com menos da metade do comprimento da principal.

Distribuição: Brasil: São Paulo. Quênia, Omã (Lucena & Christoffersen, 2018c).

Material tipo: Holótipo (DZFF–USP), provavelmente perdido.

Comentários: *C. gabriellae*, assim como todas as espécies de *Callipallene* brasileiras, é uma espécie de *habitus* compacto, mas com pescoço curto e sem nenhuma ornamentação nos espinhos do própodo e das garras auxiliares (Corrêa, 1948). Não

possui segmentação entre os segmentos 3 e 4 (apesar de Stock (1992a) registrar alguns indivíduos com segmentação completa), além da pouca quantidade de dentes nos dedos da quela (Stock, 1992a) e do número de setas escamiformes nos quatro últimos artículos do ovígero (5:5:4:4). Os espécimes analisados possuem todas as características supracitadas, diferindo apenas no número de setas escamiformes no ovígero, com 7:5:5:5, quatro setas a mais do que o descrito por Corrêa (1948). Tal variação já foi reportada em indivíduos provenientes de Quênia (4:3:3:5) (Müller, 1990a) e do Paquistão (5:5:5:6) (George et al., 2020, como *C. cf. gabriellae*).

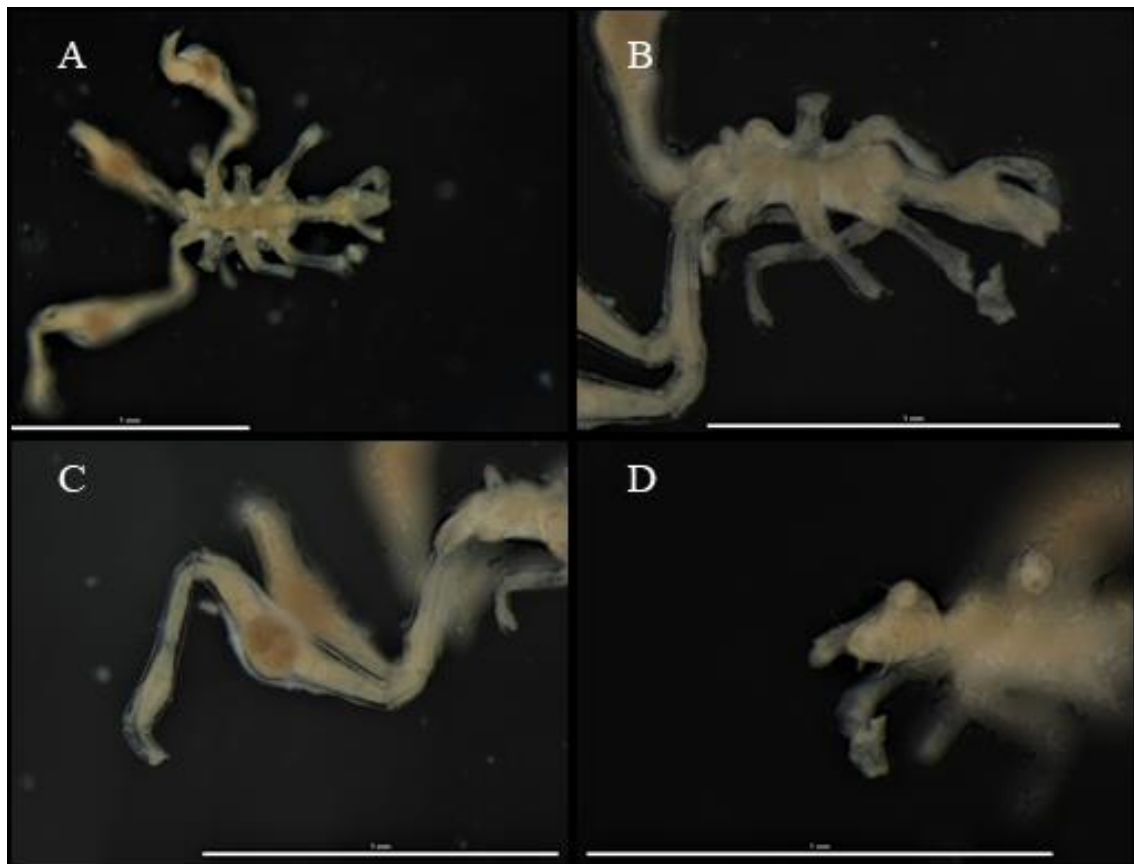


Figura 47: *Callipallene gabriellae* (MZUSP 273) fêmea. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, fêmur; D, quelíforo.

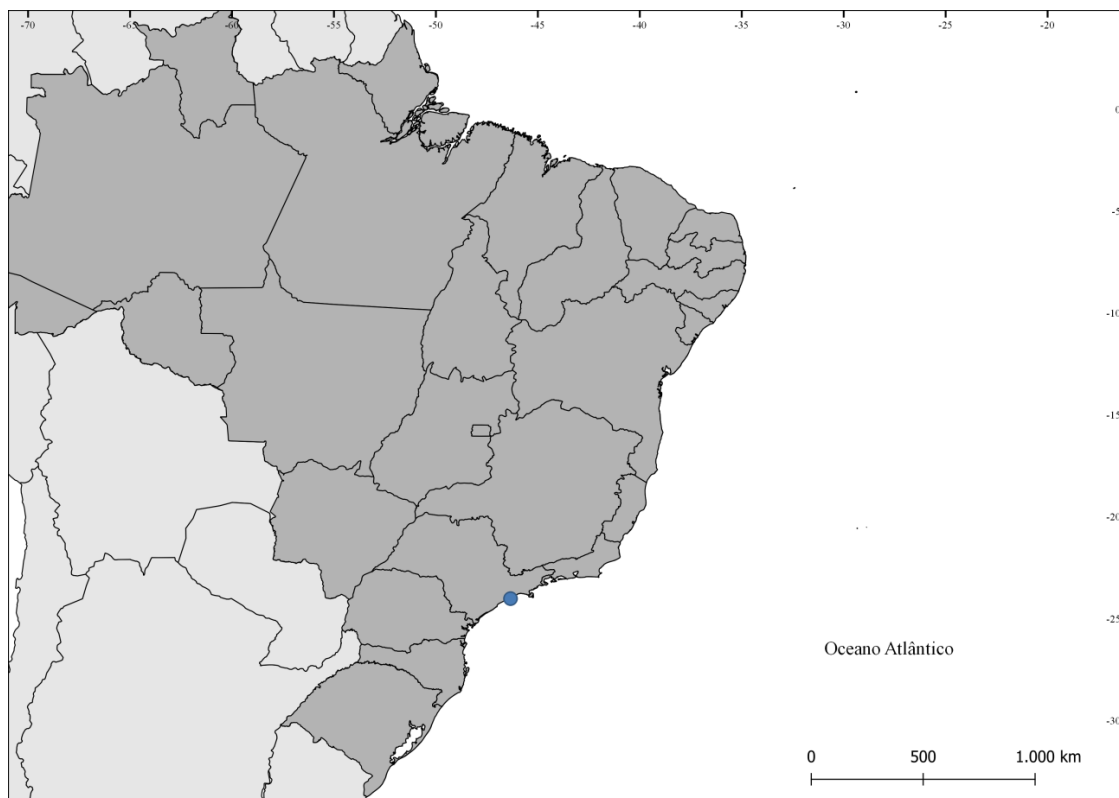


Figura 48: Distribuição de *Callipallene gabriellae* no Brasil. Círculo azul: distribuição previamente conhecida.

***Pallenoides* Stock, 1951**

***Pallenoides amazonica* Stock, 1974** (figura 49)

Pallenoides sp. nr *amazonica* – Arnaud & Child, 1988: 142–143

Material: **Brasil** (MZUSP 256) 1 macho, 19°33'S 39°34'W, Espírito Santo, 29.v.1987, 34 m, St. 52/CB90.

Diagnose: Tronco sem segmentação entre os segmentos 3 e 4. Segmentos 2 e 3 com um pequeno tubérculo dorsal. Processos laterais separados por aproximadamente metade do seu próprio diâmetro, com três tubérculos dorsais, todos com setas apicais. Tubérculo ocular trilobado e curto. Escapo do quelíforo com um artículo e tubérculos pontiagudos com setas apicais. Dedos com pouco maiores que a quela, com a superfície crenulada. Setas escamiformes a partir do artículo 7 do ovígero (7:5:5:7). Pernas com muitas setas e com pequenos tubérculos pontiagudos ao longo de sua extensão. Fêmur, tibia 1 e 2 subiguais, sendo o fêmur pouco maior. Própodo com seis espinhos no “heel”. Garra principal com $\frac{3}{4}$ do comprimento do própodo. Garras auxiliares com $\frac{1}{4}$ do comprimento da principal.

Distribuição: Brasil: Rio de Janeiro (Stock, 1992a), Maranhão (Lucena, 2016) e na Foz do Rio Amazonas (Stock, 1974), Espírito Santo.

Material tipo: Holótipo (ZMA.PYC.P.1356) (material não analisado).

Comentários: Assim como o material identificado por Lucena (2016), o espécime aqui analisado possui os dedos dos quelíforos maiores que o ilustrado por Stock (1974). Stock (1992a) registrou esta espécie pela primeira vez para o Sudeste, estado do Rio de Janeiro. Aqui expandimos a sua distribuição para o litoral norte do Espírito Santo. Até o presente momento esta espécie foi registrada apenas para o litoral brasileiro, havendo um único registro questionável, baseado em uma larva, feito por Arnaud & Child (1988) para a África do Sul.

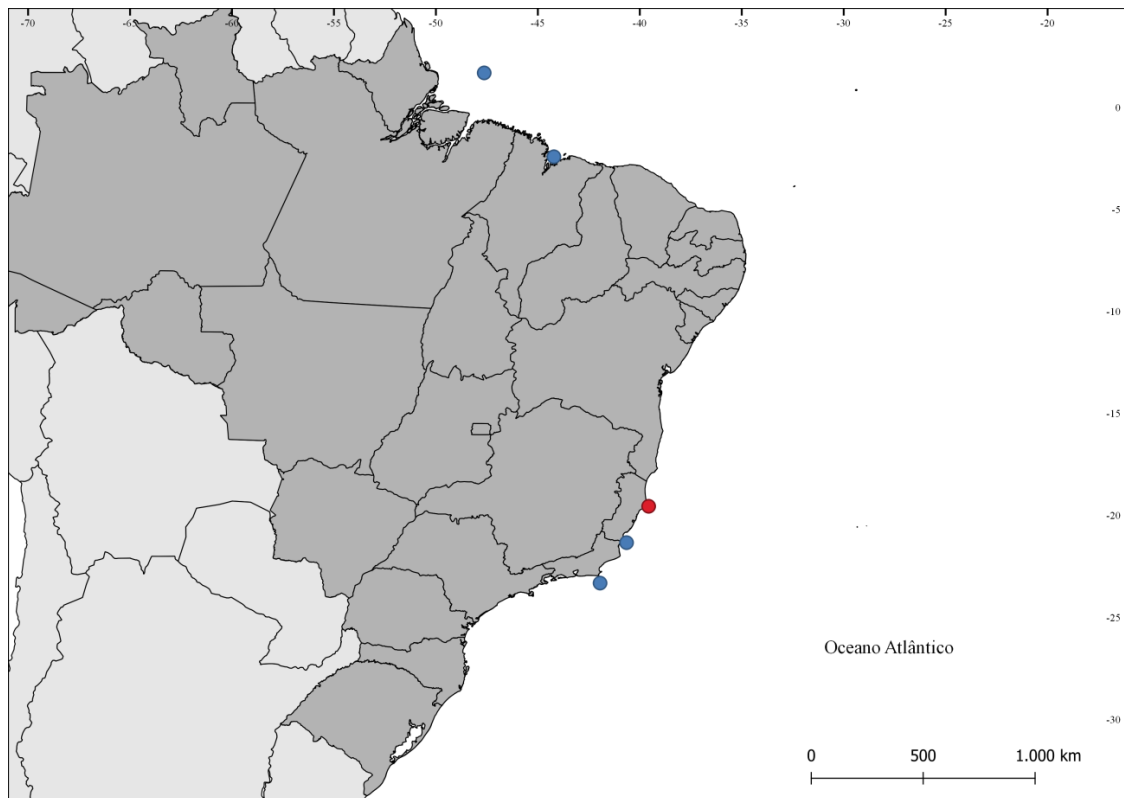


Figura 49: Distribuição de *Pallenoides amazonica* no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Círculo vermelho: novo registro.

NYMPHONIDAE WILSON, 1878

Nymphon Fabricius, 1794

Chave para as espécies encontradas de *Nymphon*:

1. Animal pequeno e esguio. Tronco com segmentação completa. Pescoço longo. Artículo 5 do palpo quase do mesmo tamanho do artículo 4*N. inaequipes*
- 1'. Animal grande e robusto. Tronco sem segmentação entre os segmentos 3 e 4. Pescoço curto. Artículo 5 do palpo com metade do comprimento do artículo 4*N. vulcanellum*

***Nymphon inaequipes* Stock, 1992** (figuras 50 e 51)

Material: **Local incerto** (MZUSP 168) 13 machos e 10 fêmeas, 07.iii.1971, St. 1469, BT20; (MZUSP 173) 1 fêmea, 10.iii.1971, Est. 1485, BT26; (MZUSP 257) 2 fêmeas, 10.iii.1971, Est. 1483, BT23; (MZUSP 266) 2 machos e 5 fêmeas, 09.iii.1971, Est. 1476, BT22; (MZUSP 271) 6 machos, 9 fêmeas e 3 jovens, 09.iii.1971, St. 1476, BT22; **Brasil** (MZUSP 119) 1 fêmea, GEDIP II, est. 1656, BT10, nº 71, Rio Grande do Sul, 20.i.1972; (MZUSP 254) 1 fêmea, Itanhaém, São Paulo, Brasil.

Diagnose: Tronco com segmentação completa. Processos laterais longos, separados por duas vezes seu próprio diâmetro. Pescoço fino e alongado. Tubérculo ocular curto e arredondado, olhos alongados lateralmente. Abdômen muito curto. Quelíforos alongados, com dentes irregulares nos dedos, sendo os do dedo fixo mais pontiagudos. Artículos 3 e 4 do palpo do mesmo tamanho; artículo 5 pouco menor que os anteriores. Ovígero com 31 setas foliares nos quatro últimos artículos (10:7:6:8); garra terminal com sete dentes. Pernas finas e alongadas. Própodo da perna 1 menor que o tarso; garra principal da perna 1 curta, com 1/3 do comprimento do própodo, garras auxiliares quase do mesmo tamanho da principal; própodo das pernas 2 a 4 maior que a tibia; garra principal das pernas 2 a 4 alongada, com mais da metade do comprimento do própodo, garras auxiliares com mais da metade da principal.

Distribuição: Brasil: ao largo do Rio Grande do Sul, Paraná, São Paulo e Rio de Janeiro (Stock, 1992a).

Material tipo: Segundo Stock (1992a) o holótipo foi depositado no Museu de Zoologia de Amsterdã (ZMA Pa.3445). A coleção foi posteriormente transferida para o Museu Nacional de Leiden. Contudo, tal material não se encontra depositado lá.

Comentários: *N. inaequipes* pode ser facilmente distinguida das demais espécies do gênero conhecidas para o Brasil pelo seu tamanho reduzido, pescoço alongado e abdômen curto e ereto (Stock, 1992a). Além disso, esta é uma das poucas espécies do

gênero que possui heteropodia, onde na perna 1 a garra terminal, as auxiliares, o própodo e o tarso são curtos, e nas demais pernas estas estruturas são mais alongadas.

Observamos algumas variações em relação a descrição original. Alguns espécimes possuem os dentes dos quelíforos mais pontiagudos do que o ilustrado. Mas a principal variação está no número de setas foliares nos quatro últimos artículos dos ovígeros. Enquanto em sua descrição original Stock (1992) observou a presença de 31 setas (fórmula 10:7:6:8), aqui o número de setas variou entre 25 e 32 (fórmulas 8:6:5:6, 8:6:6:6, 8:6:6:7, 8:6:6:8, 9:7:7:7, 10:6:7:7 e 10:8:6:8). Em uma das fêmeas foram observados 12 artículos no ovígero, o que provavelmente é algum problema de formação deste indivíduo.

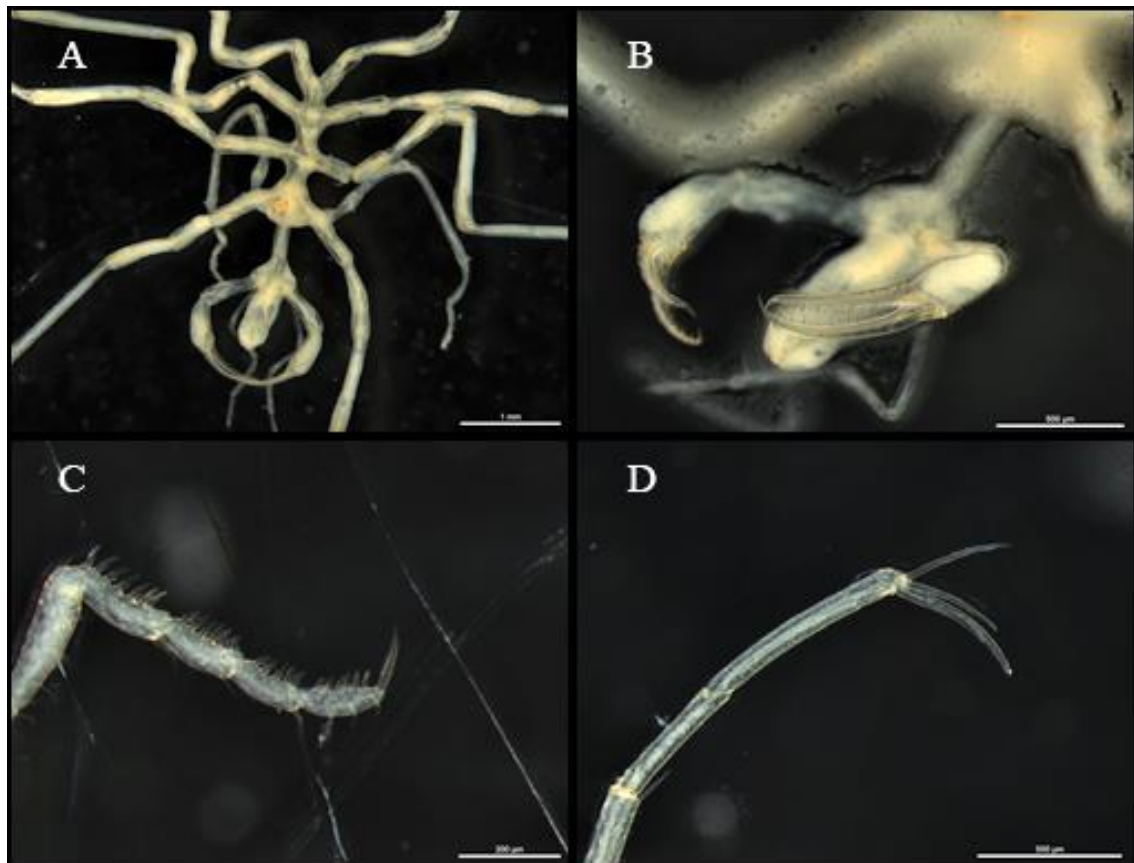


Figura 50: *Nymphon inaquipes* (MZUSP 271) macho. A, vista dorsal; B, quela; C, artículos distais do ovígero; D, tarso e própodo.

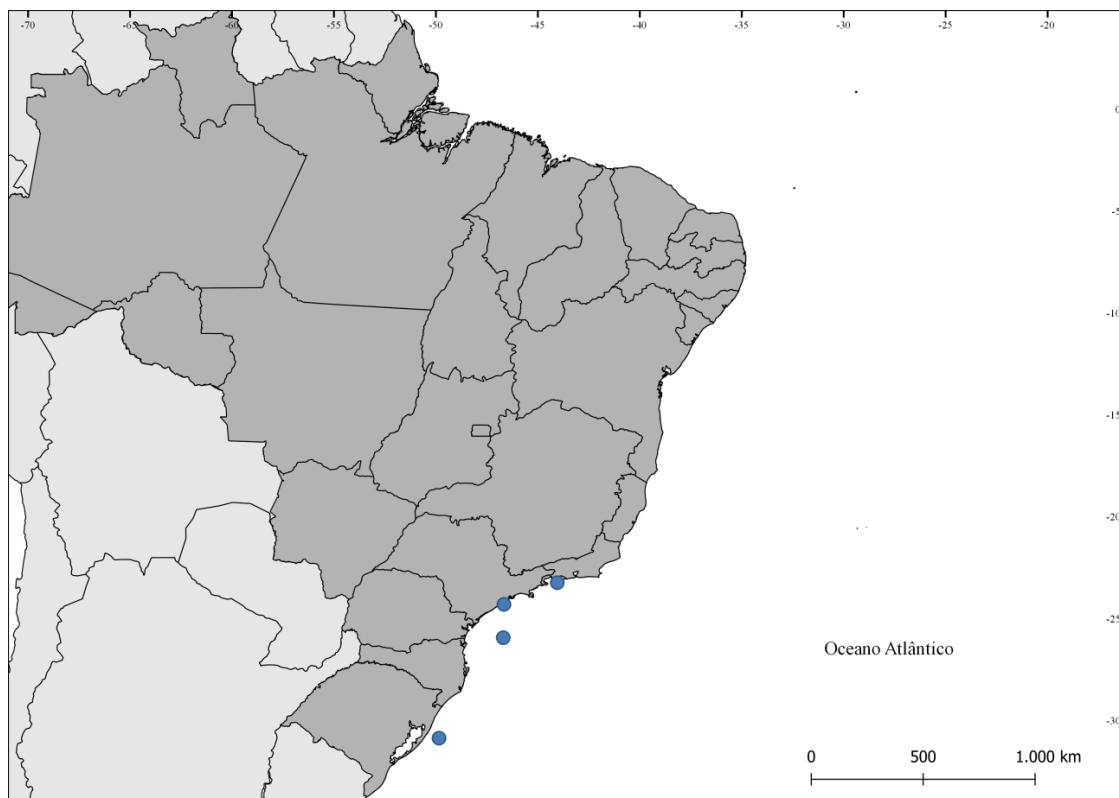


Figura 51: Distribuição de *Nymphon inaquipes* no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida.

***Nymphon vulcanellum* Stock, 1992** (figuras 52 e 53)

Material: Local incerto (MZUSP 084) 2 machos e 3 fêmeas, 1721 BT; (MZUSP 158) 2 fêmeas, 10.iii.1971, Est. 1483, BT23; (MZUSP 169) 1 macho e 2 fêmeas, 09.ii.1971, St. 1476, BT22; (MZUSP 172) 1 fêmea, 09.iii.1971, Est. 1476, BT22; (MZUSP 270) 5 machos e 5 fêmeas, 07.iii.1971, St. 1469, BT20; Brasil (MZUSP 160) 2 fêmeas, Rio Grande do Sul, 16.i.1972, GEDIP II, Est. 1645 n° 33; (MZUSP 165) 1 macho, Rio Grande do Sul, 27.i.1972, GEDIP II, Est. 1684, BT29; (MZUSP 174) 1 fêmea, Rio Grande do Sul, 27.i.1972, GEDIP II, Est. 1684, BT29.

Diagnose: Tronco alongado, com segmentação completa. Processos laterais separados por uma vez e meia o seu próprio diâmetro. Pescoço curto. Tubérculo ocular curto e tricúspide; com olhos grandes. Quelíforos com dedos alongados, dedos com dentes longos e pontiagudos. Articulo 4 do palpo menor que o 3; artículo 5 com metade do comprimento do 4. Ovígero com uma pseudosegmentação entre os artículos 5 e 6; quatro últimos artículos do ovígero com 32 setas foliares no macho (12:8:6:6) e 24 na fêmea (5:6:6:7); garra terminal com seis dentes. Pernas alongadas. Macho com 17 poros

da glândula argamassadora na região ventral do fêmur, poros elevados. Própodo pouco menor que o tarso; garra principal com metade do comprimento do própodo, garras auxiliares com metade da garra principal.

Distribuição: Brasil: ao largo de Santa Catarina, Paraná, São Paulo e Rio de Janeiro (Stock, 1992a), Rio Grande do Sul.

Material tipo: Segundo Stock (1992a) o holótipo foi depositado no Museu de Zoologia de Amsterdã (ZMA Pa.3447). A coleção foi posteriormente transferida para o Museu Nacional de Leiden. Contudo, tal material não se encontra depositado lá.

Comentários: *N. vulcanellum* é uma espécie bem maior que a anterior, e possui como principal característica os poros elevados da glândula argamassadora (Stock, 1992a). Dentre os espécimes analisados encontramos, assim como para *N. inaquipes*, uma grande variação no número de setas foliares nos quatro últimos artículos do ovígero. Descrito como possuindo nos machos 32 setas (12:8:6:6) e nas fêmeas 24 (5:6:6:7), os exemplares aqui analisados possuíam entre 24 e 26 nos machos (9:6:4:5, 9:6:5:6, 10:5:4:5), e 22 e 28 nas fêmeas (8:5:4:5, 9:6:4:5, 9:6:5:6, 10:5:4:5 e 10:7:5:6). Outra grande variação foi no número de espinhos na garra terminal do ovígero, que variou de três a seis dentes. Além disso, em alguns exemplares o tubérculo ocular é arredondado, e tricúspide como ilustrado por Stock (1992a), e na maioria deles não foi observada a pseudosegmentação presente entre os artículos 5 e 6 do ovígero.

Nos lotes 158, 172 e 174 foram observados alguns animais com uma grande variação no número de artículos no ovígero, apenas oito (aparentemente o 10–9 fundidos e 7–8 também), no número de setas foliares nos ovígeros (três a seis setas apenas nos dois últimos artículos do ovígero), e proporção entre as garras principais, garras auxiliares e própodos maiores que o dos lotes anteriores. É possível que se trate de uma espécie ainda não descrita, porém, mais análises são necessárias afim de confirmar ou não esta hipótese.

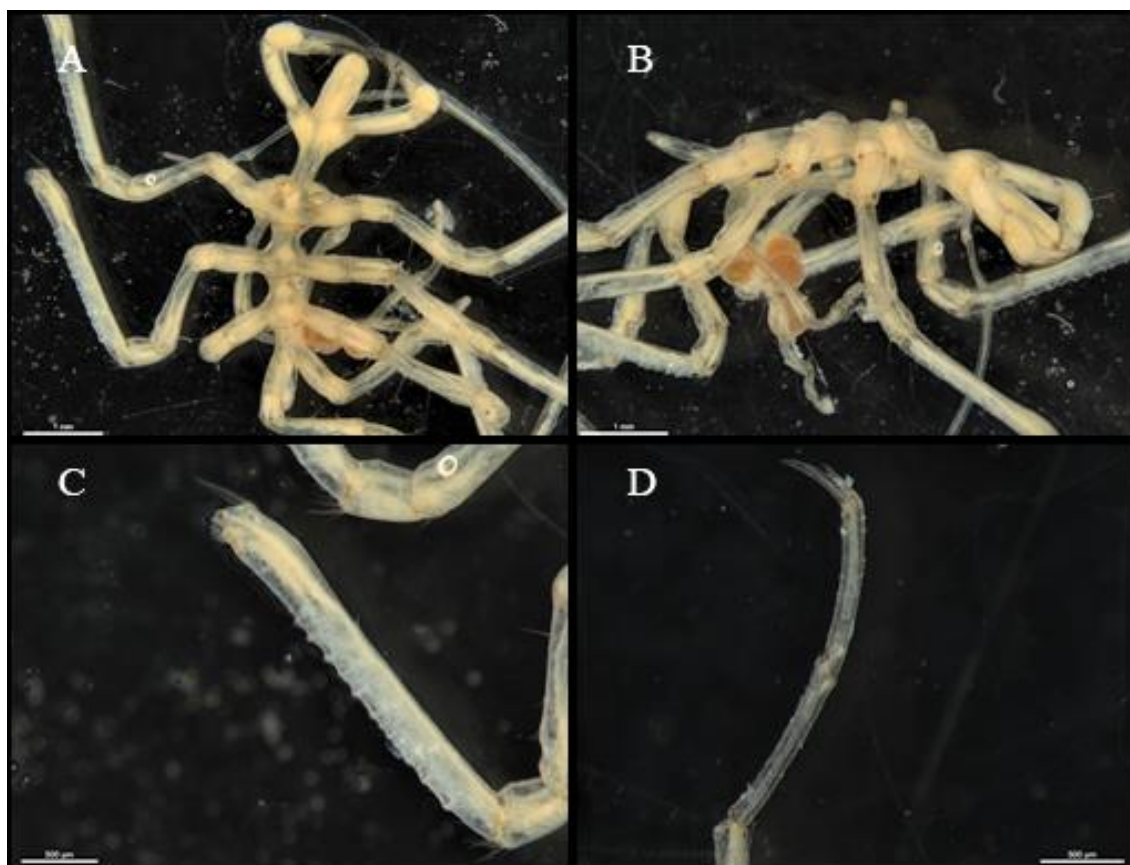


Figura 52: *Nymphon vulcanellum* (MZUSP 270) macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, fêmur; D, tarso e própodo.



Figura 53: Distribuição de *Nymphon vulcanellum* no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Círculo vermelho: novo registro.

***Pallenopsis* Wilson, 1881**

Chave para as espécies encontradas de *Pallenopsis*:

1. Tíbia 2 muito maior que o fêmur 2
- 1'. Tíbia 2 aproximadamente do mesmo tamanho do fêmur 3
2. Tubo da glândula argamassadora curto, com no máximo 1/3 da largura do fêmur. Pernas com pelos simples longos, concentrados no fêmur e coxas 2 e 3*P. meinerti*
- 2'. Tubo da glândula argamassadora longo, com pelo menos ½ da largura do fêmur. Pernas com pelos plumosos longos, concentrados nas tíbias 1 e 2*P. tumidula*
3. Animal com pelos longos concentrados no fêmur, tíbia 1 e/ou tíbia 2 4
- 3'. Animal com pelos curtos em todos os artículos das pernas 5
4. Pelos longos do fêmur, tíbia 1 e 2 simples*P. schmitti*
- 4'. Pelos longos das tíbias 1 e 2 plumosos*P. boehmi*
5. Processos laterais com setas robustas dorsais. Fêmea com nove artículos no ovígero*P. patagônica*
- 5'. Processos laterais lisos ou com setas finas. Fêmea com oito artículos no ovígero 6
6. Pernas com muitas setas em todos os artículos das pernas. Coxa 2 mais de duas vezes mais longa que a coxa 1*P. candidoi*
- 6'. Perna com setas curtas e esparsas. Coxa 2 até duas vezes mais longa que a coxa 1*P. fluminensis*

***Pallenopsis boehmi* Schimkewitsch, 1930** (figuras 54 e 55)

Pallenopsis fluminensis – Böhm, 1879: 180–182, pl. I fig. 4a–f (non Krøyer, 1844).

Pallenopsis (Pallenopsis) boehmi – Stock, 1992a: 129.

Pallenopsis longicoxa Stock, 1966: 394–396, fig. 4.

Material: *Local incerto* (MZUSP 062) 1 macho e 1 fêmea, St. 1740, BT. N.O.W. Besnard.

Diagnose: Tronco robusto, com setas dorsais. Processos laterais separados por metade de seu próprio diâmetro, com setas plumosas dorsais. Dedos da quela curtos; palma pilosa. Artículo 4 do ovígero menor que o 5; artículos 6 a 10 muito pilosos. Pernas longas, com setas plumosas dorsais no macho. Coxa 2 mais de duas vezes maior que a coxa 1; tíbia 2 maior que o fêmur; própodo com quatro espinhos na região do “heel”.

Garra principal com $\frac{2}{3}$ do comprimento do própodo; garras auxiliares com $\frac{3}{4}$ do comprimento da principal.

Distribuição: Ilhas Rei George, Elefante, Geórgia do Sul e Shetland do Sul; Estreito de Magalhães à Patagônia; Argentina; Uruguai; Brasil: São Paulo e Rio de Janeiro (Lucena & Christoffersen, 2018c).

Material tipo: Holótipo (ZMB 13) (material não analisado).

Comentários: *Pallenopsis* é um gênero de difícil identificação, devido a ampla variação morfológica reportada para algumas espécies (Weis et al., 2014), e principalmente de muitas das descrições das espécies serem antigas (pelo menos 36 espécies foram descritas antes da década de 60, e muitas delas não foram descritas/ilustradas posteriormente).

Trabalhos recentes têm apontado para a existência de várias espécies crípticas no gênero (ver Weis et al., 2014; Dömel et al., 2019), contudo, tal tipo de abordagem tem focado nas espécies polares, sendo as espécies de águas tropicais e temperadas não analisadas, e que possivelmente vão demonstrar o mesmo padrão.

No material analisado observamos algumas diferenças em relação a descrição feita por Stock (1966) (para *P. longicoxa*), uma vez que a descrição dada por Schimkewitsch (1930) é incompleta. O material em mãos possui as mesmas setas plumosas descritas por Stock (1966), contudo, os espinhos do própodo aparentam ser um pouco maiores, há apenas 1 espinho grande no tarso, possui menos setas nas pernas, os artículos 4 e 5 dos ovígeros são mais alongados, e dedo móvel com uma leve curvatura terminal. A presença de setas plumosas nas pernas a torna facilmente discernível das demais espécies do litoral brasileiro.



Figura 54: *Pallenopsis boehmi* (MZUSP 062) macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, fêmur com glândula argamassadora; D, própodo.



Figura 55: Distribuição de *Pallenopsis boehmi* no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida.

***Pallenopsis candidoi* Mello-Leitao, 1949** (figuras 56 e 57)

Melloleitanianus candidoi – Mello-Leitão, 1955: 122–128, figs. 1–4.

Pallenopsis (Pallenopsis) candidoi – Stock, 1974: 1018 [chave], 1030.

Material: *Local incerto* (MZUSP 163) 1 macho, 08.iii.1971, Est. 14475, BT21; (MZUSP 171) 1 fêmea, 08.iii.1971, St. 1475, bt21; *Brasil* (FZBRS.PYC–03) 2 fêmeas, Garopaba, Santa Catarina, 24.vi.1975; (MZUSP 007) 1 macho, Est. C1/CB102, 23°07'S 42°03'W, 01.vi.1987, 100 m; (MZUSP 013) 1 fêmea, Bentos marinhos, infralitoral, transecto, Caraguatatuba, São Paulo, 29.vii.2001, col. BIOTA/FAPESP, 45 m; (MZUSP 014) 1 macho, Estação 60/CB100, TAAF MD 55, 22°59'S 42°06'W, 01.vi.1987, 33–45 m; (MZUSP 015) 1 fêmea, Bentos Praia dos Ossos, Armação de Búzios, Búzios, Rio de Janeiro, 05.iv.1984, col. Jaqueline; (MZUSP 064) 1 fêmea, 1998, SS #9 P1; (MZUSP 170) 1 macho, Cabo de São Thomé, 10.ii.1969, Est. 1 draga 21; (UNICAMP 056) 3 indivíduos, Baía do Araçá, São Sebastião, São Paulo, Brasil, 21.ii.2013.

Diagnose: Tronco alongado. Processos laterais separados por aproximadamente o seu próprio diâmetro, com algumas setas dorsais. Tubérculo ocular cônico; olhos posteriores pouco maiores que os anteriores. Abdômen maior que o tubérculo ocular. Escapo do quelíforo uniarticulado. Dedos das quelas curtos; dedo fixo maior que o dedo móvel. Ovígero das fêmeas com oito artículos; artículo 4 é o mais longo. Ovígero dos machos com 10 artículos; artículos 4 e 5 do mesmo tamanho; 6 fortemente curvado, com muitas setas na região ventral. Pernas longas e pilosas; tíbia 2 pouco mais longa que o fêmur. Próximo com “heel” pouco pronunciado, com quatro espinhos. Glândula argamassadora curta, com menos de 1/5 da largura do fêmur.

Distribuição: Mar de Scotia, Ilha Rei George. Brasil: Santa Catarina, Rio de Janeiro e Espírito Santo (Lucena & Christoffersen, 2018c), São Paulo. Brasil aos EUA (Geórgia); Panamá (Pacífico) (Lucena & Christoffersen, 2018c).

Material tipo: MP e EBM-IOC. Não há mais informações sobre este material.

Comentários: *P. candidoi* e *P. fluminensis* são espécies simpátricas, bem frequentes em profundidades que variam entre 10 e 100 m, sendo as espécies de *Pallenopsis* mais comuns no litoral brasileiro. São morfologicamente muito semelhantes, variando principalmente quanto ao tamanho (*P. candidoi* tende a ser um pouco maior que *P. fluminensis*), o número de setas nas pernas (maiores e mais numerosas em *P. candidoi*) e na proporção entre os artículos do ovígero da fêmea, onde o artículo 6 é menor que o 5 e o 8 com menos da metade do 7, em *P. candidoi* (em *P. fluminensis* o 6 é do mesmo

tamanho que o 5 e o 8 quase do mesmo tamanho do 7) (Mello-Leitão, 1949a; Stock, 1974). Este é o primeiro registro para o Estado de São Paulo.



Figura 56: *Pallenopsis candidoi* (FZBRS.PYC-03) fêmea. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, ovígero; D, própodo.

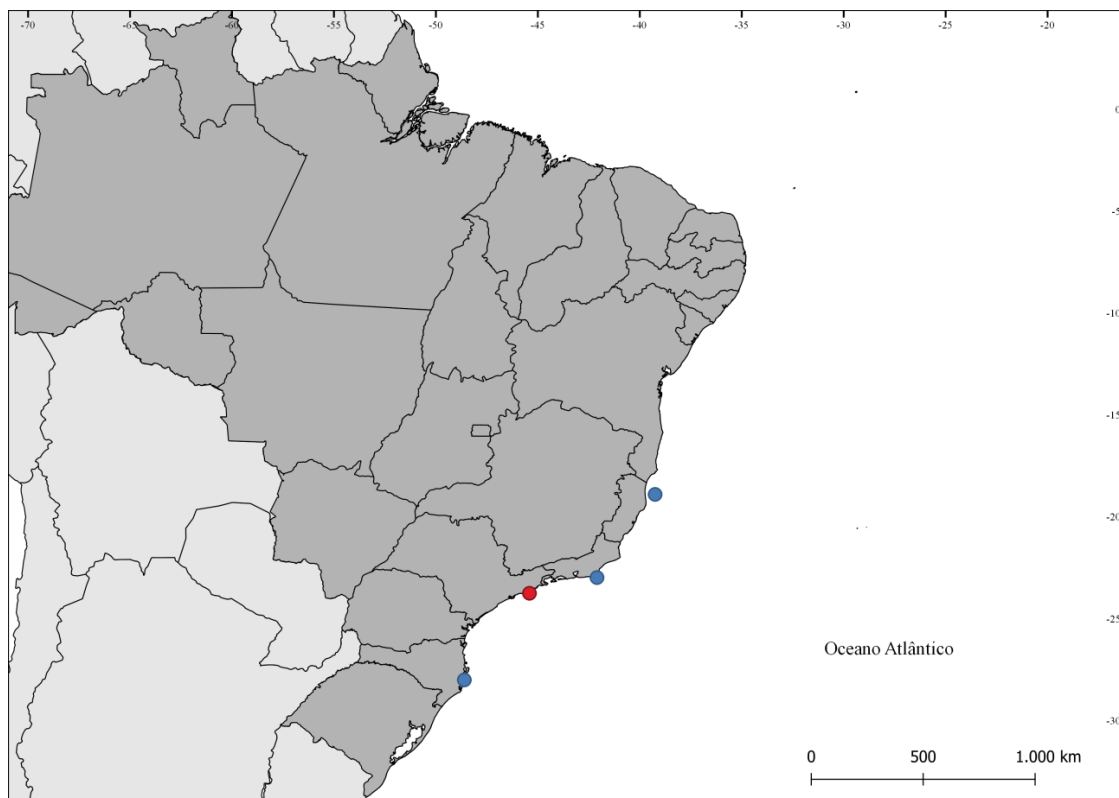


Figura 57: Distribuição de *Pallenopsis candidoi* no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Círculo vermelho: novo registro.

***Pallenopsis fluminensis* (Krøyer, 1844)** (figura 58 e 59)

Phoxichilidium fluminensis Krøyer, 1844: 104, 124, pl. I fig. 1a–f.

Pallene fluminensis – Semper, 1874: 282.

Pallenopsis (*Pallenopsis*) *fluminensis* – Stock, 1974: 1020–1021, fig. 25.

Material: **Local incerto** (MZUSP 011) 1 macho e 1 fêmea; **Brasil** (MZUSP 004) 1 macho, 22°58'S 42°06'W, Rio de Janeiro, 1.vi.1987, 50 m; (MZUSP 009) 1 fêmea, 22°58'S 42°06'W, Rio de Janeiro, 1.vi.1987, 90 m, Estação 60/CB101; (MZUSP 009) 1 fêmea, Estação 60/CB101, 22°58'S 42°06'W, Rio de Janeiro, 01.vi.1987, 90 m; (MZUSP 031) 1 fêmea, Enseada, Caraguatatuba, São Paulo (23°42.945'S 45°20.815'W), 19.5 m; (MZUSP 121) 1 fêmea, Ilha Bela, Rio de Janeiro, 1957; (MZUSP 161) 1 macho, 2 fêmeas e 1 jovem, Praia do Itacurussá, Ilha do Cardoso, São Paulo, 02.ii.1956; (MZUSP 161) 1 macho, Cananeia, São Paulo, 20.ix.1950; (MZUSP 177) 1 macho, Cananeia, São Paulo, 20.ix.1950.

Diagnose: Tronco com pequenas setas na margem distal de cada segmento. Probóscide tubular, com setas terminais. Processos laterais com pequenas setas. Palma da quela com muitas setas, mais concentradas na região terminal. Dedos pequenos. Palma 1,5

vezes mais longa que larga. Palpos sem setas e reduzidos a um pequeno tubérculo. Ovígeros com oito artículos nas fêmeas. Artículos 5 e 6 subiguais e o artículo 8 não muito menor que o 7. Tíbia 1 sem uma cobertura densa de setas. Garra principal $\frac{1}{2}$ do comprimento do própodo. Garras auxiliares $\frac{4}{5}$ do comprimento da garra principal.

Distribuição: Argentina (Hedgpeth, 1943). Brasil: São Paulo (Marcus, 1940), Rio de Janeiro (Krøyer, 1844), Pernambuco (Stock, 1974) e Paraíba (Lucena et al., 2017).

Material tipo: Desconhecido.

Comentários: *P. fluminensis* é uma das poucas espécies de *Pallenospsis* coletadas em regiões de entremarés e infralitoral raso, sendo bem comum em profundidades de 0 a 50 m, e profundidade máxima registrada de 80 m (Lucena & Christoffersen, 2018a). É a maior espécie coletada na região de entremarés no Brasil, sendo uma espécie predominantemente de águas quentes, com apenas um registro para a Argentina (Hedgpeth, 1943; Lucena & Christoffersen, 2018a). É uma espécie morfológicamente pouco variável. A única diferença observada entre os espécimes aqui analisados e os espécimes coletados no Nordeste (Lucena, 2016) é o número de setas nas pernas, ligeiramente maior nos espécimes do Sudeste.

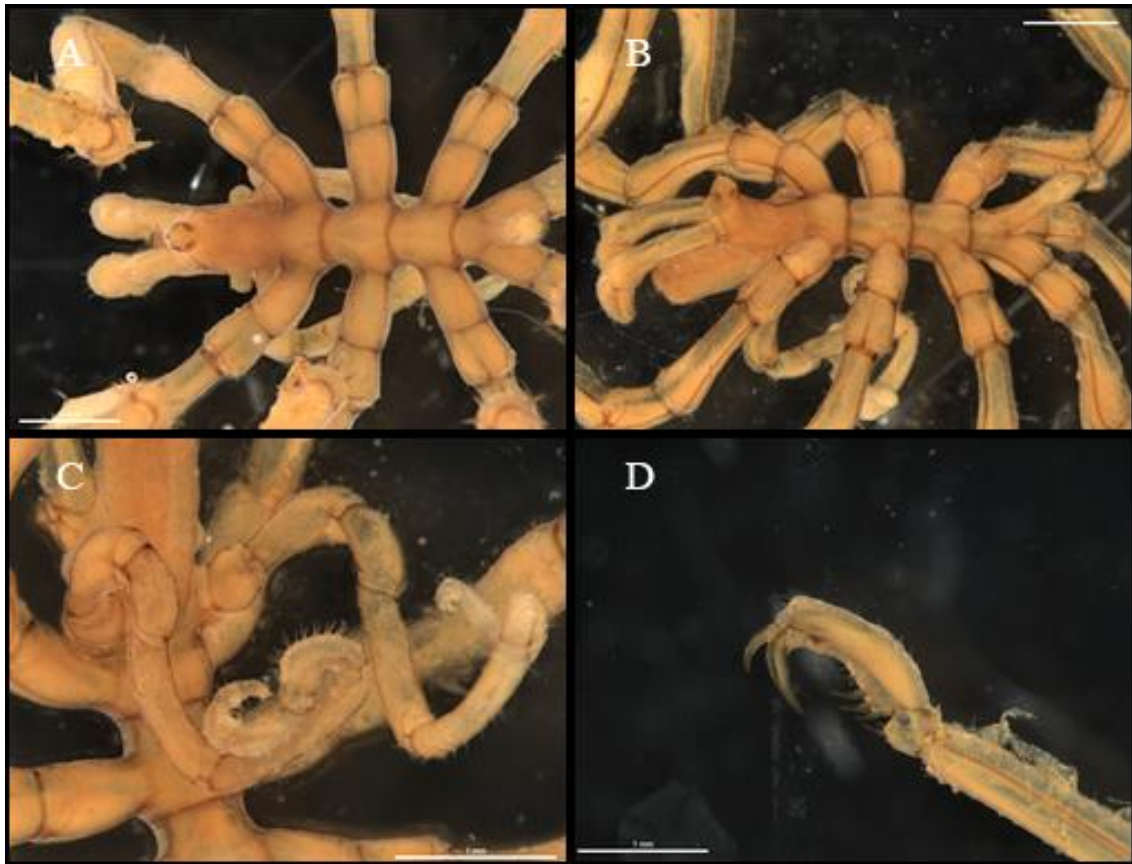


Figura 58: *Pallenopsis fluminensis* (MZUSP 177) macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, ovígero; D, artículos distais da perna.

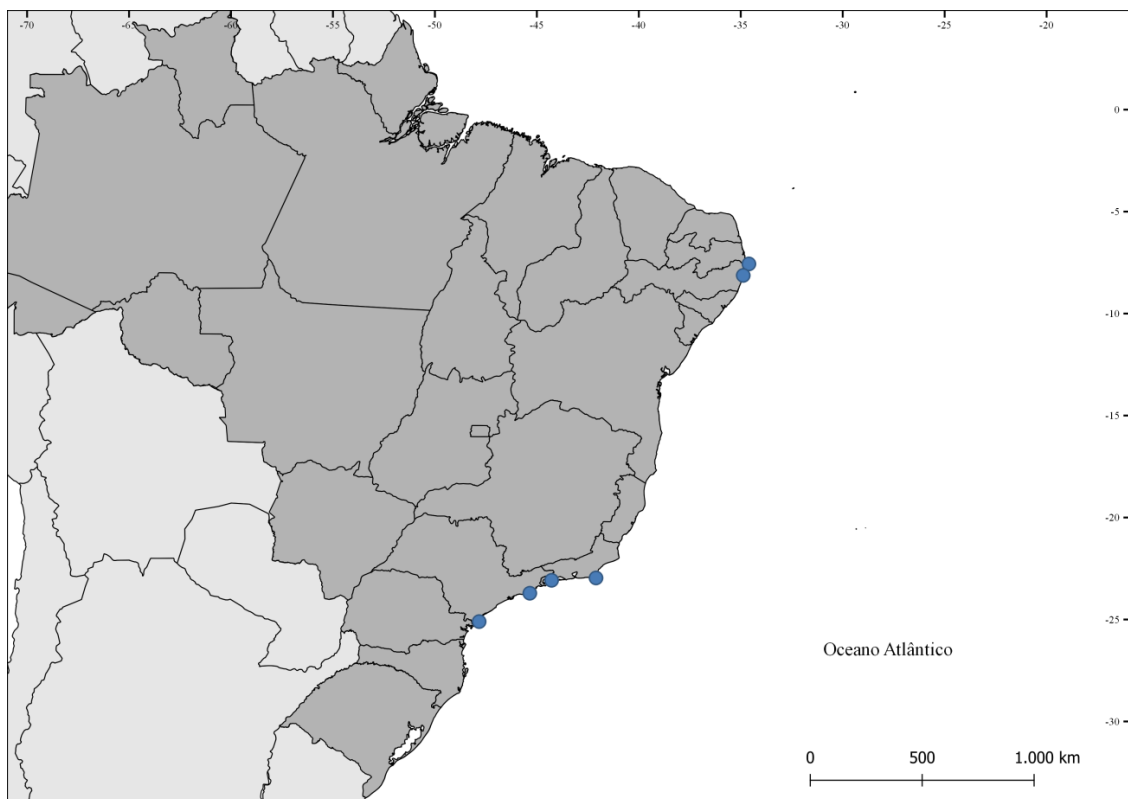


Figura 59: Distribuição de *Pallenopsis fluminensis* no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida.

***Pallenopsis meinerti* Schimkewitsch, 1930** (figuras 60 e 61)

Pallenopsis fluminensis Shimkewitsch, 1887: 271;

Pallenopsis (*Pallenopsis*) *meinerti* – Stock, 1974: 1018 [chave], 1021–1024, figs. 26–27.

Material: **Brasil** (MZUSP 027) 4 machos, 3 fêmeas e 3 jovens, 23°42'S 42°07'W, 1.vi, 430 m, St. 63, CB104.

Diagnose: Tronco alongado, com pequenos tubérculos na margem distal dos segmentos 1 a 3, e nos processos laterais; tubérculos com setas apicais alongadas. Dedos dos quelíforos muito curtos. Machos e fêmeas com 10 artículos no ovígero. Pernas muito longas; tíbia 2 quase duas vezes o comprimento do fêmur. Setas longas concentradas nas coxas 2, 3 e fêmur; própodo com cinco espinhos alongados, quatro na região do “heel” e um na sola. Garra principal com 2/3 do comprimento do própodo; garras auxiliares com metade do comprimento da principal.

Distribuição: Estreito de Magalhães, Argentina. Brasil: Bahia, ao largo de Alagoas e Pernambuco (Lucena & Christoffersen, 2018c), Rio de Janeiro. Chile (Lucena & Christoffersen, 2018c).

Material tipo: Desconhecido.

Comentários: Esta é uma espécie muito grande, coletada em águas profundas, de 270 a 1.011 m (Müller, 1993). Possui olhos muito grandes e pelos muito alongados no tronco e nos processos laterais. Nos exemplares analisados as pernas são bem longas (como ilustrados por Stock (1974)), mas aparentam ter mais pelos, concentrados principalmente no fêmur e na tíbia 1. As fêmeas aparentam ter pelos mais longos que os machos, já os jovens possuem uma diferença mais acentuada entre os espinhos do “heel” (os principais são muito mais longos que os outros). O presente material foi coletado ao largo da costa do Rio de Janeiro, sendo este o seu registro mais ao sul no Brasil. Contudo, é esperado que ocorra por toda a costa do Brasil, pelo menos até Pernambuco, sendo sua presença ainda não registrada muito provavelmente em função da baixa amostragem.



Figura 60: *Pallenopsis meinerti* (MZUSP 027) macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, ovígero; D, própodo.



Figura 61: Distribuição de *Pallenopsis meinerti* no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Círculo vermelho: novo registro.

***Pallenopsis patagônica* (Hoek, 1881)** (figuras 62 e 63)

Phoxichilidium patagonicum Hoek, 1881a: 84–86, pl. XII, figs. 6–9.

Pallenopsis glabra Möbius, 1902: 184–185, taf. XXVII, fig. 1–6.

Pallenopsis hiemalis Hodgson, 1907: 17–20, pl. I, fig. 4, pl. II, fig. 3.

Pallenopsis meridionalis Hodgson, 1914: 158–165.

Pallenopsis moebiusi Pushkin, 1975: 80–83, fig. 4 a–m.

Material: Argentina (FZBRS.PYC-08) 1 fêmea, Est. 4512, 37°38'S, 56°56'W, 25.viii.1977.

Diagnose: Tronco robusto. Processos laterais separados por menos da metade de seu próprio diâmetro, com espinhos dorsais. Tubérculo ocular cônico; olhos anteriores mais baixos e pouco maiores que os posteriores. Ovígero as fêmeas com 10 artículos. Pernas alongadas. Coxa 2 com quase duas vezes o comprimento da coxa 1. Tíbia 2 pouco maior que o fêmur. Própodo levemente curvado, com três espinhos na região do “heel”. Garra terminal com pouco mais da metade do comprimento do própodo; auxiliares com 2/3 da terminal.

Distribuição: Antártica à costa Atlântica da América do Sul (Müller, 1993; Weis et al., 2014).

Material tipo: Desconhecido.

Comentários: Tem sido frequente na literatura a menção a uma ampla variação morfológica desta espécie (Hoek, 1881a; Hodgson, 1907; Loman, 1923; Gordon, 1944; Child, 1995a; Weis et al., 2014). Tais variações passam, principalmente, pela proporção entre os artículos da perna, forma do tronco, estrutura do própodo, tamanho e inclinação do abdômen, e tamanho do tubo da glândula argamassadora (Stock, 1957; Pushkin, 1993; Child, 1995a; Cano & López-González, 2019; Scarabino et al., 2019).

Estudos recentes, baseados predominantemente em dados moleculares, têm apontado para a existência de espécies crípticas sob o nome *P. patagônica*, especialmente na região antártica (Weis et al., 2014; Harder et al., 2016; Dömel et al., 2017, 2019), formando assim o complexo *P. patagônica lato sensos*. Apesar de não haver um consenso quanto ao número de possíveis novas espécies (até 19 clados propostos), e de não caracterizarem morfológicamente os clados encontrados, todos apontam como *P. patagonica stricto sensos* os espécimes provenientes das Ilhas Falkland e da região patagônica (Weis et al., 2014; Harder et al., 2016; Dömel et al., 2017, 2019), região tipo da espécie.

O espécime aqui analisado provem do norte da Argentina, próximo do registro mais ao norte conhecido desta espécie (Child, 1995a). A presente fêmea possui todas as características descritas por Hoek (1881a), como número de artículos e proporção entre os quatro últimos artículos do ovígeros, a mesma proporção entre os artículos das pernas, e a estrutura corporal, com os processos laterais separados por aproximadamente menos da metade de seu próprio diâmetro e probóscide cilíndrica. Em comparação com descrições subsequentes, o presente espécime se assemelha a *P. meridionalis* (hoje sinônimo de *P. patagonica*), principalmente na forma do tubérculo ocular, estrutura do própodo e ornamentação dos processos laterais (Pushkin, 1993). Contudo, a maior proximidade se dá com *P. yepayekae* Weis et al., 2014, da qual pode ser diferida principalmente pelo número de artículos no ovígero e o número de setas no abdômen (2 na descrição, 4 no indivíduo em mãos), além da probóscide cilíndrica. Contudo, observamos um caracter ainda não descrito para *P. patagoica* e reportado para *P. yepayekae* como distintivo entre as duas espécies, a presença de setas “brush-like” na região ventral das coxas 2 e 3. Hoek (1881a) descreveu a presença de setas nas coxas 2 e 3, porém, não as ilustrou. No presente espécime tais setas aparentam ser menores e em menor número no espécime analisado que em *P. yepayekae*.

Nossos dados demonstram a necessidade de análises morfológicas mais aprofundadas, e a comparação com espécimes provenientes de outras regiões. Há uma grande variação morfológica reportada para muitas espécies, tanto em regiões polares quanto em regiões temperadas e tropicais, onde o gênero é bastante diverso (Stock, 1974). Nossos dados não nos permitem discutir nenhum resultado previamente apresentado, contudo, fica claro que as resoluções dos problemas encontrados hoje no grupo passam pela revisão, não só do grupo de espécies, mas do gênero como um todo. Apenas com o entendimento das variações intra e interespecíficas é que poderemos determinar, com segurança, quais as espécies que compõe este grupo, e quais são apenas variações populacionais (Hennig, 1968).



Figura 62: *Pallenopsis patagônica* (FZBRS.PYC-08) fêmea. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, ovígero; D, própodo.

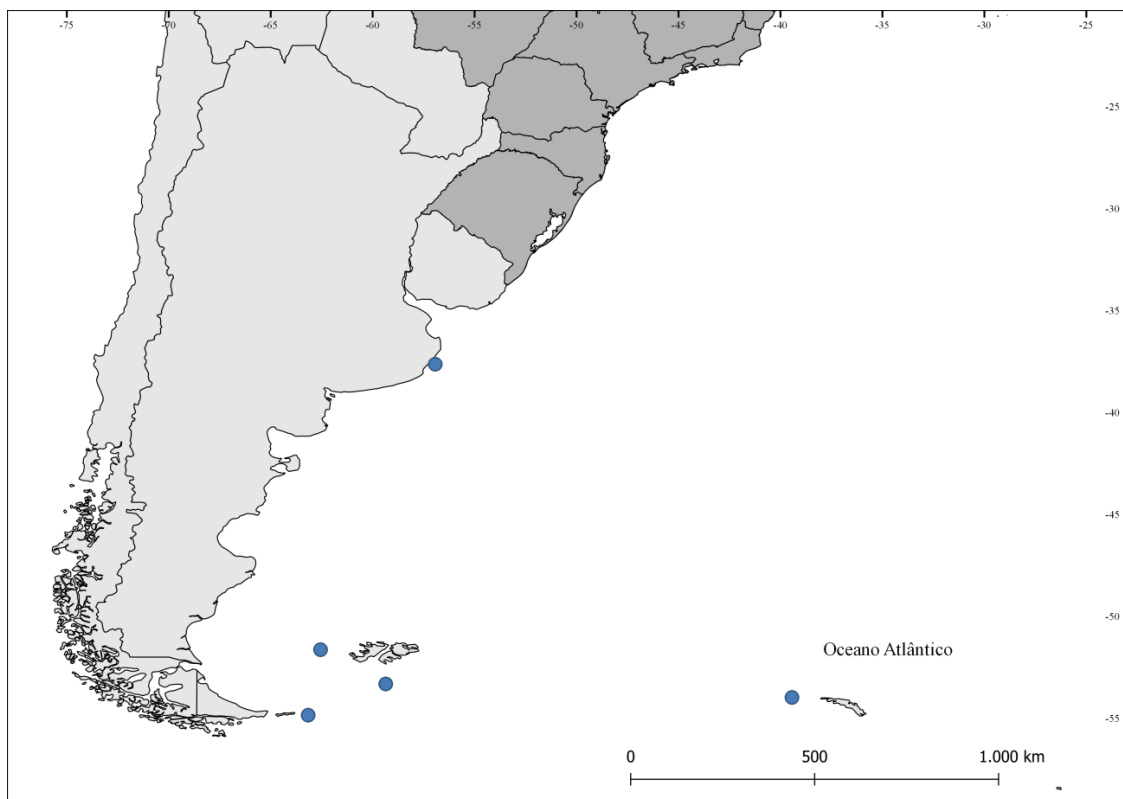


Figura 63: Distribuição de *Pallenopsis patagônica* na América do Sul. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida.

***Pallenopsis schmitti* Hedgpeth, 1943** (figuras 64 e 65)

Pallenopsis (*Pallenopsis*) *schmitti* – Stock, 1974: 1018 [chave], 1028–1030, fig. 30c–d

Material: Local incerto (MZUSP 038) 8 machos, 5 fêmeas e 2 jovens, 1.i.1987, 50 m, St. 60 CB101.

Diagnose: Processos laterais curtos, separados por aproximadamente duas vezes seu próprio diâmetro. Tubérculo ocular arredondado. Dedos da quela curtos. Articulo 4 do ovígero menor que o 5. Pernas longas; tíbia 2 é a mais longa, aproximadamente uma vez e meia o comprimento do fêmur. Fêmur e tíbia 1 com espinhos dorsais longos; setas da tíbia 2 curtas. Próximo curto e grosso; região do “heel” com dois espinhos; espinhos da sola robustos; garra principal curta pouco maior que a metade do comprimento da sola; garras auxiliares com 2/3 do comprimento da principal.

Distribuição: Brasil: ao largo do Amapá, Maranhão, Ceará e Rio Grande do Norte. Guiana Francesa, Suriname, Guiana, Venezuela, Colômbia, Panamá e Costa Rica (Atlântico), Honduras, Porto Rico, República Dominicana, Cuba, Bahamas, EUA (Flórida) (Lucena & Christoffersen, 2018c).

Material tipo: Desconhecido.

Comentários: *P. schmitti* é uma das muitas espécies de Pycnogonida que só foram ilustradas alguns anos após a sua publicação. Em sua descrição original Hedgpeth (1943) fornece apenas uma breve diagnose da espécie, tendo sido efetivamente descrita e ilustrada apenas em 1948. Esta era uma prática comum por alguns autores, especialmente Hilton (1939 a 1942b), o qual ilustrou e descreveu poucas das suas espécies, a maior parte delas descrita e ilustrada por outros autores, como Hedgpeth (1948) e Child (1996a).

Os espécimes analisados possuem setas mais curtas que o ilustrado por Child (1992), e com o padrão dos quelíforos iguais ao ilustrado por Stock (1955), com mais setas dos que o ilustrado por Hedgpeth (1948). O padrão de pelos nas pernas mais semelhante ao ilustrado por Hedgpeth (1948), com tíbias muito pilosas e fêmur com poucos pelos. Os pelos no fêmur são mais concentrados no bordo distal, onde são muito numerosos e relativamente longos. Próximo é semelhante ao ilustrado por Hedgpeth (1948) e Stock (1986), com quatro espinhos robustos e alguns outros menores. O artículo 6 do ovígero do macho é bem dilatado e piloso, semelhante ao encontrado para *P. candidoi*. A região ventral das coxas possui vários pelos pequenos. Já as fêmeas

possuem ovígeros com nove artículos, sendo o artículo 4 bem dilatado, e o própodo é menor que o do macho.



Figura 64: *Pallenopsis schimitti* (MZUSP 038) fêmea. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, fêmur com glândula argamassadora; D, própodo.

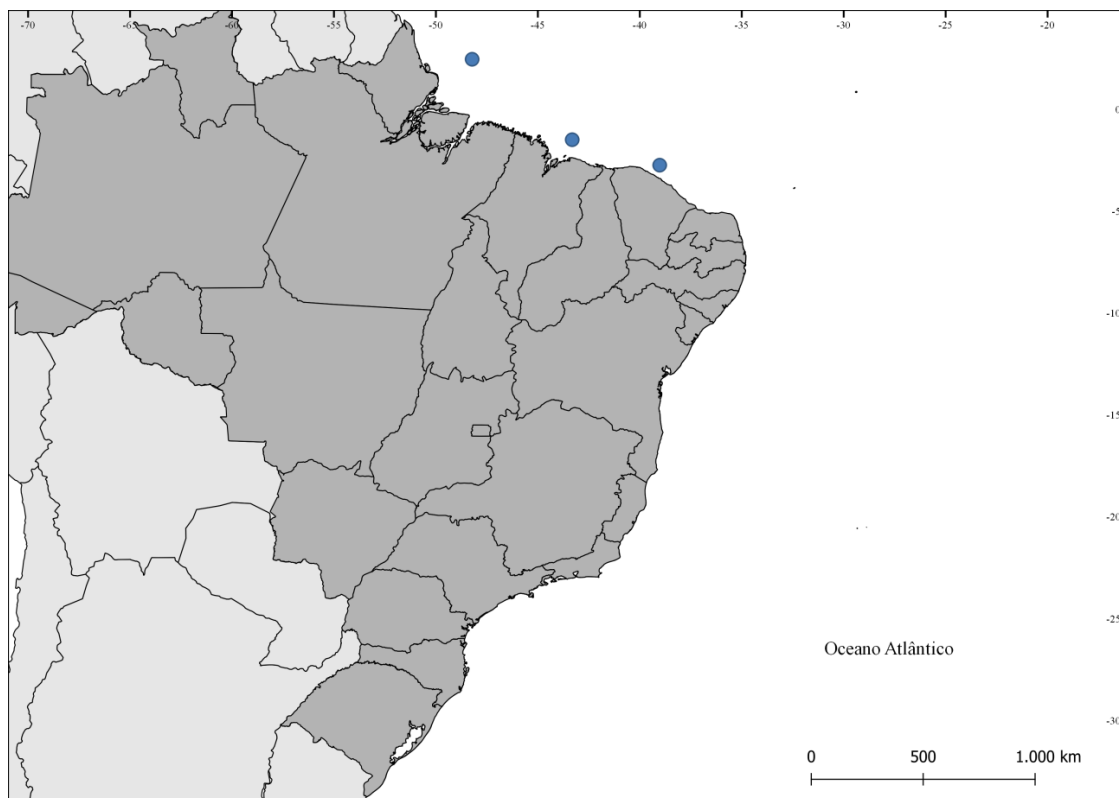


Figura 65: Distribuição de *Pallenopsis schimittii* no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida.

***Pallenopsis tumidula* Loman, 1923** (figuras 66 e 67)

Pallenopsis (*Pallenopsis*) *tumidula* – Stock, 1992a: 130.

Pallenopsis hoekiana – Hedgpeth, 1943: 44 (non Schimkewitsch, 1930).

Material: **Local incerto** (MZUSP 068) 1 macho, xii.1968, Est. 465-A, nº 34; (MZUSP 175) 1 macho, D1419; **Brasil** (MZUSP 005) 1 fêmea, GEDIP, est. 405, nº 20, Rio Grande do Sul, 29.x.1968; (MZUSP 164) 1 macho e 1 fêmea, Rio Grande do Sul, GEDIP II, Est. 1868, BT21; (MZUSP 235) 1 fêmea, Rio Grande do Sul, 29.x.1968, GEDIP, est. 405, nº 20.

Diagnose: Processos laterais separados por seu próprio diâmetro, sem ornamentações dorsais. Tubérculo ocular arredondado a cônico. Ovígero com 10 artículos tanto nos machos quanto nas fêmeas. Artículo 5 do ovígero dos machos maior que o 4. Pernas alongadas. Coxas 2 e 3 com setas plumosas na região distal. Glândula argamassadora com poro alongado, com aproximadamente metade da largura do fêmur. Tíbia 2 muito maior que o fêmur. Própodo alongado, com três espinhos alongados na região do

“heel”. Garra terminal com aproximadamente 2/3 do comprimento do própodo; garras auxiliares com menos da metade do comprimento da principal.

Distribuição: Mar de Scotia, Ilha Rei George, Argentina, Uruguai. Brasil: ao largo do Rio Grande do Sul e Rio de Janeiro (Lucena & Christoffersen, 2018c).

Material tipo: Desconhecido.

Comentários: *P. tumidula* caracteriza-se por possuir a tibia 2 muito longa quando comparada com os outros artículos, além da baixa densidade de pelos nas pernas, da presença de pequenas setas denticuladas na região ventral das coxas 2 e 3, e a região dorsal da coxa 2. A presença destas setas foi registrada apenas por Weis et al. (2014) para *Pallenopsis yepayekae* Weis et al., 2014 e para *P. patagônica* (no presente trabalho). Junto com *P. candidoi* e *P. fluminensis* são as únicas espécies de *Pallenopsis* encontradas a menos de 100 m de profundidade no litoral brasileiro.



Figura 66: *Pallenopsis tumidula* (MZUSP 175) macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, perna; D, própodo.

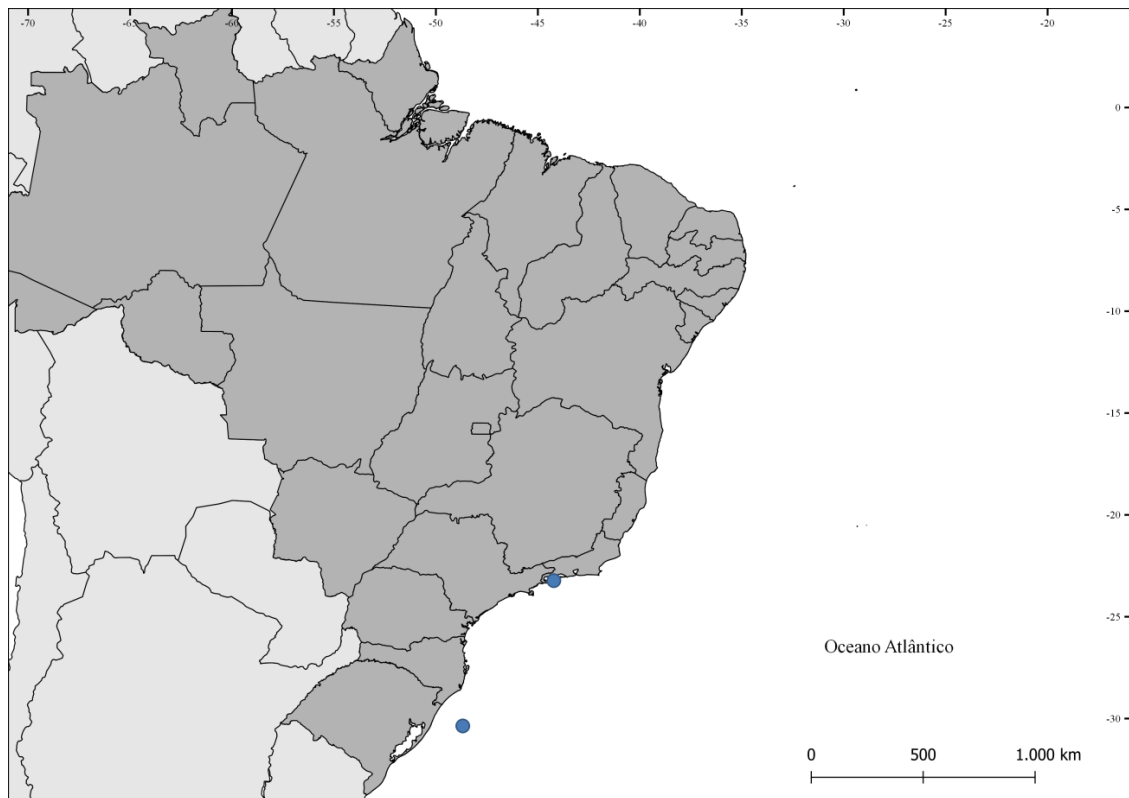


Figura 67: Distribuição de *Pallenopsis tumidula* no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida.

***Pallenopsis* sp. 1**

Material: **Brasil** (MZUSP 120) 1 fêmea, Rio Grande do Sul, GEDIP II, est. 1647, draga retangular grande, nº2, 17.i.1972;

Comentários: Animal sem nenhuma perna, impossibilitando a identificação a nível de espécie.

***Pallenopsis* sp. 2**

Material: **Brasil** (UNICAMP 57-2) 1 indivíduo, Baía do Araçá, São Sebastião, São Paulo, 21.ii.2013.

Comentários: Animal completamente fragmentado, impossível identificar a nível específico.

Endeis Philippi, 1843

Chave para as espécies encontradas de *Endeis*:

1. Processos laterais com um a dois tubérculos dorsais 2
- 1'. Processos laterais lisos ou ornamentado com setas dorsais 3
2. Fêmur com uma fileira de poros da glândula argamassadora*E. spinosa*
- 2'. Fêmur com duas fileiras de poros da glândula argamassadora*E. biseriata*
3. Pernas com numerosos divertículos intestinais, concentrados principalmente no fêmur. Fêmur com pelo menos duas fileiras de poros da glândula 4
- 3'. Pernas sem divertículos intestinais. Fêmur com uma fileira de poros da glândula argamassadora*E. mollis*
4. Fêmur com uma projeção triangular na região médio-ventral*E. cf. nodosa*
- 4'. Fêmur sem tal projeção*E. flaccida*

***Endeis biseriata* Stock, 1968** (figura 68)

Phoxichilus meridionalis Loman, 1908: 78–79, pl. XI figs. 153–155.

Material: Local incerto (MZUSP 074) 1 fêmea; Brasil (MZUSP 029) 1 macho e 2 fêmeas, Praia Itacoroy, Penha, Santa Catarina (26°47'6.57"S 48°36'46.24"W), 28.v.2010, col. Elena Thomsen, em cultivo de vieiras; (MZUSP 081) 3 fêmeas, Ilha das Palmas, 1965; (MZUSP 105) 2 machos, 2 fêmeas e 2 jovens, Boa Viagem, Rio de Janeiro, Fauna fital 4B; (MZUSP 142) 2 machos, Boa Viagem, Rio de Janeiro, Fauna bryozoa 2D; (MZUSP 146) 2 fêmeas, Praia de Boa Viagem, Niterói, Rio de Janeiro, 4; (UESC) 1 macho, 1 fêmea e 1 jovem, Morro de Pernambuco, Bahia, MPC15.

Diagnose: Tronco alongado, com dois pequenos tubérculos acima da inserção da probóscide. Processos laterais separados por 1,5 vezes a distância do seu próprio diâmetro, com um ou dois tubérculos dorsais. Tubérculo ocular cônico, com um prolongamento pontiagudo. Articulo 6 do ovígero com uma dilatação lateral direcionada para trás. Pernas longas. Coxa 1 com um pequeno tubérculo ventro-distal. Fêmur com um tubérculo terminal arredondado e dois tubérculos laterais, todos com setas apicais. Duas fileiras de poros da glândula argamassadora, na lateral do fêmur, a fileira inferior mais curta que a superior.

Distribuição: Brasil: São Paulo, Pernambuco, Paraíba, Rio Grande do Norte e Ceará (Stock, 1992a; Lucena, 2016; Lucena et al., 2019), Santa Catarina, Rio de Janeiro, Bahia. Mar Vermelho, Madagascar, Irã, Índia, Indonésia, Filipinas, Austrália, Papua-Nova Guiné, EUA (Havaí) (Stock, 1992a; Müller, 1993; Arango, 2003a; Lucena & Christoffersen, 2018a; Lucena et al., 2018).

Material tipo: Holótipo (ZMA.PYC.P.1240) (material não analisado).

Comentários: Segundo Stock (1968), a principal característica de *E. biseriata* é o seu número de poros da glândula argamassadora no fêmur dos machos (arranjado em duas fileiras) e a presença de um tubérculo na margem dorso-distal do fêmur. Child (1996b) acrescentou a esta diagnose a ausência de divertículos intestinais e espinhos alongados nas pernas (Lucena et al., 2018).

Variações no tamanho dos tubérculos do fêmur tem sido registrada na literatura (Child, 1990), sendo que as populações do Indo-Pacífico tendem a possuir o padrão descrito por Stock (1968) (longo nos machos, mas curto nas fêmeas). Fêmeas registradas para a Austrália possuem os tubérculos mais alongados (Child, 1990), enquanto que os espécimes registrados para o Brasil possuem o tubérculo mais curto que o originalmente descrito (Stock, 1979, 1992a).

Alguns exemplares de *E. spinosa* possuem uma pequena projeção na região distal do fêmur, que se assemelha a encontrada em *E. biseriata* para águas brasileiras, contudo, em *E. biseriata* tal tubérculo é mais arredondado e muito mais marcado que em *E. spinosa*. Além desta característica, o número de poros da glândula argamassadora (15–26 em *E. spinosa*, e 32–48 em *E. biseriata*), seu arranjo (em uma fileira em *E. spinosa*, em duas fileiras em *E. biseriata*) e a presença de tubérculos nos processos laterais muito mais desenvolvidos em *E. spinosa*, ajudam a distinguir estas duas espécies no litoral brasileiro.

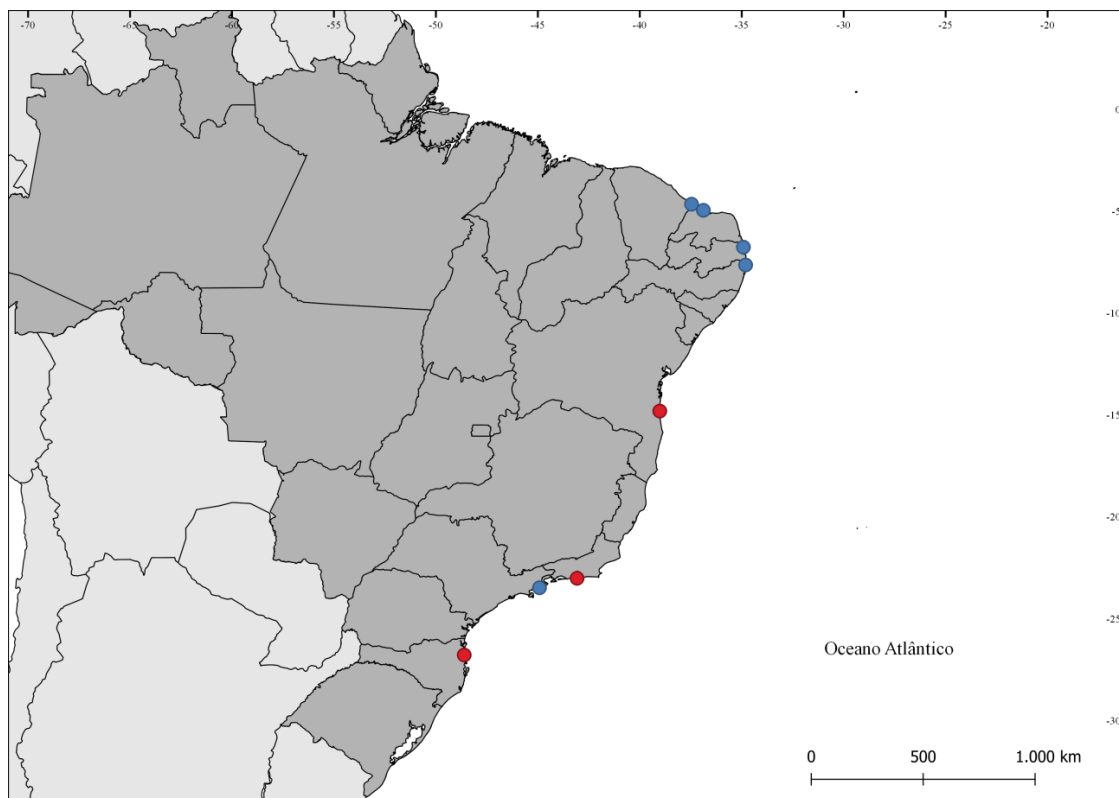


Figura 68: Distribuição de *Endeis biseriata* no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Círculos vermelhos: novos registros.

***Endeis flaccida* Calman, 1923** (figura 69)

?*Phoxichilus* sp. – Loman, 1908: 79, pl. 13, fig. 189.

Endeis flaccidus Calman, 1923: 295–297, fig. 17.

Material: **Local incerto** (MZUSP 246) 1 macho e 1 jovem, 21.iv.2006, Monit. Plataf. SS-06, 8º campanha, fase 2, ano 5, perfil 3, amostra 3CA; **Brasil** (UNICAMP 059) 1 macho, Baía do Araçá, São Sebastião, São Paulo, 15.x.2013; (UFS) 1 macho e 3 jovens, Rio Vaza Barris, Sergipe, 09.iv.2017, Corda 1 Placas 1 e 2; (UFS) 1 macho, Rio Vaza Barris, Sergipe, 09.iv.2017, Corda 1 Placas 5 e 6; (UFS) 2 machos e 6 jovens, Rio Vaza Barris, Sergipe, 09.iv.2017, Corda 2 Placas 3 e 4; (UFS) 1 macho, Rio Vaza Barris, Sergipe, x.2017, Corda 2 Placas 3 e 4; (UFS) 2 machos, 2 fêmeas e 6 jovens, Rio Vaza Barris, Sergipe, x.2017, Corda 3 Placas 1 e 2; (UFS) 2 machos e 1 fêmea, Rio Vaza Barris, Sergipe, x.2017, Corda 3 Placas 3 e 4; (UFS) 1 macho, Rio Vaza Barris, Sergipe, x.2017, Corda 3 Placas 5 e 6.

Diagnose: Tronco curto. Processos laterais separados por, no máximo, seu próprio diâmetro, sem ornamentações dorsais. Tubérculo ocular cônico. Probóscide um pouco

maior que a metade do comprimento do tronco, com muitas setas distais. Pernas com inúmeros divertículos intestinais ao longo de todo o seu comprimento. Coxa 1 com um espinho longo na região dorsal da coxa. Fêmur com aproximadamente 57 poros da glândula argamassadora, distribuídos em três fileiras irregulares. Própodo com quatro espinhos no “heel”. Garra principal pouco maior que o comprimento do própodo; garras auxiliares com $\frac{3}{4}$ do comprimento da principal.

Distribuição: Circumtropical (Müller, 1993). Brasil: São Paulo, Sergipe.

Material tipo: Desconhecido.

Comentários: *Endeis nodosa* e *E. flaccida* são as duas únicas espécies do gênero conhecidas por possuir inúmeros divertículos intestinais ao longo de toda a perna (Child, 1979; Müller, 1992), tornando-as facilmente discerníveis (a distinção entre as duas é um pouco mais complicada e é discutida na sessão comentários de *E. nodosa*).

Os espécimes aqui analisados se assemelham ao descrito por Calman (1923), possuindo quatro espinhos no “heel”, setas pequenas nos processos laterais, processos laterais separados por menos da metade do seu diâmetro, coxa um com um espinho alongado dorsal, divertículos intestinais nas pernas, e com tubérculo ocular pontiagudo e inclinado para frente. Além disso, as medidas batem com as apresentadas por Calman (1923). Uma grande variação foi observada no que diz respeito ao número de poros da glândula argamassadora. Enquanto Calman (1923) descreveu 57 poros, nos espécimes analisados o número de poros variou entre 32 e 67. Porém, a mais interessante foi observada em um indivíduo proveniente de Sergipe, que possuía 48 poros na perna 1 e 67 poros na perna 4 (este indivíduo só possuía estas duas pernas). Isto demonstra a plasticidade no número de poros, comumente reportada para espécies do gênero (ver Marcus, 1940). Este é o primeiro registro desta espécie para o Brasil.



Figura 69: Distribuição de *Endeis flaccida* no Brasil. Círculos vermelhos: novos registros.

***Endeis mollis* (Carpenter, 1904)** (figuras 70 e 71)

Phoxichilus inermis Hesse 1867: 199; Hoek, 1881a: 35; Sars, 1891: 16.

Phoxichilus charybdaeus – Schimkewitsch, 1887: 271.

Phoxichilus mollis Carpenter, 1904: 182–183, figs. 1–7.

? *Chilophoxus charibdeus* Fage, 1942: 84, fig. 6.

Endeis inermis – Stock, 1968: 60.

Material: **Brasil** (MZUSP 176) 1 macho, Praia do Segredo, São Sebastião, São Paulo, 14.vi.1996, col. A.C. Morandini, sobre craca presa a boia da CESP (CEBIMar); (MZUSP 181) 1 macho, Rio+Santos.

Diagnose: Tronco alongado, com segmentação completa. Processos laterais separados por pelo menos duas vezes seu próprio diâmetro, com pequenas setas dorsais. Tubérculo ocular cônico e pontiagudo. Probóscide com 2/3 do comprimento do tronco, com pelos concentrados na região distal. Pernas longas. Coxa 1 com um espinho dorsal. Coxa 2 muito longa, três vezes o tamanho da coxa 1. Fêmur com aproximadamente 19 poros da glândula argamassadora. Tibia 2 é o artigo mais longo. Própodo com “heel” pouco elevado, com quatro espinhos. Garra principal com 2/3 do comprimento do própodo; garras auxiliares com 2/3 do comprimento da principal.

Distribuição: Brasil: Alagoas, ao largo do Rio Grande do Norte, Ceará, Pará e Amapá (Lucena & Christoffersen, 2018c), São Paulo. Suriname, Guiana, Colômbia e Costa Rica (Atlântico), Panamá (Zona do Canal), Cuba, Nigéria, África do Sul, Madagascar, Somália, Maldivas, Sri Lanka, Índia, Austrália, Nova Caledônia, Filipinas, Guan, Japão, Tonga, Panamá (Pacífico) (Lucena & Christoffersen, 2018c).

Material tipo: Desconhecido.

Comentários: Segundo Müller & Krapp (2009) *E. mollis* é muito semelhante a *E. flaccida*, podendo ser distinguida por possuir o *habitus* mais alongado, a ausência de numerosos divertículos intestinais nas pernas e o menor número de poros da glândula argamassadora no fêmur (uma fileira em *E. mollis* e duas a três em *E. flaccida*). *E. mollis* havia sido registrada amplamente para o litoral nordestino, contudo, este é o primeiro registro para o Sudeste, Estado de São Paulo.



Figura 70: *Endeis mollis* (MZUSP 181) macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, fêmur; D, artigos distais da perna.

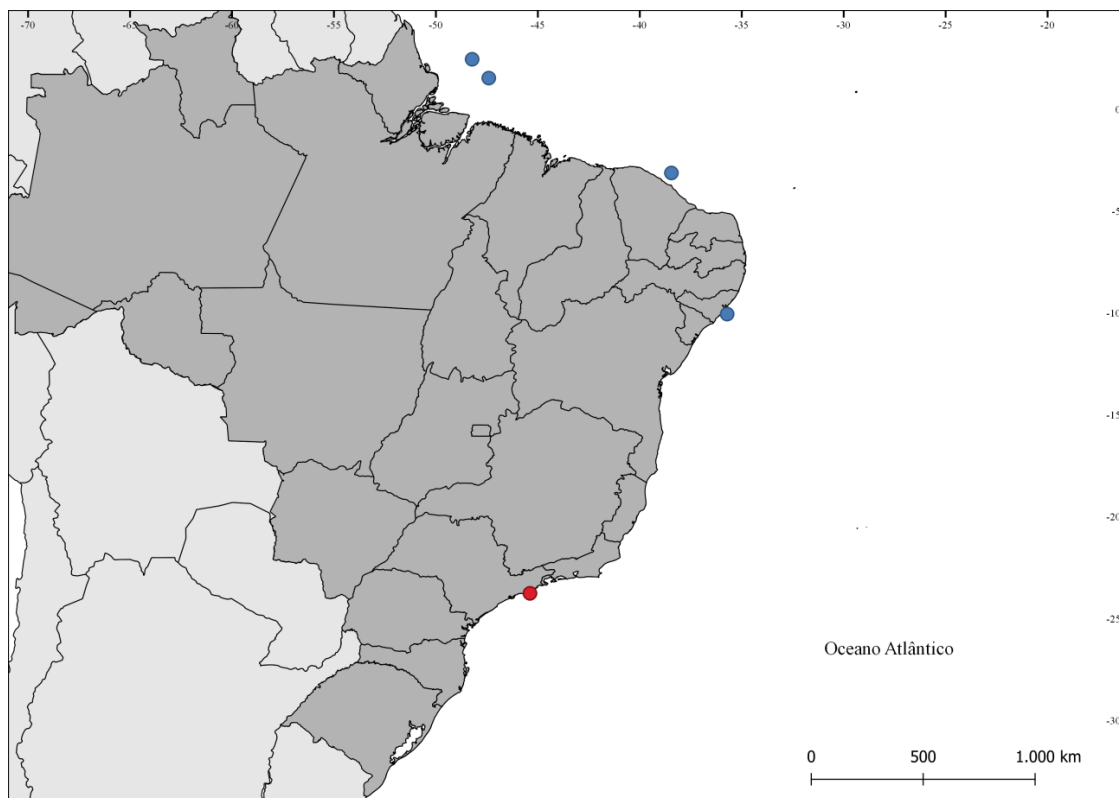


Figura 71: Distribuição de *Endeis mollis* no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Círculo vermelho: novo registro.

***Endeis cf. nodosa* Hilton, 1942** (figura 72)

Endeis (Phoxichilus) nodosa Hilton, 1942a: 47–48, fig. 4.

Material: Local incerto (MZUSP 087) 1 fêmea, Monit. Plataf. SS-06, 8ª campanha, fase 2, ano 5, perfil 3, amostra 3D5B, 21.iv.2006.

Distribuição: Barbados, Japão, Ilhas Marshall, EUA (Havaí) (Child, 1982; Müller, 1992, 1993).

Material tipo: Desconhecido.

Comentários: *E. nodosa* é morfologicamente muito similar a *E. flaccida*, principalmente em função do corpo mais compacto (quando comparado a outras espécies do gênero) e da presença de divertículos intestinais ao longo de todas as pernas, o que as torna únicas no gênero (Child, 1979, 1982c). Contudo, a distinção entre estas duas espécies não é tão simples assim. Segundo Child (1982c) e Müller (1992) as duas espécies podem ser distinguidas pela presença de uma projeção ventral no fêmur, presente em *E. nodosa*, sendo este o único caracter apresentado na literatura que possibilita a distinção das duas espécies. Apesar do espécime em mãos possuir tal característica, o mesmo não se encontra em bom estado de conservação, possuindo

partes do corpo amassadas, sendo assim, tal projeção poderia ser um reflexo do seu estado de conservação. Isto coloca em cheque a distinção destas duas espécies, uma vez que a presença ou não de uma leve projeção na região ventral do fêmur não pode ser encarada como um caracter diagnóstico entre duas espécies.

Não descartamos a possibilidade de as duas espécies serem sinônimas, uma vez que são espécies simpátricas. Além disso, *E. nodosa* não foi precisamente ilustrada no ato de sua descrição, e foi baseada em um espécime fêmea (os machos só foram ilustrados, mas não descritos, por Child (1982c) e Müller (1992)), o que torna ainda mais imprecisa a sua descrição, uma vez que este *Endeis* é um gênero de difícil identificação, com os poucos caracteres específicos presentes quase que exclusivamente nos machos. É necessária uma grande revisão do gênero, e uma minuciosa revisão dos espécimes identificados como *E. nodosa* e *E. flaccida* (uma vez que seus tipos estão perdidos) para confirmar ou não a validade de *E. nodosa*.



Figura 72: Distribuição de *Endeis* cf. *nodosa* na América. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida.

***Endeis spinosa* (Montagu, 1808) (figuras 73 e 74)**

Phallangium spinosum Montagu, 1808: 100, pl.V fig. 7.

Phoxichilus spinosus – Johnston, 1837: 377.
Endeis gracilis Philippi, 1843: 176. 125.
Phoxichilus laevis Grube, 1872: 125–126, pl. I fig. 1.
Phoxichilus vulgaris Dohrn, 1881: 169–174, pls. X–XI.
Endeis spinosus – Norman, 1908: 233.
Endeis laevis – Carpenter, 1912: 4.
Chilophoxus spinosus – Bouvier, 1923b: 45–46, figs. 42–43.
Endeis vulgaris – Dunlop et al. 2007: 62, fig. 57.

Material: **Local incerto** (MZUSP 003) 1 macho, MBR 06, 09.ii.2004; **Brasil** (MZUSP 006) 1 macho, Atrator artificial submerso há 14 meses, junto ao marégrafo, Canal de São Sebastião, São Sebastião, São Paulo, 17.iv.2013, col. Tavares & Braga; (MZUSP 024) 1 fêmea, St. CI, Praia de Ibicuí, x.1986; (MZUSP 042) 1 fêmea, Baía de Sepetiba, Rio de Janeiro, 1.xii.2001, Channei Buoy5, SBOB M002, C01, Sedimento incosolidado; (MZUSP 043) 1 macho e 2 fêmeas, Baía de Sepetiba, Rio de Janeiro, 21.xii.2001, Channei Buoy5, SBOB M002, C03, Sedimento incosolidado; (MZUSP 127) 2 machos e 2 fêmeas, Rio+Santos; (MZUSP 241) 1 macho, Ubatuba, São Paulo; (UESC) 1 fêmea, Bacia do Rio Real, Ilhéus, Bahia, 22.xii.1996; (UESC) 1 macho, Muricea, Taipus de Fora.

Diagnose: Tronco alongado. Probóscide medindo aproximadamente 2/3 do tronco, com pequenas setas próximas a boca. Processos laterais separados por duas vezes seu próprio diâmetro, com um tubérculo dorsal pontiagudo. Tubérculo ocular cônico e menor que o abdômen. Ovígeros com uma expansão lateral no artículo 6. Pernas longas. Coxa 1 com dois tubérculos cônicos dorsais. Fêmur com um tubérculo dorsal terminal e uma seta apical. Tíbia 2 com um pequeno espinho ventro-distal. Própodo com três espinhos no calcanhar. Garras auxiliares medindo metade do comprimento da garra principal.

Distribuição: Argentina ao Golfo do México. Brasil: São Paulo, Rio de Janeiro, Paraíba Rio Grande do Norte (Lucena & Christoffersen, 2018a; Lucea et al., 2019), Bahia. EUA (Florida a Massachusetts), Mar de *Sargassum*, Ilhas Canárias, Açores, Europa, Mar Mediterrâneo (Müller, 1993; Müller & Krapp, 2009; Soler-Membrives & Munilla, 2015).

Material tipo: Desconhecido

Comentários: *E. spinosa* aparenta ser a espécie de *Endeis* mais frequentemente registrada para o litoral brasileiro. Possui um *habitus* alongado, com espinhos robustos

nos processos laterais e coxas 1. Os espécimes da região sudeste são mais semelhantes ao descrito por Child (1992), possuindo espinhos bem marcados e pontiagudos, já as espécies do Nordeste aparentam possuir espinhos mais curtos e arredondados.

A presença de tais espinhos nos processos laterais e coxas 1 não é exclusivo de *E. spinosa*, sendo encontrados também em *E. biseriata*. Apesar de apenas estas duas espécies possuírem tais espinhos dentre as espécies conhecidas para o litoral brasileiro, isto ocorre em várias outras espécies do gênero. A distinção entre *E. spinosa* e *E. biseriata* se dá principalmente pela presença de uma fileira de poros da glândula argamassadora em *E. spinosa*, enquanto *E. biseriata* possui ao menos duas fileiras. Marcus (1940) destacou que a distinção das espécies do gênero é um tanto quanto subjetiva, sendo baseada basicamente em dois critérios, o tamanho e o número de poros da glândula argamassadora, sendo este último bastante plástico em algumas espécies, como é o caso de *E. spinosa*. Destacamos a necessidade urgente de revisão do gênero.



Figura 73: *Endeis spinosa* (MZUSP 043) macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, fêmur; D, artículos distais da perna.

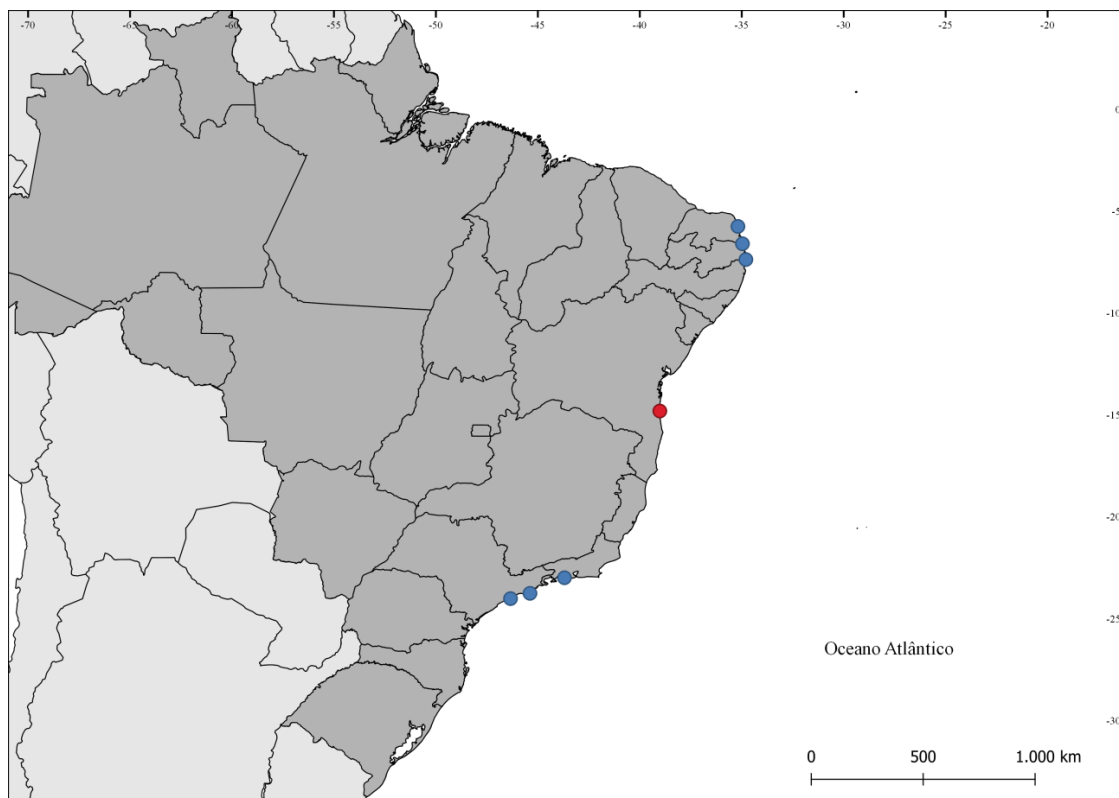


Figura 74: Distribuição de *Endeis spinosa* no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Círculo vermelho: novo registro.

***Endeis* sp. 1**

Material: **Local incerto** (MZUSP 088) 1 fêmea, 22.iv.2006, Plataforma SS-06, perfil 2, amostra 2E5C; **Brasil** (MZUSP 082) 2 jovens e 2 fêmeas, Yacht Club de Ilha Bela, Ilha Bela, São Paulo, 03.v.2013, Sobre *Bugula neritina*; (MZUSP 096) 2 jovens, Boa Viagem, 4E; (MZUSP 186) 9 jovens, Praia de Boa Viagem, Niterói, Rio de Janeiro, 26.ii.2009, da Costa, R.A.G., 2E; (MZUSP 194) 1 jovem, Praia de Boa Viagem, Niterói, Rio de Janeiro, Macrofauna vagil 5G; (MZUSP 226) 1 fêmea, Ilha Porchat, 1941; (UFS) 1 jovem, Rio Vaza Barris, Sergipe, x.2017, Corda 1 Placas 3 e 4;

Comentários: *Endeis* é um gênero de difícil identificação (Müller & Krapp, 2009), sendo sua identificação específica baseada em poucos caracteres morfológicos, em sua quase totalidade baseada nos machos (Marcus, 1940). As fêmeas tendem a apresentar um padrão morfológico generalista morfolologicamente, sendo praticamente impossíveis (a não ser em alguns casos raros) a identificação quando não acompanhadas dos machos.

***Endeis* sp. 2**

Material: Brasil (UESC) 2 jovens, Morro de Pernambuco, Ilhéus, Bahia, MPB13.

Comentários: Jovem menor com um quelíforo formado, enquanto o jovem maior não possui os ovígeros completamente formados. Por se tratar de animais jovens, sem os caracteres sexuais formados, não foi possível realizar a identificação a nível específico.

PHOXICHILIDIIDAE SARS, 1891

***Anoplodactylus* Wilson, 1878**

Chave para as espécies encontradas de *Anoplodactylus* reportadas:

1. Ovígero com cinco artículos*A. monotrema*
- 1'. Ovígero com seis artículos 2
2. Segmentos 1 e 2 do tronco com um tubérculo bífido próximo a margem distal do segmento*A. evelinae*
- 2'. Segmentos do tronco sem ornamentação 3
3. Probóscide estiliforme, com a região terminal voltada para cima. Tubo da glândula argamassadora com anéis transversais*A. batangensis*
- 3'. Probóscide não estiliforme. Tubo da glândula argamassadora sem anéis transversais 4
4. Animal muito pequeno (tronco com até 0.8 mm) 5
- 4'. Animal mediano a grande (tronco com mais de 0.8 mm) 7
5. Processos laterais contíguos. Quela com dedos não funcionais*A. marcusii*
- 5'. Processos laterais não contíguos. Quela com dedos funcionais 6
6. Dedos das quelas com dentes. Tubo da glândula argamassadora largo, localizado na região mediana proximal do fêmur*A. mirim*
- 6'. Dedos das quelas sem dentes. Tubo da glândula argamassadora estreito, localizado na região distal do fêmur*A. trispinosus*
7. Processo lateral sem ornamentação, ou apenas com setas 8
- 7'. Processos laterais com tubérculos dorsais 10
8. Tronco mais longo que largo. Distância entre os processos laterais igual a metade do seu próprio diâmetro; com setas dorsais alongadas*A. eroticus*
- 8'. Tronco quase tão largo quanto longo. Processos laterais contíguos ou quase contíguos; com setas curtas ou sem ornamentação 9

9. Abdômen dorsal e ereto. Dedos dos quelíforos longos e lisos*A. viridintestinalis*
- 9'. Abdômen terminal e inclinado horizontalmente. Dedos dos quelíforos curto e com dentes*A. arescus*
10. Animal com tronco esguio, muito mais longo que largo. Tronco sem segmentação*A. petiolatus*
- 10'. Animal com tronco robusto, quase tão largo quanto longo. Tronco completa ou parcialmente segmentado 11
11. Processos laterais com tubérculos curtos. Tubérculo ocular curto e arredondado*A. californicus*
- 11'. Processos laterais com tubérculos mais alongados. Tubérculo ocular cônico ou pontiagudo 12
12. Pernas densamente coberta por setas. Tubo da glândula argamassadora alongado*A. cf. spurius*
- 12'. Pernas não densamente cobertas por setas. Tubo da glândula argamassadora curto*A. stictus*

***Anoplodactylus arescus* du Bois-Reymond Marcus, 1959** (figuras 75 e 76)

Material: *Egito Lectótipo* – (MZUSP 181) 1 macho, Hurgada, Mar Vermelho, 31.iii.1956, col. A. Remae & E. Schulz; *Paralectótipo* – (MZUSP 131) 13 machos, 7 fêmeas e 1 jovem, Hurgada, Mar Vermelho, 31.iii.1956, col. A. Remae & E. Schulz.

Descrição: *Macho* – Tronco pequeno e robusto; segmentação completa, com linha segmentar entre os segmentos 3 e 4 quase imperceptível; com dois tubérculos arredondados pequenos no segmento 1, abaixo do tubérculo ocular; com setas acima da inserção dos ovígeros; com uma projeção triangular pontiaguda acima da inserção dos ovígeros; corpo coberto por pequenos tubérculos. Processos laterais quase contíguos, com algumas setas dorsais. Probóscide grande e robusta, dilatada medianamente; com quase metade do comprimento do tronco. Tubérculo ocular pequeno e arredondado, mais largo que longo; com quatro olhos bem grandes, e duas papilas dorsais. Abdômen localizado no meio dos dois processos laterais 4; curto, voltado para trás, em forma de gota, com a base dilatada e a região distal levemente curvado para cima; com um par de setas terminais.

Quelíforos alongados, com setas pequenas; quela larga, com dedos finos e alongados, setas alongadas concentradas na borda distal da palma e a base do dedo

móvel; dentes pequenos e arredondados, com 8 dentes no dedo fixo e 10 no dedo móvel. Ovígero com sete artículos; artículo 1 mais largo que os demais; artículo 2 maior que o 4, e com metade do comprimento do 3; artículo 3 é o maior artículo, e possui uma dilatação próxima a base; artículo 6 alongado, cônico, com uma constrição mediana; com metade do comprimento do 5; setas alongadas presentes a partir do artículo 2, aumentado em número gradativamente.

Pernas longas, com artículos cilíndricos e alongados. Coxa 1 menor que a 2 e a 3; com setas laterais. Coxa 2 com um pequeno tubérculo dorsal próximo a base; com uma seta dorsal, e duas a três setas de cada lado e setas ventrais; esporão genital pequeno e triangular, presente apenas na perna 4. Coxa 3 com uma seta dorsal e setas laterais e ventrais, mais concentradas na margem ventro-distal. Fêmur dilatado medianamente, na região da glândula argamassadora; com setas esparsas, e uma seta terminal alongada; glândula argamassadora localizada na metade próximo-dorsal do fêmur, com tubo fino e alongado, possuindo quase 1/3 do comprimento do fêmur. Tíbia 1 pouco menor que o fêmur; com setas esparsas e uma seta alongada próxima a margem distal. Tíbia 2 com 2/3 do comprimento da tíbia 1; com setas esparsas, e um pequeno tubérculo com uma seta apical alongada próxima a margem distal. Tarso subtriangular, com setas dorsais e ventrais; margem distal se projetando ventralmente, com uma seta apical alongada. Própodo dilatado na base, com setas esparsas; “heel” curto, triangular, com um espinho apical grosso e dois menores voltados para a sola; sola com uma lâmina cortante longa, por quase toda a sua extensão. Garra principal com aproximadamente 4/5 do comprimento do própodo. Garras auxiliares ausentes.

Poros genitais na região ventral da coxa 2 apenas na perna 4.

Fêmea – Com segmentação completa e bem evidente. Tubérculos dorsais próximos ao tubérculo ocular pouco menores e mais arredondados que nos machos. Probóscide mais robusta que nos machos. Pernas com mais setas que nos machos, principalmente nas tíbias 1 e 2. Fêmur mais dilatado que nos machos. Poros genitais presentes em todas as pernas, bem evidente, inserida no ápice de uma pequena elevação triangular. Demais caracteres iguais ao descrito para os machos.

Jovem – Animal com aproximadamente metade do comprimento do adulto. Com os quatro pares de pernas completos. Linhas segmentares dorsais ausentes, mas com linhas segmentares ventrais presentes, ausentes apenas entre os segmentos 3 e 4. Tubérculos próximos ao tubérculo ocular muito pequenos, quase imperceptíveis. Com poucas setas pelo corpo. Sem dilatação no fêmur. Demais caracteres iguais aos adultos.

Distribuição: Egito: Hurghada. Madagascar, Tanzânia, Filipinas, Samoa (Müller, 1993).

Material tipo: Lectótipo (MZUSP 181), paralectótipo (MZUSP 131).

Comentários: Aqui redescrevemos os tipos analisados por du Bois-Reymond Marcus (1959), os quais se acreditava estarem perdidos, e acrescentamos uma comparação dos machos com as fêmeas e os jovens.

Observamos algumas diferenças em relação a descrição original. Em primeiro lugar a probóscide, que não é tão inchada quanto aparenta na ilustração de du Bois-Reymond Marcus (1959). Há a presença de dois pequenos tubérculos dorsais no tronco, abaixo do tubérculo ocular, não descritos anteriormente. E a segmentação é completa, enquanto du Bois-Reymond Marcus (1959) ilustrou uma segmentação parcial. Child (1988) apontou a presença de dois espinhos no “heel” e o tubérculo ocular um pouco mais longo, além de um maior número de papilas ao longo de todo o corpo, como variações observadas para o indivíduo registrado para as Filipinas.



Figura 75: *Anoplodactylus arescus* (MZUSP 181) macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, fêmur; D, artículos distais da perna.

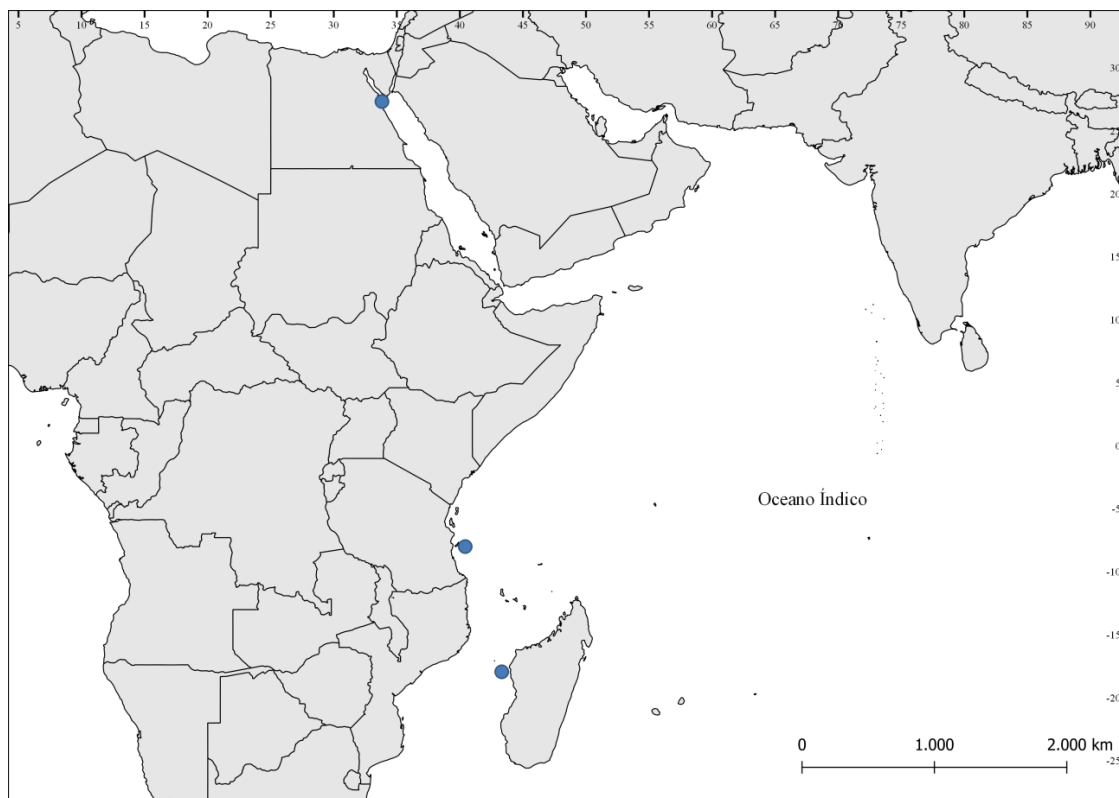


Figura 76: Distribuição de *Anoplodactylus arescus* na África. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida.

***Anoplodactylus batangensis* (Helfer, 1938) (figura 77)**

Pycnosoma batangense Helfer, 1938: 174–176, fig. 6a–c.

Anoplodactylus intermedius Hilton, 1942a: 44–45, fig. 2.

Anoplodactylus stylirostris Hedgpeth, 1948: 232–234, fig. 33.

Anoplodactylus tenuirostris Lebour, 1949: 929–930, fig. 1.

Anoplodactylus batangense – Stock, 1953: 39–41, fig. 4a–e.

Material: **Brasil** (MZUSP 080) 1 fêmea, Porto Seguro-Ilhéus, Bahia, Diversitas Neotropica, filtrado de coral, 1994.

Diagnose: Tronco sem segmentação entre os segmentos 3 e 4. Probóscide estiliforme, com a região distal curvada para cima. Processos laterais separados por metade de seu próprio diâmetro, com um tubérculo mediano dorsal e uma seta de cada lado do tubérculo. Coxa 2 do mesmo tamanho das coxas 1 e 3 juntas. Tubo da glândula argamassadora anelado, quase três vezes mais longo que largo. Tíbia 2 menor que o própodo. própodo com um espinho robusto no “heel”, formando um ângulo obtuso com a sola. Garra principal curvada, 2/3 do comprimento do própodo. Garras auxiliares ausentes.

Distribuição: Circumtropical. Brasil: Bahia, Pernambuco, Paraíba, Rio grande do Norte e Ceará (Lucena, 2016). Curaçao, Venezuela, Colômbia (Atlântico), Panamá (Atlântico e Pacífico), Costa Rica, Belize, Barbados, Martinique, Guadalupe, Antígua, República Dominicana, Ilha de São Domingos, Jamaica, Ilhas Cayman, México (Atlântico), EUA (Flórida, Havaí), Bahamas, Bermudas, Camarões, Madagascar, Tanzânia, Nova Caledônia, Austrália, Papua-Nova Guiné, Filipinas, Indonésia, Mar de Sulu, Tonga (Lucena & Christoffersen, 2018a, c).

Material tipo: Holótipo (ZMB 285) (material não analisado).

Comentários: A presença de uma probóscide estiliforme, alongada e levemente curvada para cima a torna única e facilmente discernível em águas brasileiras (Stock, 1994; Child, 1996b; Bamber, 2000; Arango, 2003a). Além disso possui a glândula argamassadora anelada (Lucena et al., 2015). É uma espécie extremamente comum no litoral caribenho, sendo uma das poucas espécies registradas para regiões estuarinas (em estuários anquialinos) (Stock, 1986; Müller & Krapp, 2009; Alvarez & Ojeda, 2018).

Atualmente sua distribuição no Brasil é restrita ao nordeste, uma vez que não há levantamentos para o norte. Assim como os animais reportados por Alvarez & Ojeda (2018), o presente espécime possui um espinho bem grande no “heel”, este mesmo padrão foi visto em alguns exemplares de Pernambuco (Lucena et al., 2019).

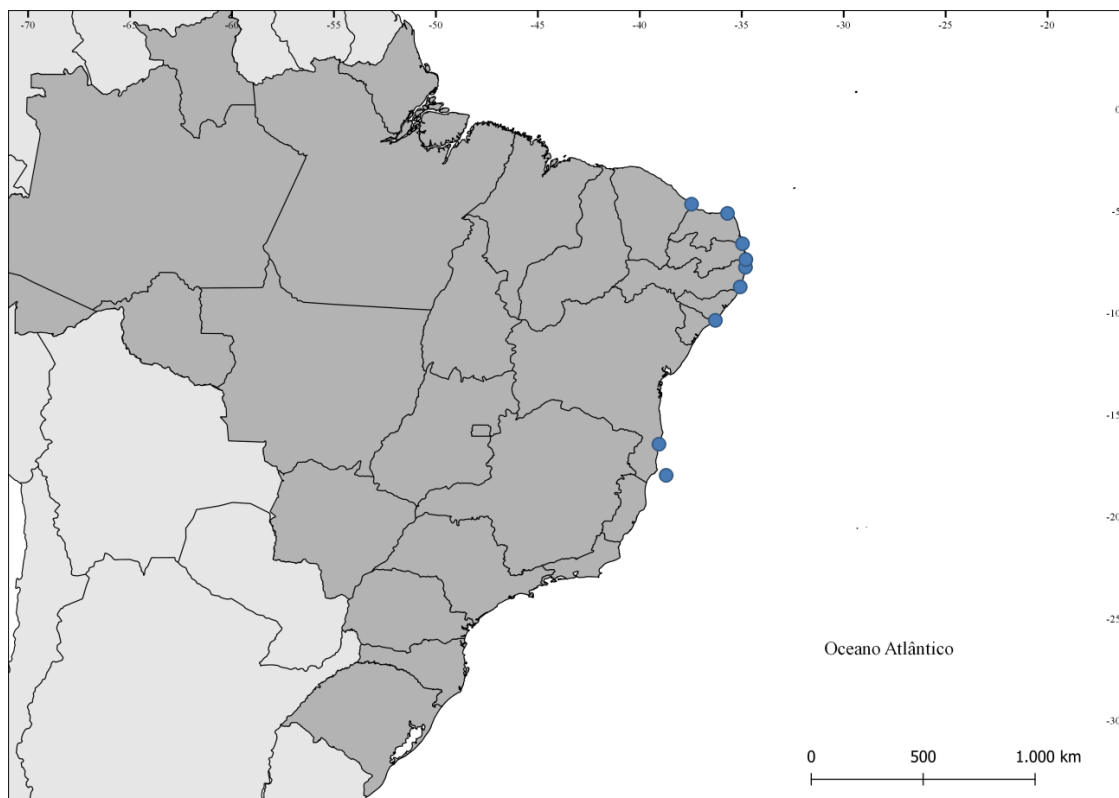


Figura 77: Distribuição de *Anoplodactylus batangensis* no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida.

***Anoplodactylus californicus* Hall, 1912** (figuras 78 e 79)

? *Nymphon dubium* Nicolet, 1849: 37.

Anoplodactylus portus Calman, 1927: 405–408, fig. 103.

Anoplodactylus robustus – Hilton, 1939: 28–29 [non-Dohrn, 1881].

Anoplodactylus carvalhoi Marcus, 1940: 50–54, fig. 3a–k.

Anoplodactylus californiensis – Hedgpeth, 1941: 257 [chave], pl. XI.

Anoplodactylus projectus Hilton, 1942a: 45–47, fig. 3.

Anoplodactylus “californicus” – Carlton e Eldredge, 2009: 126.

Material: **Brasil** (MZUSP 001) 2 machos, 1 macho jovem e 1 fêmea, Itanhaem, São Paulo; (MZUSP 021) 4 jovens, R1C1, Praia de Caetés, 19.ii.2005; (MZUSP 022) 5 machos, 6 fêmeas e 3 jovens, C1R2, Praia de Caetés, 19.ii.2005; (MZUSP 066) 3 fêmeas, Angra dos Reis, Rio de Janeiro, 17.xi.1976, Fital *Sargassum*; (MZUSP 083) 1 fêmea, Praia do Grumichama, Ilha Grande, Rio de Janeiro, 27.vii.1966, col. Gustavo; (MZUSP 125) 5 machos, 4 fêmeas e 13 jovens, Santos/Itanhaém, São Paulo; (MZUSP 195) 1 macho, Ilha Grande; (MZUSP 200) 1 fêmea, Ilha Grande, 31.i; (MZUSP 228) 13 machos, 7 fêmeas e 20 jovens, Ilha Porchat, 1941; (MZUSP 259) 1 macho, 1 fêmea e 2

jovens, Santos/Guarujá, São Paulo; (UESC) 1 jovem, Morro de Pernambuco, Ilhéus, Bahia, MPB20; (UESC) 1 macho e 3 jovens, Morro de Pernambuco, Ilhéus, Bahia, MPC13; (UESC) 1 macho, Morro de Pernambuco, Ilhéus, Bahia, MPC15; (UESC) 1 macho, Morro de Pernambuco, Ilhéus, Bahia, MPC18; (UESC) 1 macho e 1 jovem, Morro de Pernambuco, Ilhéus, Bahia, MPC18; (UESC) 1 fêmea, Morro de Pernambuco, Ilhéus, Bahia, MPC2; (UESC) 1 macho, Morro de Pernambuco, Ilhéus, Bahia, MPC18.

Diagnose: Tronco alongado, sem segmentação entre os segmentos 3 e 4. Duas pequenas setas lateralmente próximas à base dos queliforos. Quela com uma fileira de setas pequenas na direção palma-dedos, e três a quatro setas na região ventral da palma. Dedo móvel com cinco setas medianas dorsais. Pernas muito longas. Fêmur com um pequeno tubérculo dorso-distal. Esporão das pernas 3 e 4 nos dois sexos. Tubo da glândula argamassadora pequeno e oval. Próximo com dois espinhos no “heel”. Fêmeas com um par de tubérculos em forma de asa na região ventro-proximal da probóscide. Palpos vestigiais.

Distribuição: Pantropical, pantemperada. Estreito de Magalhães. Brasil: São Paulo, Rio de Janeiro, Bahia, Pernambuco, Paraíba, Rio Grande do Norte, Ceará e Piauí (Lucena & Christoffersen, 2018a, c). Curaçao, Bonaire, Aruba, Colômbia, Martinica, Anguilla, Porto Rico, Ilhas Virgens, Belize, Canal de Suez, Mediterrâneo, EUA (Havaí), Chile aos EUA (Flórida) (Child, 2004; Müller & Krapp, 2009).

Material tipo: Topótipos (ver Child, 1987) (material não analisado).

Comentários: *A. californicus* foi pobremente descrita e ilustrada por Hall, tendo sido reanalisada apenas por Child (1987), o qual acrescentou pouco a sua descrição. Segundo Child (1987) *A. californicus* não possui nenhuma autapomorfia, sendo caracterizada um conjunto único de caracteres compartilhados. Tais problemas dificultam uma identificação precisa da espécie, e por consequência a separação desta com outras espécies morfologicamente semelhantes. Atualmente uma ampla variedade de formas encontram-se sob o nome de *A. californicus*, desde indivíduos robustos, com processos laterais contíguos na sua base e sem tubérculos dorsais (como em Hall (1912)), passando por indivíduos com processos laterais bem separados com pequenos tubérculos dorsais (como em Müller & Krapp (2009)), até indivíduos com tubérculos dorsais robustos nos processos laterais (como em Calman (1927) e Marcus (1940)). Além disso a forma do abdômen também tem variado, sendo ora ereto e estreito, ora robusto e inclinado.

Estas variações têm sido observadas em espécimes coletados em águas brasileiras, as quais têm nos levantado a possibilidade da existência de um complexo de espécies sob o nome de *A. californicus*, e de espécies afim, como *A. stictus*, *A. ganchiformis* Lucena & Christoffersen, 2018, *A. ricadoi* Lucena & Christoffersen, 2018 e muitas outras espécies do gênero. A solução deste problema passa pela análise dos tipos originais de Hall (1912) e das espécies posteriormente descritas e que hoje se encontram sinonimizadas a *A. californicus*. Trabalho este muito complicado, uma vez que parte desses tipos foram perdidos.

Em relação ao material analisado da USP, encontramos um lote MZUSP 001 com a seguinte etiqueta: “Coleção antiga – 1054 Fam. Pantopoda (Pycnogonida) – VIII.27 Itanhaem R. Sitz leg. – *Anoplodactylus carvalhoi* Mar. Bol. Fac. Fil. Ciênc. Let. Zoologia nº 4”. É possível que este material tenha sido identificado por Marcus, e mesmo não sendo a série tipo a qual ele se baseou para descrever *A. carvalhoi*, a comparação destes espécimes com os tipos de Hall (1912), podem trazer luz a esse problema.

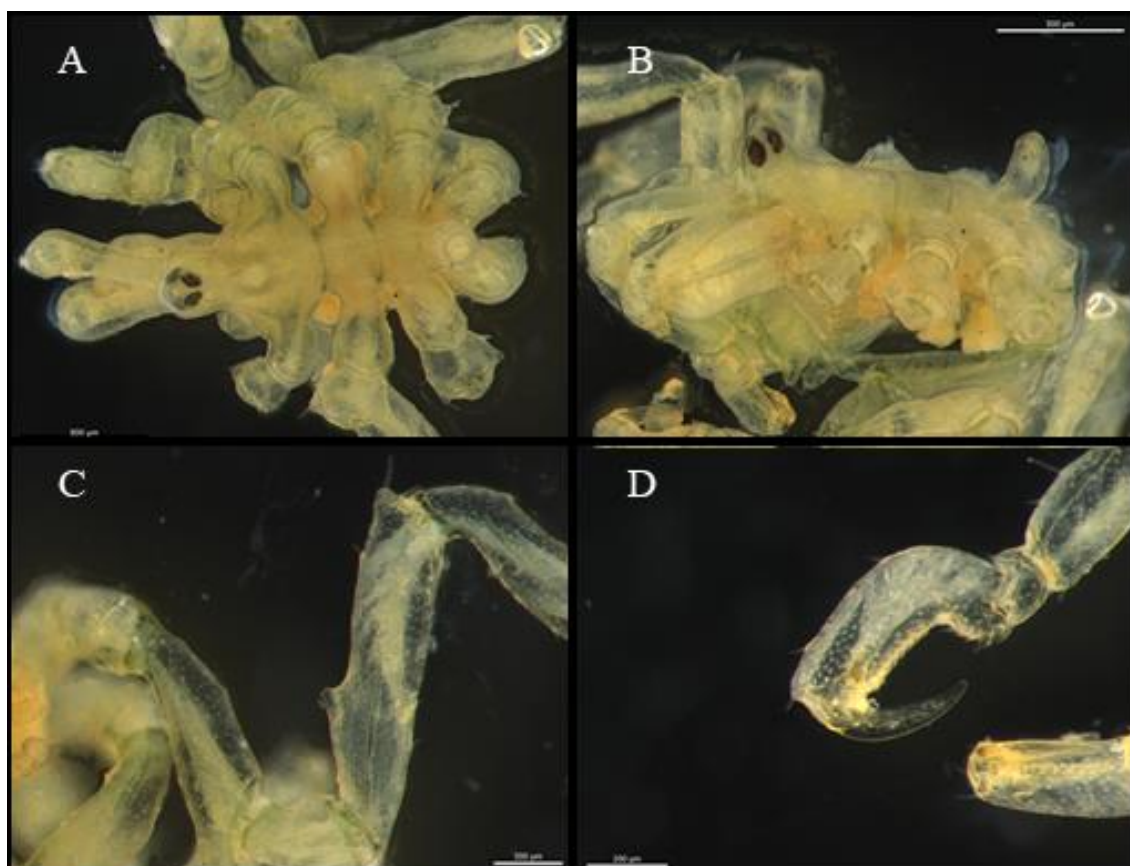


Figura 78: *Anoplodactylus californicus* (UESC) macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, fêmur com glândula argamassadora; D, própodo.

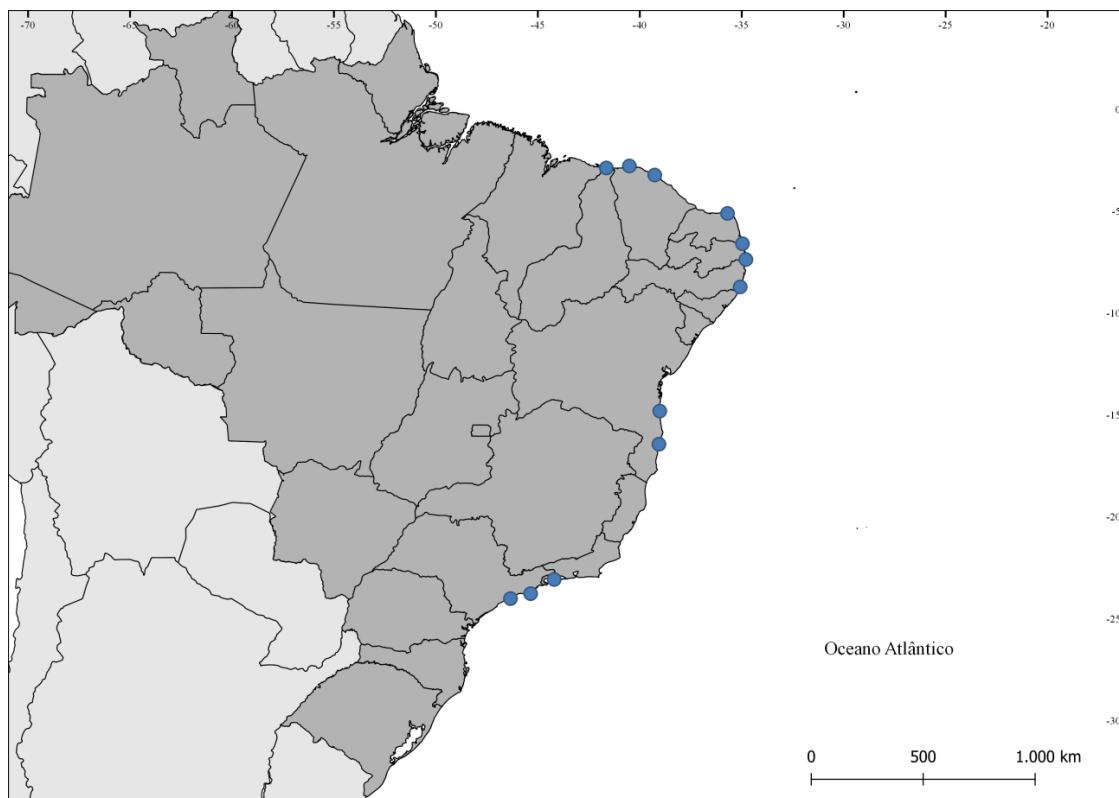


Figura 79: Distribuição de *Anoplodactylus californicus* no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida.

***Anoplodactylus eroticus* Stock, 1968** (figuras 80 e 81)

Material: **Brasil** (UFS) 1 fêmea e 3 jovens, Rio Vaza Barris, Sergipe, 09.iv.2017, Corda 1 Placas 1 e 2; (UFS) 4 machos, 10 fêmeas e 8 jovens, Rio Vaza Barris, Sergipe, 09.iv.2017, Corda 1 Placas 3 e 4; (UFS) 2 machos, 6 fêmeas e 25 jovens, Rio Vaza Barris, Sergipe, 09.iv.2017, Corda 1 Placas 5 e 6; (UFS) 11 machos, 13 fêmeas e 27 jovens, Rio Vaza Barris, Sergipe, 09.iv.2017, Corda 2 Placas 1 e 2; (UFS) 2 machos, 6 fêmeas e 36 jovens, Rio Vaza Barris, Sergipe, 09.iv.2017, Corda 2 Placas 3 e 4; (UFS) 9 jovens, Rio Vaza Barris, Sergipe, 09.iv.2017, Corda 2 Placas 5 e 6; (UFS) 1 fêmea, Rio Vaza Barris, Sergipe, 09.iv.2017, Corda 3 Placas 3 e 4; (UFS) 3 jovens, Rio Vaza Barris, Sergipe, 09.iv.2017, Corda 3 Placas 5 e 6.

Diagnose: Tronco alongado, com segmentação completa. Processos laterais ornamentados com três setas longas dorsalmente. Pernas longas, com muitas setas. Coxa 2 com um grande esporão ventral em todas as pernas. Tubo da glândula argamassadora pequeno e ereto distalmente. Própodo com dois espinhos no “heel” e uma pequena lâmina cortante na região distal. Garras auxiliares muito reduzidas.

Distribuição: Brasil: Alagoas, Paraíba, Rio Grande do Norte, Ceará, Piauí e Maranhão (Lucena & Christoffersen, 2018a, b), Sergipe. Índia, China, USA (Hawaii) (Stock, 1968; Arango & Maxmen, 2006; Wang et al. 2020).

Material tipo: Holótipo (ZMA.PYC.P.1086) (material não analisado).

Comentários: Esta é uma espécie comum e amplamente distribuída na costa nordestina, tendo sido registrada desde Sergipe ao Maranhão, ocorrendo tanto com pouco quanto muita influência humana. Assim como os registros anteriores, as espécies aqui estudadas não possuem variações morfológicas significativas em relação a descrição original.

Seu primeiro registro foi feito para a Índia e o Havaí, tendo sido registrada para o Brasil apenas em 2015 baseado em materiais coletados em 1983 (Lucena et al., 2015). Praticamente todos os registros feitos fora do Brasil tem associado a sua distribuição ao hidroide *Pennaria disticha* Goldfuss, 1820 em regiões portuárias (Carlton & Eldredge, 2009; Lucena et al., 2015; Wang et al., 2020), dando a *A. eroticus* o status de exótica em todos os lugares em que foi registrada.

Contudo, em nenhum dos levantamentos realizados aqui no Brasil tal associação foi apontada. Apesar de amplamente distribuída no Nordeste não há nenhum registro para a região Sudeste. Por não haver levantamentos prévios para águas rasas do nordeste antes dos anos 2000, é difícil afirmar se *A. eroticus* ocorre de forma natural no litoral brasileiro, ou se é uma espécie exótica. A análise dos espécimes depositados em coleções biológicas pode dar suporte a essa questão (se ainda houver algum), além de um acompanhamento, monitorando a sua dispersão atual ao longo do litoral brasileiro se fazem necessários.

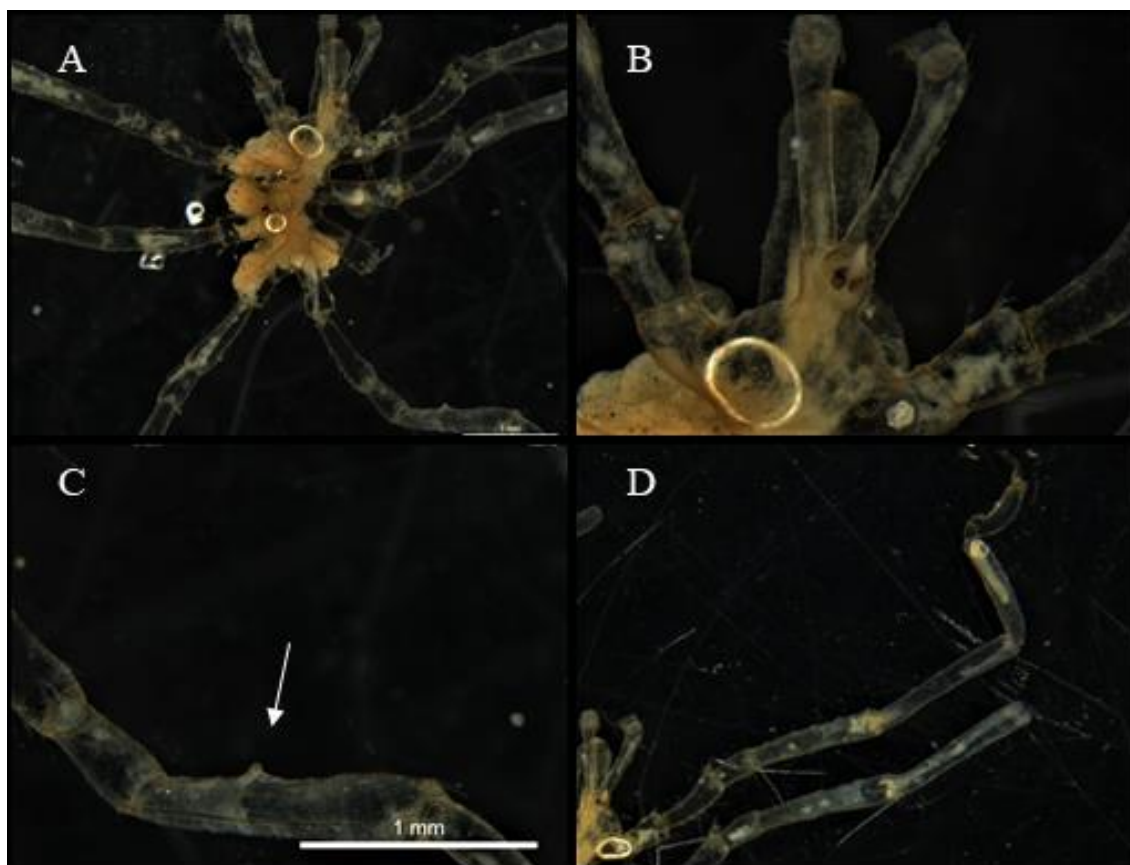


Figura 80: *Anoplodactylus eroticus*, macho. A, vista dorsal; B, vista dorsal do céfalon; C, glândula argamassadora; D, perna. Seta branca indicando a glândula argamassadora.

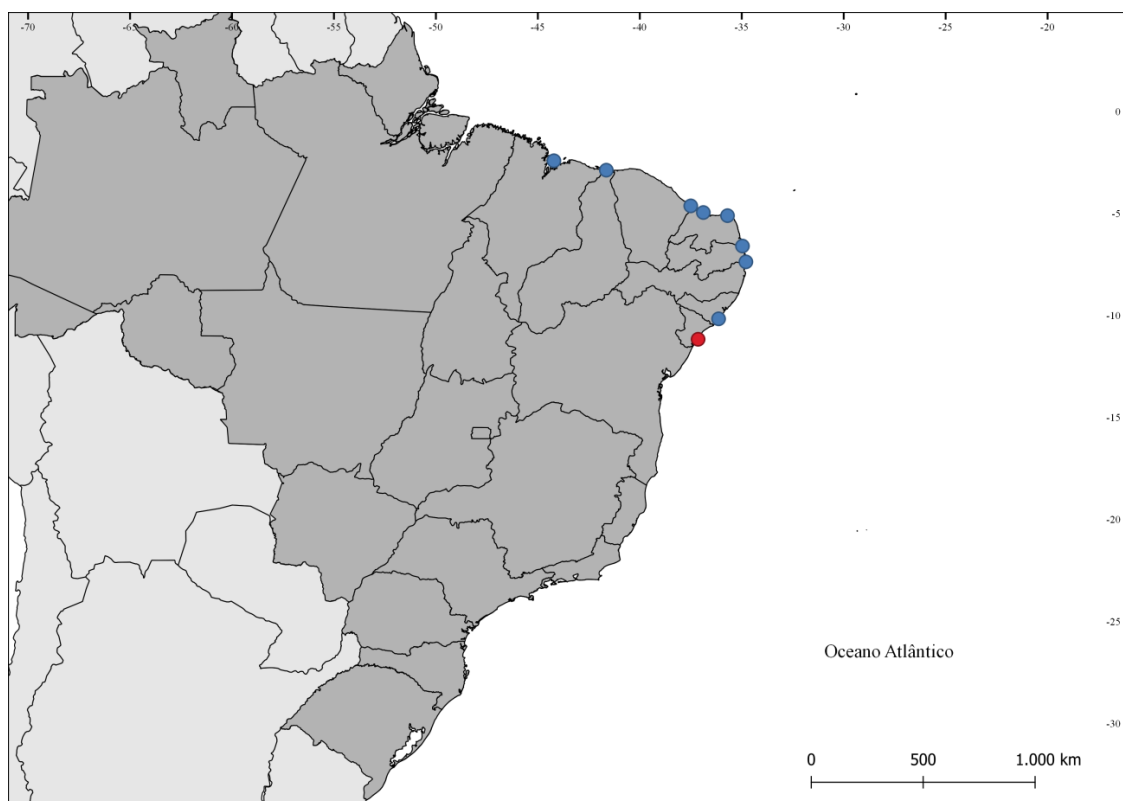


Figura 81: Distribuição de *Anoplodactylus eroticus* no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Círculo vermelho: novo registro.

***Anoplodactylus evelinae* Marcus, 1940** (figuras 82 e 83)

Anoplodactylus (*Labidodactylus*) *evelinae* – Stock, 1954a: 128.

Material: **Brasil** (MZUSP 030) 1 jovem, Angra dos Reis, Rio de Janeiro, 22.x.1990, col. Cláudia Pasqual, em saco de areia; (MZUSP 227) 2 machos, 5 fêmeas e 2 jovens, Ilha Porchat, 1941; (MZUSP 245) 1 macho e 1 fêmea, Ubatuba, São Paulo; (MZUSP 258) 2 machos, 2 fêmeas e 1 jovem, Santos/Guarujá, São Paulo; (UNICAMP 006-2) 1 macho, Ponta da Sela, Ilhabela, São Paulo, 25.ii.2008; (UESC) 1 fêmea, Morro de Pernambuco, Bahia, MPR9; (UESC) 2 machos e 1 fêmea, Morro de Pernambuco, Bahia, Juribucoçu E2; (UESC) 1 macho, Morro de Pernambuco, Bahia, S/ETIQ SAR; (UESC) 1 fêmea, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB1; (UESC) 1 macho, 1 fêmea e 1 jovem, Morro de Pernambuco, Bahia, S/ETIQ SAR; (UESC) 1 fêmea, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB12; (UESC) 1 macho, 1 fêmea e 3 jovens, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB13; (UESC) 6 machos e 4 fêmeas, Morro de Pernambuco, Bahia, S/ETIQ SAR; (UESC) 1 fêmea, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB12; (UESC) 1 macho, 1 fêmea e 1 jovem, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB14; (UESC) 1 macho e 1 fêmea, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB16; (UESC) 1 macho, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB13; (UESC) 1 macho, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB14; (UESC) 7 machos e 6 jovens, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB20; (UESC) 1 jovem, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB20; (UESC) 1 fêmea, Morro de Pernambuco, Bahia, MPC3; (UESC) 1 fêmea, Morro de Pernambuco, Bahia, MPC5; (UESC) 1 macho, Morro de Pernambuco, Bahia, Poça 10 Shayanna; (UESC) 2 fêmeas, Morro de Pernambuco, Bahia, MPC12; (UESC) 2 fêmeas, Morro de Pernambuco, Bahia, MPC1; (UESC) 1 fêmea, Morro de Pernambuco, Bahia, NaGISA; (UESC) 3 machos, 2 fêmeas e 1 jovem, Morro de Pernambuco, Bahia, MPC15.

Diagnose: Tronco pequeno. Segmentos 3 e 4 fundidos. Cutícula densamente coberta por tubérculos muito pequenos (mais de 50 por 0,01 mm²). Segmentos 2 e 3 com um tubérculo mediano dorsal bifurcado, próximo a borda posterior de cada segmento. Probóscide robusta, de tamanho similar ao segmento 1, e com pequenos tubérculos ventrais próximos a linha mediana. Abdômen pequeno, com um tubérculo arredondado na base. Dedos com pequenos dentes. Pernas curtas e robustas. Todos os artículos das pernas com tubérculos pequenos medianos e dorsais. Glândula argamassadora abrindo-se em um poro na região mediana dorsal do fêmur. Própodo com um espinho no “heel”. Garra principal 2/3 do comprimento do própodo. Garras auxiliares minúsculas.

Distribuição: Brasil: São Paulo, Rio de Janeiro, Bahia, Alagoas, Pernambuco e Paraíba (Lucena & Christoffersen, 2017, 2018a, b, c, d; Lucena et al., 2019). Brasil aos EUA (Flórida), Congo, Panamá (Pacífico) (Müller, 1993; Müller & Krapp, 2009).

Material tipo: Neótipo (UFPB.PYC-108).

Comentários: *A. evelinae* é uma das espécies mais comumente registradas para o litoral brasileiro, além de ser a espécie de *Anoplodactylus* mais facilmente identificável, devido a presença de tubérculos dorsais no tronco (Child, 1982a; Lucena et al., 2019). Ocorre em uma grande variedade de substratos, desde algas, corais e hidroides, até estruturas portuárias, como cordas (Müller & Krapp, 2009; Lucena & Christoffersen, 2018c).

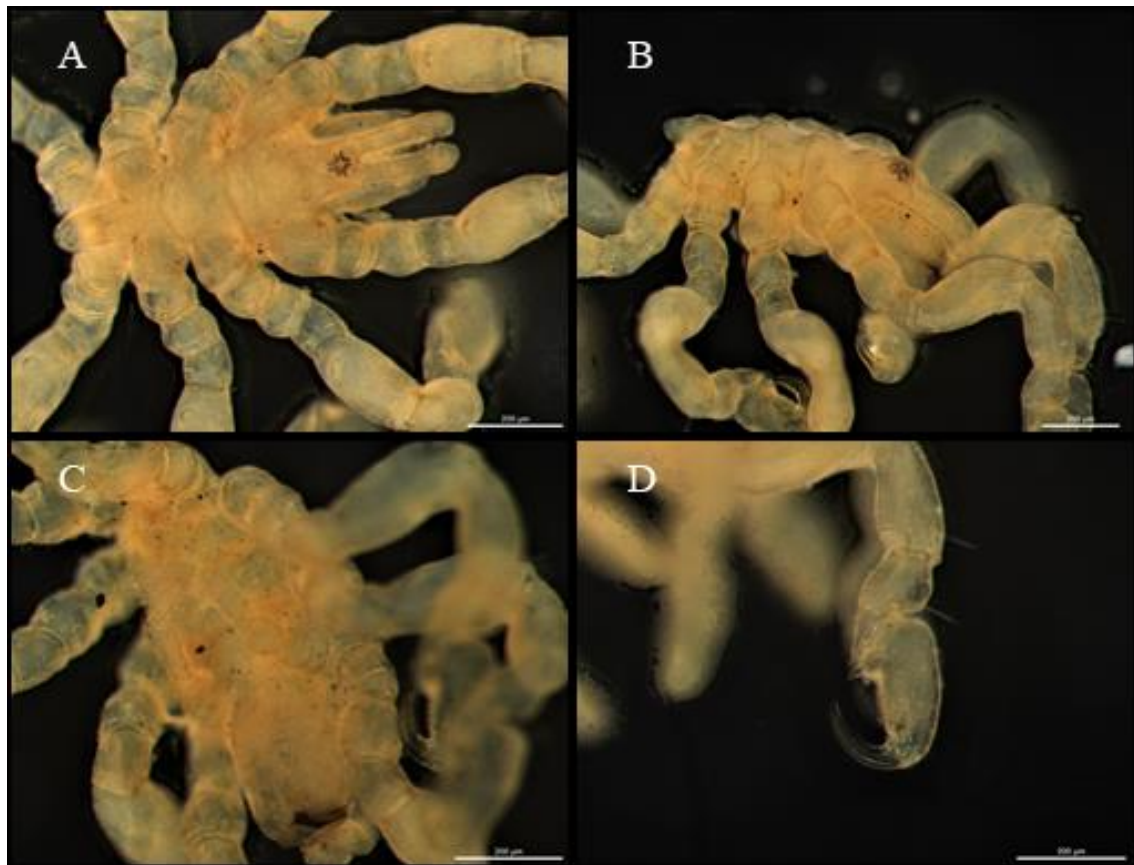


Figura 82: *Anoplodactylus evelinae* (UESC) macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, ovígero; D, própodo.

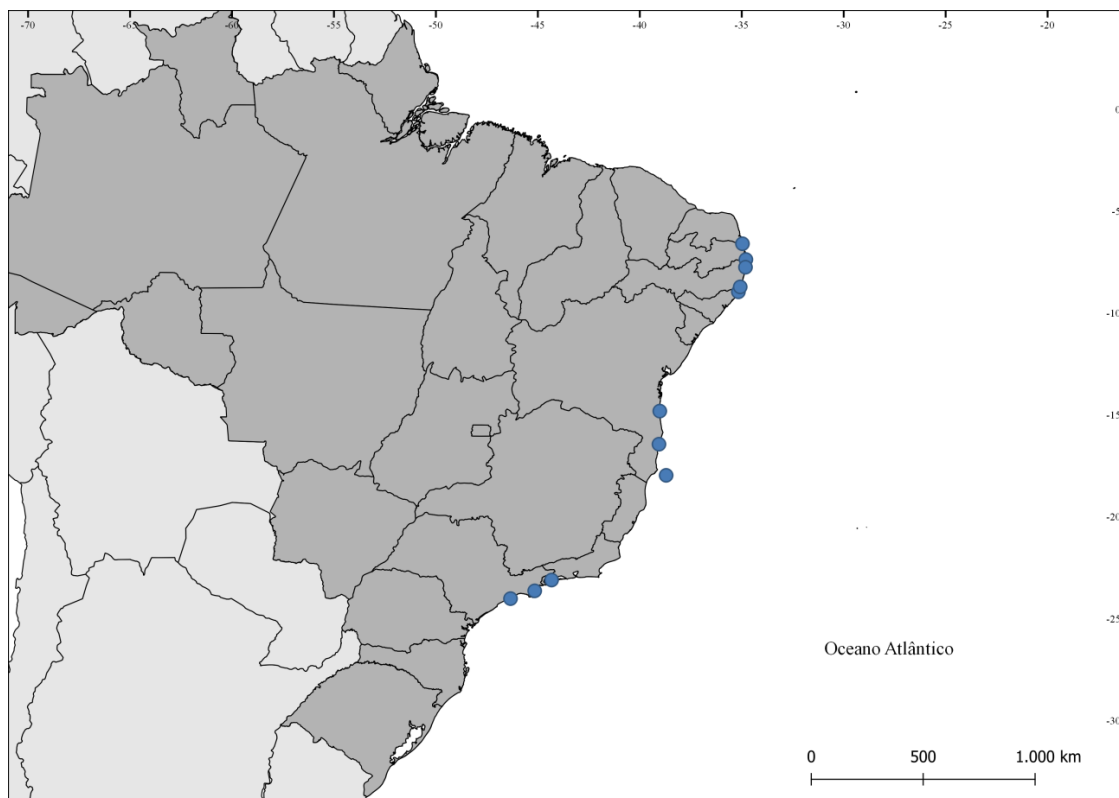


Figura 83: Distribuição de *Anoplodactylus evelinae* no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Círculo vermelho: novo registro.

***Anoplodactylus marcus* (Mello-Leitão, 1949)** (figuras 84 e 85)

Halosoma marcus Mello-Leitão, 1949b: 168–173, figs. 1–4.

Anoplodactylus robustus – Zilberberg, 1963: 25–27, figs. 5–7 (non Dohrn, 1881).

Material: **Brasil** (MZUSP 141) 1 macho, Praia de Boa Viagem, Niterói, Rio de Janeiro, 5I; (MZUSP 144) 1 macho, Boa Viagem, Rio de Janeiro, Macrofauna vágil 6G; (MZUSP 157) 1 fêmea e 1 jovem, Praia de Boa Viagem, Niterói, Rio de Janeiro, macrofauna vágil 4H; (MZUSP 201) 1 fêmea, Praia de Boa Viagem, Rio de Janeiro, Fauna fital 1J; (MZUSP 222) 1 macho, Boa Viagem, Rio de Janeiro, Fauna fital 2M.

Diagnose: Cutícula com muitas glândulas hipodérmicas. Tronco pequeno e robusto. Processos laterais contíguos. Probóscide pouco menor que a metade do comprimento do tronco. Abdômen fortemente reduzido. Quelíforos e quela com poucas setas. Dedo fixo com metade do comprimento do dedo móvel. Ovígero cm 5 artículos. Pernas robustas com poucas setas. Própodo pouco menor que o fêmur, com dois espinhos no heel. Sola com pequenos espinhos ao longo de seu comprimento. Garras auxiliares fortemente reduzidas.

Distribuição: Brasil: Rio de Janeiro, Ilha de Trindade (Lucena & Christoffersen, 2018a, c).

Material tipo: SH-IOC, provavelmente perdido.

Comentários: *A. marcus* pode ser distinguida das demais espécies pelo seu tronco compacto, com processos laterais contíguos, própodo maior que a tibia 2, mas principalmente pela sua estrutura única dos quelíforos, que apesar de alongados, não possuem quela com dedos funcionais, uma vez que o dedo móvel é longo e curvo, mas o dedo fixo é curto (Mello-Leitão, 1949b).

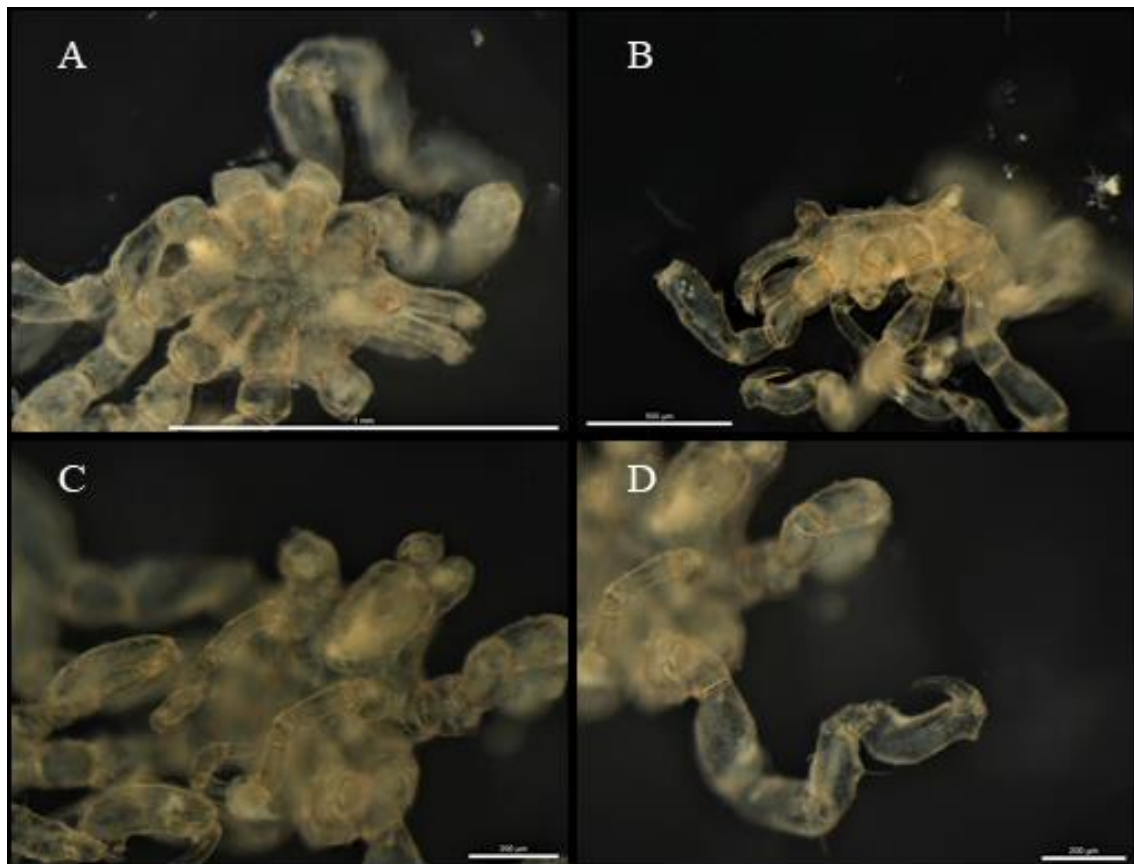


Figura 84: *Anoplodactylus marcus* (MZUSP 144) macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, ovígero; D, própodo.

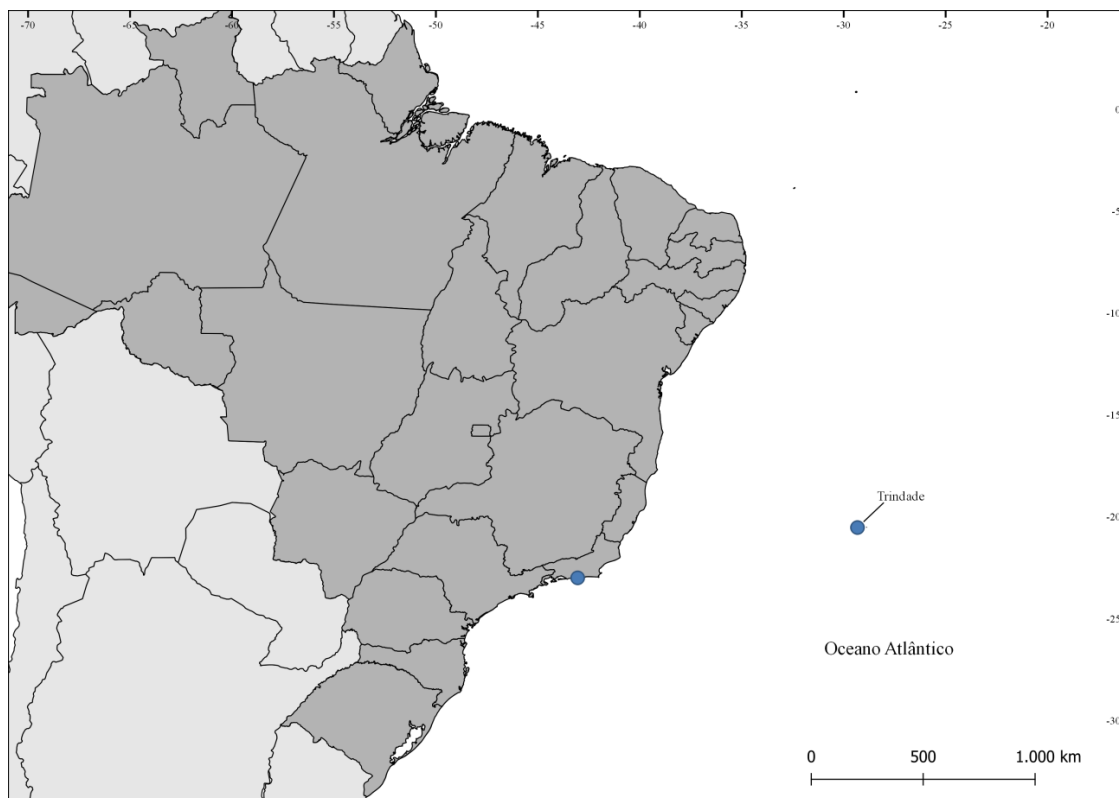


Figura 85: Distribuição de *Anoplodactylus marcusii* no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida.

***Anoplodactylus mirim* Lucena, de Araújo & Christoffersen, 2015 (figura 86)**

Material: *Local incerto* (MZUSP 210) 1 fêmea, BCG01, 182G214; *Brasil* (MZUSP 061) 1 fêmea, Ilha Grande, Rio de Janeiro, 30.iii.

Diagnose: Tronco sem segmentação dorsal. Processos laterais com um tubérculo arredondado dorsal, e uma seta apical nos processos 1 a 3. Quelíforos com um pequeno tubérculo ventral. Dedos com dentes, um no dedo móvel e dois no dedo fixo. Tubo da glândula argamassadora ereto, pequeno e em forma de copo, localizado na metade anterior do fêmur, formando um ângulo de 90° na margem distal. Própodo com dois espinhos robustos no “heel” e dois espinhos menores voltados para a sola. Sola com 13 pequenos espinhos iniciando na metade da sola. Garras auxiliares muito pequenas.

Distribuição: Brasil: Paraíba (Lucena et al., 2015), Rio de Janeiro.

Material tipo: Holótipo (UFPB.PYC–085), parátipo (UFPB.PYC–165).

Comentários: *A. mirim* foi descrita para o litoral da Paraíba, para uma profundidade de aproximadamente 30 m. Aqui ampliamos a sua distribuição para o Rio de Janeiro. Os espécimes analisados não possuem nenhuma diferença morfológica em relação a

descrição original. *A. mirim* é uma espécie muito pequena, a menor do gênero, com menos de 0,5 mm de comprimento do tronco. É caracterizada por não possuir segmentação no tronco, possuir três dentes nos dedos do quelíforo e um tubérculo robusto na região dorsal dos processos laterais (Lucena et al., 2015).

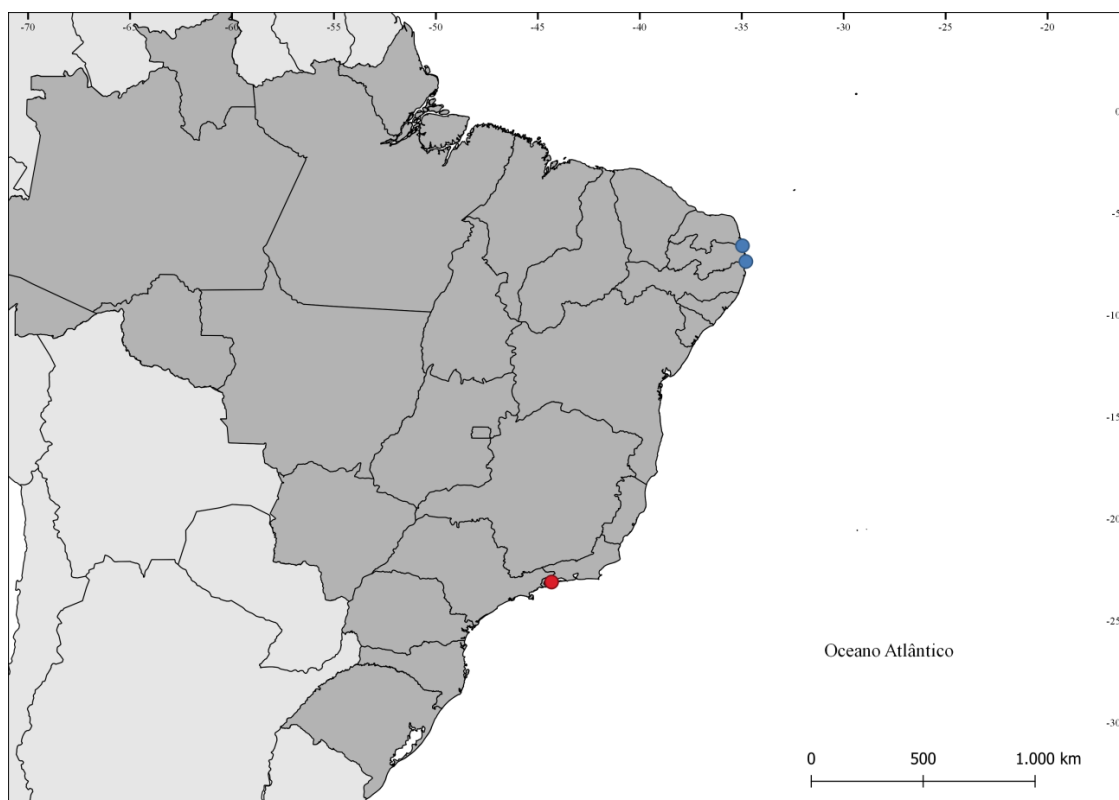


Figura 86: Distribuição de *Anoplodactylus mirim* no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Círculo vermelho: novo registro.

***Anoplodactylus monotrema* Stock, 1979** (figura 87)

Halosoma robustum – Marcus, 1940: 68–71, fig. 8a–c (non Dohrn, 1881).

Anoplodactylus robustus – Stock, 1954b: 128 (non Dohrn, 1881).

Material: Brasil (MZUSP 240) 3 machos e 2 fêmeas, Ubatuba, São Paulo.

Diagnose: Tronco robusto. Segmentos 3 e 4 do tronco fundidos. Processos laterais separados por 1/4 do seu diâmetro, com uma seta dorsal. Probóscide muito robusta, cilíndrica. Quelíforos moderadamente robustos. Quela com dedos curvos com 3 dentes. Ovígeros com cinco artículos. Tubo de glândula argamassadora oval e comprido, localizado no final do primeiro quarto do fêmur. Própodo ligeiramente curvado, “heel” com dois espinhos robustos e dois espinhos subventrais menores. Sola com seis

espinhos pequenos, curvada em direção à região distal e delimitada por cinco cerdas curtas de ambos os lados. Garra principal robusta. Garras auxiliares fortemente reduzidas.

Distribuição: Brasil: São Paulo, ao largo do Espírito Santo, Alagoas (Lucena et al., 2019). Curaçao, Colômbia, Panamá e México (Atlântico), Aruba, Bonaire, Ilhas Virgens, Jamaica, Bahamas, EUA (Flórida), Galápagos (Müller, 1993; Lucena & Christoffersen, 2018a, c).

Material tipo: Desconhecido.

Comentários: *A. monotrema* pertence a um grupo de espécies de *Halosoma* Cole, 1904 (mais tarde sinônimo de *Anoplodactylus*) que possuem cinco artículos no ovígero em vez de seis, como é mais comum em *Anoplodactylus*, conhecido como grupo *A. robustus* (Dohrn, 1881) (Stock, 1979; Child, 1982a). *A. robustus*, *A. virescens* (Hodge, 1864) e algumas outras espécies, juntamente com *A. monotrema*, caracterizam-se por serem pequenas, robustas, com processos laterais contíguos e pequenos artigos sobre apêndices (Child, 1982a).

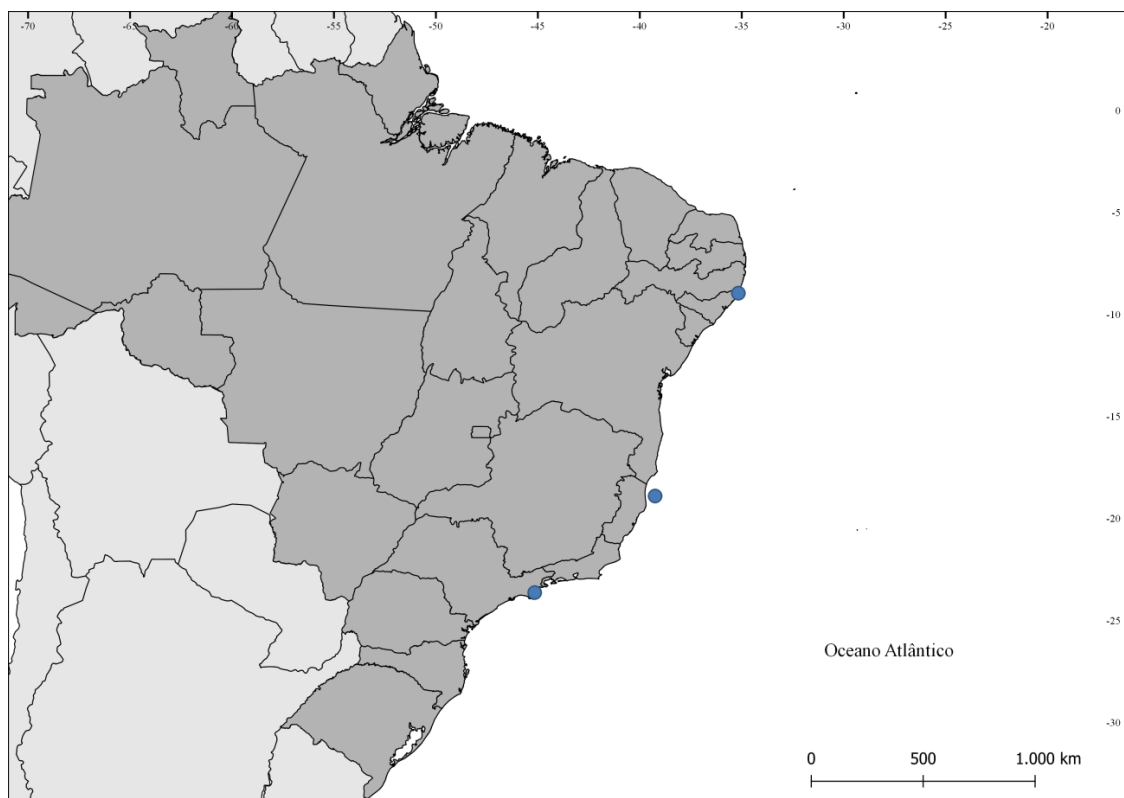


Figura 87: Distribuição de *Anoplodactylus monotrema* no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida.

***Anoplodactylus petiolatus* (Krøyer, 1844)** (figuras 88 e 89)

Phoxichilidium petiolatum Krøyer, 1844: 123; Krøyer, 1849: pl. XXXVIII fig. 3a–f.

Phoxichilidium mutilatum Frey & Leuckart, 1847: 165.

Pallene attenuata Hodge, 1863: 463–464.

Phoxichilidium longicolle Dohrn, 1881: 177–180, pl. XIII fig. 1–8.

Phoxichilidium pygmaeum – Hoek, 1881b: 514–517, pl. XXVI e XXVII, figs. 22–25 (non Hodge, 1864).

Anaphia petiolate – Lebour, 1916: 51–55.

Anaphia petiolata – Norman, 1908: 202.

Anoplodactylus hedgpethi Bacescu, 1959.

Anoplodactylus guyanensis Child, 1977: 591–593, fig. 3.

Material: **Local incerto** (MZUSP 032) 1 macho, Login 244, Poços, PNA 2(1), 244G073; (MZUSP 039) 1 fêmea, P22(06), 244G011; (MZUSP 079) 1 macho, BioPlat-BG, campanha IV, v.2001; (MZUSP 115) 1 macho, BSKI 148G 112; (MZUSP 117) 1 fêmea; (MZUSP 129) 4 machos, 5 fêmeas, 1 macho jovem e 5 jovens, Lodo Azul, Base Norte, x.1956, 9 m; (MZUSP 247) 1 fêmea, 10.iii.1971, Est. 1485, bt26; (MZUSP 249) 4 machos e 6 fêmeas, 09.iii.1971, St. 1476, BT22; (MZUSP 250) 1 fêmea, 07.iii.1971, St. 1469, BT20; (MZUSP 252) 6 machos e 1 fêmea, 09.iii.1971, Est. 1476, BT22; (MZUSP 253) 3 fêmeas, 10.iii.1971, Est. 1483, BT 23; **Brasil** (MZUSP 035) 1 fêmea, Baía de Sepetiba, Rio de Janeiro, 20.xii.2001, Globallast, SBOB M002, C03(1), Sedimento inconsolidado; (MZUSP 036) 1 macho e 3 fêmeas, Baía de Sepetiba, Rio de Janeiro, 20.xii.2001, Globallast, SBOB M002, C02(2), Sedimento inconsolidado; (MZUSP 037) 1 macho, Baía de Sepetiba, Rio de Janeiro, 20.xii.2001, Globallast, SBOB M002, C02, Sedimento inconsolidado; (MZUSP 159) 4 fêmeas, Rio Grande do Sul, 29.i.1972, GEDIP II, Est. 1691, BT33, nº 24; (MZUSP 159) 3 fêmeas, Rio Grande do Sul, 25.i.1972, GEDIP II, Est. 1675, nº3, BT22; (MZUSP 162) 3 fêmeas, Rio Grande do Sul, 25.i.1972, GEDIP II, Est. 1675, nº 3, BT22; (MZUSP 255) 1 macho, Rio Grande do Sul, xii.1968, GEDIP, st. 465, nº 34.

Diagnose: Tronco alongado com todos os segmentos fundidos. Processos laterais com tubérculos arredondados. Escapo de quelíforo delgado. Dedo móvel com uma seta na margem interna e externa. Tubo de glândula argamassadora fino, direcionado obliquamente para trás, começando na região média do fêmur. Própodo curvado. Calcanhar com dois a quatro espinhos. Sola quase reta, com três ou quatro espinhos

curvos distalmente ao longo da metade proximal, e uma lâmina cortante na metade distal. Garra principal ligeiramente curva, fina. Garras auxiliares fortemente reduzidas.

Distribuição: Terra do Fogo (Canal do Beagle), Argentina, Uruguai, Brasil: ao largo do Rio Grande do Sul, Santa Catarina, ao largo do Paraná, São Paulo, Rio de Janeiro, Espírito Santo. Guiana Francesa, Suriname, Guiana, Bonaire, Venezuela, Curaçao, Colômbia, Panamá e México (Atlântico), Bahamas, Bermudas, EUA (Flórida, Alabama, Texas, Geórgia, Carolina do Norte), Mar de *Sargassum*, Cabo Verde, Açores, Marrocos, Mediterrâneo, Espanha e França (Atlântico e Mediterrâneo), Itália, Grécia, Israel, Turquia, Mar Negro, Irlanda, Reino Unido, Bélgica, Holanda, Alemanha, Dinamarca, Noruega, Ilhas Faroé, Rússia, Chile (Lucena & Christoffersen, 2018c).

Material tipo: Desconhecido.

Comentários: *A. petiolatus* e *A. maritimus* são espécies muito semelhantes (Müller & Krapp, 2009). Elas podem ser distinguidas, pelo menos superficialmente, pelo *habitus* mais tênue e delgado da primeira espécie, com apêndices maiores que a segunda espécie (Child, 1992). Os espécimes examinados variam de um pouco mais robusto do que os exemplares ilustrados por Stock (1974), Child (1992) e Müller & Krapp (2009), a alongados, como ilustrados nos trabalhos anteriores. Possuem lâmina cortante no própodo, os dedos das quelas e os tubérculos dos processos laterais são semelhantes aos descritos por Stock (1974) e Müller & Krapp (2009). Além disso, estão de acordo com a descrição de Stock (1974) nos seguintes caracteres: as garras auxiliares pequenas, mas facilmente discerníveis, a palma retangular da quela e o terceiro artículo do ovígero com comprimento mais de cinco vezes maior que a largura.

Foi observado, em algumas fêmeas, a segmentação completa no tronco. Além disso, os tubérculos nos processos laterais variaram desde curtos até bem longos, como descrito por Müller & Krapp (2009).



Figura 88: *Anoplodactylus petiolatus* (MZUSP 129) macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, fêmur; D, artículos distais da perna.

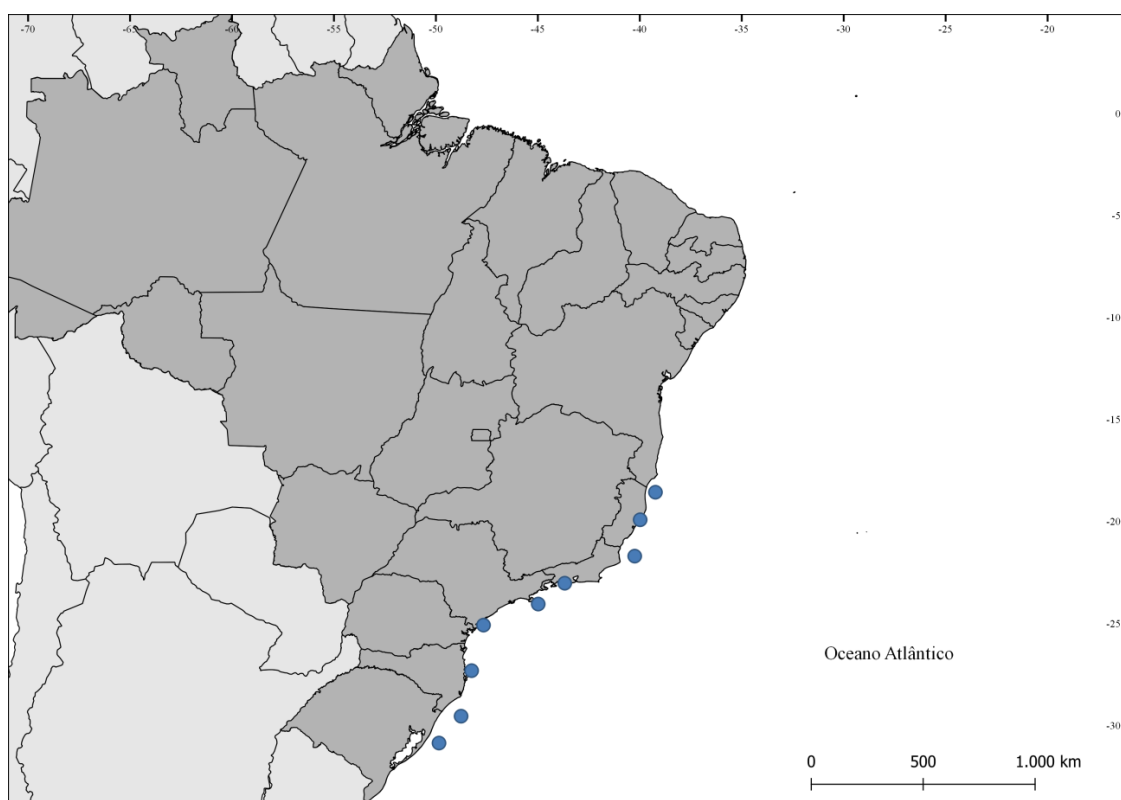


Figura 89: Distribuição de *Anoplodactylus petiolatus* no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida.

***Anoplodactylus cf. spurius* Stock, 1992** (figura 90)

Material: Local incerto (MZUSP 118) 2 fêmeas, 1326796 bsjo151.

Distribuição: Brasil: ao largo do Rio de Janeiro e Espírito Santo (Lucena & Christoffersen, 2018a, c).

Material tipo: Holótipo (ZMA.PYC.P.1105).

Comentários: Duas fêmeas sendo uma muito maior que a outra (a maior possui tubérculo nos processos laterais). A menor possui os processos alares na probóscide, semelhante ao descrito por Stock (1992), contudo, o resto do corpo é completamente liso. Ambas possuem de 2 a 3 espinhos no “heel”. Pode ser que seja *A. stictus*, ou até *A. insignis* (pelo comprimento do corpo). Além disso, Stock não é preciso na diferenciação de *A. spurius* e *A. stictus*, sendo levantado por ele a possibilidade de que *A. spurius* seja “apenas uma variedade de *A. stictus* mais fortemente armada” (Stock, 1992: 134). Neste caso a análise dos tipos a fim de verificar a validade da espécie se faz necessária, e assim, comparar com o material aqui analisado para confirmar ou não a presente identificação.



Figura 90: Distribuição de *Anoplodactylus cf. spurius* no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida.

***Anoplodactylus stictus* Marcus, 1940** (figuras 91 e 92)

Material: Brasil (MZUSP 026) 2 machos e 2 fêmeas, St. CI f.f. de *Sargassum*, Praia de Ibucuí, 14.iii.1986; (MZUSP 034) 1 fêmea, Baía de Sepetiba, Rio de Janeiro, 20.xii.2001, Globallast, SBOB M002, C03(1), Sedimento inconsolidado; (MZUSP 075) 3 fêmeas e 1 jovem, Paranaguá, Paraná, col. A.L. Bettim; (MZUSP 077) 3 machos e 3 jovens, Paranaguá, Paraná, 21.xi.2011, col. A.L. Bettim; (MZUSP 128) 1 macho, 5 fêmeas e 3 jovens, Ubatuba, São Paulo; (MZUSP 135) 12 machos, 15 fêmeas, 2 machos jovens, 9 fêmeas jovens e 4 jovens, Itanhaém, São Paulo.

Diagnose: Tronco alongado com ou sem segmentação entre os segmentos 3 e 4. Processos laterais separados por menos que seu próprio diâmetro, com uma a duas setas e um tubérculo dorsal arredondado. Tubérculo ocular alongado. Probóscide da fêmea com uma projeção cordiforme ventral. Escapo e palma do quelíforo com poucas setas, que estão concentradas na base do dedo móvel. Terceiro artículo do ovígero com uma dobra pseudo-segmentar. Pernas longas. Coxa 2 com um tubérculo dorso-mediano pequeno. Fêmur com um tubérculo distal e uma seta terminal longa. Tubo da glândula argamassadora pequeno. Tíbia 1 e 2 com uma seta dorsodistal longa. “Heel” do própodo com um a dois espinhos; sola com seis a 10 espinhos na região proximal, e uma lâmina cortante na região distal.

Distribuição: Argentina, Brasil: ao largo de Santa Catarina, Paraná, São Paulo, Rio de Janeiro, Espírito Santo, Rio Grande do Norte e Ceará (Lucena & Christoffersen, 2018c).

Material tipo: Não designado.

Comentários: Como descrito por Marcus (1940) *A. stictus* possui um processo alar na probóscide das fêmeas não denteado, um tubérculo nos processos laterais, e uma lâmina cortante no terço distal da sola do própodo, diferenciando-a assim de *A. californicus*. Apesar da presença de tubérculos dorsais nos processos laterais terem sido descritas para *A. californicus* (ver Müller & Krapp, 2009), o seu maior tamanho em *A. stictus* a diferencia de *A. californicus*.



Figura 91: *Anoplodactylus stictus* (MZUSP 135) fêmea. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, fêmur com glândula argamassadora; D, própodo.

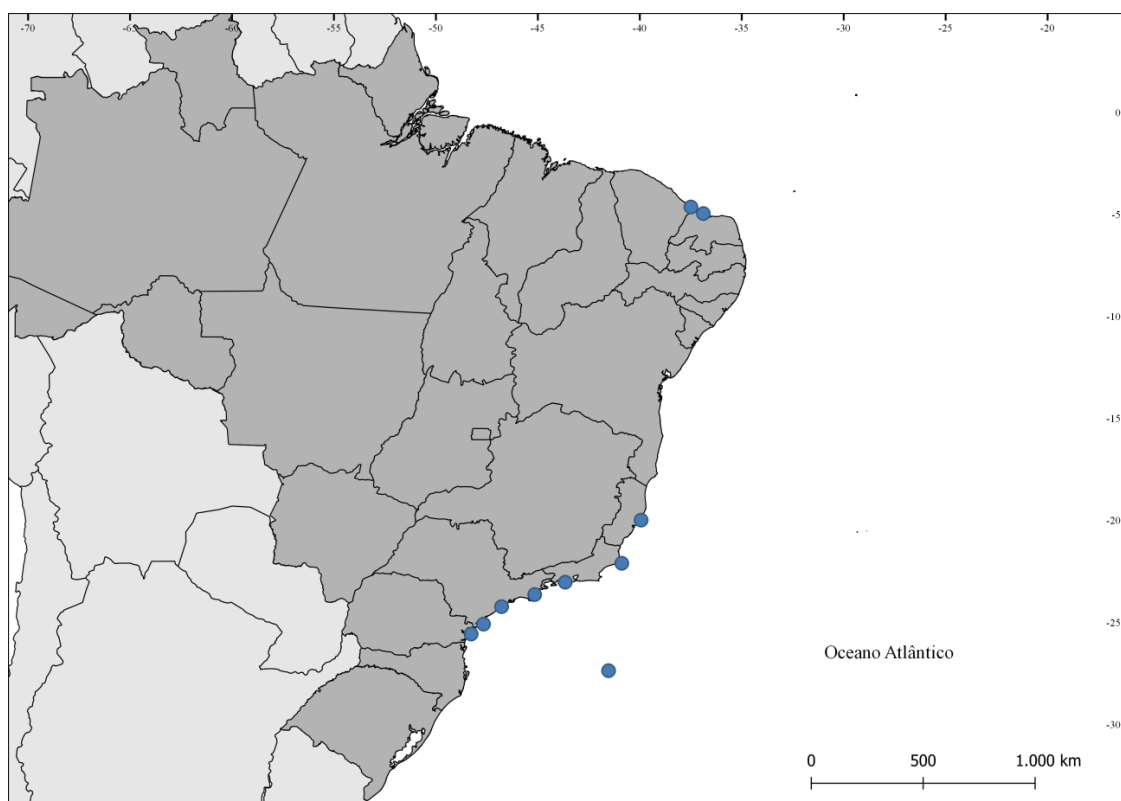


Figura 92: Distribuição de *Anoplodactylus stictus* no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida.

***Anoplodactylus trispinosus* Stock, 1951** (figura 93)

Material: Brasil (UESC) 1 macho e 1 fêmea, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB12; (UESC) 1 fêmea, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB13.

Diagnose: Tronco com segmentação ausente ou representada apenas por uma linha sutil entre os segmentos 1 e 2. Processos laterais separados por metade do seu próprio diâmetro, com um pequeno tubérculo dorsal. Quelíforos com dedos finos, sendo o dedo móvel mais longo que o dedo fixo. Glândula argamassadora fina e pequena, localizada na metade distal da região dorsal do fêmur. Próximo com dois espinhos no “heel”; sola com três espinhos na região proximal e uma lâmina cortante na metade distal. Garra principal com $\frac{3}{4}$ do comprimento do próximo; garras auxiliares muito reduzidas.

Distribuição: Anfi-Atlântica. Colômbia, Panamá (Caribe), Tobago, Curaçao (Stock, 1951; Child, 1979; Müller & Krapp, 2009). Brasil: Bahia.

Material tipo: Holótipo (MLU nº 11553) (material não analisado).

Comentários: Os indivíduos analisados se assemelham muito ao descrito e ilustrado por Müller & Krapp (2009) e Stock (1951), sendo um animal muito pequeno, com pouco mais de 0,5 mm, com tronco esguio e pernas muito maiores que o tronco. Possui a estrutura do próximo, o padrão de segmentação do tronco e tubérculos nos processos laterais iguais ao ilustrado por Müller & Krapp (2009). As únicas diferenças encontradas estão no número de espinhos na sola, que possui quatro espinhos, um a mais do que o ilustrado por Müller & Krapp (2009), e um a menos que o descrito por Stock (1951), e a lâmina cortante aparenta ser um pouco menor que o ilustrado por Müller & Krapp (2009). Já as fêmeas possuem um espinho no “heel” e são maiores que o macho. Este é o primeiro registro para o Brasil.



Figura 93: Distribuição de *Anoplodactylus trispinosus* no Brasil. Círculo vermelho: novo registro.

***Anoplodactylus viridintestinalis* (Cole, 1904)** (figura 94)

Halosoma viridintegrale Cole, 1904: 286–288, pl. 14, fig. 11, pl. 24, figs. 6–8, pl. 25, figs. 1–4.

Material: *Estados Unidos* (MZUSP 123) 2 machos e 1 fêmea, Cypress Pt., Monterey, Califórnia, 11.xii.1932.

Diagnose: Tronco compacto com segmentação completa. Probóscide cilíndrica, com uma pequena dilatação ventral próxima a base. Processos laterais contíguos, sem ornamentações dorsais. Tubérculo ocular cônico, com olhos grandes. Quelíforos com dedos finos e alongados, maiores que a palma. Pernas longas. Fêmur com um tubérculo distal e um espinho apical. Próximo com dois espinhos no “heel”; sola com uma lâmina cortante grande, margeada por setas laterais.

Distribuição: Panamá ao EUA (Califórnia), EUA (Georgia) (Müller, 1993).

Material tipo: Holótipo (Universidade da Califórnia nº 19.513) (material não analisado).

Comentários: *A. viridintestinalis* é uma espécie comum para a região Caribenha e principalmente para a costa pacífica da América central e sul da América do Norte

(Child, 1979). Child (1979) sugeriu a proximidade de *A. viridintestinalis* a *A. californicus*, sendo, segundo ele, possíveis sinônimos. Contudo, discordamos dele. *A. viridintestinalis* possui o tronco muito mais compacto, e dedos dos quelíforos muito mais longos. Acreditamos ser muito mais próxima de *A. pygmaeus*, uma espécie também de hábitos compacto e comum na costa caribenha.

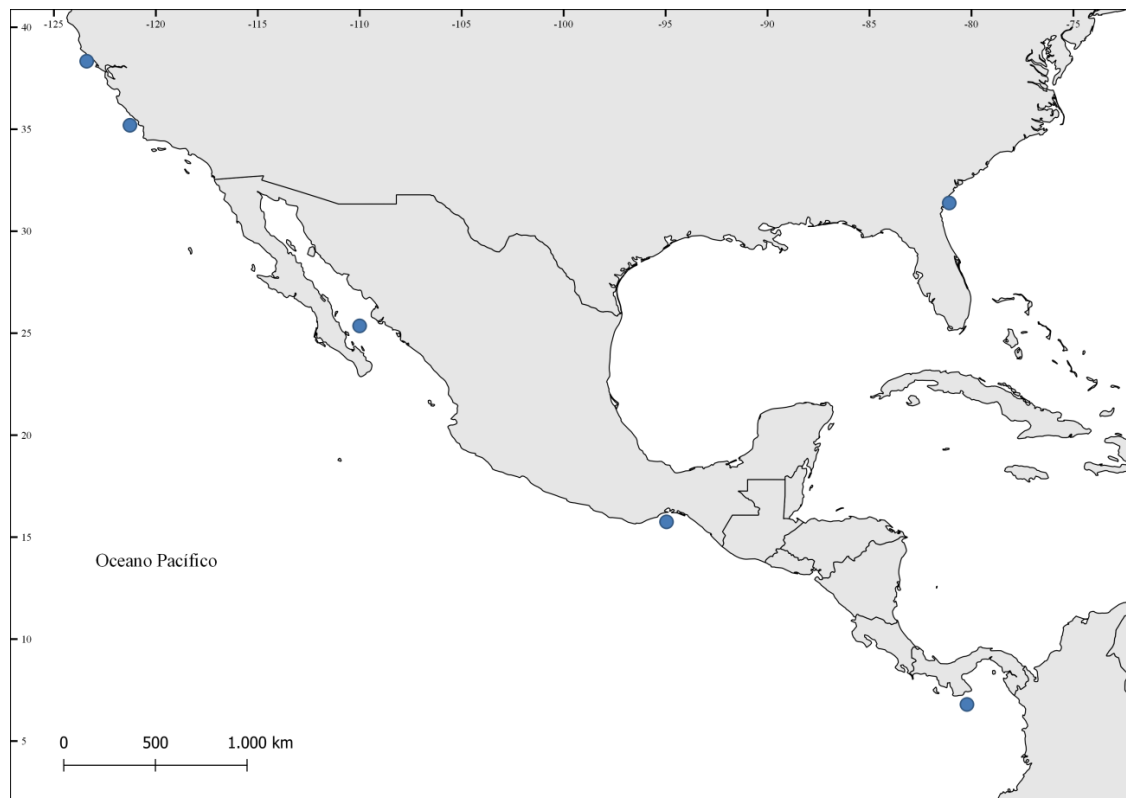


Figura 94: Distribuição conhecida de *Anoplodactylus viridintestinalis*. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida.

***Anoplodactylus* sp. 1**

Material: **Brasil** (MZUSP 028) 1 jovem, Canal de Piaçaguera, Santos (7.353.854S/362.933W), 11.xii.2013, Econsult Estudos Ambientais; (MZUSP 058) 1 jovem, Ilha Grande, 30.v; (MZUSP 187) 1 jovem, Praia de Boa Viagem, Niterói, Rio de Janeiro, 26.ii.2009, da Costa, R.A.G., 2E; (MZUSP 188) 1 jovem, Praia de Boa Viagem, Niterói, Rio de Janeiro, 3H; (MZUSP 216) 2 jovens, Ilha Grande, 25.xi.2004, 1I; (MZUSP 229) 1 jovem, Praia do Itacurussá, Ilha do Cardoso, São Paulo, 02.ii.1956; (UNICAMP 016–2) 1 jovem, Praia do Sino, Ilhabela, São Paulo, 26.ii.2008; (UESC) 1 jovem, Morro de

Pernambuco, Bahia, NaGISA; (UFS) 1 jovem, Rio Vaza Barris, Sergipe, 09.iv.2017, Corda 3 Placas 5 e 6.

Comentários: Animais muito jovens, impossibilitando a identificação específica.

***Anoplodactylus* sp. 2**

Material: **Brasil** (MZUSP 065) 1 fêmea, Praia de Boa Viagem, col. Elaine Albuquerque; (MZUSP 180) 1 fêmea, Ilhabela, São Paulo, 1959; (MZUSP 182) 1 fêmea, Cananeia, São Paulo, 20.ix.1950; (MZUSP 192) 1 fêmea, Ilha Grande, 12; (MZUSP 260) 2 fêmeas, Santos/Guarujá, São Paulo.

Comentários: *Anoplodactylus* é um gênero complicado, estando os principais caracteres morfológicos presentes apenas nos machos, sendo quase impossível a identificação de exemplares fêmeas quando não acompanhadas dos machos (Arango & Maxmen, 2006).

PYCNOGONIDAE WILSON, 1878

Chave para os gêneros encontrados de Pycnogonidae:

1. Animal com cinco pares de pernas*Pentapycnon*
1'. Animal com quatro pares de pernas*Pycnogonum*

***Pentapycnon* Bouvier, 1910**

***Pentapycnon geayi* Bouvier, 1911 (figuras 95 e 96)**

Material: **Brasil** (UESC) 1 fêmea, Morro de Pernambuco, Bahia, MPR1; (UESC) 1 fêmea, Morro de Pernambuco, Bahia, MPC13; (UESC) 1 fêmea, Morro de Pernambuco, Bahia, MPC20; (UESC) 1 jovem, Morro de Pernambuco, Bahia, MPC18.

Diagnose: Tronco pequeno e robusto, com cutícula reticulada, possui um tubérculo arredondado próximo a margem distal dos segmentos 1 a 4. Com cinco pares de pernas. Probóscide alongada, em forma de funil, com pequenas setas laterais. Processos laterais contíguos. Tubérculo ocular pequeno e arredondado. Ovígero reduzido a dois pequenos tubérculos. Pernas curtas, com pequenos tubérculos e setas esparsas. Fêmur e tibia 1 do mesmo tamanho. Tibia 2 metade do comprimento da tibia 1. Próximo maior que a tibia

2, com muitas setas ventrais, e setas esparsas laterais e dorsais. Garra principal metade do comprimento do própodo.

Distribuição: Brasil: Espírito Santo, Paraíba, Rio Grande do Norte, Ceará, Pará, ao largo do Amapá (Lucena & Christoffersen, 2018c), Bahia. Guiana Francesa, Suriname, Martinique, Porto Rico, Costa Rica (Atlântico), Espanha (Atlântico) (Lucena & Christoffersen, 2018c; Lucena et al., 2019; Sabroux et al., 2019b).

Material tipo: Desconhecido.

Comentários: *P. geayi* se distribui ao longo de toda a costa intertropical do oeste do Atlântico com uma morfologia praticamente invariável. Aqui encontramos um animal jovem, que apenas difere dos adultos por possuir uma probóscide mais estreita.

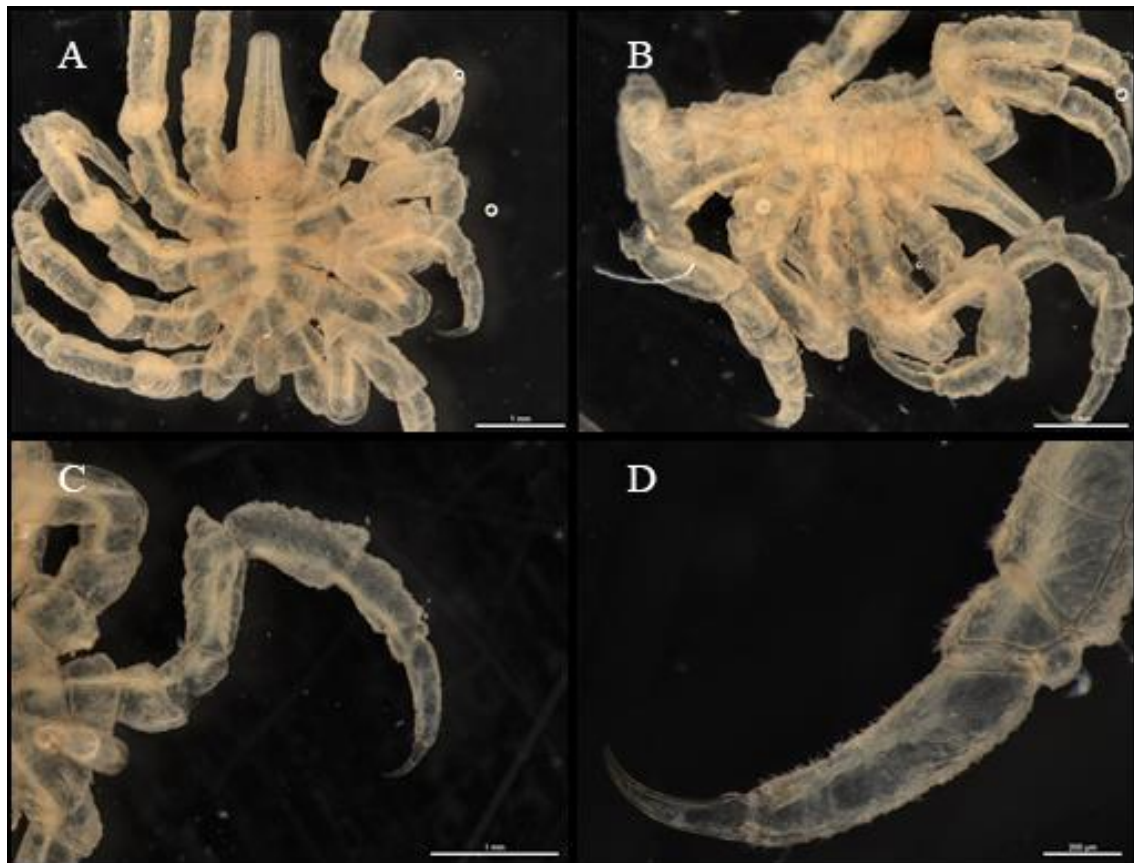


Figura 95: *Pentapycnon geayi* (UESC) fêmea. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, perna; D, artículos distais da perna.

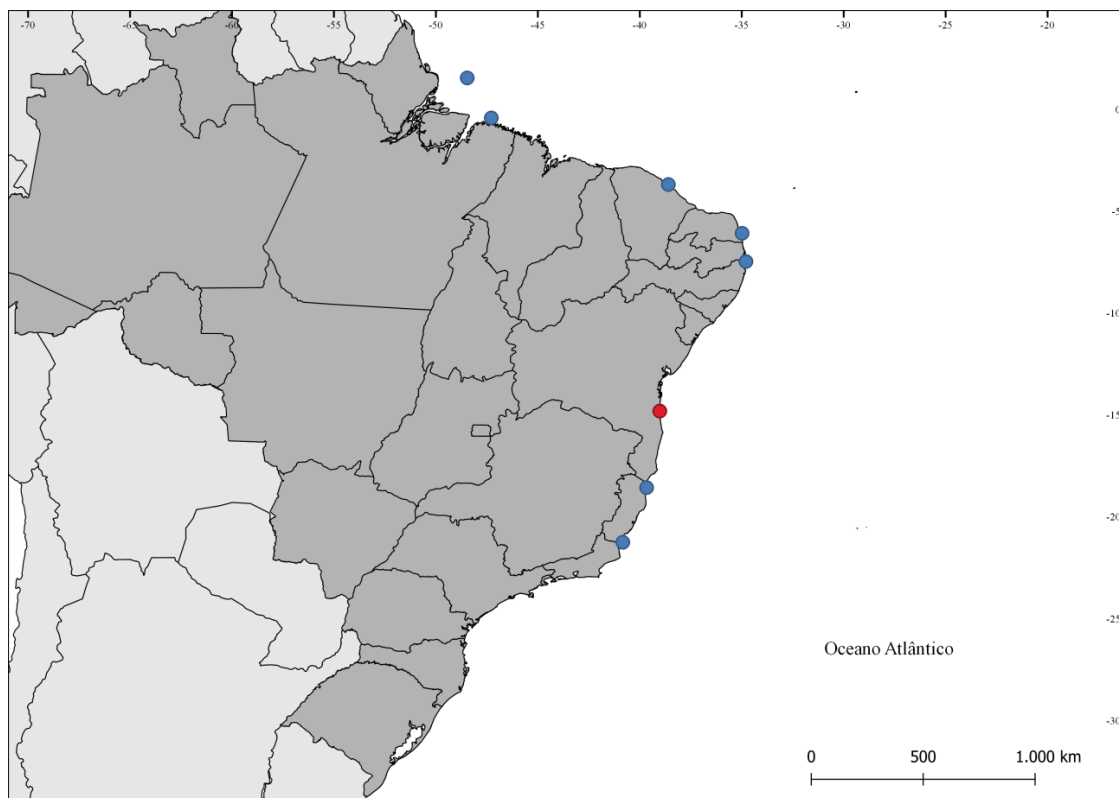


Figura 96: Distribuição de *Pentapycnon geayi* no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Círculo vermelho: novo registro.

***Pycnogonum* Brünnich, 1764**

Chave para as espécies encontradas de *Pycnogonum*:

1. Reticulação na cutícula. Probóscide cônica e alongada 2
- 1'. Cutícula não reticulada, com muitas glândulas pequenas. Probóscide em forma de barril, curta*P. cessaci*
2. Probóscide alongada, com $\frac{3}{4}$ ou mais do comprimento do tronco. Processos laterais com tubérculos pequenos. Abdômen longo, chegando pelo menos até a região distal da coxa 1 das pernas 4*P. elephas*
- 2'. Probóscide curta, com até $\frac{1}{2}$ do comprimento do tronco. Processos laterais com três tubérculos robustos. Abdômen curto, não alcançando a metade da coxa 1 das pernas 4*P. gibberum*

***Pycnogonum cessaci* Bouvier, 1911 (figuras 97 e 98)**

Pycnogonum pamphorum Marcus, 1940: 115–117, fig. 16a–d.

Pycnogonum leticiae Mello-Leitão, 1945: 1–4, figs. 1–5.

Pycnogonum (Retroviger) cessaci – Stock 1974: 1085, fig. 58d.

Material: Brasil (MZUSP 102) 1 fêmea, Boa Viagem, Rio de Janeiro, Fauna fital 4M; (MZUSP 110) 1 macho, Boa Viagem, Rio de Janeiro, Fauna fital 4A; (MZUSP 155) 1 fêmea, Praia de Boa Viagem, Niterói, Rio de Janeiro, 28.i.2009, col. da Costa, R.A.G., 5D; (MZUSP 218) 1 macho, Boa Viagem, Rio de Janeiro, Fauna bryozoa 2D; (MZUSP 243) 1 fêmeas, Ubatuba, São Paulo; (UESC) 1 macho e 1 fêmea, Morro de Pernambuco, Bahia, MPS5; (UESC) 1 macho, Morro de Pernambuco, Bahia, MPR1; (UESC) 1 fêmea, Morro de Pernambuco, Bahia, MPR5; (UESC) 1 fêmea, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB1; (UESC) 1 jovem, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB16; (UESC) 2 fêmeas e 1 jovem, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB7; (UESC) 4 machos e 2 fêmeas, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB14; (UESC) 1 macho e 1 jovem, Morro de Pernambuco, Bahia, S/ET SARG.; (UESC) 1 macho e 1 fêmea, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB1; (UESC) 1 fêmeas, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB13; (UESC) 4 fêmeas e 7 jovens, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB12; (UESC) 6 machos, 2 fêmeas e 2 jovens, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB9; (UESC) 2 machos, 3 fêmeas e 5 jovens, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB20; (UESC) 1 macho, MPR7; (UESC) 1 macho e 1 fêmea, Morro de Pernambuco, Bahia, MPC3; (UESC) 5 fêmeas e 3 jovens, Morro de Pernambuco, Bahia, MPC13; (UESC) 1 fêmea, Morro de Pernambuco, Bahia, B5; (UESC) 1 fêmea, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB20; (UESC) 1 macho e 1 fêmea, Morro de Pernambuco, Bahia, MPC5; (UESC) 1 macho, Morro de Pernambuco, Bahia, MPC15; (UESC) 1 macho, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB17; (UESC) 1 macho, Morro de Pernambuco, Bahia, MPC9; (UESC) 3 machos, Morro de Pernambuco, Bahia, MPC2; (UESC) 1 macho, Morro de Pernambuco, Bahia, MPB12; (UESC) 3 machos, 2 fêmeas e 2 jovens, Morro de Pernambuco, Bahia, MPC12; (UESC) 1 fêmea, Morro de Pernambuco, Bahia, MPC19; (UESC) 1 macho e 2 fêmeas, Morro de Pernambuco, Bahia, MPC1; (UESC) 1 macho e 3 fêmeas, Morro de Pernambuco, Bahia, MPC18; (UESC) 4 machos e 6 fêmeas, Morro de Pernambuco, Bahia, MPC15.

Diagnose: Tronco pequeno e robusto, cutícula coberta por pequenas glândulas. Tronco com um tubérculo dorsal na região distal de cada segmento. Probóscide em forma de barril. Processos laterais com um tubérculo dorsal arredondado. Ovígero com sete artículos e uma garra terminal. Pernas curtas. Tíbia 2 com 2/3 do comprimento do própodo. Garras auxiliares muito reduzidas.

Distribuição: Anfiatlântico. Uruguai. Brasil: São Paulo, Rio de Janeiro, Bahia e Paraíba (Lucena, 2016; Lucena & Christoffersen 2018a, c; Lucena et al., 2019), Bahia.

Venezuela, Colômbia, Oeste da África, Panamá (Pacífico) (Müller, 1993; Child, 1998a; Carranza et al., 2007; Müller & Krapp, 2009).

Material tipo: Desconhecido.

Comentários: Alguns indivíduos (principalmente fêmeas), provenientes de Morro de Pernambuco, possuem o corpo mais dilatado, com os processos laterais contíguos e probóscide mais arredondada. Acreditamos que estas características possam estar relacionadas com o período reprodutivo. Mais estudos são necessários para confirmar, ou não, tal hipótese.

O gênero *Pycnogonum* é conhecido por possuir baixa densidade populacional (Child, 1998a). Das cinco espécies conhecidas para o litoral brasileiro atualmente, esta é a espécie mais comum e abundante do gênero, ocorrendo desde a Paraíba até São Paulo. É provável que ocorra por todo o litoral, uma vez que já foi registrada no Caribe e no Uruguai, apenas não tendo sido amostrado devido à ausência de coletas na região Norte e Sul. Aqui ampliamos o seu registro para a Bahia.

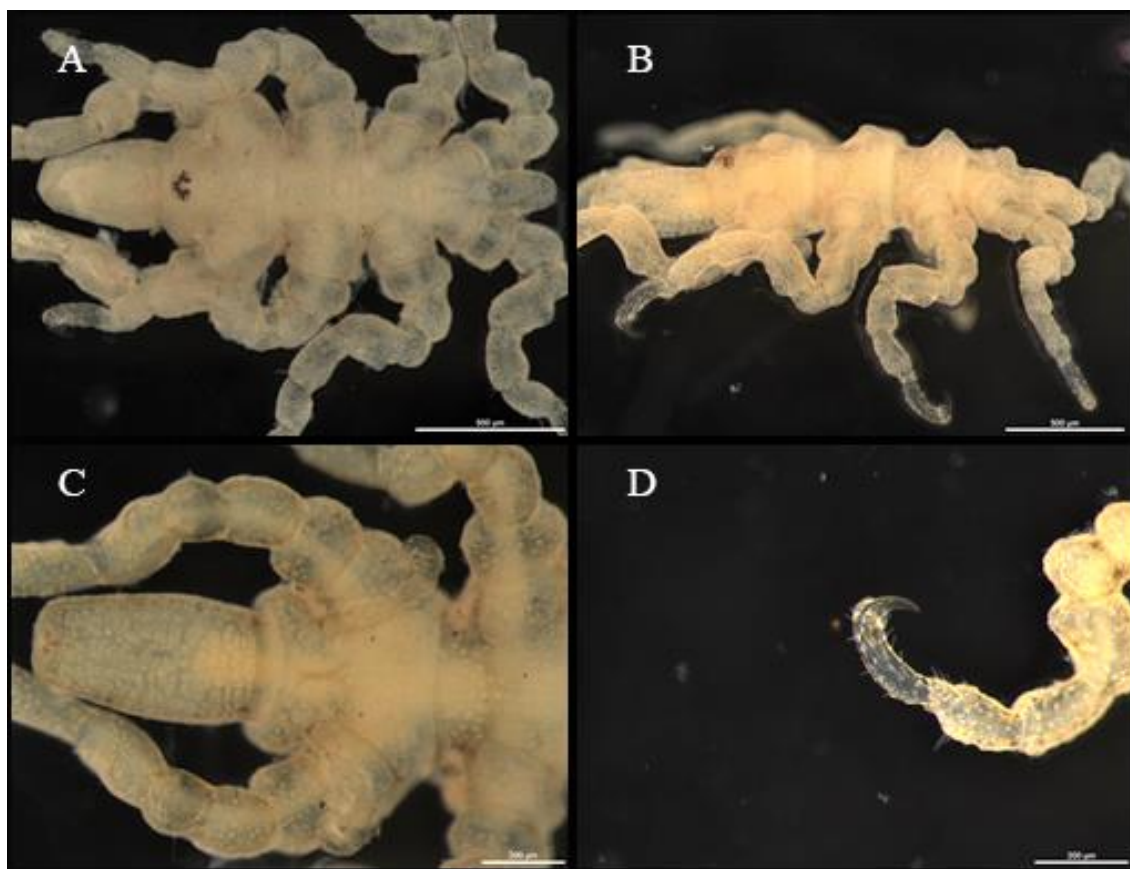


Figura 97: *Pycnogonum cessaci* (UESC) macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, ovígero; D, artículos distais da perna.

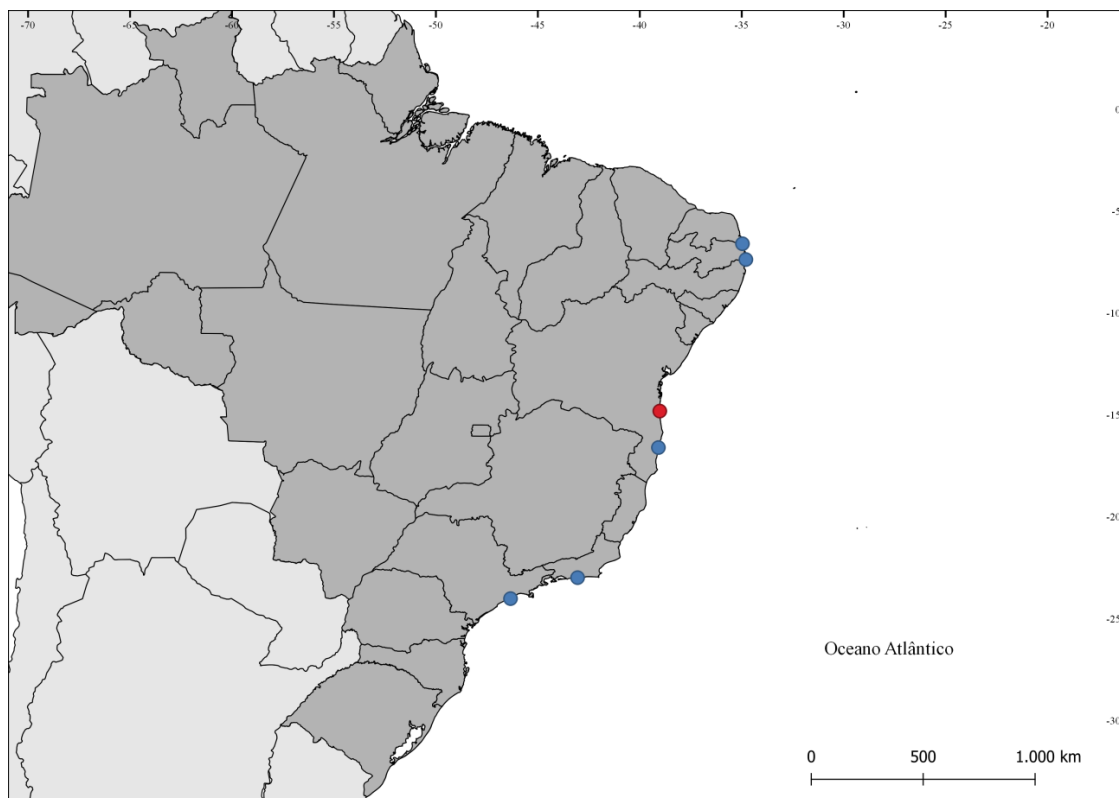


Figura 98: Distribuição de *Pycnoogonum cessaci* no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida. Círculo vermelho: novo registro.

***Pycnogonum elephas* Stock, 1966** (figuras 99 e 100)

Material: **Brasil** (UNICAMP 056–2) 1 macho, Baía do Araçá, São Sebastião, São Paulo, 21.ii.2013.

Diagnose: Tronco compacto, com um tubérculo cônico alongado na região dorsal de cada um dos três primeiros segmentos. Probóscide mais longa que o tronco, e levemente curvada para baixo. Processos laterais contíguos, com um tubérculo arredondado dorsal. Pernas robustas. Abdômen alongado, alcançando a metade da coxa 2. Fêmur pouco maior que a tíbia 1, sendo o maior artículo da perna. Própodo alongado e levemente curvado, com pequenas setas bifurcadas ao longo de todo o comprimento da sola.

Distribuição: Entre a foz do Rio de la Plata e o Rio de Janeiro (Stock, 1966).

Material tipo: Desconhecido.

Comentários: Este é o primeiro registro desta espécie desde a sua descrição. Sua área de ocorrência é incerta, uma vez que o material analisado por Stock (1966) não possuía as estações de coleta definidos, sendo referenciado sua localidade tipo “entre a foz do

Rio de la Plata e o Rio de Janeiro” (Stock, 1966). Além disso todo o material analisado por ele está perdido.

Assim como em sua descrição original, o material analisado possui os tubérculos dorsais do tronco mais curtos que o tubérculo ocular, a probóscide um pouco maior que o tronco e com uma leve dilatação na ponta, o mesmo padrão de setas nos própodos, e o abdômen bem alongado. A única diferença encontrada está na presença de ovígero no macho, que possui sete artículos e uma garra terminal. O material analisado por Stock (1966) era constituído por duas fêmeas e um “suposto macho, principalmente por causa dos poros genitais que são muito pequenos e presumivelmente presentes a superfície dorsal de todas as pernas” (Stock, 1966, tradução livre). O macho em questão não possuía ovígeros, e foi encarado por Stock como sendo este o padrão para a espécie. Acreditamos que o macho analisado por Stock (1966) se tratava de um jovem, o que explicaria a ausência dos ovígeros.



Figura 99: *Pycnogonum elephas* (UNICAMP 056-2) macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, ovígero; D, artículos distais da perna.



Figura 100: Distribuição de *Pycnogonum elephas* no Brasil. Interrogação azul: provável distribuição previamente conhecida. Círculo vermelho: novo registro.

***Pycnogonum gibberum* du Bois-Reymond Marcus & Marcus, 1962** (figuras 101 e 102)

Pycnogonum (Retroviger) gibberum – Stock, 1992a: 136.

Material: **Brasil** **Holótipo** – (MZUSP 016) 1 macho, Laje de Santos, Est. 16, São Paulo, 23.iii.1961, Seção de Necton, 31 a 32 m.

Demais material – **Local incerto** (MZUSP 063) 1 fêmea, SS #15 P1; (MZUSP 067) 1 fêmea, SS #19 P1; (MZUSP 069) 1 fêmea, SS #14 P1; (MZUSP 078) 1 fêmea, SS #15 P1, verão, 1998; (MZUSP 225) 1 fêmea, SS #9 P1, verão, 1998; **Brasil** (MZUSP 041) 1 fêmea, Baía de Sepetiba, Rio de Janeiro, 20.xii.2001, Bloballast, SBOB M002, C02(1), Sedimento inconsolidado; (MZUSP 085) 18 machos e 22 fêmeas, St. 52/CB90, 19°33'S 39°34'W, Espírito Santo, 29.v.1987, 34 m; (MZUSP 086) 23 machos e 32 fêmeas, St. 52/CB90, 19°33'S 39°34'W, Espírito Santo, 29.v.1987, 34 m; (MZUSP 167) 4 machos, 19°33'S 39°34'W, Espírito Santo, 29.v.1987, 34 m, St. 52/CB90; (MZUSP 204) 1 macho, Enseada de Caraguatatuba, São Paulo, 19,5 m, 23°42.945'S 45°20.815'W; (UNICAMP 060) 1 fêmea, Baía do Araçá, São Sebastião, São Paulo, 21.ii.2013.

Descrição: Tronco robusto; corpo com ornamentação reticular na cutícula, coberto por pequenos tubérculos e setas esparsas; segmentação completa, com um tubérculo alongado, levemente arredondado para frente, e de ápice arredondado, na margem distal dos segmentos 1 a 3, segmento 4 com um tubérculo muito pequeno próximo a base do abdômen; tubérculos dos segmentos 1 a 3 maiores que o tubérculo ocular, e com pequenas setas distribuídas ao longo do seu comprimento. Processos laterais contíguos e com tubérculos dorsais, sendo os medianos maiores; processo lateral 1 com um tubérculo mediano e um posterior; processos laterais 2 e 3 com um anterior, um mediano e um posterior; processo lateral 4 apenas com o mediano. Probóscide com aproximadamente 2/3 do comprimento do tronco; cônica, com a metade anterior levemente curvada para baixo, e a margem anterior levemente dilatada; margem anterior com aproximadamente 1/3 da largura da base da probóscide. Tubérculo ocular curto e arredondado; com quatro olhos medianos. Abdômen voltado para trás, alargado na margem distal, com um tubérculo dorso-distal.

Ovígero com 8 artículos e uma garra terminal; artículos 4, 5 e 6 são os mais longos, sendo o 5 pouco maior que os demais; artículos 1, 2 e 3 mais largos que longos, sendo os menores artículos; artículo 3 com uma pequena seta ventral, e artículo 4 com uma seta dorsal; artículo 8 com três espinhos pequenos na região ventral; garra terminal com 4/5 do comprimento do artículo 8.

Pernas alongadas, com pequenos tubérculos ao longo de sua extensão, e com pequenas setas regulares e bífidas esparsas. Coxa 1 mais larga que longa, sendo mais larga que as demais; com um tubérculo mediano dorsal robusto e dois laterais. Coxa 2 mais estreita e mais longa que a coxa 1, com dois tubérculos dorsais. Coxa 3 menor e mais estreita que as anteriores. Fêmur mais longo que a tíbia 1 e 2; com um tubérculo terminal bífido e uma seta apical; com mais setas que os demais artículos, sendo as setas distais mais alongadas. Tíbia 1 com 2/3 do comprimento do fêmur; região distal mais dilatada, e com uma seta terminal. Tíbia 2 com metade do comprimento da tíbia 1. Tarso pequeno e trapezoidal. Própodo quase do mesmo tamanho da tíbia 2 e tarso juntos. Tíbia 2, tarso e própodo com muitas setas bífidas concentradas na região ventral; setas com a bifurcação mais alongada que as setas dos demais artículos da perna. Garra terminal levemente curvada, com quase metade do comprimento do própodo. Poros genitais não observados.

Distribuição: Brasil: São Paulo, Rio de Janeiro e Espírito Santo (Lucena & Christoffersen, 2018a, c).

Material tipo: Holótipo (MZUSP 016).

Comentários: Três principais diferenças foram observadas entre a descrição original e o espécime analisado. A primeira é o número de artículos no ovígero. Du Bois-Reymond Marcus & Marcus (1962), apesar de ilustrarem oito artículos, citam a presença de sete artículos mais a garra terminal. No holótipo analisado observamos a presença de oito artículos mais a garra terminal, além de três pequenas setas na região ventral do oitavo artículo, não descrito anteriormente. A segunda é a forma da probóscide, que é ilustrada possuindo uma dilatação próxima a base. Contudo observamos que ela é cônica, sem tal dilatação. Além disso, possui na região da boca com uma leve dilatação, e largura pouco menor que a metade do comprimento da base da probóscide, enquanto que na descrição original a região da boca possuía 1/3 da largura da base. Por fim, observamos a presença de setas bifurcadas não só no própodo, mas também ao longo de toda a perna, havendo uma leve diferença entre essas setas, enquanto as setas do própodo possuem uma bifurcação mais evidente (com quase metade do comprimento da seta), as da perna possuem uma bifurcação menor (com 1/3 do comprimento da seta).

Estas características aproximam ainda mais *P. gibberum* de *P. elephas* morfológicamente. Estas são duas espécies simpátricas, apesar da incerta localização-tipo de *P. elephas* (entre o Rio de Janeiro e o Rio de la Plata). Apesar da grande similaridade, podem ser distinguidas pelo tamanho e da probóscide, que é mais fina e alongada (maior que o tronco) em *P. elephas*; o padrão de ornamentação nos processos laterais e coxas 1, apenas um tubérculo dorsal nos processos laterais e sem tubérculos nas coxas em *P. elephas*; e a forma dos tubérculos do tronco, mais finos e levemente pontiagudos em *P. elephas*.

Em relação ao espécime proveniente da UNICAMP observamos a presença de uma probóscide mais estreita, uma menor quantidade de tubérculos nas coxas, o primeiro tubérculo dorsal do tronco menor que o tubérculo ocular, e o terceiro tubérculo do troco muito reduzido (possivelmente um problema de desenvolvimento). As demais características são iguais ao do holótipo.

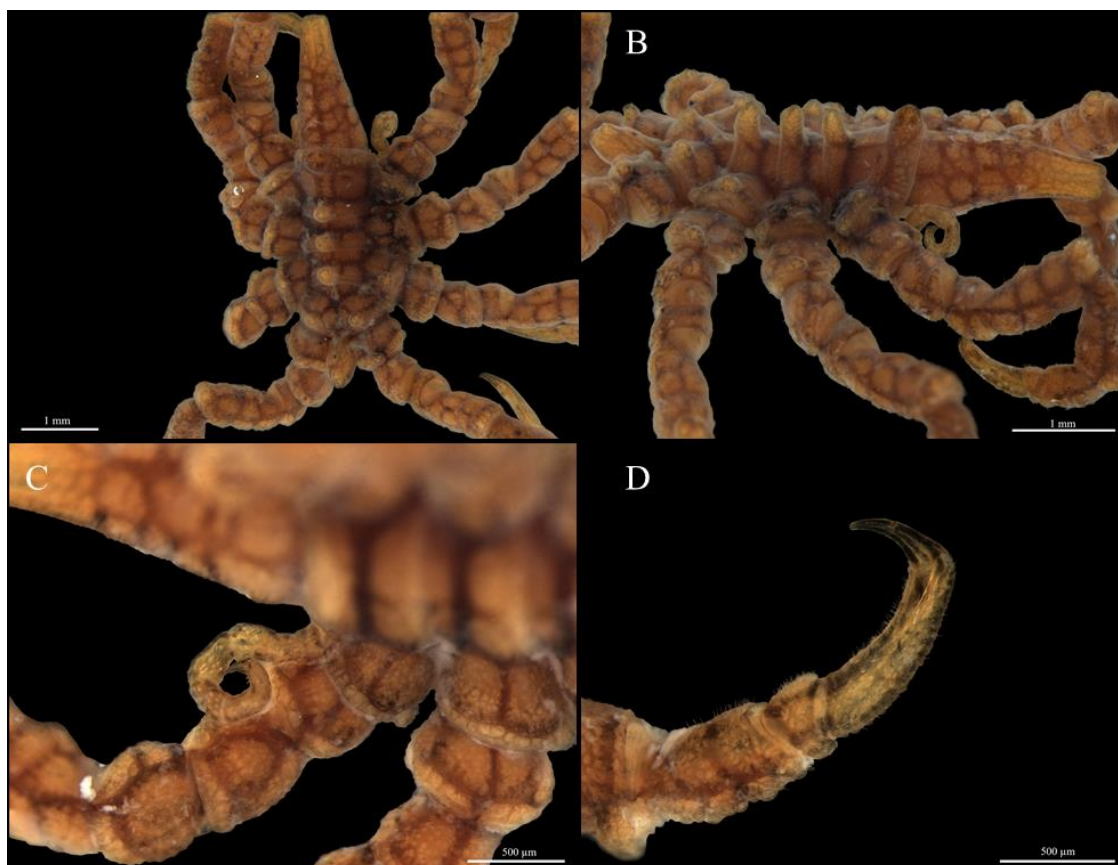


Figura 101: *Pycnogonum gibberum* (MZUSP 016) macho. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, ovígero; D, artículos distais da perna.

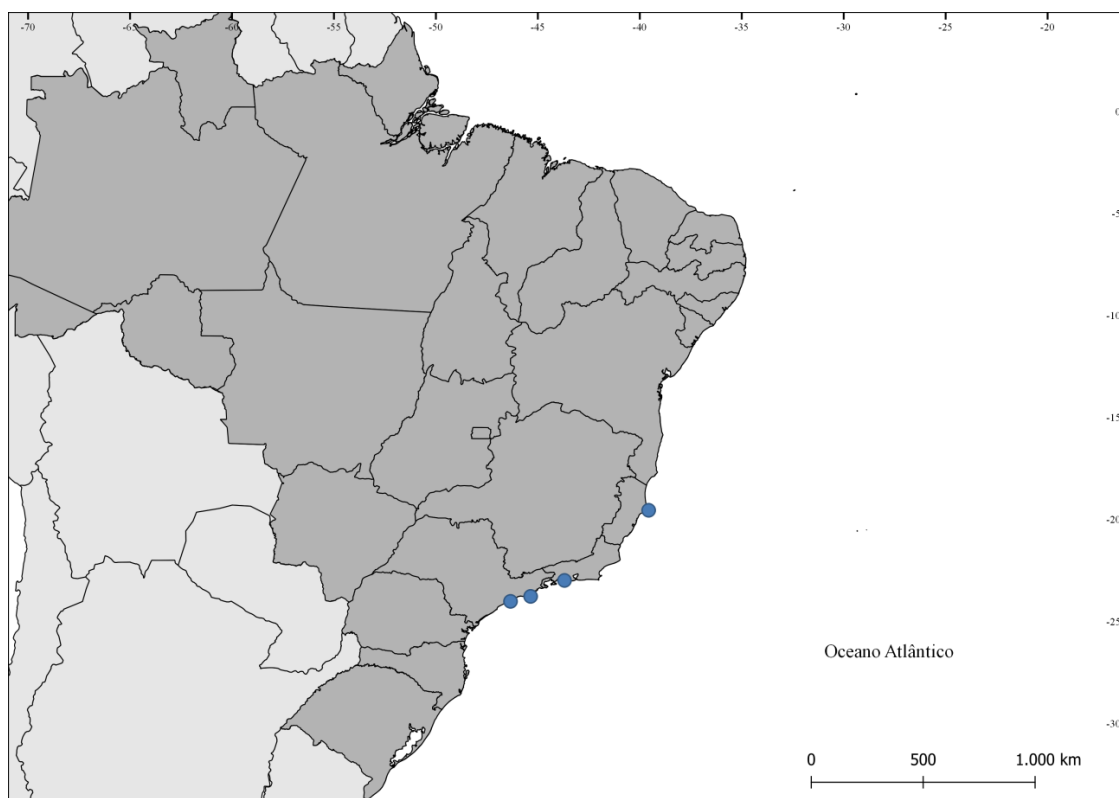


Figura 102: Distribuição de *Pycnogonum gibberum* no Brasil. Círculos azuis: distribuição previamente conhecida.

***Pycnogonum* sp.**

Material: **Brasil** (UNICAMP 057) 2 indivíduos, Baía do Araçá, São Sebastião, São Paulo, 21.ii.2013.

Comentários: Animais completamente fragmentados, impossível a identificação específica.

6. DISCUSSÃO

No geral, as coleções biológicas brasileiras possuem um grande acervo de material depositado (Zaher & Young, 2003). Grande parte deste material ainda não foi estudado sistematicamente (Lewinsohn & Prado, 2006), como pode ser evidenciado no presente trabalho. Com os registros aqui realizados, ampliamos consideravelmente o número de espécies para alguns estados. Nossos dados aumentaram de 35 para 40 o número de espécies conhecidas para São Paulo, de 33 para 38 no Rio de Janeiro, de sete para 14 na Bahia, de 16 para 18 no Espírito Santo, de cinco para sete no Rio Grande do Sul, de quatro para cinco em Santa Catarina, de 11 para 12 em Pernambuco. Registramos, pela primeira vez, quatro espécies para Sergipe, que não possuía nenhuma espécie conhecida. Ampliamos também o número de espécies conhecidas para o Brasil, 83 até 2016 (Lucena, 2016; Lucena & Christoffersen, 2018a), para 86 atualmente. Os três novos registros para o Brasil, feitos aqui, também são novos registros para o Atlântico Sul (*Achelia echinata*, *Anoplodactylus trispinosus* e *Endeis flaccida*). Além disso, ampliamos o número de espécies conhecidas para o Uruguai, de 26 (Scarabino et al., 2019) para 28.

Anoplodactylus trispinosus e *Endeis flaccida* são espécies muito comuns na região caribenha, tendo sido previamente registradas para o norte da América do Sul. Seu registro para o Brasil pode ser considerado como esperado, uma vez que são espécies de águas quentes, especialmente *E. flaccida*, que é amplamente distribuída em regiões tropicais. Contudo, o registro de *Achelia echinata* é um tanto inesperado. Esta espécie é tida como boreal (Utinomi, 1959), amplamente distribuída no Norte do Atlântico, especialmente na Europa e no Mediterrâneo, e no oeste do Pacífico, onde está associada principalmente a algas (Bamber & Davis, 1982; Bamber & Costa, 2009). É possível que sua ocorrência no Brasil esteja relacionada ao transporte acidental via embarcações.

Já as duas espécies aqui reportadas pela primeira vez para o Uruguai (*Colossendeis megalonyx* e *Ammonothea tetrapoda*) são espécies com registros esperados para o Uruguai, uma vez que são animais de águas profundas e já conhecidas para a Argentina (Child, 1982b; Scarabino et al., 2019). Seu registro mais a norte (até o Uruguai), está provavelmente associado à Corrente Patagônica, que leva estas espécies mais a norte durante o inverno (Child, 1982b; Lucena & Christoffersen, 2018a; Scarabino et al., 2019).

Neste sentido, pode-se observar uma grande similaridade da fauna de Pycnogonida da região Uruguai com a região Sul do Brasil. Tais faunas são compostas predominantemente por espécies grandes, principalmente pertencentes aos gêneros *Pallenopsis*, *Colossendeis* e *Nymphon*, inverso do que ocorre no Nordeste, onde predominam espécies pequenas, principalmente dos gêneros *Achelia*, *Tanystylum* e *Anoplodactylus*. Tal similaridade se mantém no padrão de amostragem que, apesar de escassa, é predominantemente de águas mais profundas, praticamente não havendo amostragem nas regiões rasas. Enquanto que no Sudeste e Nordeste a amostragem de águas rasas é predominante. A região Sudeste possui bons acervos, tanto de águas rasas quanto profundas, sendo esta, sem sombra de dúvidas, a região melhor amostrada.

Já a região Norte é a que possui menos espécies registradas, apenas sete, todas realizadas por Stock (1974), sem nenhuma coleta em águas rasas. O agravante é a completa inexistência de material depositado nas principais coleções da região. É certo que Pycnogonida não é o grupo com grande densidade populacional, e nem de grande interesse econômico e científico (Arango, 2003b; Arango & Krapp, 2007). Contudo, é facilmente coletável como fauna acompanhante em coletas de algas, hidrozoários, além de vários outros grupos de invertebrados. A inexistência desses acervos demonstra a baixa amostragem de invertebrados na região. Para levantamentos futuros esta é a região que deve ser priorizada.

A maior parte das coleções brasileiras, pelo menos no que diz respeito aos pycnogonídeos, contêm, quase que integralmente, material proveniente de coletas pontuais. Amostraram poucas localidades e por um curto período de tempo, como as coleções da UESC, da FZBRS, MO-UFPE e da UNICAMP. Já as coleções do MZUSP e da UFPB são as mais representativas do Brasil. São as que mais se aproximam das coleções regionais (Papavero, 1994) uma vez que abrigam uma grande quantidade de material das regiões Sul-Sudeste e Norte-Nordeste, respectivamente, além de possuírem intervalos amostrais de pelo menos 40 anos. Ambas possuem quantidades significativas de materiais de outras regiões, tanto do Brasil como de outras partes do mundo. Enquanto a coleção do MZUSP possui 274 lotes e aproximadamente 1250 espécimes, com material extraregional proveniente da Antártida, Estados Unidos e Egito, a coleção da UFPB possui 286 lotes e 864 espécimes, com material extraregional proveniente da França e Singapura.

Apesar da boa representatividade presente nas coleções brasileiras, fica evidente a ausência histórica de coletas focadas no grupo. Mesmo durante o período de maior

pesquisa nacional com os picnogonídeos, entre as décadas de 1940 e 1970, quase todos os registros feitos foi a partir da fauna acompanhante. Isto faz com que a diversidade real do grupo em águas brasileiras seja subestimada. A aplicação dos métodos específicos de coleta para o grupo, como os propostos por Corrêa (1948), e adaptados por Lucena (2016), podem elevar consideravelmente o número de espécies conhecidas para o Brasil, mesmo nas regiões bem amostradas, como a região Sudeste.

6.1 ACESSO À INFORMAÇÃO

O acesso à informação é constitucional, previsto no artigo 5º, inciso XXXIII, onde “todos têm o direito a receber dos órgãos públicos informações de seu interesse particular ou de interesse coletivo ou geral (...)” (Santos, 2000; Peixoto et al., 2006). Tal entendimento também está presente na Política Nacional do Meio Ambiente (lei 6.938/1981, artigo 9º), e na Lei de Acesso à Informação Ambiental (lei nº 10.650/2003), que obriga que os órgãos e as entidades integrantes do Sistema Nacional do Meio Ambiente (Sisnama) a permitam “o acesso público aos documentos, expedientes e processos administrativos que tratem de matéria ambiental, e a fornecer todas as informações ambientais que estejam sob sua guarda (...)” (art. 2º, § 2º). Ao mesmo tempo, esta legislação classifica a diversidade biológica e acervos das coleções científicas como informação ambiental (Peixoto et al., 2006; Gonzalez, 2010). No cenário internacional, tais direitos foram expressos na Conferência das Nações Unidas sobre Meio Ambiente Humano (1972), na Convenção da Diversidade Biológica (CDB) (Canhos et al., 2006; Gonzalez, 2010).

Tem sido comum a utilização de bases de dados online, como SpeciesLink e GBIF (Global Biodiversity Information Facility), para depósito dos dados presentes nas coleções biológicas (Wen et al., 2015). Contudo, para isto, é necessário que as coleções possuam seus acervos organizados e informatizados. Infelizmente, esta não é a prática comum no Brasil, onde, apenas a coleção da UNICAMP, no que diz respeito aos picnogonídeos, possui seu acervo informatizado e disponível para acesso via SpeciesLink. O processo de informatização não é acessível a todas as coleções brasileiras, seja por limitações financeiras, uma vez que parte considerável das coleções não possuem apoio governamental para isso (há coleções que nem sequer possuem estoque de álcool para a sua manutenção), seja, principalmente, pela falta de recursos humanos para realizar tal tarefa.

Contudo, o processo de informatização, apesar de necessário, não é o único meio para garantir o acesso à informação depositada nas coleções biológicas. Estas informações podem ser acessadas via publicações periódicas dos dados, ou por contato direto entre o(s) curador(es) e pesquisadores. Todavia, algumas instituições/pesquisadores acabam por impedir ou restringir o acesso às informações biológicas por eles guardadas. Das 27 coleções contactadas, os curadores de sete nunca retornaram os e-mails de contato, não informando assim sobre a existência ou não de material depositado, e cinco responderam a um primeiro contato informando da existência de material, mas não retornaram um segundo contato quando questionados sobre a disponibilidade do material para empréstimo (Anexo 1, Tabela 2). A prática de “engavetar material”, infelizmente, é corriqueira, sendo comum o relato de pesquisadores de diferentes áreas biológicas que foram impedidos de acessar determinado material. Não nos cabe aqui acusar as instituições de tal prática. Afinal, diversos fatores podem ter impedido/limitado o nosso contato com tais instituições. Contudo, o reconhecimento da existência de tais atitudes é necessário para a sua resolução.

A existência das leis e convenções, apesar de não garantir o acesso à informação, serve de suporte para que medidas sejam tomadas a fim de resolver tais limitações (Peixoto et al., 2006; Gonzalez, 2010). A principal medida é a informatização das coleções biológicas brasileiras, apesar da ausência de incentivo por parte do governo, principalmente nos tempos atuais de desmonte da pesquisa.

6.2 TIPOS

A inexistência de tipos é um problema muito comum na classe Pycgonida, isso não se restringe às espécies descritas por pesquisadores brasileiros. Das 1.348 espécies registradas no PycnoBase (Bamber et al., 2020b), apenas 497 possuem alguma menção sobre os tipos (existe apenas o nome da coleção, até o nome e o tombo). Muitos dos tipos originalmente determinados na descrição original foram perdidos posteriormente. Este é o caso de *Eurycyde platyspina* Stock, 1992, *Nymphon vulcanellum* e *Nymphon inaequipes*, descritas por Stock e depositadas no Museu de Zoologia de Amsterdã, mas que foram perdidas antes ou durante a mudança para o Museu Nacional de Leiden (Lucena & Christoffersen, 2018a).

Além disso, muitas espécies não possuem tipos determinados, seja por serem espécies muito antigas, não havendo ainda a existência de códigos de nomenclatura, ou, seja pela não exigência dos códigos para designação dos tipos no ato de descrição. Acreditamos que esta última situação explica o caso para a maioria das espécies descritas por pesquisadores brasileiros. Das 26 espécies descritas por brasileiros, apenas metade possui menção a um material tipo. Destas, seis são menções vagas, informando apenas a coleção na qual foi depositada (Anexo 1, Tabela 2). A existência e estabelecimento dos tipos são de suma importância, uma vez que proporcionam objetividade e estabilidade para a nomenclatura biológica (ICNZ, 1999).

A não designação dos tipos no ato de descrição das espécies brasileiras publicadas entre 1940 e 1970 aparenta ser um caso raro, sem previsões claras no Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICNZ). O ICNZ (1999) determina que todos os novos nomes publicados após 1930 devem estar em conformidade com a nomenclatura binominal e com o uso correto do alfabeto latino (Art. 11), além de estar acompanhado de uma descrição do espécime (Art. 13.1.1). Ao mesmo tempo, determina que toda espécie nominal publicada antes dos anos 2000 deve ter seu tipo fixado originalmente ou subsequentemente (Art. 72.2).

Já o artigo 73.2.1, ao tratar dos sítipos, determina que qualquer espécime nomeado como “cotipo” ou “tipo”, ou mesmo que não possuam etiquetas de identificação, mas que tenham sido utilizadas pelos autores para a descrição/ilustração das espécies, deve ser considerado como sítipos. Aqui podemos incluir boa parte das espécies descritas, especialmente por Marcus, que, apesar de não determinar os tipos, designa toda a sua série amostral, logo os sítipos. Tais sítipos, por sua vez, constituem a série tipo necessária para a validação destas espécies (Art. 73.2). Portanto, apesar de problemática, a não designação expressa por parte dos autores não fere os princípios básicos do código, mantendo tais espécies válidas.

Baseado nisto, com a análise do material proveniente da coleção do MZUSP, foi possível determinar o holótipo de *Pycnogoum gibberum*, além da série tipo utilizada por du Bois-Reymond Marcus (1959) para a descrição de *Anoplodactylus arescus*. Com a determinação da série-tipo de *A. arescus*, baseado no art. 72.4.1.1, e seguindo as exigências do art. 74, pudemos determinar seu lectótipo e paralectótipo. Contudo, ao analisarmos as coleções brasileiras, pudemos confirmar que todo o restante do material utilizado pelos pesquisadores brasileiros para suas descrições originais (com exceção do

material analisado por Mello-Leitão, que pode estar pelo MNRJ), está perdido, havendo a possibilidade da designação de neótipos, seguindo as exigências do art. 75.

Quatro espécies (*Achelia sawayai*, *Tanystylum isabellae*, *Anoplodactylus evelinae* e *Anoplodactylus stictus*) tiveram os neótipos sugeridos por Lucena (2016). Decidimos redesignar aqui outros dois neótipos (de *Achelia sawayai* e *Tanystylum isabellae*), por se adequarem melhor aos requisitos impostos pelo ICNZ (Art. 75). O neótipo de *A. stictus* foi aqui revisado e desconsiderado, uma vez que se trata de uma espécie problemática, de difícil identificação, necessitando assim de mais análises. Além disto, designamos também o neótipo de *Ascorhynchus corderoi*. Contudo, oito espécies permanecem ainda sem informações/determinações dos seus tipos (*Callipallene evelinae*, *C. gabriellae*, *Pallenopsis candidoi*, *Anoplodactylus aragaoi*, *A. marcusii*, *Achelia besnardi*, *Tanystylum evelinae*, *Nymphopsis melidae*). Para algumas destas espécies isto pode ser especialmente problemático, uma vez que foram espécies coletadas apenas no ato de sua descrição (como *Anoplodactylus aragaoi*, *Achelia besnardi* e *Nymphopsis melidae*), não tendo sido citados em levantamentos recentes, e não possuindo representação em coleções zoológicas nacionais. Ademais, algumas destas espécies podem ser consideradas como espécies problemáticas, uma vez que suas descrições são um tanto imprecisas, e por fazerem parte de grupos de difícil determinação, com uma grande quantidade de espécies morfologicamente muito semelhantes.

Por fim, destacamos a importância das coleções biológicas como fonte de informações da biodiversidade, possibilitando a descrição de novos táxons baseada em seus acervos, além do acesso a informações dadas como perdidas. O mapeamento dos acervos das coleções biológicas nacionais e internacionais é urgente e fundamental para a localização das espécies-tipo de Pycnogonida. Além de possibilitar a redescritção de espécies mal ou pobremente descritas/ilustradas, sua localização proporcionará a resolução de inúmeros problemas taxonômicos presentes no grupo.

7. CONCLUSÃO

Com a realização deste trabalho é possível concluir que:

1. As coleções biológicas brasileiras possuem consideráveis acervos de Pycnogonida depositados, sendo a maior parte fruto de amostragens pontuais;
2. O estudo destes acervos é essencial, uma vez que possibilita novos registros de espécies até para regiões consideradas bem amostradas, inclusive com espécies novas, como *Achelia echinata*, *Anoplodactylus trispinosus* e *Endeis flaccida*, novos registros para o hemisfério sul, e *Colossendeis megalonyx* e *Ammothea tetrapoda*, novos registros para o Uruguai;
3. Apesar de ser considerado como bem amostrado, o litoral brasileiro possui ainda uma grande diversidade de Pycnogonida a ser descrito, o que pode ser evidenciado pelo número crescente de novos registros e espécies novas descritas.
4. Os registros de Pycnogonida no litoral brasileiro são desiguais, sendo muito mais concentrados na região Sudeste, a qual possui acervos desde águas rasas até águas profundas. Já a região Nordeste tem amostragens mais consistentes na região rasa, porém raros registros de águas profundas, enquanto o inverso ocorre na região Sul, onde há poucos registros para regiões rasas, sendo sua maioria para águas profundas.
5. A região Norte é uma região prioritária para futuras amostragens, uma vez que não há nenhum acerto nas coleções do Norte, e a quantidade de espécimes depositados nas coleções das demais regiões é quase inexistente, o que é reflexo de uma amostragem praticamente nula;
6. No geral, as coleções brasileiras falham em fornecer informações sobre seus acervos, e em alguns casos dificultam o seu acesso por parte dos pesquisadores, o que pode ser mitigado com a informatização dos acervos;
7. A quase totalidade dos tipos das espécies brasileiras está perdido, havendo a necessidade de designação de neótipos;
8. Assim como a busca nas coleções nacionais, o mapeamento dos tipos nas coleções internacionais é importante para uma maior estabilidade taxonômica do grupo.

Capítulo 2

Análise Filogenética da Classe Pycnogonida

1. INTRODUÇÃO

Apesar de ser um grupo robusto, historicamente as relações familiares de Pycnogonida nunca foram muito claras, sendo a sua classificação interna considerada arbitrária (Kaestner, 1968) e muitas vezes idealizada por cada autor para satisfazer suas expectativas particulares (Bain, 1988). Elas sofreram e sofrem constantes revisões em função dos achados de novos espécimes que induzem a reavaliação dos conceitos vigentes (Hedgpeth, 1982). Alguns problemas podem influenciar tal processo: (1) a grande quantidade de apomorfias em Pycnogonida e a dificuldade de posicionamento entre os artrópodes (Dunlop & Arango, 2005), (2) a baixa representatividade dos grupos, já que a maior parte das espécies conhecidas foi descrita a partir de um baixo número de espécimes dificultando sua utilização em análises filogenéticas (Hedgpeth, 1982), (3) a falta de estudos sobre “caracteres filogeneticamente informativos” (Bain, 1988).

Historicamente a classificação do grupo se baseia na ocorrência/ausência dos três primeiros pares de apêndices (quelíforos, palpos e ovígeros) e no seu número de segmentos. Contudo, a grande quantidade de formas transicionais tem dificultado a divisão dos grupos (Hedgpeth, 1954). A dependência desses caracteres foi apontada por Fry (1978) como um dos fatores que causam a instabilidade de classificação do grupo. A partir da década de 1970 alguns trabalhos têm sugerido a utilização de outros caracteres como a glândula argamassadora e a presença/ausência de “strigilis” (Child, 1979). Contudo, esses caracteres são extremamente variáveis, sendo os resultados obtidos a partir deles inconstantes e arbitrários (Arnaud & Bamber, 1987).

A maior parte do debate sobre as relações entre os grupos se deu no campo da taxonomia, sem muitas reflexões sobre os processos evolutivos propriamente ditos (ver Marcus, 1940). Um dos primeiros a tentar compreender a evolução dos Pycnogonida foi Schimkewitsch (1906, 1913). Ele propôs um modelo de classificação baseado na condição dos três apêndices anteriores, chamado de “Sistema Periódico de Pantopoda”. Contudo, seu sistema nunca recebeu muita atenção.

Hedgpeth (1947, 1982), sugeriu a divisão de Pycnogonida em oito famílias, Nymphonidae, Ammotheidae, Colossendeidae, Pallenidae, Phoxichilidiidae, Endeidae, Pycnogonidae e Tanystylidae, com alguns gêneros transicionais entre essas famílias, que derivavam de um único ancestral comum (Figura 103). Seu ancestral comum era um pycnogonídeo primitivo hipotético, feito a partir da diagramação das principais características encontradas nos tipos mais comuns de Pycnogonida, uma vez que o

enraizamento era complicado, devido à posição incerta do grupo. Ele acreditava haver um processo de redução gradual dos apêndices, sendo Nymphonidae a família mais primitiva, devido à presença de quelíforos funcionais, ovígeros com 10 artículos e palpos longos. No outro extremo, apareceria Pycnogonidae, devido à ausência de apêndices cefálicos.

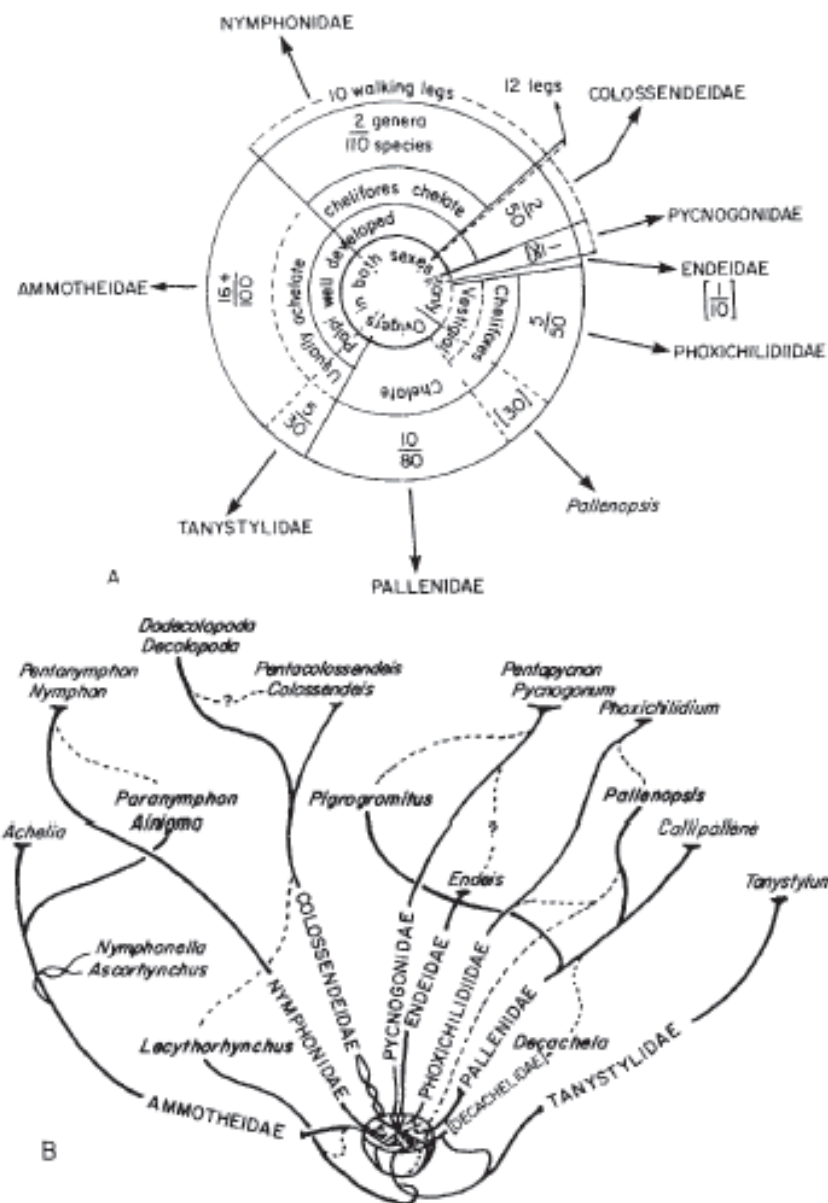


Figura 103: Classificação e filogenia propostas por Hedgpeth (1947). A, famílias, características e número aproximado de gêneros e espécies. B, árvore filogenética das famílias.

Fry (1978) utilizou os princípios da taxonomia numéricas (Figura 104) para tentar solucionar a instabilidade das classificações e estabilizar o número de famílias

aceitas. Para tal ele utilizou todas as espécies conhecidas para os 73 gêneros aceitos na época, e 45 caracteres morfológicos externos. Seus resultados dividiram os pycnogonídeos recentes em cinco ordens e 30 famílias, sendo a maior parte delas monotípicas. Suas modificações mais importantes foram a divisão de Ammonotheidae em mais de 10 famílias (incluindo Tanystylidae, Ascorhynchidae e Ammothellidae), Callipallenidae em quatro famílias, além de aproximar algumas e a formação de um grande grupo com a maior parte dos Ammonotheidae, Callipallenidae, Nymphonidae, Endeidae e Phoxichilidiidae.

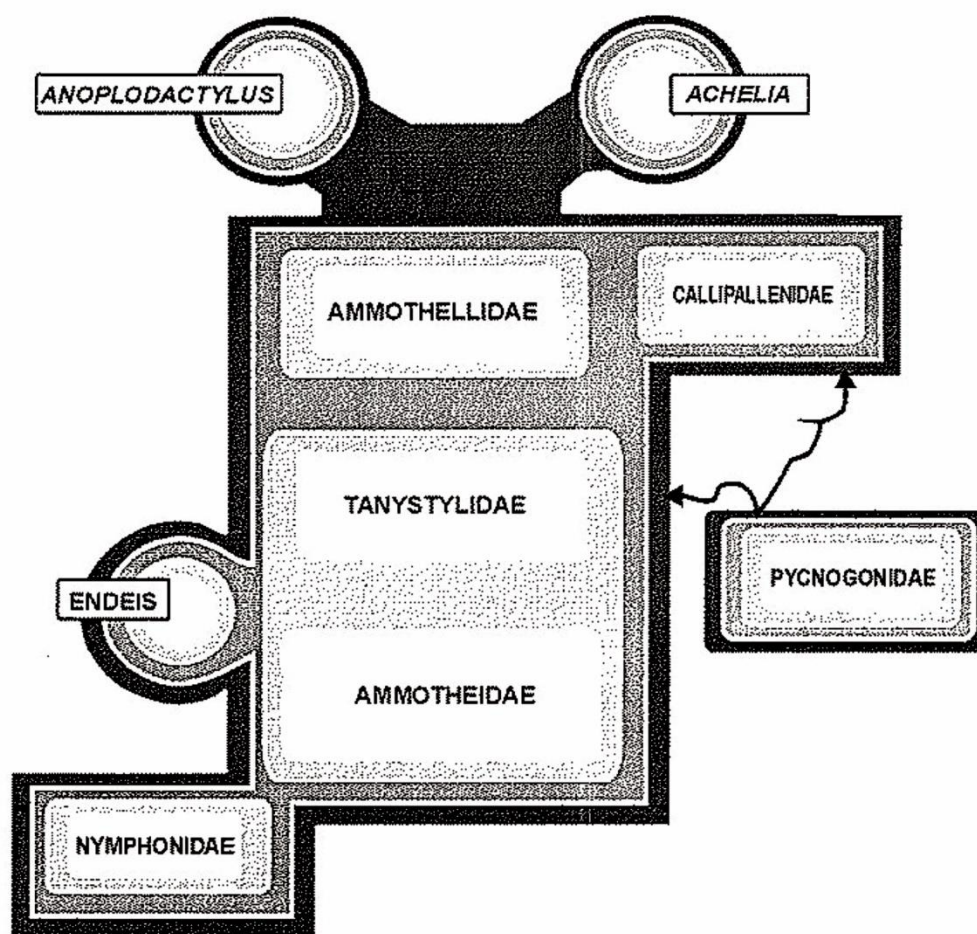


Figura 104: Cluster dos gêneros e famílias obtido por Fry (1978) a partir da análise do Coeficiente de Similaridade Geral de Gower.

Munilla & de Haro (1981) avaliaram, a partir de um estudo imunológico e eletroforético de proteínas do sangue de Pycnogonida, as relações filogenéticas de nove espécies de sete famílias diferentes que ocorriam em águas catalãs. Eles obtiveram a formação de cinco linhagens distintas (Figura 105). A primeira é formada por

Nymphonidae, considerada a família mais primitiva, próxima a Ammotheidae. Endeidae e Phoxichilidiidae estariam em um nível intermediário, entre Ammotheidae e Pycnogonidae. Callipallenidae e Pycnogonidae seriam os grupos mais derivados. Seus resultados foram muito semelhantes à proposta apresentada anteriormente por Hedgpeth (1947).

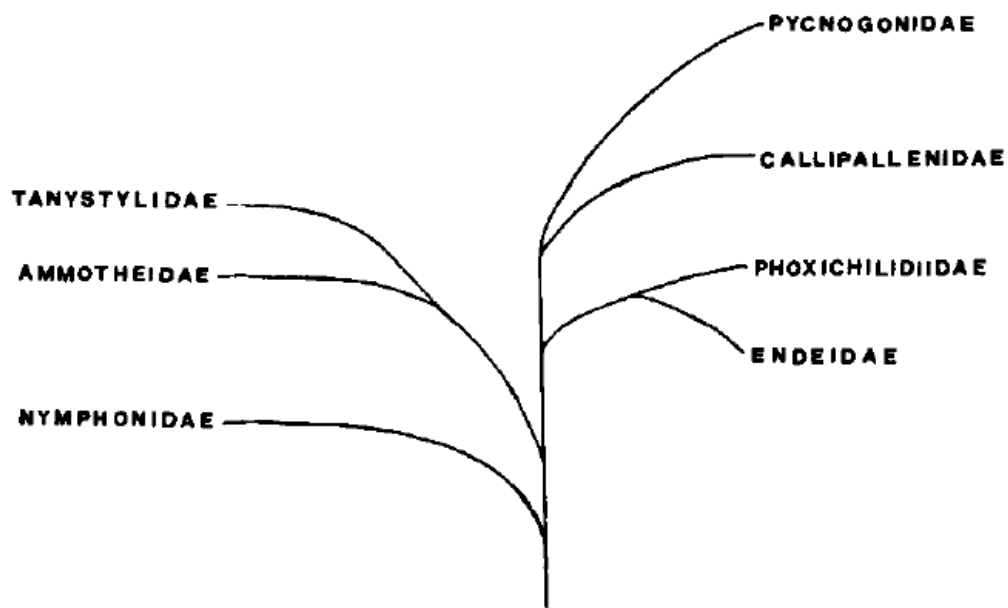


Figura 105: Relações filogenéticas entre as famílias de Pycnogonida proposta por Munilla & de Haro (1981).

Stock (1994) também se baseou na redução do número de artículos nos apêndices como o processo norteador da evolução dos Pycnogonida. Ele utilizou como grupo-irmão o fóssil Paleopantopoda (*Palaeoisopodus problematicus* Boili, 1928), e assumiu que o número básico de segmentos nas pernas, ovígeros e palpos era 10, e a probóscide e o abdômen tinham mais de um segmento. Utilizando de alguns conceitos filogenéticos, ele propôs a utilização de oito famílias (Ammotheidae, Nymphonidae, Callipallenidae, Pycnogonidae, Phoxichilidiidae, Colossendeidae, Rhynchothoracidae e Austrodecidae) (Figura 106). Para ele, Ammotheidae seria o grupo mais basal, devido à presença de gêneros com apêndices anteriores completos e a articulação na probóscide em *Eurycyde* Schiödte, 1857. A partir de Ammotheidae, Pycnogonida se dividiria em duas linhagens, uma com Nymphonidae e Callipallenidae como grupos “transicionais”,

e Phoxichilidiidae e Pycnogonidae como mais derivados, devido à redução/perda dos apêndices anteriores. Na outra linhagem Colossendeidae seria um grupo mais “transicional” e Rhynchothoracidae e Austrodecidae seriam mais derivados, novamente devido à redução dos apêndices.

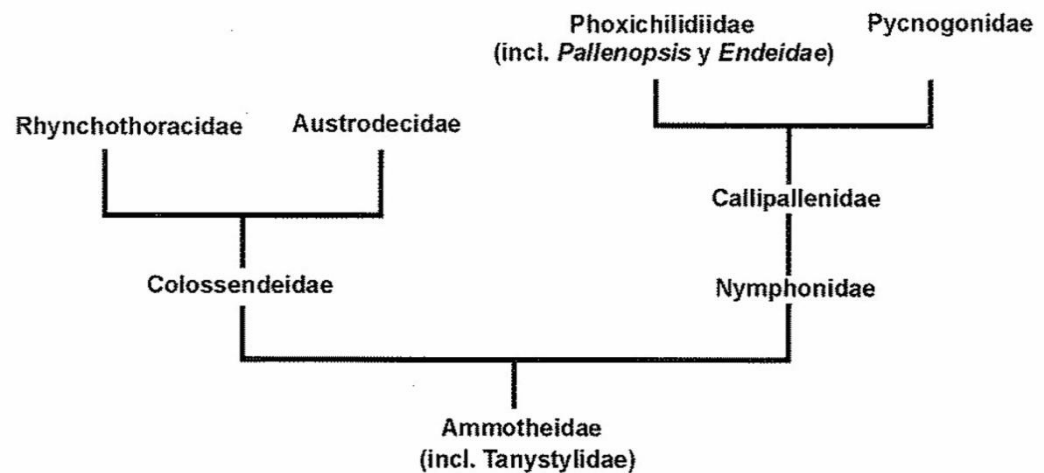


Figura 106: Relações filogenéticas propostas Stock (1994).

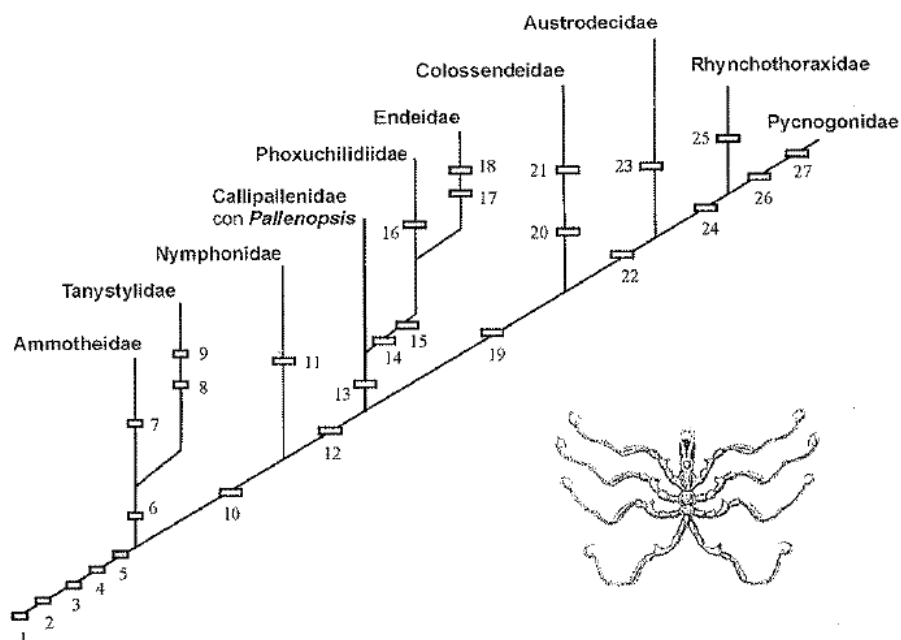


Figura 107: Cladograma apresentado por Munilla (1999) baseado nas famílias aceitas na época.

Cinco anos depois, Munilla (1999) apresentou pela primeira vez um cladograma da classificação dos Pycnogonida, baseado nas famílias aceitas na época (figura 107).

Naquele momento eram aceitas (pelo menos pela maioria) 10 famílias (as mesmas propostas por Stock (1994), mais Endeidae e Tanystylidae). Ele seguiu as principais propostas de Stock (1994) e da redução dos apêndices, o que ele chamou de “evolução regressiva”.

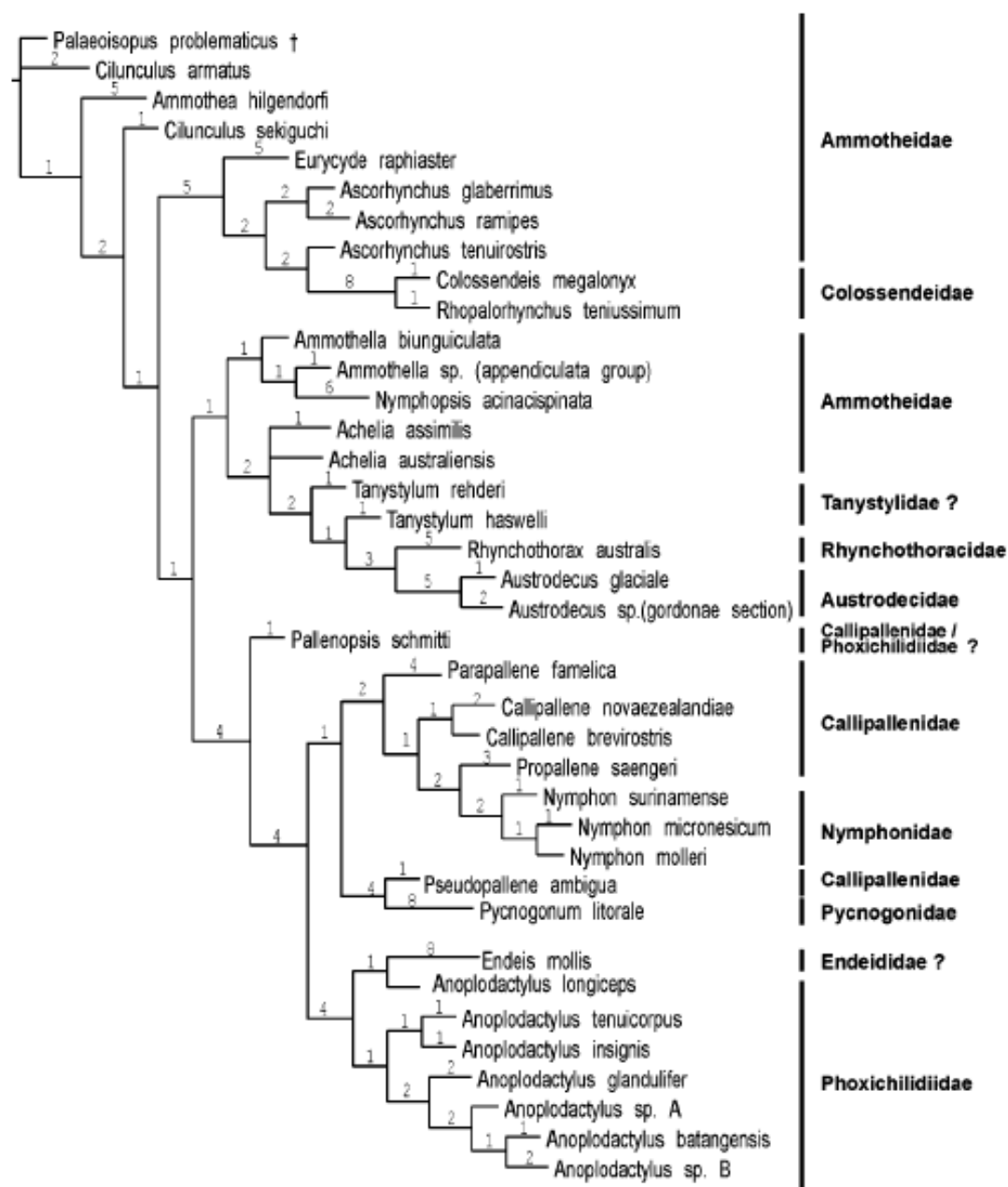


Figura 108: Cladograma mais parcimonioso obtido por Arango (2002).

A partir dos anos 2000, métodos cladísticos passaram a ser mais utilizados para a construção de análises filogenéticas do grupo, tanto baseados em dados moleculares quanto em dados morfológicos. Arango (2002), a partir de análises morfológicas de 38

espécies de 21 gêneros, propôs a existência de duas linhagens principais (Ammotheidae + *Rhhynchonthorax* + *Austrodecus* + Colossendeidae, e Callipallenidae + Nymphonidae + Pycnogonidae + Phoxichilidiidae) baseadas na ausência de quela nos adultos como caráter principal (figura 108). Em sua análise, Ammotheidae e Callipallenidae apareceram como grupos parafiléticos. Além disso, a presença das duas linhagens ia de encontro com a ideia de um processo de redução gradual dos apêndices, propondo na verdade processos independentes de redução. Apesar de sustentar, em linhas gerais, as ideias levantadas por Stock (1994), as árvores da Arango (2002) possuem alguns problemas sérios, sendo o principal deles a “sustentação” de alguns grupos por simplesiomorfias.

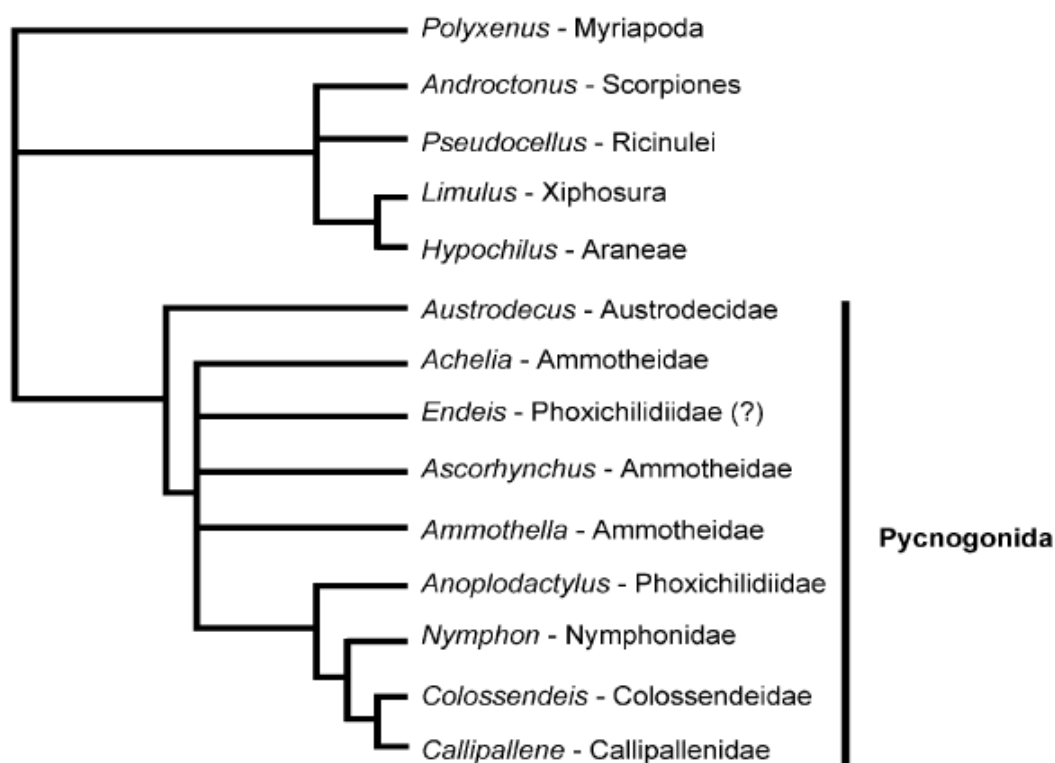


Figura 109: Árvore de consenso obtida por Arango (2003b) para o gene 18S.

Nos anos que se seguiram depois de 2003 os trabalhos com morfologia foram substituídos por análises moleculares. O primeiro deles foi publicado por Arango (2003b) (figura 109). Ela utilizou fragmentos de RNA ribossomal 18S e 28S de 15 espécies de Pycnogonida. Contudo não obteve árvores fortemente sustentadas devido ao baixo número de espécies e gêneros analisados (15 e 10, respectivamente). Porém, sua árvore mais parcimoniosa obteve novamente dois agrupamentos, tendo Austrodecidae

como mais basal, agrupado próximo a Ammotheidae, e um segundo grupo formado por *Anoplodactylus*, *Nymphon*, *Colossendeis* e *Callipallene*.

Arango & Wheler (2007) utilizaram os genes nucleares 18S, 28S e Histona 3, e os genes mitocondriais 16S, 12S e COI, além da morfologia de 59 espécies e 21 gêneros. Obtiveram três grandes grupos, sendo o primeiro formado por Austrodecidae, Pycnogonidae e Colossendeidae, o segundo por Ammotheidae, Callipallenidae e Nymphonidae e o terceiro por Pallenopsidae, Phoxichilidiidae, Ammotheidae e Rhynchothoracidae (figura 110A). Ammotheidae desta vez apareceu como um grupo polifilético, surgindo em duas das três linhagens encontradas, e Callipallenidae voltou a estar próximo de Nymphonidae. Segundo a hipótese deles, os quelíforos foram perdidos três vezes independentemente ao longo da evolução do grupo.

No mesmo ano, Nakamura et al. (2007) realizaram uma nova análise molecular, mas apenas com o RNA ribossomal 18S de 57 espécies de 27 gêneros. Eles obtiveram Ammotheidae como parafilético, mas desta vez surgindo na base dos Pycnogonida (como *Ascorhynchus* e *Eurycyidae*), e novamente três grandes linhagens: Callipallenidae + Nymphonyidae; Austrodacidae + Rhynchothoracidae + Pycnogonidae + Colossendeidae; Endeidae + Phoxichilidiidae + Ammotheidae + Pallenopsidae (figura 110B).

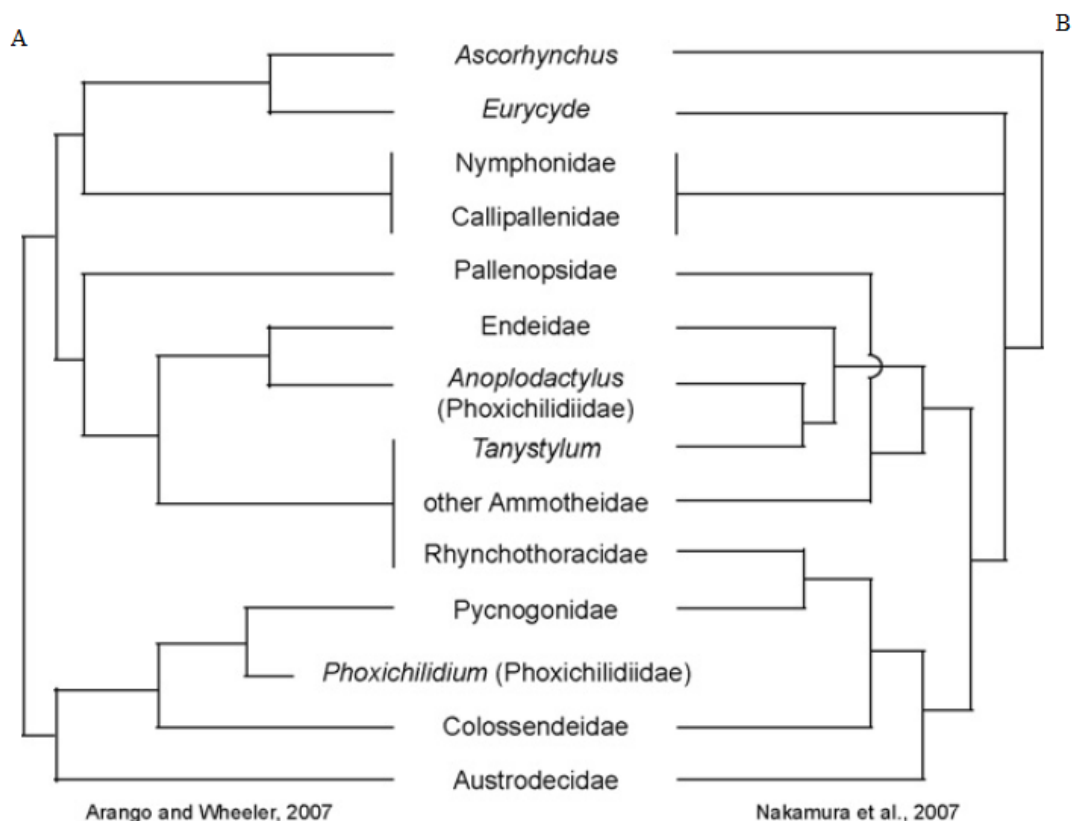


Figura 110: Conflitos entre as análises moleculares de Arango & Wheeler (2007) e Nakamura et al. (2007) (Modificado de Arabi et al. (2010). A, cladograma obtida por Arango & Wheeler (2007). B, cladograma obtida por Nakamura et al. (2007).

Ainda em 2007, Bamber (2007) realizou uma reinterpretação holística de todas as propostas apresentadas até então. Ele sugeriu a divisão dos Pycnogonida atuais em duas subordens: Stiripasterida, apenas com Austrodecidae; e Eupantopodida, com as outras 10 famílias (Ammotheidae, Ascorhynchidae, Callipallenidae, Colossendeidae, Endeidae, Nymphonidae, Pallenopsidae, Phoxichilidiidae, Pycnogonidae e Rhynchothoracidae) (figura 111). Além disso, ele agrupou quase todos os gêneros considerados transicionais em uma família de posição incerta dentro da superfamília Ascorhynchoidea (seguindo uma das propostas de Fry (1978)).

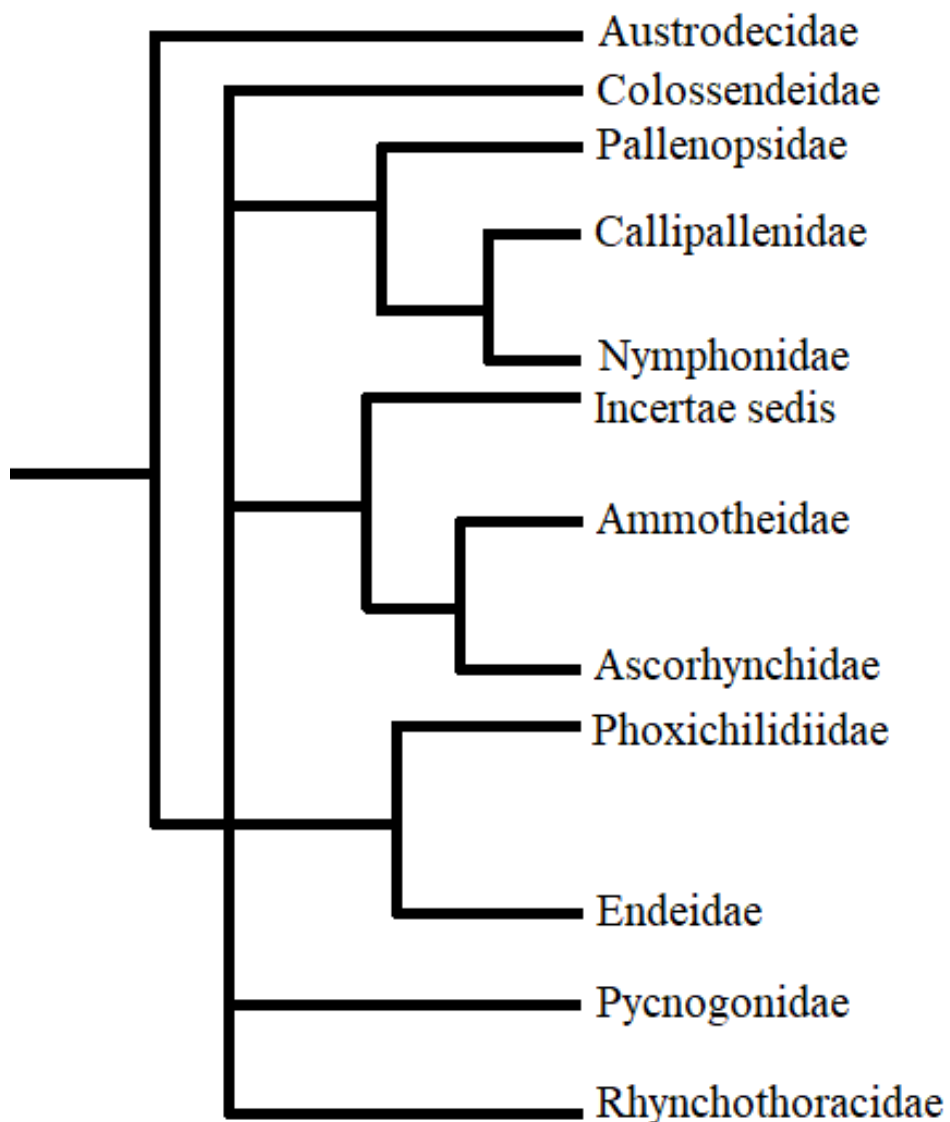


Figura 111: Representação da reinterpretação holística de Bamber (2007).

Em 2010, diante das incongruências das duas análises moleculares anteriores, Arabi et al. (2010), utilizaram todos os marcadores moleculares previamente utilizados por Arango & Wheeler (2007) e Nakamura et al. (2007), mas com 35 espécies e 21 gêneros. As sequências utilizadas encontravam-se depositadas no GenBank e foram utilizadas nos trabalhos anteriores. Com sua análise eles obtiveram um terceiro resultado. Austrodecidae + Pycnogonidae + Colossendeidae formariam um grupo mais basal (semelhante ao de Arango & Wheeler (2007)); um segundo grupo com Ascorhynchidae + Callipallenidae + Nymphonidae; e Endeidae + Phoxichilidiidae + Ammotheidae como um terceiro grupo (figura 112). Novamente Ammotheidae e Callipallenidae apareceram como famílias parafiléticas.

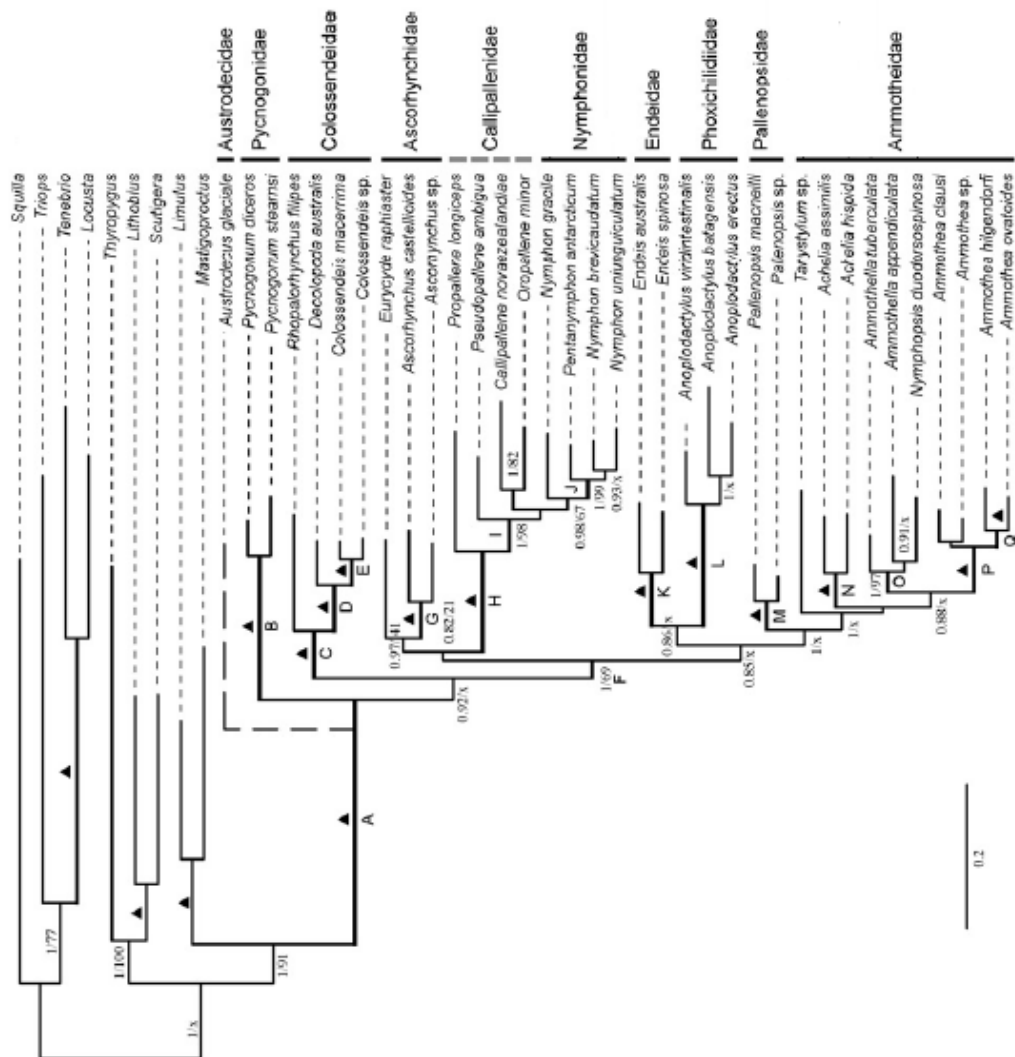


Figura 112: Cladograma de consenso obtido por Arabi et al. (2010).

Eles notaram que as sequências depositadas no GenBank apresentavam alguns problemas como contaminação, erros de alinhamento e de sequenciamento. Além disso, alguns grupos estavam identificados de forma incorreta. Segundo eles, esses problemas explicariam a baixa resolução obtida, e a incongruências entre as três análises. Além disso, eles apontaram que, devido, principalmente, ao tamanho dos marcadores, a maioria deles não serviria para análises filogenéticas acima do nível de gênero, não sendo úteis para entender ao real padrão evolutivo do grupo.

Sabroux et al. (2017) realizaram uma análise filogenética da família Ammotheidae. Eles utilizaram a sequencia completa do gene 18S rRNA nuclear e o gene mitocondrial CO1 de 80 e 104 espécies, respectivamente. A partir da concatenação dos dois genes de 135 taxa eles obtiveram Austrodecidae, Pycnogonidae,

Colossendeidae e Phoxichilidiidae como grupos mais basais, e dois grandes agrupamentos posteriores, um formado por Ascorhynchidae (“Nymphonidae”+“Callipallenidae”) e Endeidae (Pallenopsidae(Ammotheidae) (figura 113). Apesar de ser uma “análise filogenética de Ammotheidae”, apenas 10 dos 21 gêneros aceitos para a família foram inseridos na análise. Mesmo assim, eles propuseram a divisão de Ammotheidae em duas subfamílias, Acheliinae e Ammotheinae, mas sem definir morfologicamente nenhuma das duas subfamílias, além de sugerirem o polifiletismo de *Achelia*.

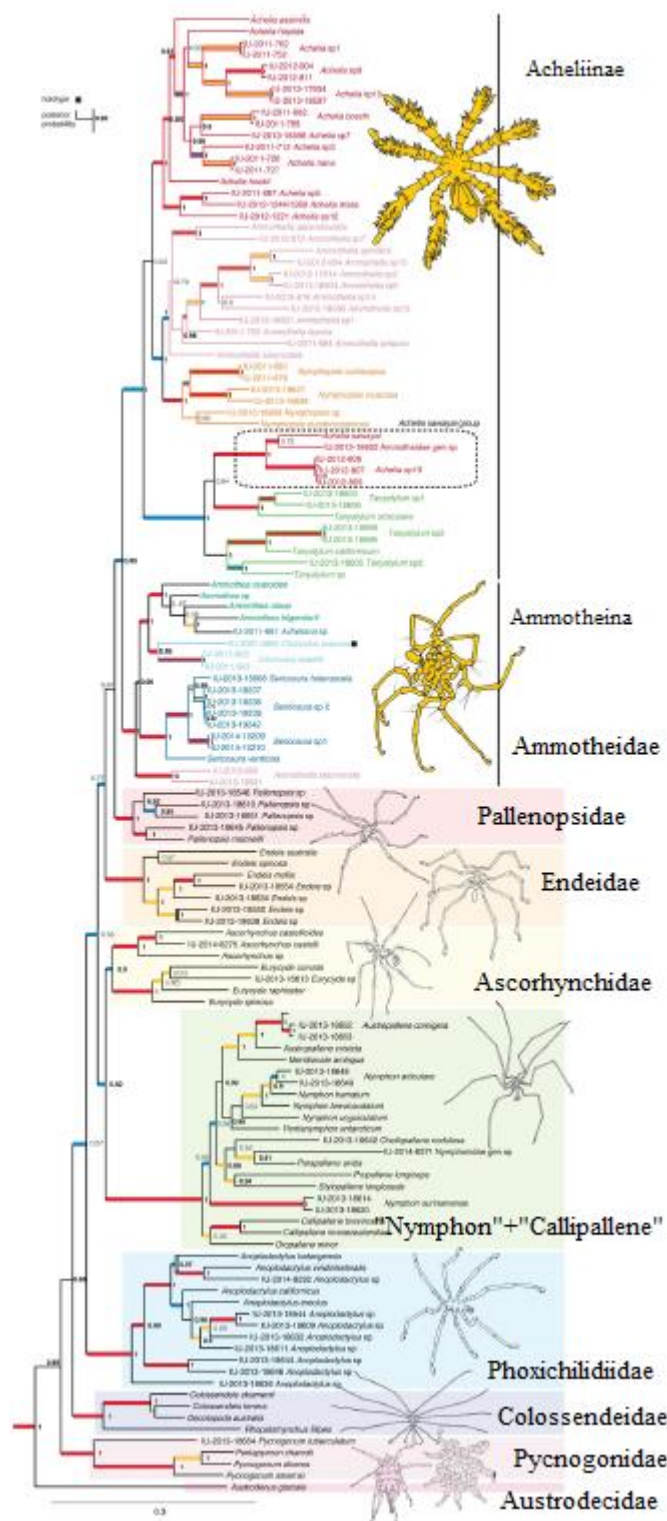


Figura 113: Cladograma de relacionamento de Pycnogonida obtido por Sabroux et al. (2017) a partir da análise bayesiana dos genes CO1 e 18S concatenados.

Por fim, Ballesteros et al. (2020) realizaram, utilizando dados moleculares de 89 espécies de Pycnogonida e 21 grupos externos entre aracnídeos, miriápodes, pancrustacea e onicófora, a primeira análise filogenética incluindo todas as famílias

aceitas (com exceção de todos os gêneros de Ascorhynchoidae *incertae sedis*). Eles utilizaram 56 éxons conservados, 101 elementos ultraconservados e três genes nucleares ribossomais sequenciados por eles e/ou obtidos no zoobank. Obtiveram novamente Austrodecidae na base dos demais Pycnogonida, um clado composto por Colossendeidae, Pycnogonidae e Rhynchothoracidae, além de dois outros grandes clados, um formado por (Endeidae+Phoxichilidiidae)+(Pallenopsidae+Ammonotheidae) e outro com Ascorhynchidae(Nymphonella(“Callipallenidae”+Nymphonidae), sugerindo o parafiletismo de Callipallenidae, e a inclusão de *Paranymphon* em Ascorhynchidae (figura 114). Segundo sua proposta os Pycnogonida teriam passado por três processos independentes de perda dos quelíforos, três de perda dos palpos, e dois de perda dos ovígeros das fêmeas. Eles sugeriram que a ausência de quelíforos nos adultos possa ser o estado plesiomórfico dos Pantopoda, e não apomórfico como se tem estabelecido na literatura.

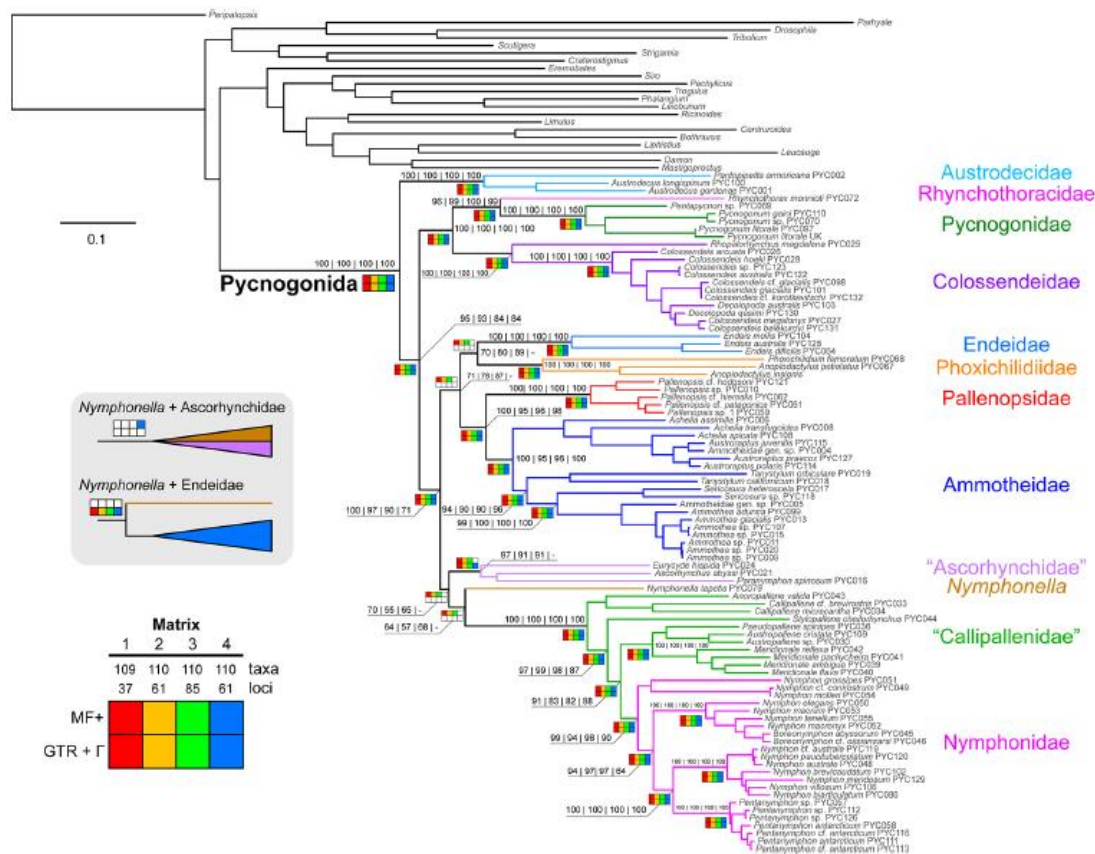


Figura 114: Relações filogenéticas de Pycnogonida baseada na análise de máxima verossimilhança obtida por Ballesteros et al. (2020).

Mesmo com as análises recentes, a proposta mais aceita hoje ainda é a reinterpretação holística de Bamber (2007), apesar das inconsistências demonstradas nas análises recentes. Contudo, apesar dos esforços recentes, as relações internas do grupo ainda não são claras, mesmo após análises moleculares e morfológicas. O que provavelmente se deve aos problemas associados aos métodos moleculares e à baixa representatividade nas análises realizadas com grupo, com apenas 5% das espécies conhecidas e 39% dos gêneros inseridos nas análises cladísticas. Além disso, os gêneros incertos (*Ascorhynchoidae incertae sedis*) nunca foram inseridos nas análises filogenéticas por serem grupos raros e de difícil acesso (Arango, 2003b), mas que podem fornecer informações importantes sobre os processos evolutivos de *Pycnogonidae*.

2. JUSTIFICATIVA

Seja com dados moleculares ou morfológicos, não se tem chegado a um consenso sobre as relações filogenéticas de Pycnogonida. Tal diversidade de propostas possivelmente está relacionada a baixa representatividade do grupo, tendo sido analisados apenas 5% das espécies conhecidas, e 39% dos gêneros, havendo uma grande diversidade morfológica não incluída nas análises, que podem auxiliar no entendimento dos padrões evolutivos do grupo. Apesar da proposta de Bamber (2007) ser a mais aceita, ela não reflete as reais relações internas, necessitando de uma análise mais aprofundada e completa, que, preferencialmente englobe mais gêneros.

Tradicionalmente, as análises cladísticas morfológicas baseiam-se na análise das espécies-tipo, seja acessando esse material em suas instituições de depósito seja solicitando por empréstimo. Contudo, o acesso a esses materiais muitas vezes não é possível devido a diversos fatores, como: impossibilidade por parte do pesquisador (que é mais agravada quando se trata de pesquisadores de países emergentes) em visitar as coleções, normalmente presentes na Europa e Estados Unidos; limitações impostas pelos curadores das coleções; problemas burocráticos no processo de importação; estado de conservação dos espécimes, uma vez que muitas espécies foram descritas no século passado ou retrasado, impossibilitando sua análise detalhada; e, principalmente a inexistência dos tipos.

Atualmente, as 1349 espécies válidas encontram-se divididas em 81 gêneros, destes, 23 (28,3%) possuem apenas uma espécie descrita (muitos deles coletados apenas uma vez), e um número similar tem apenas duas ou três espécies descobertas (Arango & Wheeler, 2007). Muitas destas espécies foram descritas no século passado e não possuem exemplares-tipo, seja por que foram perdidos, seja porque nunca foram designados. A exemplo disso temos as espécies brasileiras cujos exemplares tipos, quando foram designados, estão perdidos. Contudo, pelo menos para Pycnogonida, o Brasil não é exceção. Analisando a base de dados referência para o grupo, PycnoBase, apenas 497 espécies possuem alguma referência ao tipo, desde referências vagas (como apenas o nome da coleção), até informações precisas (com nome e número de tombo).

Assim, aproximadamente 2/3 das espécies do grupo possuem como principal fonte de referência a literatura (em alguns casos esta é a única fonte, pois algumas espécies só foram coletadas uma única vez), que consiste basicamente, da descrição e das ilustrações, estas últimas também chamadas de pranchas pictóricas.

A partir destas pranchas pode ser desenvolvido o método das pranchas pictóricas. Proposto por Christoffersen & Araújo-de-Almeida (1994) ele possibilita uma análise qualitativa, utilizando o princípio Hennigiano da iluminação recíproca, através da comparação dos grupos interno e externo, e dos próprios grupos internos entre si. O método das pranchas pictóricas, a partir da utilização da literatura, tem sido aplicado para reconstruções filogenéticas de diferentes formas, seja como fonte principal de obtenção dos dados (Christoffersen & Araújo-de-Almeida, 1994; Nunes, 2012; de Assis, 2013; Bezerra, 2013) ou como fonte complementar (Arango, 2002). Só a partir da análise das pranchas pictóricas é que é possível se ter uma análise holística do grupo em questão, sendo possível assim analisar toda a variação conhecida, interpretando-as no contexto evolutivo. Este método, além de ser de baixo custo (uma vez que necessita de papel e tinta), é mais rápido do que outras formas de análise morfológicas ou moleculares, uma vez que não necessita de visita a diferentes coleções/museus, coleta de novos materiais e nem de sequenciamento molecular. Além disso, ainda possibilita a análise de um volume de dados muito maior do que qualquer outro método empregado, sendo possível analisar espécies tanto individualmente quanto simultaneamente, além de analisar toda a variação conhecida de cada uma das espécies, utilizando a grande quantidade de dados levantados nos últimos dois séculos por pesquisadores de todo o mundo.

Contudo, algumas limitações podem ser destacadas como a impossibilidade de acessar informações não descritas e a qualidade da informação, principalmente em trabalhos muito antigos. Devido à falta de padronização no processo de descrição alguns autores acabam por não descrever, ou descrevem de forma não ideal os caracteres que não são tratados como importantes para a taxonomia tradicional, mas que muitas vezes são extremamente relevantes no contexto evolutivo.

Mesmo com esses problemas, a análise das pranchas pictóricas é muito mais completa e interessante do que a metodologia padrão utilizada atualmente nas análises cladísticas, por possibilitar ao pesquisador um entendimento do todo. Eventualmente, análises dos tipos podem se fazer necessárias para complementar as informações que não foram possíveis de serem obtidas com a análise bibliográfica. Analisar tipos após uma filogenia geral ser obtida com toda a informação prévia publicada tem a vantagem adicional de direcionar o pesquisador para o exame daquelas características específicas que são importantes de serem verificadas em exemplares biológicos para melhorar a filogenia. Em vista dos prazos geralmente restritos disponíveis para exame deste

material (seja alguns meses estipulados pelo curador no caso de empréstimos, seja apenas alguns dias disponíveis no caso de visitas pessoais a coleções no exterior), esta representa mais uma vantagem significativa das análises qualitativas previamente ao uso de técnicas numéricas.

A análise das pranchas pictóricas em Pycnogonida pode ser uma ferramenta importante para as análises filogenéticas, uma vez que possibilita: (1) a análise de espécies raras, não depositadas em coleções biológicas e de difícil coleta, aumentando a representatividade dos grupos utilizados, e (2) a análise simultânea de toda a diversidade do grupo, que permite uma melhor compreensão dos “caracteres filogeneticamente informativos”, permitindo propor relações evolutivas que serão testadas com as análises quantitativas. Desta forma, minimizam-se dois dos principais problemas existentes nas análises filogenéticas com o grupo.

3. OBJETIVOS

3.1 OBJETIVO GERAL

- Realizar uma análise filogenética quali/quantitativa da classe Pycnogonida com base em dados morfológicos.

3.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Definir caracteres morfológicos a serem utilizados na análise filogenética;
- Averiguar a consistência de possíveis grupos monofiléticos;
- Testar a monofilia das famílias aceitas atualmente;
- Testar a monofilia e verificar o relacionamento filogenético entre os gêneros estudados;
- Propor um cladograma geral, com base na história evolutiva das espécies, posicionando os gêneros dentro de clados monofiléticos compatíveis com o ICNZ.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1 LEVANTAMENTO BIBLIOGRÁFICO, ORGANIZAÇÃO E MONTAGEM DAS PRANCHAS

Para o desenvolvimento deste trabalho foram utilizadas e aceitas as 1.349 espécies atualmente consideradas válidas de acordo com a principal base de dados, Pycnabase (Bamber et al., 2020). Foi realizado um levantamento bibliográfico ao longo dos três primeiros anos do doutorado, para a obtenção dos trabalhos, onde foi realizada inicialmente uma busca exaustiva nas principais bases de dados da internet: Google, Google Acadêmico, Biodiversity Heritage Library, Portal de periódicos CAPES e Web of Science. Tendo sido obtido mais de 200 trabalhos.

Também foram realizadas visitas a algumas bibliotecas brasileiras. Para tal foi realizado um mapeamento dos trabalhos nas bibliotecas nacionais via Catálogo Coletivo Nacional de Publicações Seriadas (CCN), onde, dos 74 trabalhos não obtidos via base de dados, 51 foram localizados e listados em bibliotecas nacionais. As bibliotecas visitadas foram: a biblioteca do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (IB-USP); do Instituto de Oceanografia (IO-USP); e do Museu de Zoologia da USP (MZUSP), onde foram obtidos 40 trabalhos.

A partir desse levantamento bibliográfico, foram listados, para cada espécie, todos os trabalhos que traziam descrições, diagnoses e ilustrações das respectivas espécies. Com isso foi montada uma base de dados com 1.055 trabalhos, relacionados às 1.179 espécies (86.27% das espécies atuais) (tabela 1). Em relação aos gêneros, apenas para *Phoxiphilyra* Stock, 1974 dentre os 81 conhecidos, não foi obtida nenhuma referência (seja descrição, seja ilustração) das espécies. *Phoxiphilyra* é um dos muitos gêneros problemáticos no grupo, com três espécies descritas (*Phoxiphilyra quadriarticulata* (Losina-Losinsky, 1961), *Phoxiphilyra robusta* (Losina-Losinsky, 1961) e *Phoxiphilyra interjecta* (Turpaeva, 2006)) todas registradas apenas no ato da descrição. Esta última espécie foi renomeada por Stock em 1974 em função da prévia utilização do nome (*Philyra*) em um grupo de caranguejos lecosídeos e em besouros (homonímia). Os trabalhos de descrição são antigos, no caso das espécies descritas por Losina-Losinsky, e de pouca circulação, uma vez que foram publicados em russo, sendo muito difícil de serem obtidas, mesmo em bibliotecas internacionais. Além disso, os espécimes descritos por Losina-Losinsky são apontados por Child (1979) como podendo ser fêmeas anormais de *Anoplodactylus*. As duas espécies foram descritas

baseadas em duas fêmeas e um macho, tornando o status do gênero e das espécies questionáveis.

Após a obtenção dos trabalhos foram montadas pranchas pictóricas para cada espécie. As pranchas foram estruturadas a partir das ilustrações contidas nos trabalhos listados no Anexo 2. Cada estrutura foi individualizada e devidamente referenciada com o nome (da estrutura), número do trabalho, espécie descrita e espécie válida (figura 115). A separação das estruturas facilita a análise de caracteres isolados em diferentes espécies. Todas as imagens foram armazenadas em envelopes de papel com a informação sobre a espécie (espécie descrita e espécie válida) e o número e autor do trabalho. Todos os envelopes continham informação de apenas uma espécie. Quando mais de uma ilustração da mesma espécie era obtida, esta era devidamente organizada em envelopes diferentes. Todos os envelopes foram separados por gênero e organizados alfabeticamente. Foram confeccionadas mais de 2.000 pranchas pictóricas referentes a todas as espécies analisadas, tanto espécies viventes quanto fósseis.

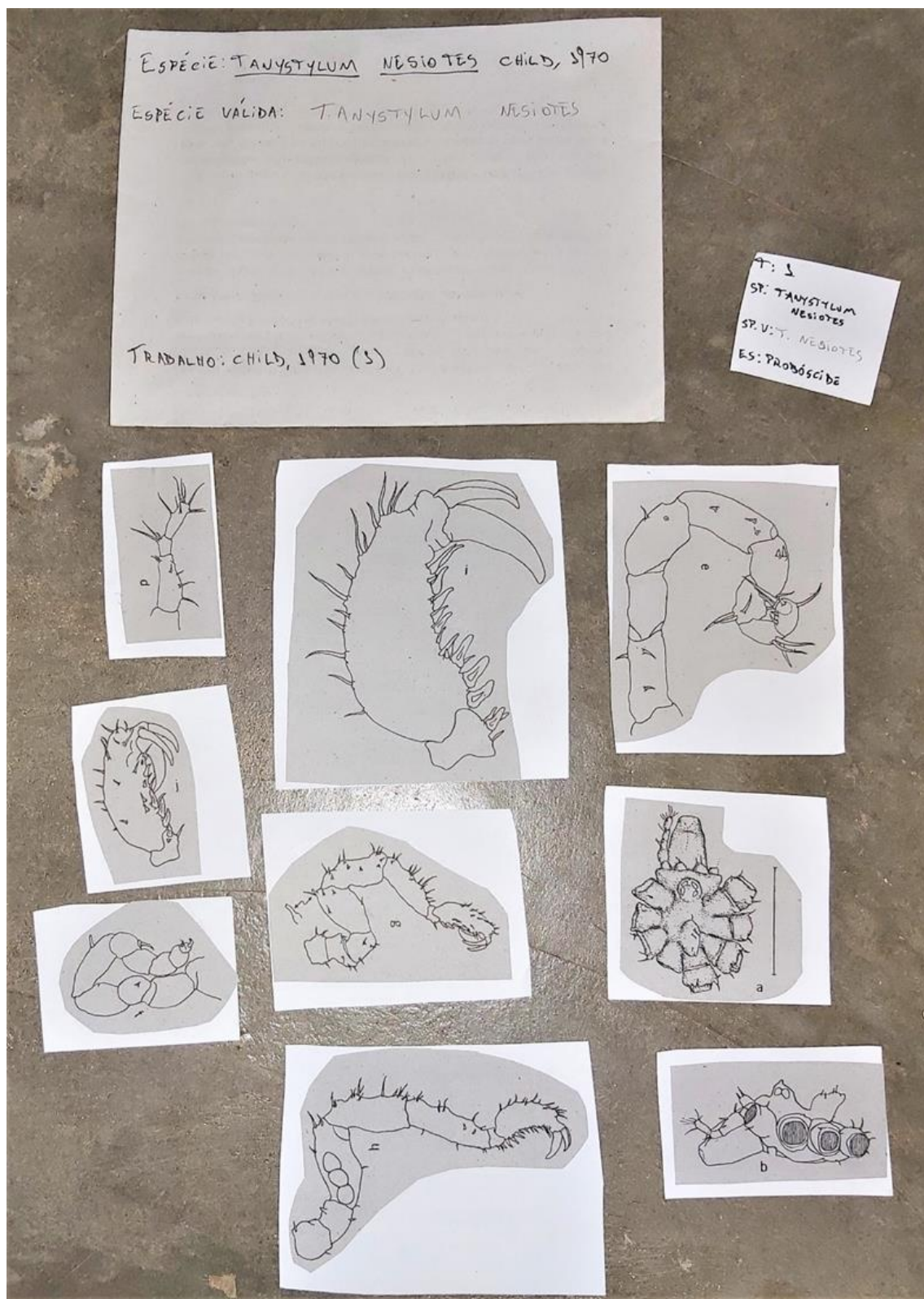


Figura 115: Modelo de organização das pranchas pictóricas, com a separação por estrutura, e armazenamento em envelopes.

4.2 ANÁLISE QUALITATIVA, POLARIZAÇÃO E LISTA DE CARACTERES

A busca e construção dos caracteres foram feitas utilizando as pranchas pictóricas. Ela se deu de forma qualitativa, seguindo a metodologia da sistemática filogenética de Hennig (1950, 1966), buscando sempre caracteres mais informativos e abrangentes, a fim de reunir grupos monofiléticos através de sinapomorfias (Christoffersen & Araújo-de-Almeida, 1994; de Assis, 2013). Esta busca se deu a partir da iluminação recíproca, comparando os grupos internos e externos (Hennig, 1950, 1966; Wiley, 1981; Christoffersen & Araújo-de-Almeida, 1994; Amorim, 2002), onde foram analisados os caracteres no contexto geral do grupo, e posteriormente as suas variações dentro dos diferentes gêneros de Pycnogonida. Foi feita uma comparação exaustiva a fim de tentar encontrar as sinapomorfias distintivas que são únicas (Borkent, 2018).

A polarização se deu pela comparação com o grupo externo, onde a apomorfia do grupo interno é inferida a partir da distribuição do estado de caráter em um nível hierárquico filogenético mais alto (Bryant, 1991). Foram incluídos diferentes grupos, incluindo alguns grupos fósseis claramente não pertencentes à ordem Pantopoda vivente, como *Palaeoisopus problematicus* Broili, 1928, *Flagellopantopus blocki* Poschmann & Dunlop, 2006, *Palaeothea devonica* Bergström et al., 1980 e *Haliestes dasos* Siveter et al., 2004 (Sabroux et al., 2019), afim de diminuir as chances de polarização equivocada dos estados de caracteres (Bryant, 1991, 2001), e possibilitar uma maior generalidade (Hennig, 1966, Wiley, 1981). Também foram utilizados representantes do grupo irmão (Euchelicerta) (Madison et al., 1984), *Limulus polyphemus* (Linnaeus, 1758) e a ordem Ricinulei, este último como representante aracnídeo mais basal (Lozano-Fernandez et al., 2019), e *Peripatus* Guilding, 1826 como grupo mais distante. A polarização se deu via análise simultânea dos grupos internos e externos (Zeppelini, 2001).

Quando não foi possível realizar a polarização baseado nos grupos externos foram utilizados os métodos ontogenéticos e paleontológicos. Isto corre quando o grupo externo é incerto ou não possui homologias identificáveis, resultando em uma comparação que não é tão confiável (Bryant, 1991), e uma resolução simultânea instável (Maddison et al., 1984). A presença de um elevado número de autapomorfias em Pycnogonida (Arango, 2002) e a limitação na comparação dos caracteres do grupo com os grupos recentes (Hedgpeth, 1954; Dunlop & Arango, 2005) torna a polarização de

alguns caracteres de Pycnogonida, como ovígeros, palpos, quelíforos, probóscide e estruturas distais das pernas, incertos, sendo necessário a aplicação de outros métodos.

A comparação com dados ontogenéticos, que se baseia na distribuição de estados de caracteres homólogos ao longo da ontogenia de membros do grupo de estudos (Bryant, 1991), permite a polarização correta, onde a perda pode ser considerada apomórfica (Nelson, 1973). Esta comparação permite a polarização de caracteres que não estão presentes no grupo irmão de Pycnogonida, e que não foram bem conservados nos fósseis, como tamanho e forma dos ovígeros, palpos e quelíforos, que estão presentes nas larvas, mas ausentes nos adultos de alguns grupos. Já a utilização dos fósseis (método paleontológico), onde o estado mais plesiomórfico de um caráter é o mais antigo e caracterizará um grupo mais inclusivo (Bryant, 1991), permite a polarização da forma e estrutura dos ovígeros e palpos e posição do tubérculo ocular, por exemplo.

A quantidade limitada de grupos/espécies externos se deu pela pouca literatura disponível acerca das homologias entre os caracteres do grupo com os grupos externos, e a limites inerentes ao número de taxa no grupo externo (Borkent, 2018), uma vez que o registro fóssil das linhagens antigas é escasso, além da grande especialização existente nos grupos irmãos de Pycnogonida.

Os caracteres foram codificados em multiestados sempre que possível, uma vez que apenas caracteres fixos e séries de transformação produzem relações genealógicas através de padrões de ramificação (Wiley, 1981; Christoffersen, 1995). A não utilização de caracteres multiestados pode levar a perda de informação evolutiva (Pimentel & Riggins, 1987), e a formação de grupos por similaridade (Wiley, 1981). Estados ausentes foram, na maior parte das vezes, tratados como perdas em uma série de transformação (Nelson, 1973; Pimentel & Riggins, 1987). Os caracteres foram construídos seguindo a lógica proposta por Sereno (2007), evitando a dependência semântica (Vogt, 2018). O estado “0” foi utilizado para os estados plesiomórficos, enquanto os demais remetem aos estados apomórficos.

4.3 MATRIZ DE CARACTERES E ANÁLISES QUANTITATIVAS

A matriz foi construída no software Excel, e exportada no formato “.txt” para o software Mesquite 3.61 (Maddison & Maddison, 2019). Caracteres com estados duvidosos ou desconhecidos foram codificados como “?”, e caracteres inaplicáveis

foram codificados como “-”. Para a construção da matriz foram inseridas todas as espécies-tipo e uma espécie aleatoriamente escolhida. Para os gêneros *Ammothella* Verrill, 1900, *Austropallene* Hodgson, 1915, *Boreonymphon* Sars, 1888 e *Hannonia* Hoek, 1881 não foram encontradas referências sobre as espécies-tipo. Para *Ammothella* e *Hannonia* foram selecionadas *Ammothella rugulosa* Verrill, 1900 e *Hannonia typica* Hoek, 1881 como espécies-tipo, seguindo o critério da monotipia, uma vez que foram as únicas espécies citadas para a criação dos gêneros (originalmente subgênero, no caso de *Ammothella*). Para *Austropallene* foi utilizada a espécie mais antiga (*Austropallene cornigera* (Möbius, 1902)), uma vez que Hodgson (1915) não cita nenhuma espécie no ato de criação do gênero, e não há nenhuma revisão posterior. Já para *Boreonymphon* pode-se assumir *Boreonymphon robustum* (Bell, 1855) como espécie tipo por designação original, uma vez que o gênero foi criado por Sars (1888) para reposicionar *Nymphon robustum* Bell, 1855, apesar de não haver menção direta disso.

Colossendeis proboscidea (Sabine, 1824) foi utilizada como espécie-tipo do gênero *Colossendeis* Jarzynsky, 1870, já que *Colossendeis borealis* Jarzynsky, 1870 (espécie-tipo originalmente designada) é hoje sinônimo júnior de *C. proboscidea*. Para os gêneros da família Colossendeidae Jarzynsky, 1870, por não haver machos conhecidos, foi utilizado o ovígero da fêmea. Já para *Pantopipetta* Stock, 1963, quando não havia descrição do macho, também foi utilizado o ovígero da fêmea, por não haver diferença entre o ovígero nos dois sexos. Os grupos fósseis foram inseridos na matriz devido à importância de incluir todos os tipos de evidências (Assis, 2017). A matriz foi composta por 80 gêneros, com duas espécies por gênero, e sete grupos externos, tendo um total de 145 taxa (terminais) e 112 caracteres (Anexo 4).

Após a importação para o Mesquite, a matriz foi exportada no formato “.tnt” para o software TNT 1.5 (Goloboff et al., 2003, 2008; Goloboff & Castalano, 2016). No TNT foram feitas duas análises. Para a primeira análise foi realizado o ordenamento dos caracteres (“character settings”, “make the selected characters additive”), não tendo sido ordenados apenas os caracteres 48, 49 e 68. Na segunda análise não foi realizado o ordenamento de nenhum caráter. Em ambas análises foi realizada uma Busca Tradicional, selecionando a opção “árvores de Wagner”, com raiz aleatória 1, 1000 sequências adicionais e 1000 árvores salvas por replicação, e selecionada a opção “colapsar as árvores após a busca” para que nós sem suporte não fossem mantidos. Foi utilizado o algoritmo de rearranjo de ramos TBR (Tree bisection and reconnection). O TBR procura árvores mais parcimoniosas causando perturbações nas árvores de Wagner

previamente encontradas, cortando-as em dois ramos e depois reconectando em qualquer ponto da árvore principal, expandindo ainda mais o número de rearranjos possíveis (Gainett et al., 2017; Simões, 2012). Também foi feita uma busca utilizando a opção “New Technology Search” mantendo as configurações padrões. Foi realizada uma avaliação estatística dos táxons monofiléticos através do índice de Bootstrap, com 1000 réplicas, selecionando a opção de colapsar clados com valores menores que 1.

As árvores geradas foram exportadas no formato “.tre” para o software Winclada (Nixon, 1999). No Winclada foram conduzidas buscas pela árvore de consenso estrito, que resulta naquelas compostas apenas dos componentes replicados em todas as árvores comparadas (Nixon & Carpenter, 1996). Além disso, foram calculados os índices de consistência (IC) e de retenção (IR). Posteriormente foram exportadas no formato “.emf” e editadas no software Inkscape, onde, após a edição, foram salvas no formato “.png”.

5. RESULTADOS

5.1 ANÁLISE CARACTERES NÃO-ORDENADOS

Foram levantados 112 caracteres, sendo 33 destes caracteres binários e 79 caracteres multiestados (Anexo 3). Utilizando a busca “new technology” foi obtido apenas um cladograma, com comprimento de 1743, IC 14 e IR 62 (figura 116). Já o cladograma obtido a partir da busca tradicional é um cladograma de consenso de 144 cladogramas, com comprimento (L) de 1765, IC de 14 e IR 61 (figura 122).

Na busca “new technology” pode-se observar a separação das quatro espécies fósseis tratadas como grupo externo, na base do cladograma, com *Haliestes dasos* como grupo-irmão dos Pantopoda, grupo que representa as espécies viventes. Além disso, *Colosseopantopus nanus* e *Eurycyde golem* estão posicionados em Colossendeidae (figura 117) e *Eurycyde* (Aschorynchydae. Figura 117), respectivamente. O agrupamento *Haliestes*+Pantopoda é definido pelos processos laterais sem anelação (caráter 27, estado 1), perda do télson (caráter 102, estado 1) e pela orientação da probóscide, não voltada para trás (caráter 12, estados 1 a 3), mas que retorna cinco vezes ao estado 0 em diferentes linhagens (*Bathyzetes setigera* (Loman, 1908), *Hannonia typica* Hoek, 1881, *Ascorhynchus* Sars, 1877, *Dromedopycnon* Child, 1982 e *Hedgpethius* Child, 1974). Já os Pantopoda são definidos pelas pernas com oito artículos (caráter 78, estado 1), um segmento no opistossoma (caráter 101, estado 3), e pela palma curta da quela (caráter 42, estado 2), mas que retorna aos estados 1 e 0 ao longo de várias linhagens.

Em Pantopoda pode-se observar a separação de cinco principais clados. O clado 1 (figura 117) é composto por todos os representantes da família Colossendeidae. É agrupado apenas por plesiomorfias, probóscide maior que o tronco (caráter 10, estado 3), probóscide voltada para frente (caráter 12, estado 3), ausência de quelíforo (caráter 37, estado 4) e artículo 5 do ovígero com menos da metade do comprimento do ovígero 4 (caráter 73, estado 0). Neste clado, observa-se a separação de *Hedgpethia*+*Rhopalorhynchus* de *Colossendeis*+*Colossopantopus*+Formas poliméricas. *Colossendeis* aparece parafilético, como duas linhagens, uma com formas alongadas, de onde saem *Colossopantopus* e *Pentacolossendeis* Hedgpeth, 1943 (com cinco pares de pernas), e uma com formas compactas (com corpo discoide, caráter 18, estado 3), formado por *Colossendeis borealis* e as formas poliméricas com cinco e seis pares de pernas (*Decolopoda* Eights, 1835 e *Dodecolopoda* Calman & Gordon, 1933, respectivamente).

O clado 2 (figura 117) é composto pelos Ascorhynchidae, aqui denominado de stricto sensu (*Ascorhynchus*, *Eurycyde* e *Nymphonella* Ohshima, 1927), mais gêneros que hoje compõe o grupo chamado Ascorhynchoidea *incerta sedis*, representados por *Queubus* e *Hannonia* Barnard, 1946. Este clado é agrupado pelo céfalon alongado (caráter 24, estado 2), tubérculo ocular mediano (caráter 32, estado 1) e abdômen inclinado para baixo (caráter 107, estado 0). Os demais gêneros que hoje compõe a família Ascorhynchidae encontram-se na base do clado 2+3+4+5 (*Bathyzetes* Stock, 1955, *Proboehmia* Stock, 1991 e *Heterofragilia* Hedgpeth, 1943) e na base do clado 5 (*Calypsopycnon* Hedgpeth, 1948 e *Pycnofragilia* Stock, 1974).

Na base do clado 3+4+5 estão dois gêneros de Ascorhynchoidea *incerta sedis* *Pigrogromitus timsanus* Calman, 1923, e *Boehmia* Hoek, 1881, gêneros com troncos menores e mais compactos, quelíforos pouco complexos, mas funcionais, e probóscide de tamanho reduzido, que se segue nos grandes clados subsequentes. O clado 3 (figura 118) é marcado principalmente pela perda dos quelíforos (caráter 37, estado 4), simplificação das setas do ovígero na região da strigilis (caráter 63, estado 5) e o alongamento do artículo 5 do ovígero, do tamanho do artículo 4 (caráter 74, estado 2). Nele, a família Pycnogonidae Wilson, 1878 aparece como parafilética, com *Pycnogonum cessaci* Bouvier, 1911 na base do clado, com as formas poliméricas (gênero *Pentapycnon* Bouvier, 1910) monofilético. A família Rhynchothoracidae Thompson, 1909 aparece como grupo-irmão de Austrodecidae Stock, 1954, com a inclinação do tubérculo ocular para frente (caráter 33, estado 1), ovígeros presentes na

fêmea (caráter 57, estado 0) e com 10 artículos no macho (caráter 56, estado 0), e uma reversão para o estado 0 do caráter 73. Austrodecidae por sua vez, é sustentada pela presença de anelação na probóscide (caráter 13, estado 1) e pela probóscide bilobada (caráter 16, estado 1), sinapomorfias estas que a distinguem facilmente das demais famílias de Pycnogonida.

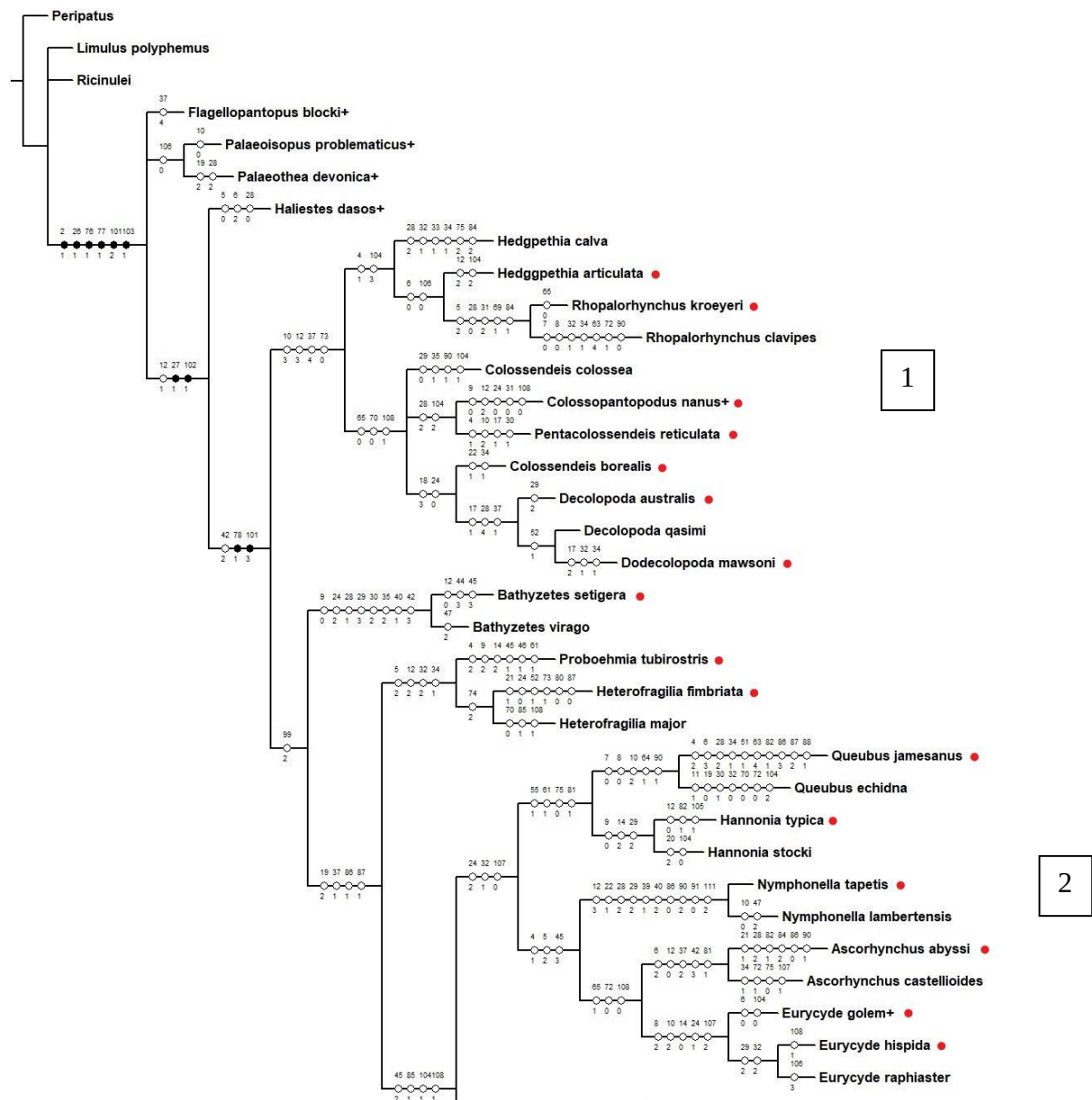


Figura 117: Parte 1 do cladograma apresentado na figura 116, com foco nos clados 1 e 2. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelhos: espécies-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.

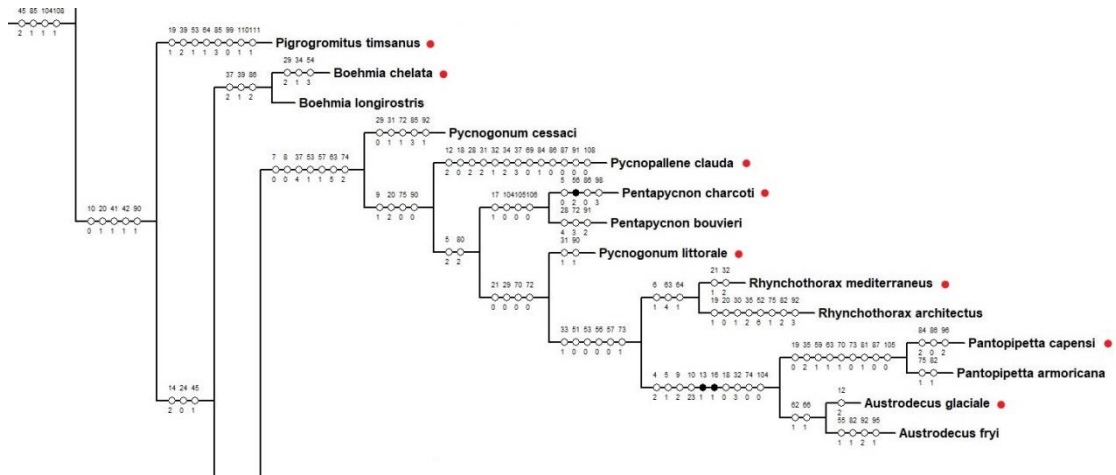


Figura 118: Parte 2 do cladograma apresentado na figura 116 com foco no clado 3. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelho: espécies-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.

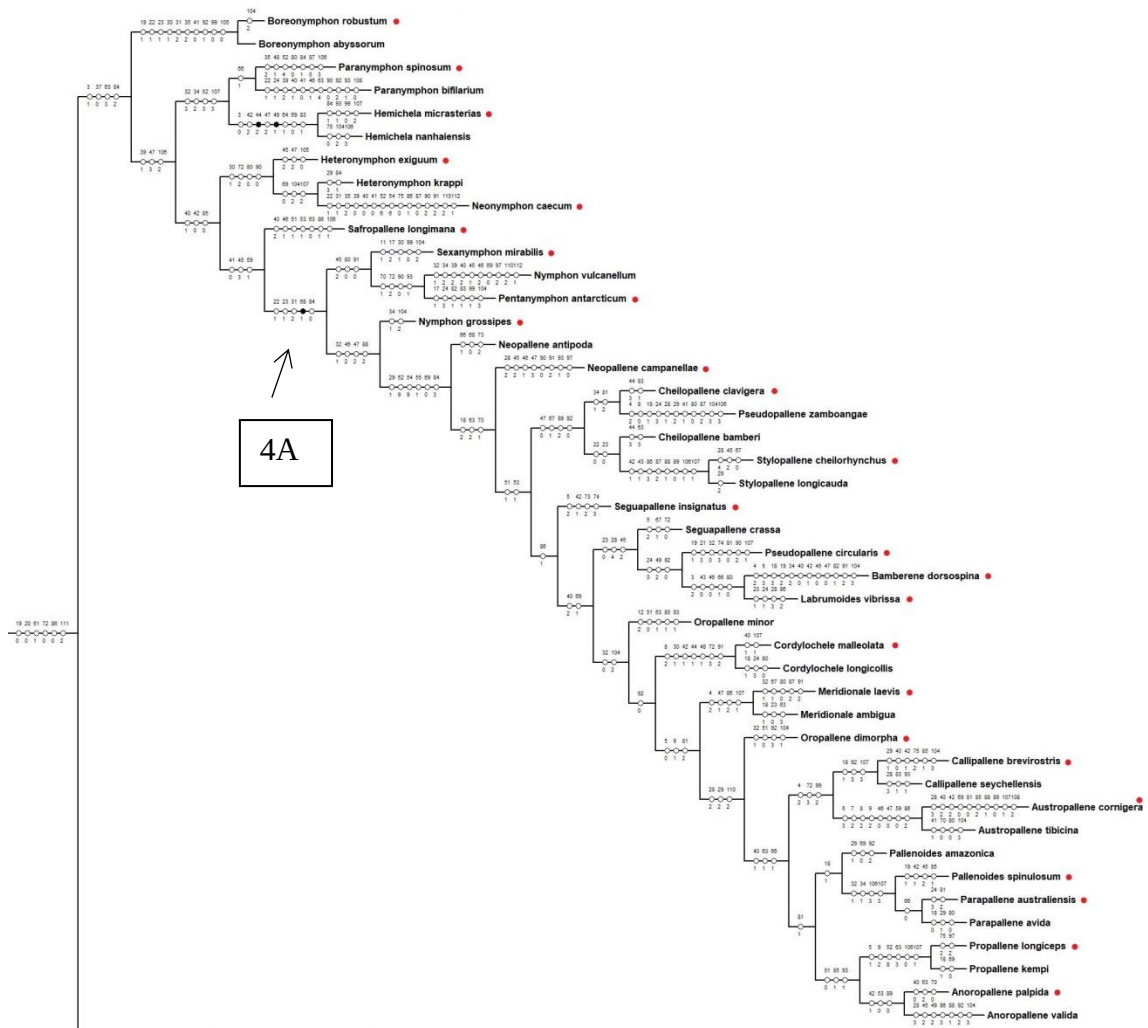


Figura 119: Parte 3 do cladograma apresentado na figura 116, com foco no clado 4. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelho: espécies-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.

Para o clado 4+5 observa-se uma tendência à perda da projeção basal (caráter 61, estado 1), a redução dos tubérculos na região dorsal do tronco (caracteres 19 e 20, estados 0), e a organização dos ovos em bolsas (caráter 111, estado 2). O clado 4 (figura 119) é marcado pela projeção dos lábios (caráter 3, estado 1), que se acentuará em *Cheilopallene*+*Stylopallene* e *Labrumoides*+*Bamberene* (estado 2) três vezes independentemente. Além disso, observa-se uma reversão decorrente do aumento proporcional dos quelíforos (caráter 37, estado 0), e a modificação das setas da estrigilis do ovígero em setas foliares e escamiformes (caráter 63, estados 2 e 3). No grande grupo formado, excluindo *Boreonymphon* Sars, 1888, observa-se uma tendência à lateralização dos quelíforos (caráter 39, estado 1), que irá se acentuar até a completa lateralização (estado 2), independentemente em alguns ramos, mas ocorrendo principalmente entre *Oropallene minor* Clark, 1963 e *Anoropallene valida* (Haswell, 1884), acompanhado de um aumento nos dentes dos dedos dos quelíforos (caráter 47, estado 3). O clado 4A, composto por Nymphonidae stricto sensu (*Nymphon* Fabricius, 1794, *Pentanyphon* Hodgson, 1904 e *Sexanyphon* Hedgpeth & Fry, 1964) +Callipallenidae é sustentado pela presença de uma apófise no artículo 5 do ovígero do macho (caráter 68, estado 1), além da dilatação da região anterior do céfalon (caráter 22, estado 1), a formação de uma constrição mediana no céfalon (caráter 23, estado 1) e o recuo do tubérculo ocular (caráter 31, estado 2). No clado 4 observa-se o parafiletismo de Nymphonidae Wilson, 1878, com membros de Ammotheidae Dohrn, 1881 na base do clado, e um monofiletismo de Callipallenidae Hilton, 1942 na região distal do clado (ao se excluir *Safropallene* Arnaud & Child, 1988). Em Callipallenidae observa-se uma redução dos palpos em ambos os sexos para um artículo (caráter 52 e 54, estado 9), e sua posterior perda (caráter 51 e 53, estado 1) após *Neopallene* Dohrn, 1881.

Por fim, o clado 5 (figuras 120 e 121), definido pela ausência de garra terminal no ovígero (caráter 66, estado 1), possui mais próximo à base diversos gêneros com posição historicamente incerta, como *Ephyrogymna* Hedgpeth, 1943, *Mimipallene* Child, 1982, *Chonothoe* Nakamura & Child, 1983 e *Decachela* Hilton, 1939, além de gêneros atualmente posicionados em Ammotheidae, Ascorhynchidae e Callipallenidae, mas com posicionamento amplamente discutível. Ele pode ser dividido em dois subclados, 5A e 5B, onde se observa um aumento do artículo 2 do ovígero do macho em relação aos artículos 1 e 3 (caráter 72, estado 1), e um aumento de complexidade nas estruturas do própodo, com a curvatura do própodo (caráter 86, estado 1), maior

complexidade nas ornamentações do calcanhar (caráter 88, estado 2) e sola (caráter 89, estado 1), e formação das garras auxiliares (caráter 92, estado 1). O subclado 5A (figura 120) é definido pela projeção dos lábios (caráter 3, estado 1) e o tamanho uniforme do céfalon (caráter 24, estado 1). Neste subclado, observam-se quelíforos maiores que a probóscide (caráter 42, estado 0), com quelas orientadas para baixo (caráter 43, estado 1), e a redução (caracteres 52 e 54, estado 9) e posterior perda dos palpos (caracteres 51 e 53, estado 1). É interessante destacar que há uma posterior fusão entre os artículos 3 e 4 do ovígero do macho, que agrupa Phoxichilidiidae Sars, 1891 e Endeidae Norman, 1908, esta última representando a única família monofilética do subclado. Já o subclado 5B (figura 121) é marcado pela redução de tamanho (caráter 42, estado 3) e complexidade (caráter 44, estado 4, caráter 45, estado 3) da quela, e reduções do quelíforo (caráter 37, estados 1, 2, 3 e 4). Esta redução é também acompanhada de um aumento do tamanho da probóscide (caráter 10, estados 1, 2 e 3).

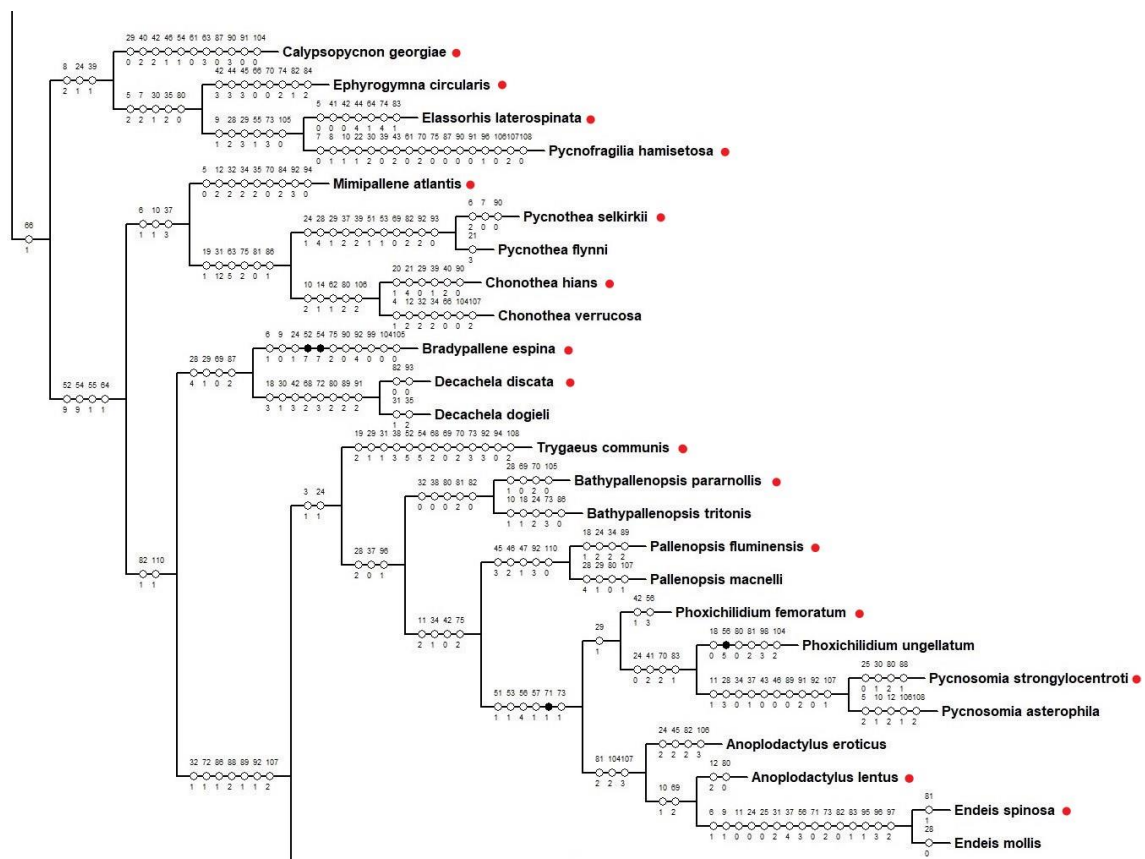


Figura 120: Parte 3.1 do cladograma apresentado na figura 116, com foco no clado 5A. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelhos: espécies-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.

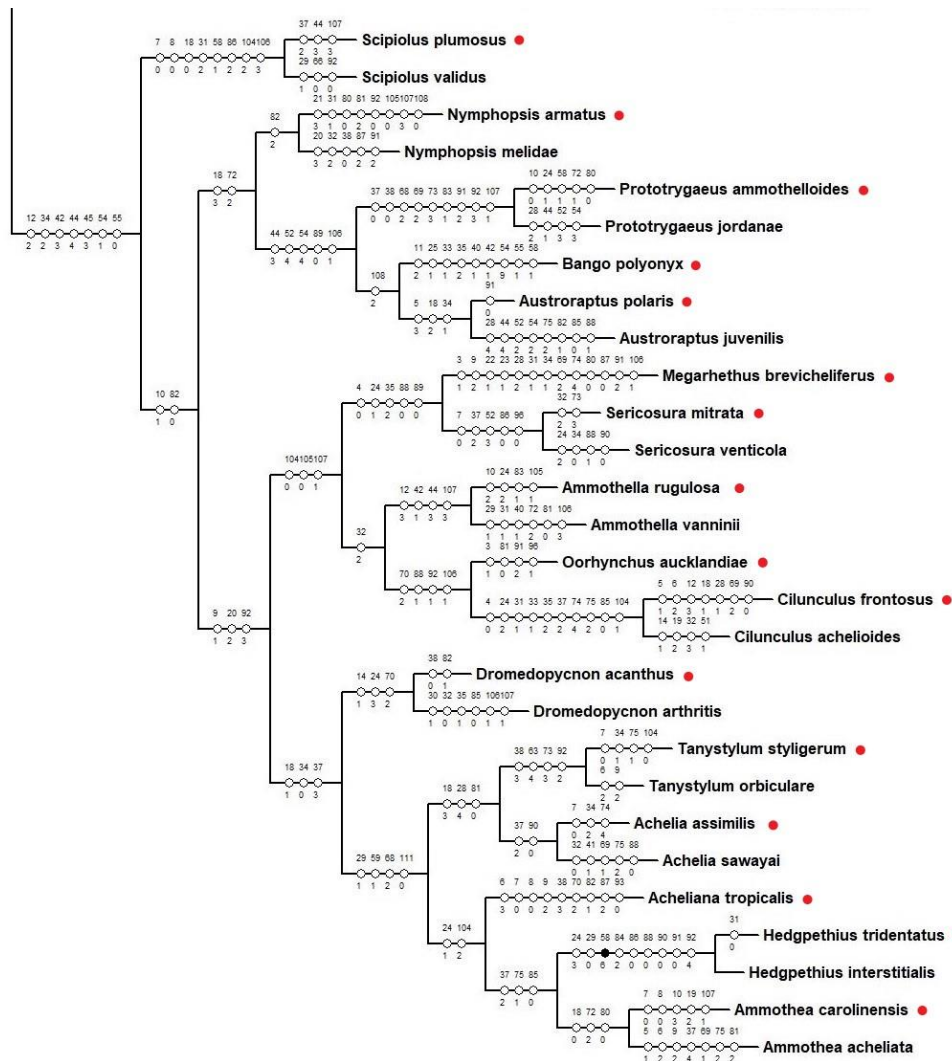


Figura 121: Parte 3.2 do cladograma apresentado na figura 116, com foco no clado 5B. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelhos: espécies-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.

No cladograma obtido com a busca tradicional (figura 122), há a separação de três dos quatro fósseis utilizados como grupo externo (*Paleopantopus*, *Paleothea* e *Flagellopantopus*), e a formação de Pantopoda+*Haliestes*, sustentado pela ausência de anelações nos processos laterais (caráter 21, estado 1), pernas com oito artículos (caráter 78, estado 1) e perda do télson (caráter 102, estado 1). Os clados 1 e 2 da árvore anterior não se sustentam como monofiléticos (figura 123), com *Colossendeis*+*Decolopoda*+*Dodecolopoda* na base dos demais Pantopoda. Este agrupamento aparece na base de Pantopoda, desta vez não formando um grupo monofilético, pois são separados pela forma do tronco (caráter 18, estado 3) e inclinação do abdômen (caráter 108, estado 1). *Colossopantopodus* aparece mais próximo a *Pentacolossedeis*. O clado 2, após *Pentacolossedeis*, inclui os colossendeídeos

Hedgpethia Turpaeva, 1973 e *Rhopalorhynchus* Wood-Mason, 1873 e todos os demais Pantopoda, sustentados pela inserção da probóscide, mais estreita que o céfalon (caráter 8, estado 1).

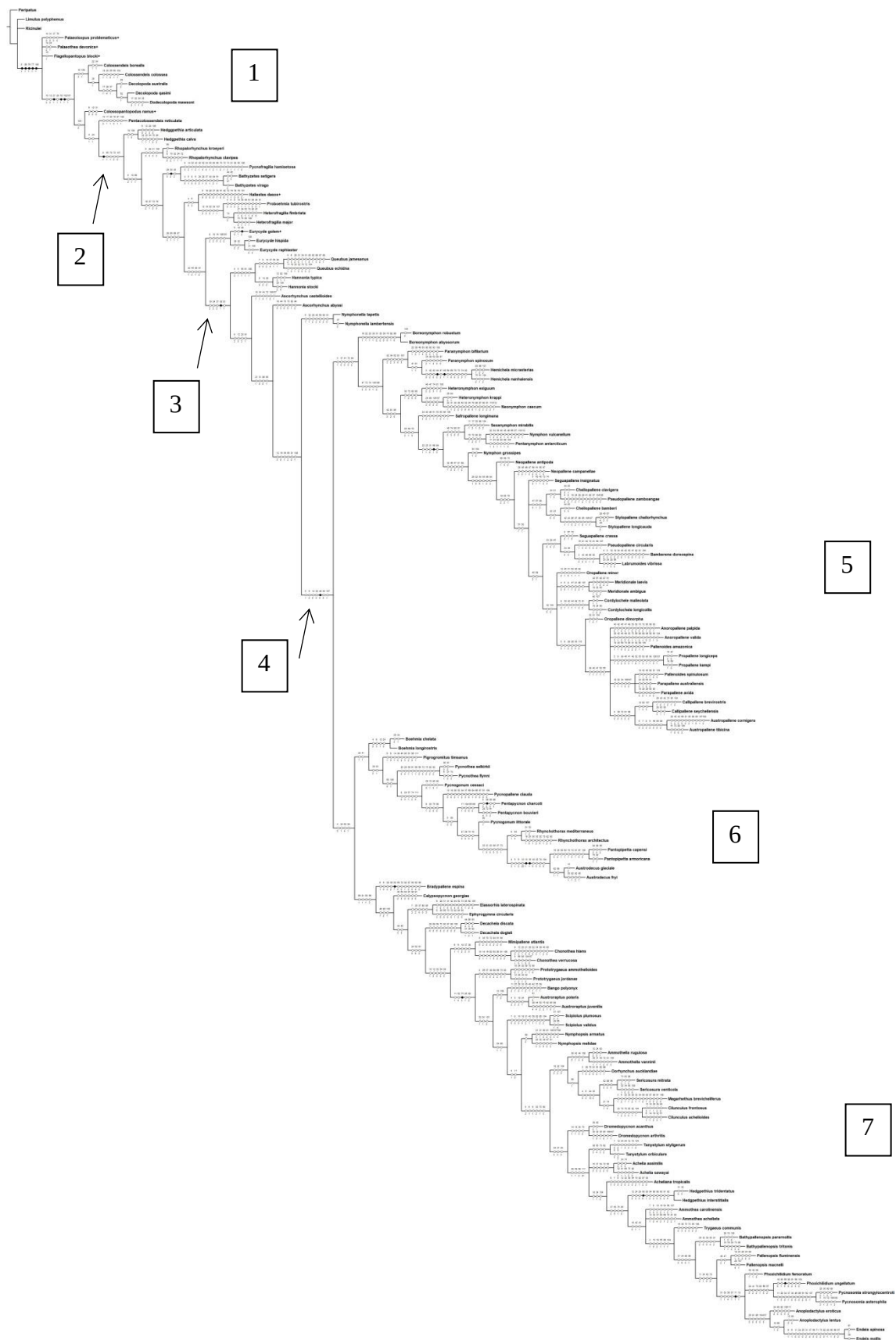


Figura 122: Cladograma de consenso de 144 cladogramas obtidos a partir da análise da busca tradicional, comprimento 1.765, IC de 14 e IR 61. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos:

apomorfias não-homoplásticas. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.

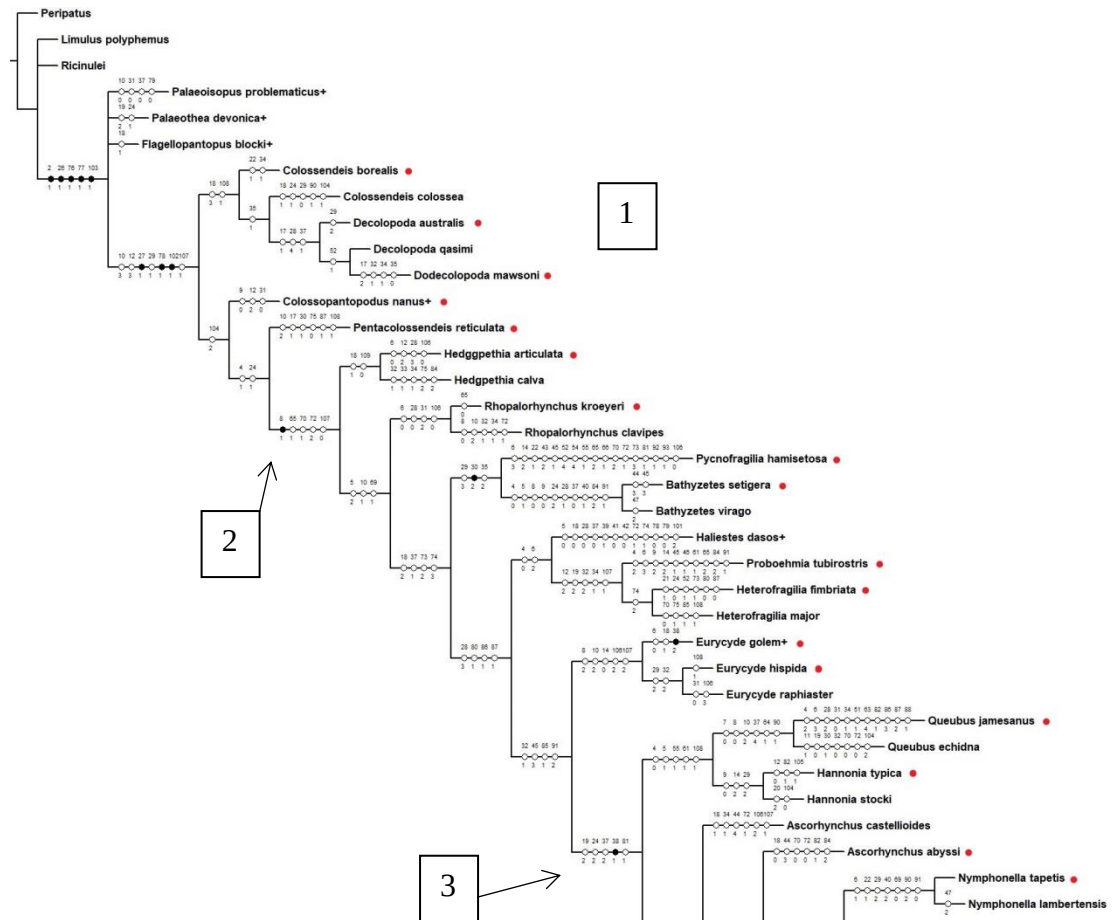


Figura 123: Parte 1 do cladograma apresentado na figura 122, com foco nos clados 1, 2 e 3. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelhos: espécies-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.

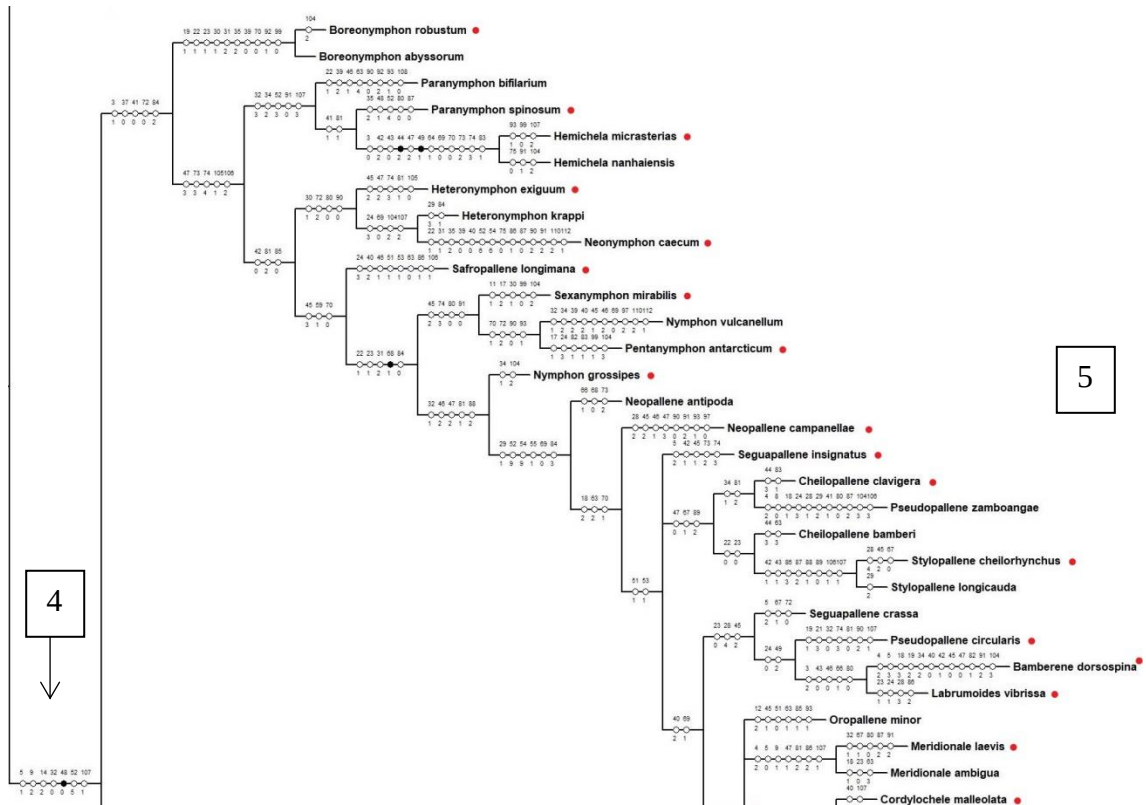


Figura 124: Parte 2A do cladograma apresentado na figura 122, com foco nos clados 4 e 5. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelhos: espécies-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.

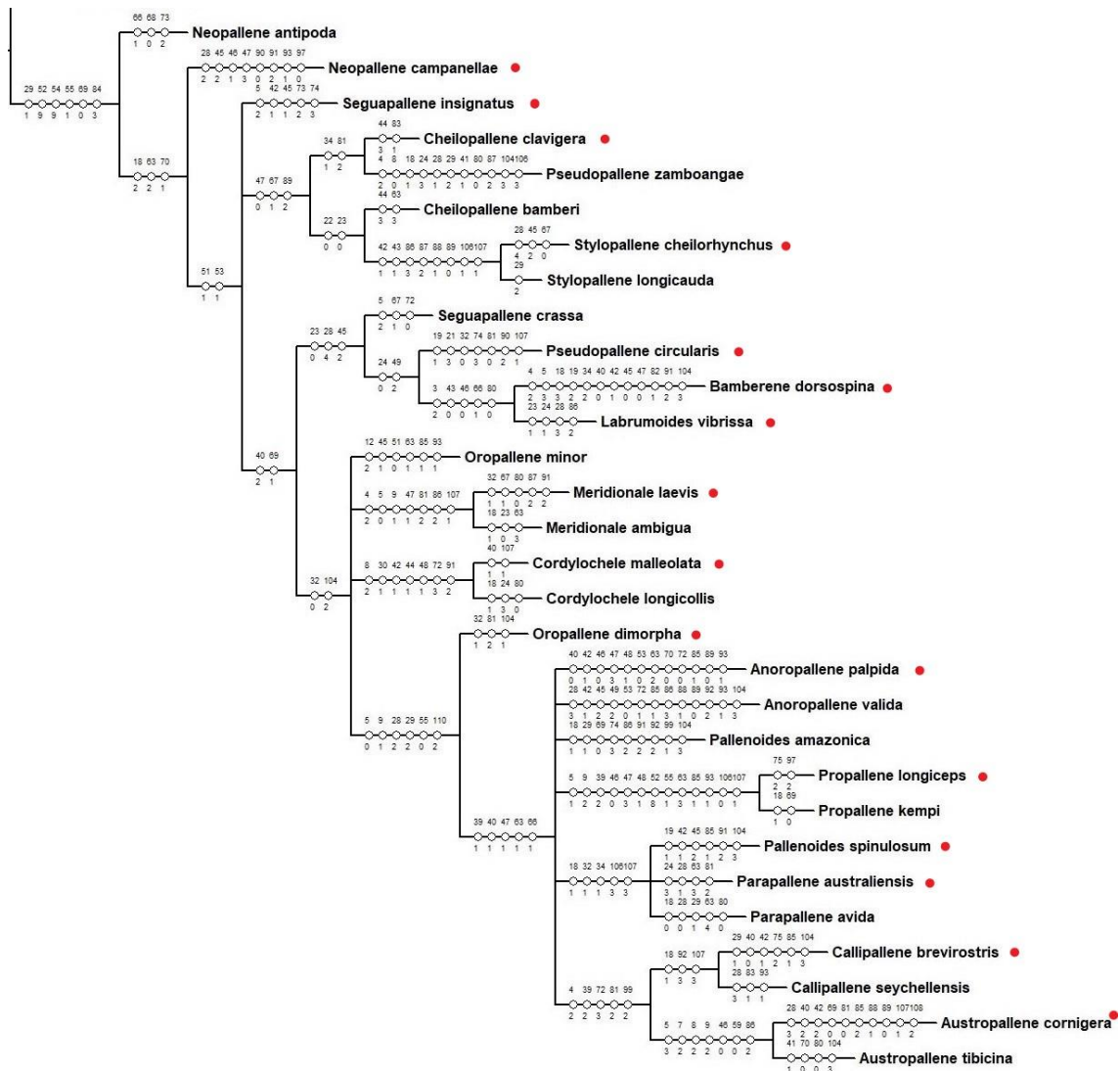


Figura 125: Parte 2B do cladograma apresentado na figura 122, com foco no clado 5, família Callipallenidae. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelho: espécies-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.

Assim como Colossendeidae, Ascorhynchidae também não se sustenta como grupo monofilético. Além disso, *Haliestes* aparece como grupo-irmão de *Proboehmia*+*Heterofragilia*, mas *Eurycyde golem* se mantém na base dos *Eurycyde* atuais. O clado 3 (figura 123) é formado pelos gêneros incertos *Queubus*+*Hannonia*, assim como pelos ascorhynchídeos *Ascorhynchus* e *Nymphonella* Ohshima, 1927 e os demais grupos, sustentados pela redução do número de artículos nos quelíforos (caráter 38, estado 1), além do aumento proporcional da coxa 2 (caráter 81, estado 1). Há a formação de um quarto clado (clado 4, figura 124) que inclui os clados 5, 6 e 7, sustentado pela presença de dentes por toda a margem interna dos dentes (caráter 48,

estado 0), além da ausência de dilatações e de segmentação na probóscide (caráter 9, estado 2, caráter 14, estado 2, respectivamente), uma redução no número de artículos no palpo dos machos (caráter 52, estado 5) e a inclinação do abdômen, horizontalmente (caráter 107, estado 1).

Na base do clado 4 temos o clado 5 (figura 124), formado por representantes das famílias Nymphonidae, Ammotheidae e Callipallenidae. Este clado é muito semelhante ao clado 4 obtido na árvore com a busca “new technology”, com os mesmos padrões de projeção dos lábios (caráter 3, estado 1), aumento proporcional dos quelíforos (caráter 37, estado 0), e a modificação das setas da estrigilis do ovígero em setas foliares e escamiformes (caráter 63, estados 2 e 3); a formação de Nymphonidae stricto sensu+Callipallenidae é sustentada pela presença de uma apófise no artículo 5 do ovígero do macho (caráter 68, estado 1). As únicas diferenças encontradas estão na sua posição em relação ao contexto geral do grupo, e na baixa resolução entre os ramos mais distais em Callipallenidae.

O clado 6+7 é formado pela estrutura da boca (caráter 4, estado 0), largura proporcional do céfalon (caráter 24, estado 1), extrema simplificação das setas na strigilis do ovígero (caráter 63, estados 4 e 5) e sua redução organizacional (caráter 64, estado 1). O clado 6 (figura 125) é composto por Ascorhynchidae *Boehmia* Hoek, 1881, os gêneros incertos *Pigrogromitus* Calman, 1927 e *Pycnothea* Loman, 1921, que se distribuem na base de Pycnogonidae+(Rhynchotoracidae+Austrodecidae), devido à presença de tubérculos no tronco mais largos que longos (caráter 20, estado 1) e quela mediana (caráter 41, estado 1). A formação restante da topologia é exatamente igual à do clado 3 da análise “new technology”.

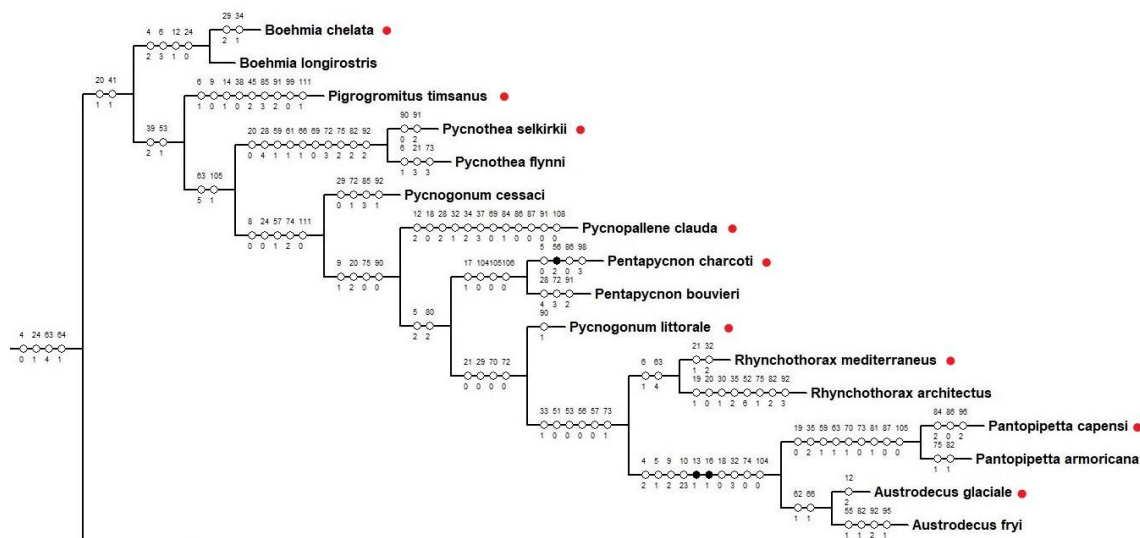


Figura 126: Parte 3 do cladograma apresentado na figura 122, com foco no clado 6. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelho: espécies-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.

O clado 7 (figuras 127 e 128) é formado pela ausência de garra terminal (caráter 66, estado 1), aumento da coxa 2 (caráter 81, estado 1), presença de glândula argamassadora (caráter 93, estado 1) com as aberturas na região distal da perna (caráter 96, estado 2). Ele é composto por *Bradypallene* Kim & Hong, 1987 (Callipallenidae), *Calypsopycnon* (Ascorhynchidae) e *Elassorhis* Child, 1982 (Ammonotheidae) além de *Ephyrogymna*, *Decachela*, *Mimipallene* e *Chonothoe* (todos *Ascorhynchus incertae sedis*), na base do clado, e a formação de um subclado 7A, composto por Ammonotheidae, Pallenopsidae, Phoxichilidiidae e Endeidae, sendo que apenas esta última se mantém como um grupo monofilético. O subclado 7A é sustentado pela redução do último artigo do ovígero do macho (caráter 75, estado 3), além do deslocamento da proboscide para uma posição subfrontal em relação ao tronco (caráter 11, estado 1), redução no número de artigos no palpo dos machos (caráter 52, estado 4), aumento do própodo (caráter 85, estado 1) e presença de espinhos no calcanhar (caráter 88, estado 2). Neste subclado também se observa o aumento proporcional do artigo 2 do ovígero do macho (caráter 70, estado 1 e 2) e a fusão do artigo 3 com o artigo 4 (caráter 71, estado 1) que ocorre em Phoxichilidiidae+Endeidae.

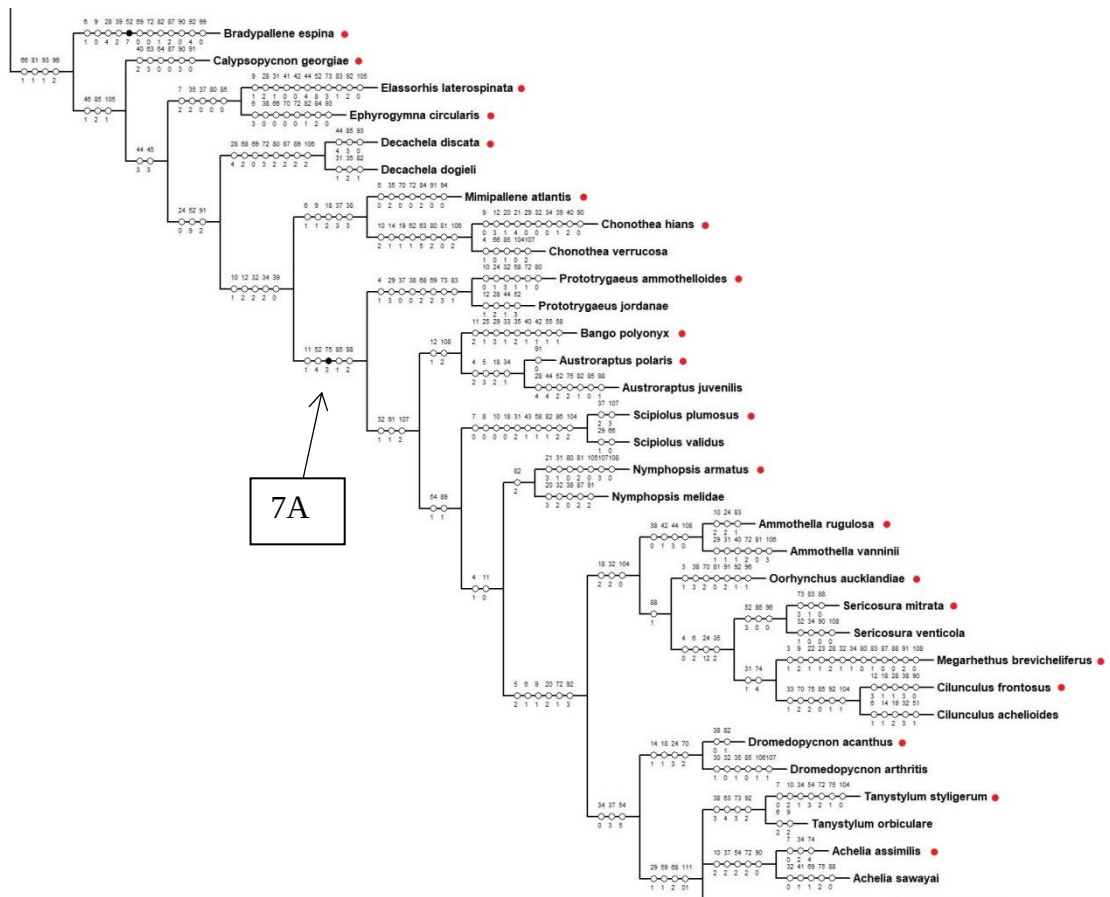


Figura 127: Parte 4A do cladograma apresentado na figura 122, com foco no clado 7. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelhos: espécies-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.

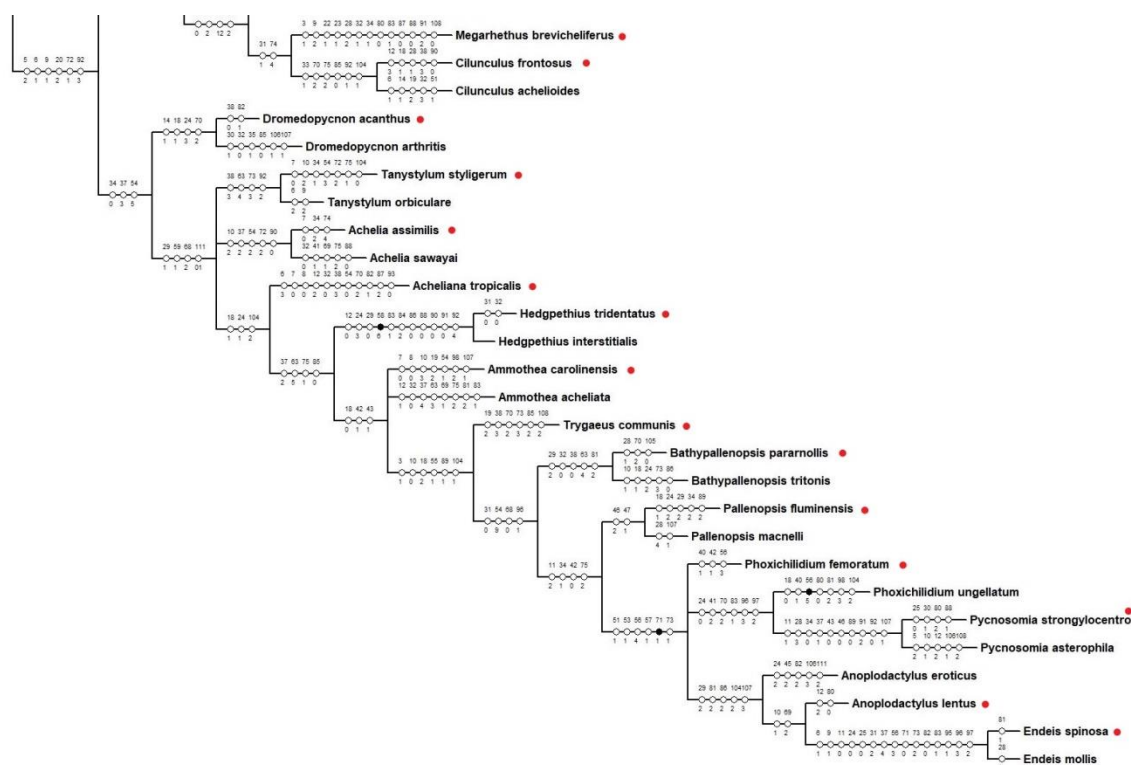
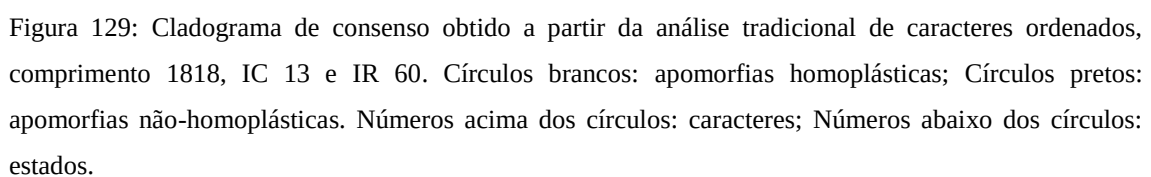


Figura 128: Parte 4B do cladograma apresentado na figura 122, com foco no clado 7. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelho: espécies-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.

5.2 ANÁLISE CARACTERES ORDENADOS

Utilizando a busca tradicional foi gerado um cladograma de consenso de 80 cladogramas, com comprimento de 1818, IC 13 e IR 60 (figura 129). Já o cladograma obtido a partir da busca “new technology” é um cladograma de consenso de quatro cladogramas, com comprimento (L) de 1849, IC de 13 e IR 59 (figura 136).

Ao contrário do observado nas análises não-ordenadas, nas análises ordenadas não houve a separação e todos os grupos fósseis considerados grupos externos. Na busca tradicional (figura 129) observa-se a separação de três das quatro espécies fósseis tratadas como grupo externo, com *Haliestes dasos* como grupo-irmão do que hoje é denominado de Pantopoda. O agrupamento *Haliestes*+Pantopoda é definido pelos processos laterais sem anelação (caráter 27, estado 1), e perda do telson (caráter 102, estado 1), caracteres estes sinapomórficos para o grupo, e pelos processos laterais tão largos quanto longos (caráter 29, estado 1) e pelo abdômen terminal ao tronco (caráter 106, estado 1), estes plesiomórficos, modificando sua forma ao longo das diferentes linhagens. Já *Flagellopantopus blocki* surge como grupo-irmão dos Colossendeidae, na base de Pantopoda, que é definido pela presença de pernas cilíndricas (caráter 79, estado



2) e pela redução da quela, que tende a ter a palma mais curta que longa (caráter 42, estado 2). Em Pantopoda podemos observar cinco principais agrupamentos.

O clado 1 (figura 130) é formado por *Flagellopantopus*+*Colossendeidae* e delimitado pela ausência de quelíforos nos adultos (caráter 37, estado 4). Neste clado *Colossendeis* surge como monofilético, delimitado pela probóscide maior que o tronco (caráter 10, estado 3) e voltada para frente (caráter 12, estado 3), e pelo abdômen curto, do tamanho do processo lateral 4 (caráter 104, estado 2). Em *Colossendeidae* pode-se observar duas linhagens, uma formada por *Hedgpethia*+*Rhopalorhynchus*, delimitado pela boca arredondada (caráter 4, estado 1), sendo *Hedgpethia* parafilético, e *Colossendeis*+*Colossopantopus*+Formas poliméricas, delimitados pelo artículo 3 do ovígero curto (caráter 70, estado 0) e pela inclinação horizontal do abdômen (caráter 107, estado 1). Nesta linhagem *Colossopantopus* (o grupo fóssil) surge na base do clado, seguido da forma polimética *Pentacolossendeis*, seguindo uma tendência de compactação do tronco, vista a partir de *Colossendeis borealis* e mais evidente em *Decolopoda* e *Dodecolopoda*. Aqui *Colossendeis* surge como parafilético.

A família *Ascorhynchidae* aparece como polifilética, distribuída na base dos clados 2 a 5, não formando nenhum grande agrupamento. Contudo, pode-se observar o agrupamento do que poderia ser considerado como *Ascorhynchus* strictu sensu, formado por *Ascorhynchus*+*Eurycyde*, ambos monofiléticos, agrupados pelo encurtamento do artículo 3 do ovígero (caráter 72, estado 0). A espécie fóssil *Eurycyde golem* aparece junto aos *Eurycyde* atuais.

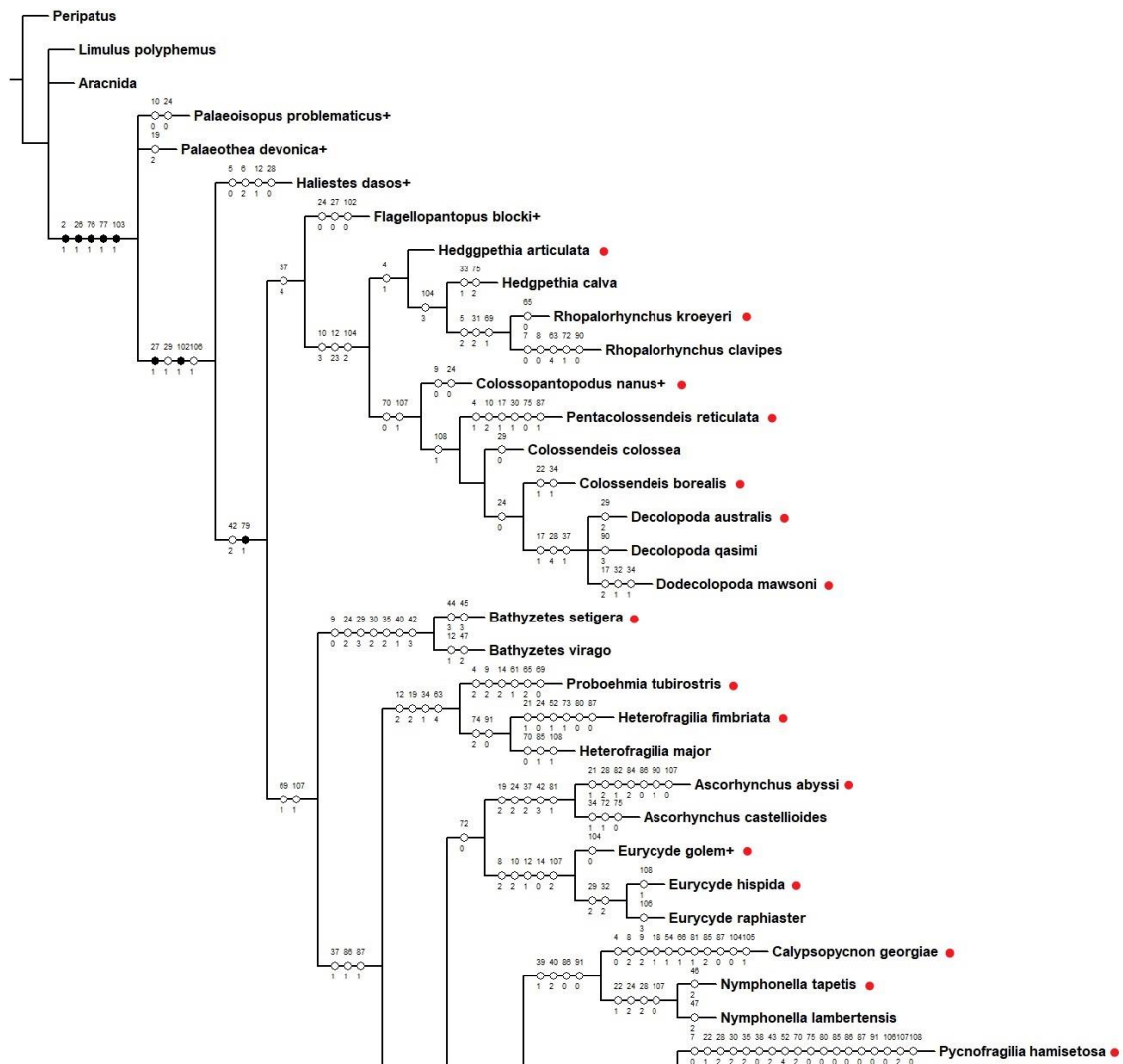


Figura 130: Parte 1 do cladograma apresentado na figura 129, com foco no clado 1. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelhos: espécies-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.

O clado 2+3 é formado pela ausência de garra terminal no ovígero (caráter 66, estado 1), artigo 3 do ovígero com metade do tamanho do artigo 2 (caráter 71, estado 1), coxa 2 mediana (caráter 81, estado 1) e presença de abertura da glândula argamassadora (caráter 93, estado 1). O clado 2 (figura 131) é formado por praticamente todos os Ammonotheidae conhecidos, delimitados pela probóscide diagonal (caráter 12, estado 2), a palma da quela reduzida (caráter 42, estado 3), palpos com sete artigos (caráter 52, estado 3) e ultimo artigo do ovígero do macho reduzido (caráter 75, estado 3). Pode-se observar a divisão de Ammonotheidae em três principais subgrupos: *Sericosura*+*Hedgpethius*+*Dromedopycnon*, formado pela probóscide com uma dilatação (caráter 9, estado 1), e quelíforos com menos da metade do comprimento da probóscide (caráter 37, estado 2), gêneros de águas profundas, com corpo mais alongado;

Megarhethus+*Ammothella*+*Oorhynchus*+*Cilunculus*, com abdômen longo (caráter 104, estado 0) e com uma articulação na base (caráter 105, estado 0), gêneros com corpo mais compacto, presente tanto em águas profundas quanto águas rasas; e *Nymphosis*+*Austroraptus*+*Achelia*+*Scipiolus*+*Acheliana*+*Ammothea*, com o artículo 3 do ovígero do macho do mesmo tamanho do 2 (caráter 72, estado 2) e abdômen diagonal ao tronco (caráter 107, estado 2), predominantemente gêneros com tronco discoide.

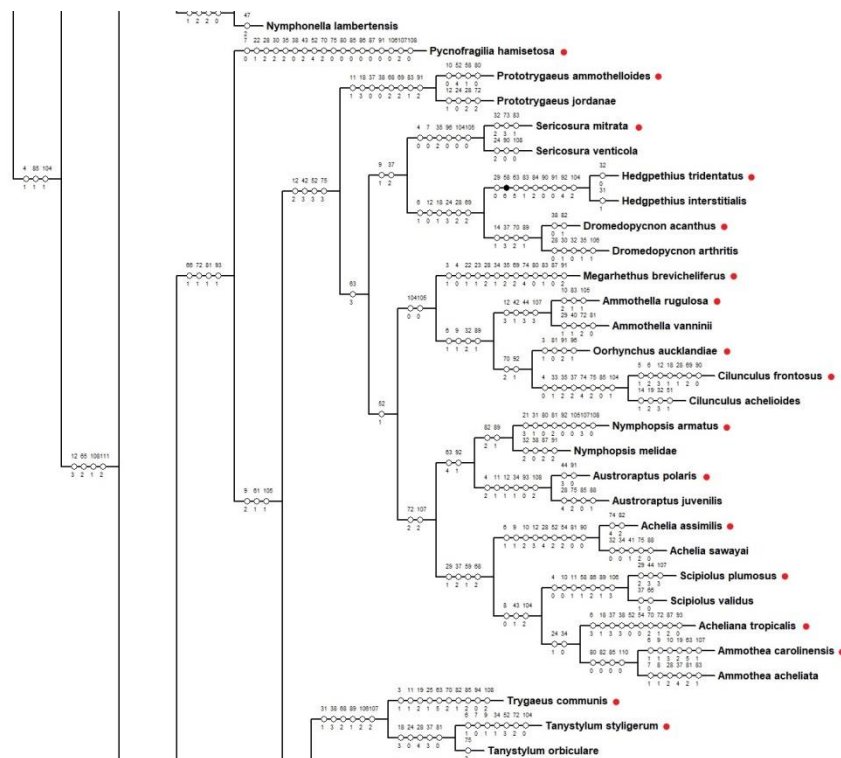


Figura 131: Parte 2 do cladograma apresentado na figura 129, com foco no clado 2. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelho: espécies-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.

O clado 3 (figura 132) é delimitado pela redução do tamanho dos ovígeros nas fêmeas (caráter 59, estado 1), e possui em sua base um grande número dos gêneros incerto, como *Pycnothea*, *Bango*, *Mimipallene*, *Chonothoe*, *Decachela*, e *Ephyrogymna*. Destaca-se aqui a presença de *Tanystylum* na base do ramo, como grupo irmão de *Trygaeus*, agrupados, entre outros caracteres, pela redução dos quelíforos (caráter 38, estado 3) e presença de apófise no artículo 7 do ovígero (caráter 68, estado 2). Nos ramos mais derivados encontram-se os Pallenopsidae, Phoxichilidiidae e Endeidae, numa composição muito semelhante ao observado na análise “new technology” sem

ordenamento, sendo a principal diferença a posição de *Anoplodactylus*, mais distante de *Endeis*, numa posição mais basal, enquanto *Pycnosomia* aparece, junto com *Phoxichilidium ungelatum* como grupo-irmão de *Endeis*.

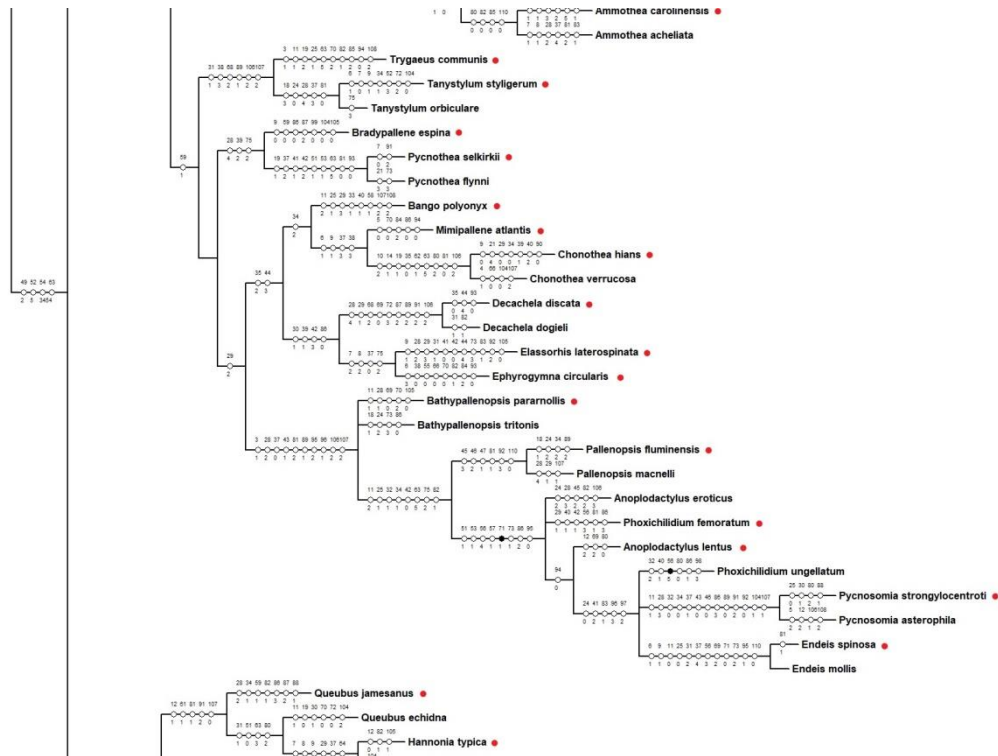


Figura 132: Parte 3 do cladograma apresentado na figura 129, com foco no clado 3. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelho: espécies-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.

O clado 4+5 é formado pela ausência de palpos nos machos (caráter 51, estado 1). O clado 4 (figura 133) reúne os Pycnogonidae, Austrodecidae e Rhynchithoracidae, além de alguns gêneros incertos. É agrupado pela seção 3 da probóscide mais larga que o céfalo (caráter 7, estado 0), a inserção da probóscide da largura do céfalon (caráter 8, estado 0), ausência de quelíforos (caráter 37, estado 4), apesar destes estarem reduzidos em *Hannonia*, ultimo artículo do ovígero do macho mais longo que o anterior (caráter 75, estado 0) e os ovos organizados em uma massa única (caráter 111, estado 0). Assim como observado nas análises anteriores tanto *Pycnogonidae* quanto *Pycnogonum* aparecem como parafiléticos, mantendo *Pentapycnon* monofilético, assim como Austrodecidae, novamente sustentado pela estrutura da probóscide. Contudo, Rhynchithoracidae aparece aqui como parafilético, com *Rhynchithorax mediterraneus* na base de Austrodecidae.

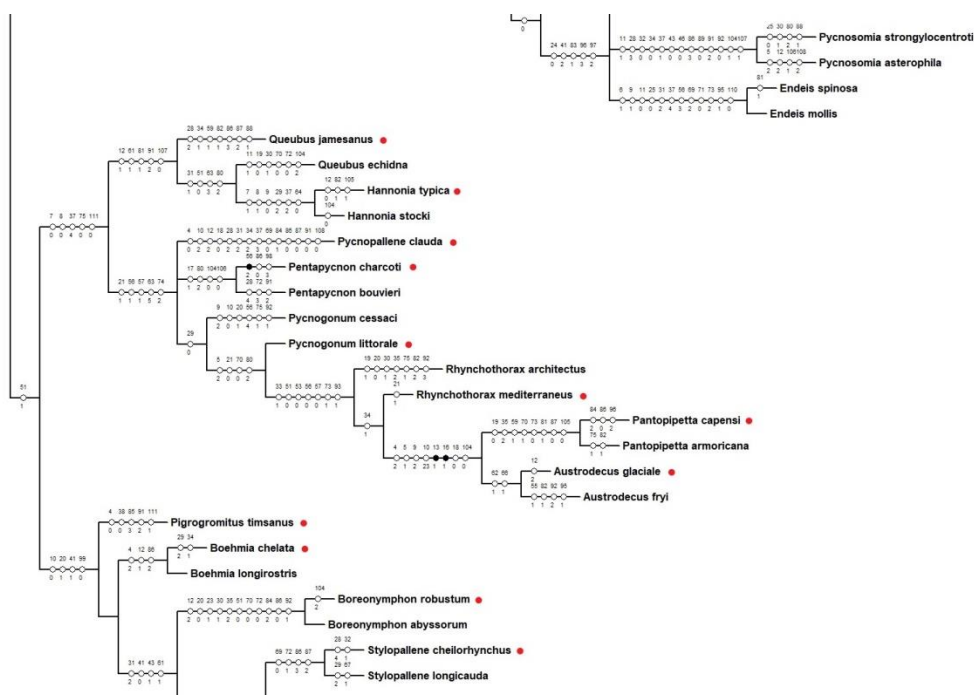


Figura 133: Parte 4 do cladograma apresentado na figura 129, com foco no clado 4. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelho: espécies-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.

O clado 5 (figura 134) é delimitado pela probóscide com menos da metade do comprimento do tronco (caráter 10, estado 0), tubérculos no tronco mais largos que longos (caráter 20, estado 1), quela com metade do comprimento do escapo (caráter 41, estado 1) e poros genitais em todas as pernas dos machos (caráter 99, estado 0). Assim como nas outras análises este clado agrupa os Nymphonidae e Callipallenidae, só que aqui com *Pigrogromitus* e *Boehmia* na base, aproximando assim estes gêneros incertos a estas duas famílias. Contudo, apesar de novamente existir a forte relação entre essas duas famílias, sustentada pela presença de apófise no artigo 5 do ovígero do macho (caráter 68, estado 1), há uma grande diferença estrutural aqui. As duas famílias aparece como sendo parafiléticas, divididas em dois grandes grupos (5A e B). O primeiro (5A. Figura 134) é composto por gêneros, das duas famílias, que possuem tronco alongado, com uma tendência a um alongamento e distanciamento dos processos laterais (caráter 24, estado 3), e a uma lateralização mais discreta dos quelíforos, encontrados diagonalmente em relação à probóscide (caráter 39, estado 1), além da presença de ornamentação nas garras terminais do ovígero (caráter 67, estado 1). Seguindo esta tendência, os Ammotheidae *Paranymphe* e *Hemichela* aparecem como grupos mais

derivados dentro desse ramo. Já o clado 5B (figura 135) é delimitado pela ausência dos palpos nos machos (caráter 51, estado 1). Aqui observa-se a presença de apenas um Nymphonidae (*Nymphon grossipes*), sendo os demais membros de Callipallenidae (Callipallenidae *stricto sensu*). Este ramo possui uma maior tendência a lateralização dos quelíforos em relação a probóscide, além de uma compactação do tronco, marcada pela redução da distancia dos processos laterais (caráter 28, estado 2)

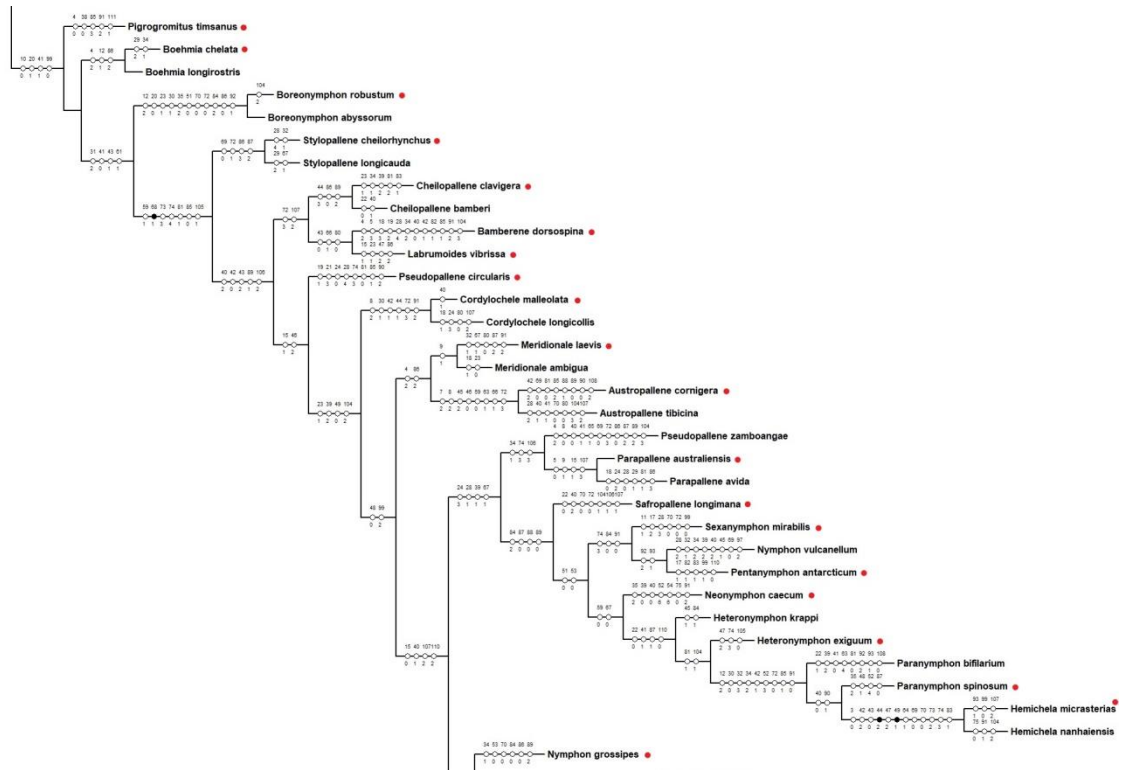


Figura 134: Parte 5 do cladograma apresentado na figura 129, com foco no clado 5A. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelho: espécies-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.

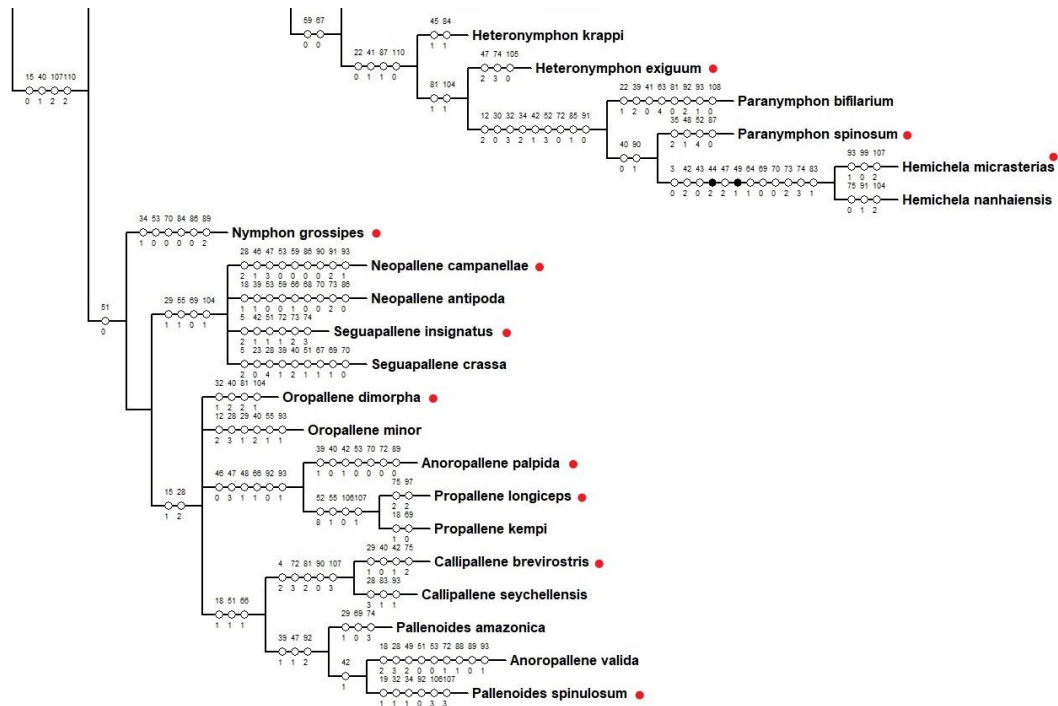


Figura 135: Parte 6 do cladograma apresentado na figura 129, com foco no clado 5B. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelhos: espécies-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.

Assim como obtido na análise tradicional, na análise “new technology” (figura 136) não houve a separação completa dos grupos fósseis das espécies atuais, ficando, novamente, *Flagellopantopus* próximo a Colossendeidae. Aqui, há novamente a formação de *Haliestes*+“Pantopoda”, sustentado tanto pela ausência de telson (caráter 102, estado 1) e processos laterais sem anelação (caráter 27, estado 1), como também pela redução do opistossoma (caráter 101, estado 2), caracteres estes sinapomórficos, e pelos caracteres 29 e 106, obtidos na análise tradicional, além da probóscide voltada para baixo (caráter 12, estado 1), estes plesiomórficos. Já “Pantopoda” é sustentado pelas pernas cilíndricas (caráter 79, estado 1), e pela forma do tronco elipsoide longa (caráter 18, estado 1), quelíforos com pelo menos metade do comprimento da probóscide (caráter 37, estado 1), quela mediana (caráter 41, estado 1) e palma da quela mediana (caráter 42, estado 1).

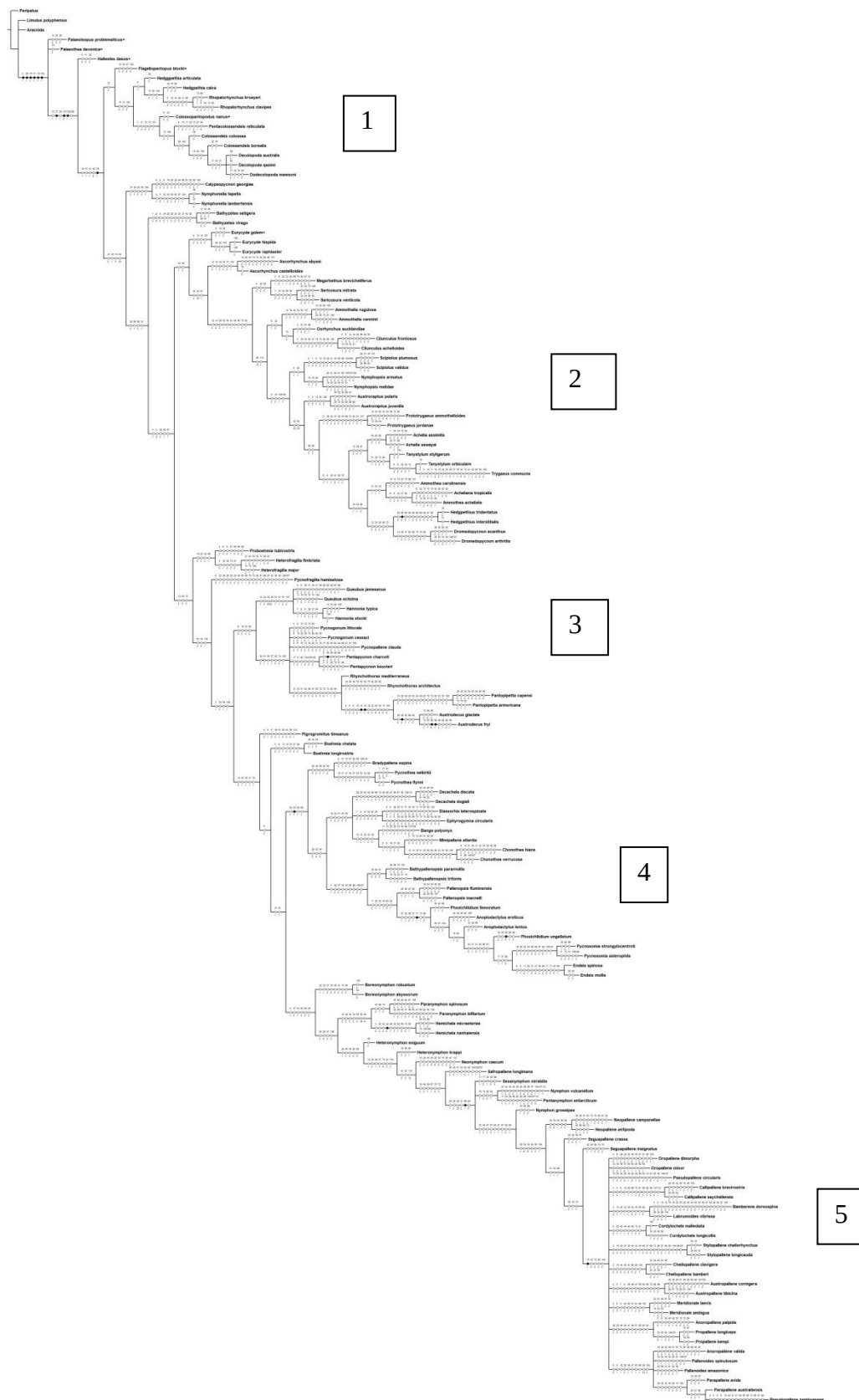


Figura 136: Cladograma de consenso obtido a partir da análise “new technology” de caracteres ordenados, comprimento 1849, IC de 13 e IR 59. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.

Em “Pantopoda” há também a divisão em 5 clados principais, sendo o clado 1 (figura 137) com a mesma configuração da análise tradicional, *Flagellopantopus*+*Colossendeidae*, sendo *Colossendeidae* formado por dois subgrupos, um com *Hedgpethia*+*Rhopalorhynchus*, sendo *Hedgpethia* parafilético, e o outro incluindo *Colossopantopus*, *Colossendeis* e os gêneros poliméricos, sendo *colossendeis* parafilético, e havendo uma tendência a compactação do tronco.

Aqui *Ascorhynchidae* aparece novamente como polifilético, tanto na base dos clados 2+3+4+5, quanto na base dos clados 2, 3 e 4+5. Contudo, os principais gêneros da família (o chamado *Ascorhynchidae stricto sensu*) encontram-se na base de *Ammonotheidae* (que também é polifilético, mas que seus principais gêneros estão agrupados de forma monofilética no clado 2). Este agrupamento do clado 2 (figura 138) é delimitado pela redução dos dedos da quela (caráter 44, estado 1) sendo estes menores que a palma (caráter 45, estado 3). Nesta linhagem observa-se uma redução gradativa dos quelíforos, tanto pela redução de suas estruturas, principalmente dos dedos, quanto pela redução do seu tamanho (caráter 37), estando completamente ausentes em algumas linhagens (como em *Ammonothea* e *Acheliana*), ao mesmo tempo em que algumas reversões estão presentes, como em *Prototrygaeus*.

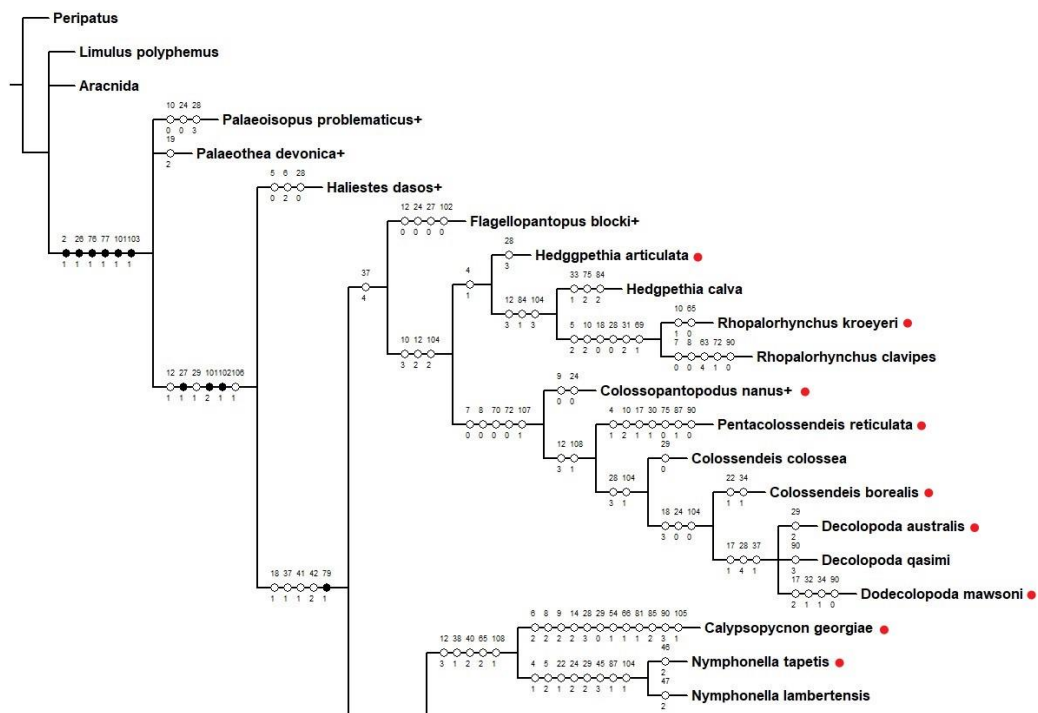


Figura 137: Parte 1 do cladograma apresentado na figura 136, com foco no clado 1. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelhor: espécies-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.

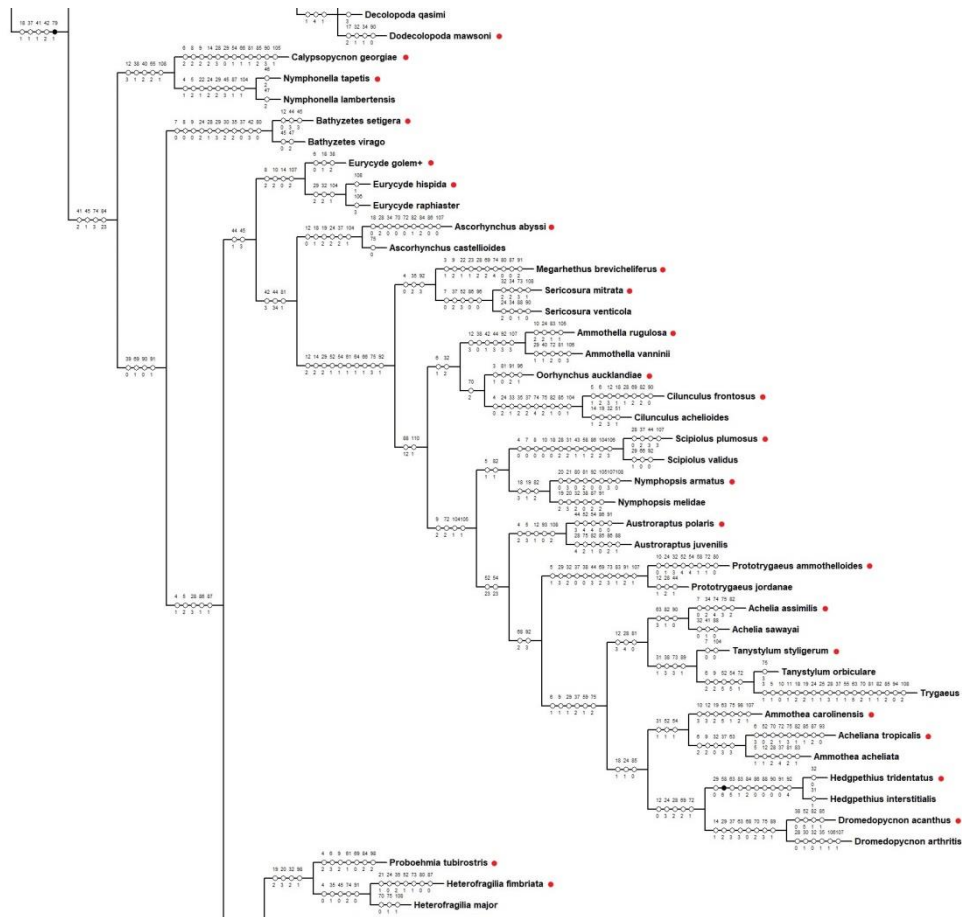


Figura 138: Parte 2 do cladograma apresentado na figura 136, com foco no clado 2. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelho: espécies-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.

Na base do clado 3+4+5 estão alguns Proboehmia, Heterofragilia e Pycnfragilia, gêneros de Ammotheridae e Ascorhynchidae, que possuem tronco mais compacto e quelíforos completamente formados, mas reduzidos em tamanho. São agrupados pela probóscide posicionada diagonalmente (caráter 12, estado 2) e a simplificação das setas dos ovígeros, espiniformes (caráter 63, estado 4). Neste grande agrupamento observa-se uma redução no número de artículos e tamanho dos palpos, em ambos os sexos. O clado 3 (figura 139) é delimitado pela presença de tubérculos no tronco (caráter 19, estado 2), ausência de quelíforos nos adultos (caráter 37, estado 4) e pelas pernas curtas (caráter 80, estado 2). Sua composição é a mesma da encontrada no clado 4 da análise tradicional, com a formação do grupo *Queubus*+*Hannonia*, grupo-irmão de Pycnogonidae+Rhychothoracidae+Austrodecidae. Neste segundo agrupamento é onde encontra-se a diferença das duas análises. Pycnogonidae ainda encontra-se na base do grupo, mas desta vez com uma politomia entre seus gêneros, sendo *Pentapycnon* o

único que se mantém monofilético. Nesta análise surge mais uma sinapomorfia para *Austrodecus*, ovígero da fêmea com seis artículo (caráter 58, estado 4).

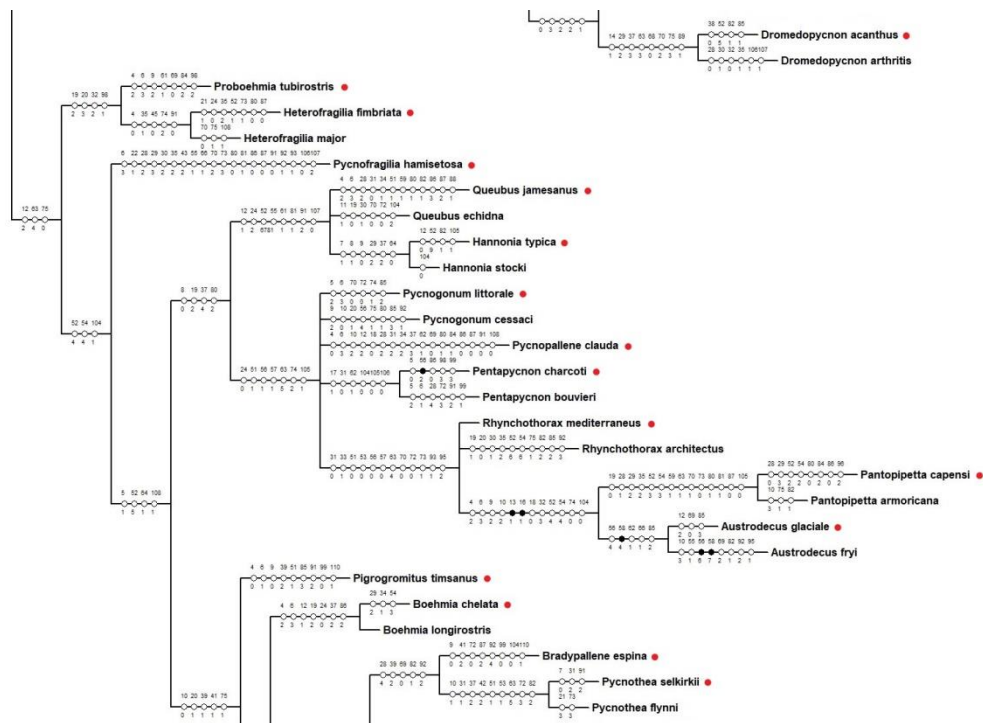


Figura 139: Parte 3 do cladograma apresentado na figura 136, com foco no clado 3. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelho: espécies-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.

O clado *Pigrogromitus*+*Boehmia*+4+5 é formado pelos tubérculos no tronco mais largos que longos (caráter 20, estado 1), quelíforos diagonais a probóscide (caráter 39, estado 1), quela mediana (caráter 41, estado 1) e último artículo do macho do mesmo tamanho do anterior (caráter 75, estado 1). De forma geral, neste grande clado há uma tendência a diminuição no número de artículos no escapo, mas um aumento da “importância” dos quelíforos, tornando-se mais funcionais. O clado 4 (figura 140) possui uma configuração muito semelhante a obtida na análise tradicional, mas com a ausência dos gêneros *Trygaeus* e *Tanystylum* (presentes em no clado 2). Aqui a presença de três artículos no palpo da fêmea (caráter 54, estado 7) surge como uma sinapomorfia para o grupo, que além disso é delimitado pela presença de três artículos nos palpos dos machos (caráter 52, estado 7), palpo curto, sem estar em contato com a boca (caráter 55, estado 1) e ovígero sem garra terminal (caráter 66, estado 1). Novamente na base do clado estão alguns gêneros incertos e *Bradypallene*. Há a aproximação de *Decachela*, *Elassorhis*, *Ephyrogymna*, *Bango*, *Mimipallene* e

Chonothea, agrupados pelo tronco discoide (caráter, 18, estado 3), olhos ausentes (caráter 35, estado 2), quela curta (caráter 41, estado 2), quela sem dedo fixo (caráter 44, estado 3) sendo o dedo móvel curto (caráter 45, estado 3). O segundo subgrupo deste clado é composto por Pallenopsidae, Phoxichilidiidae e Endeidae é muito semelhante ao da análise tradicional, com Pallenopsidae parafilético, e Phoxichilidiidae+Endeidae sustentado pela fusão do artículo 3 do ovígero (caráter 71, estado 1). Aqui Phoxichilidiidae e seus gêneros (com exceção de *Pycnosomia*) aparece como parafilético.



Figura 140: Parte 4 do cladograma apresentado na figura 136, com foco no clado 4. Círculos brancos: apomorfias homoplásticas; Círculos pretos: apomorfias não-homoplásticas. Círculos vermelhos: espécies-tipo. Números acima dos círculos: caracteres; Números abaixo dos círculos: estados.

Por fim, o clado 5 (figura 141) agrupa as famílias Nymphonidae, Callipallenidae e os gêneros de Ammotheidae *Paranymphon* e *Hemichela* (como encontrado nas outras análises). Esse grupo é definido pela leve projeção dos lábios (caráter 3, estado 1), quelas voltadas para trás (caráter 43, estado 1), presença de setas foliares (caráter 63, estado 3) e tarso curto (caráter 84, estado 2). Assim como observado nas demais análises, aqui observa-se uma tendência a lateralização dos quelíforos, seguido pelo aumento proporcional da quela. Nymphonidae aparece como parafilético, assim como o gênero *Nymphon* e Callipallenidae (que, considerando todos os gêneros aceitos

Phylogenetic tree of the family Eremnophoridae, showing relationships between various genera and species. The tree is rooted on the left and branches out to the right. Species names are listed next to their respective branches, with some names preceded by a red dot. Bootstrap values are indicated at the nodes. The tree is divided into several major clades, including Boreomorphon, Paranymphe, Hemichela, Heteronymphe, Neonymphe, Saffropallene, Seguapallene, Oropallene, Pseudopallene, Callipallene, Labrumoides, Cordylochele, Stylopallene, Chelopallene, Austropallene, Meridionale, Anoropallene, Palenoides, and Parapallene.

Species names (some in red):

- Boreomorphon robustum*
- Boreomorphon abyssorum*
- Paranymphe spinosus*
- Paranymphe bifurcatus*
- Hemichela micrasterias*
- Hemichela nanhaiensis*
- Heteronymphe exiguum*
- Heteronymphe krapfi*
- Neonymphe caecum*
- Saffropallene longimana*
- Sexanymphe mirabilis*
- Nymphon vulcanellum*
- Pentanymphe antarcticum*
- Nymphon grossipes*
- Neopallene campanella*
- Neopallene antipoda*
- Seguapallene crassa*
- Seguapallene insignatus*
- Oropallene dimorpha*
- Oropallene minor*
- Pseudopallene circufurcis*
- Callipallene brevirostris*
- Callipallene seychellensis*
- Bamberenae dorsospina*
- Labrumoides vibrissa*
- Cordylochele melleolata*
- Cordylochele longicollis*
- Stylopallene chelofranchus*
- Stylopallene longicauda*
- Chelopallene clavigera*
- Chelopallene bambi*
- Austropallene corrigera*
- Austropallene tibiana*
- Meridionale leavis*
- Meridionale ambigua*
- Anoropallene palpis*
- Propallene longiceps*
- Propallene kempi*
- Anoropallene valida*
- Palenoides spinulosum*
- Palenoides amazonica*
- Parapallene avida*
- Parapallene australiensis*
- Pseudopallene zambonigera*

5.3 ÍNDICES DE BOOTSTRAP

Quanto aos índices de bootstrap, nenhum grande clado foi sustentado (figuras 142-145). As famílias Ammotheidae, Callipallenidae, Nymphonidae, Pallenopsidae e Ascorhynchidae tiveram índices de sustentação menores que 1, e tiveram seus nós colapsados. Já as famílias Colossendeidae, Phoxichilidiidae, Pycnogonidae, e

Quanto aos índices de bootstr

Rhynchothoracidae tiveram baixos índices de sustentação. As únicas famílias com índices elevados de sustentação foram Endeidae (98) e Austrodecidae (54). A maior parte dos gêneros teve altos índices de sustentação, como *Bathyzetes* Stock, 1955 (98) *Hedgpethius* e *Scipiolus* Loman, 1908 (96), *Decachela*, *Boreonymphon* e *Nymphonella* (94) e *Pycnothea* (91). Alguns gêneros muito numerosos, como *Ascorhynchus*, *Anoplodactylus* Wilson, 1878, *Nymphon*, *Ammothea* Leach, 1814 e *Pycnogonum* Brünnich, 1764, tiveram índices muito baixos de sustentação, ou inclusive não se sustentaram na análise de bootstrap.

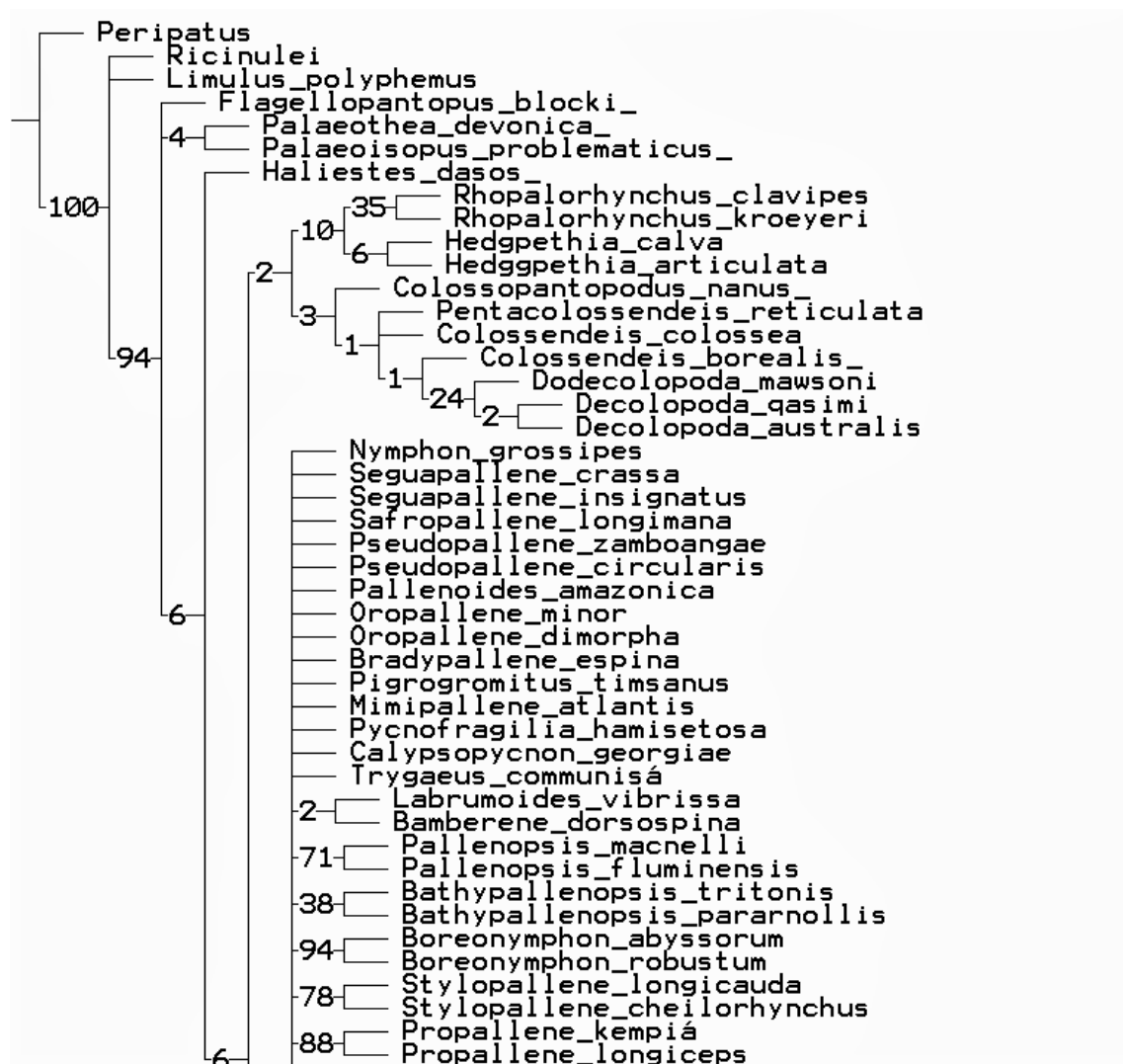


Figura 142: Análise de bootstrap parte 1, com 1000 réplicas e clados com valores menores que 1 colapsados.

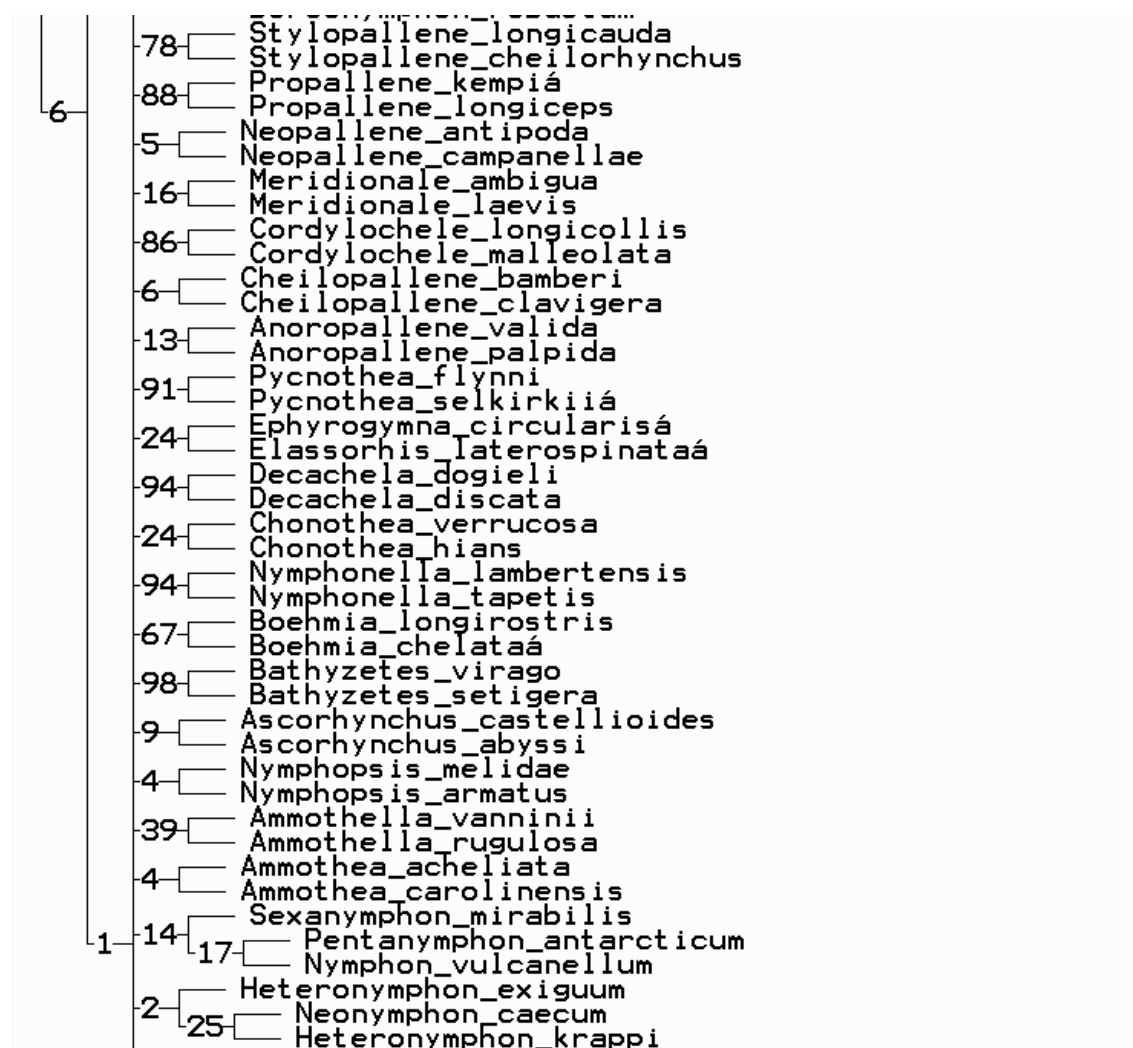


Figura 143: Análise de bootstrap parte 2, com 1000 réplicas e clados com valores menores que 1 colapsados.

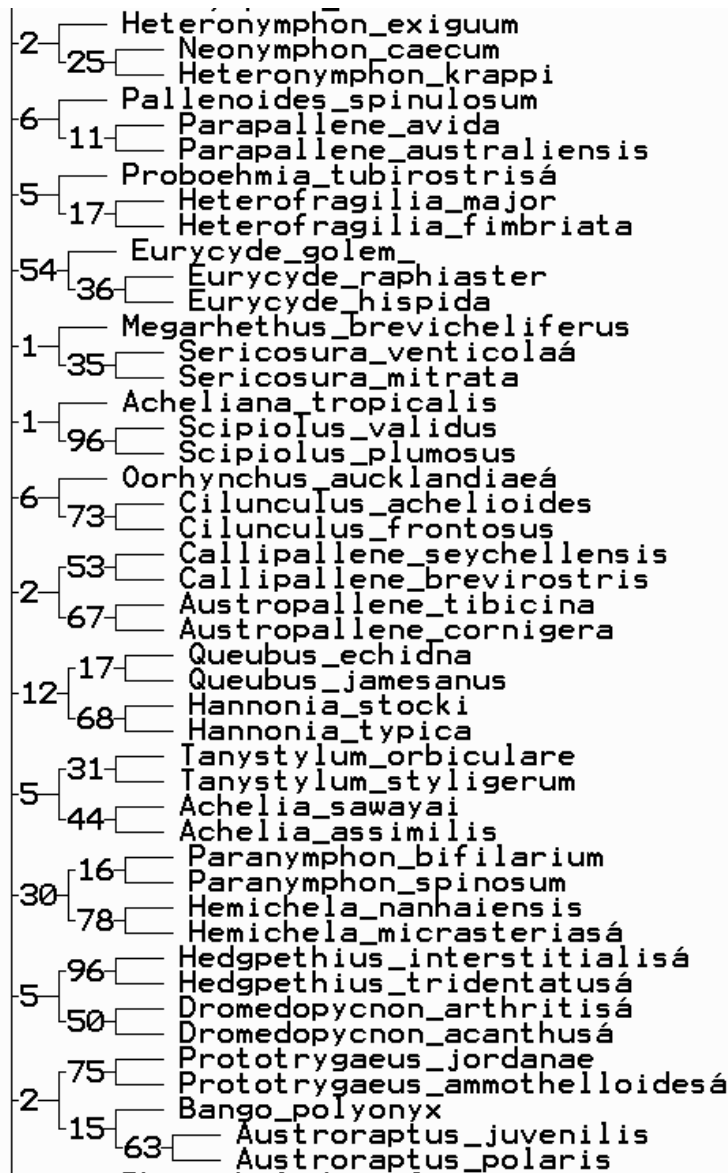


Figura 144: Análise de bootstrap parte 3, com 1000 réplicas e clados com valores menores que 1 colapsados.

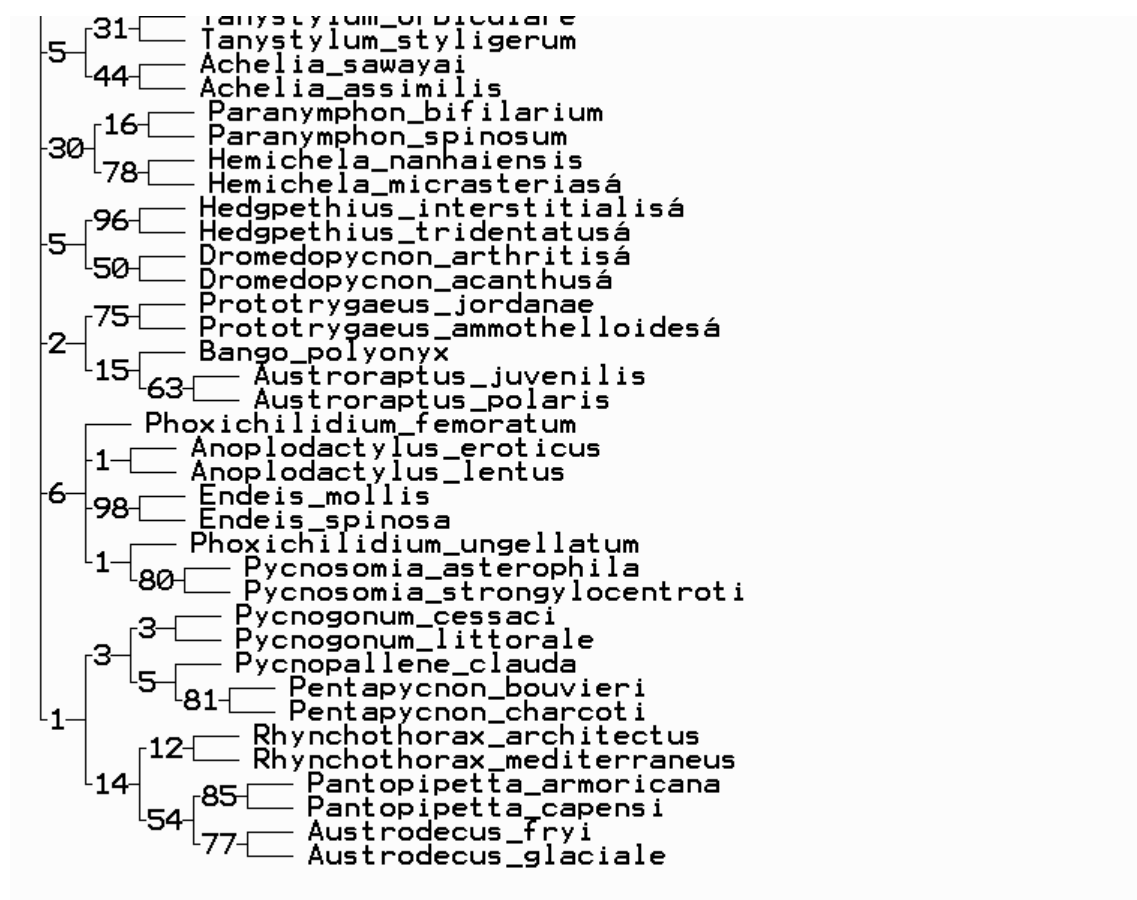


Figura 145: Análise de bootstrap parte 4, com 1000 réplicas e clados com valores menores que 1 colapsados.

6. DISCUSSÃO

6.1 CARACTERES

6.1.1 Probóscide (figuras 146 e 147)

2. Probóscide: (0) ausente; (1) presente.
3. Probóscide, lábios: (0) não projetados; (1) levemente projetados; (2) fortemente projetados.
4. Probóscide, região da boca, forma: (0) reta; (1) arredondada; (2) tubiforme.
5. Probóscide, seção 1 (distal): (0) mais larga que a seção 2; (1) da largura da seção 2; (2) com pelo menos metade da largura da seção 2; (3) com menos da metade da largura da seção 2.
6. Probóscide, seção 2 (mediana): (0) mais de 2x mais larga que a seção 3; (1) até 2x mais larga que a seção 3; (2) da largura da seção 3; (3) mais estreita que a seção 3.
7. Probóscide, seção 3 (proximal): (0) mais largo que o céfalon; (1) da largura do céfalon; (2) com pelo menos metade da largura do céfalon; (3) com menos da metade da largura céfalon.
8. Probóscide, inserção no céfalo: (0) da largura do céfalon; (1) com pelo menos metade da largura do céfalon; (2) com menos da metade da largura céfalon.
9. Probóscide, número de dilatações: (0) duas; (1) uma; (2) zero.
10. Probóscide, tamanho: (0) com menos da metade do comprimento do tronco; (1) com metade ou mais da metade do comprimento do tronco; (2) aproximadamente do mesmo tamanho do tronco; (3) maior que o tronco.
11. Probóscide, posição em relação ao tronco: (0) frontal; (1) “subfrontal” ou diagonal; (2) subventral.
12. Probóscide, orientação: (0) voltada para trás; (1) voltada para baixo; (2) diagonal; (3) voltada para frente.
13. Probóscide, anelação: (0) probóscide sem anelações; (1) probóscide com anelações.
14. Probóscide, segmentação: (0) presente; (1) parcial, representada por, pelo menos, uma constrição próxima à base; (2) completamente ausente.
15. Probóscide, boca: (0) sem ornamentação ao redor; (1) com setas sensoriais ao redor.
16. Probóscide, configuração: (0) trilobada, boca terminalmente abrindo-se na frente da probóscide; (1) bilobada, boca ventro-distalmente na probóscide.

A probóscide é uma das apomorfias marcantes de Pycnogonida, não havendo consenso sobre sua homologia com estruturas de outros grupos (ver Dunlop & Arango, 2005). É uma estrutura pouco estudada e explorada não só no contexto taxonômico, mas também no contexto filogenético. Como apontado por Fry & Hedgpeth (1969), a maior parte das descrições da probóscide em Pycnogonida resume-se a um único adjetivo (clavada, oval, estiliforme, etc). Fry & Hedgpeth (1969) propuseram então a classificação baseada em um diagrama com os “cinco principais tipos de probóscide” a partir do número e posição das dilatações da probóscide, a largura da inserção da

probóscide no céfalon, e a inclinação da probóscide. Este diagrama foi pouco utilizado, talvez devido à subjetividade na separação dos diagramas, que algumas vezes agrupam probóscides consideravelmente distintas.

Arango (2002) e Arango & Wheeler (2007) foram os primeiros, e únicos, a utilizar esse diagrama no contexto evolutivo, reorganizando os tipos de probóscides em quatro padrões, baseados na forma da região distal da estrutura, que “teria relevância em relação aos hábitos alimentares” (Arango, 2002). Esta correlação não é necessariamente verdadeira, uma vez que, na análise resultante, foram juntadas no mesmo estado (por exemplo, estado 1) famílias generalistas (Ammotheidae), com famílias mais restritas, que se alimentam de actinários, medusas e briozoários (Pycnogonidae) e que se alimentam de esponjas, corais e moluscos (Ascorhynchidae) (ver Dietz et al., 2018). A codificação adotada não fornece uma hipótese lógica de série de transformação, já que remete a uma redução da região distal, um posterior alargamento, e uma nova redução, além agrupar todas as informações sobre dilatações, proporção entre o céfalon e a probóscide, orientação, forma, ornamentação da boca, etc., em um único caráter. Além disto, o diagrama de Arango (2002) codificou a probóscide levando em consideração apenas o seu tamanho, forma (diagrama) e posição em relação ao tronco. Já Arango & Wheeler (2007) utilizaram as protuberâncias nas fêmeas (caráter claramente homoplástico), que está presente em algumas espécies de *Anoplodactylus*, *Cilunculus* e algumas outras espécies, presença de incisões formando a boca, configuração da boca, ornamentação ao redor da boca, anelação, articulação basal (caráter não muito claro, e pouco descrito), segmentação, posição, tamanho, e forma (diagrama).

Além dos hábitos alimentares pouco conhecidos no grupo (Arnaud & Bamber, 1987; Dietz et al., 2018), as estruturas internas que compõem a probóscide foram descritas para menos de 2% das espécies atuais. Contudo, algumas características podem ser adotadas para estudos filogenéticos, sendo a principal delas a divisão em seções, apontada por Wagner et al. (2016). Eles observaram que há três compartimentalizações da probóscide (as seções) responsáveis por diferentes funções no trato com o alimento. A seção 1, próxima aos lábios e boca, usados para obter alimentos; seção 2 (“food handling”) caracterizada pelos arranjos específicos (a maior parte da faringe) aparenta ter a função de processamento do alimento; e seção 3 da “cesta de ostras”, responsável pela maior parte das filtragens (Wagner et al., 2016). Estas seções corresponderiam na parte anterior, próxima a boca (a menor seção em

tamanho), na parte mediana, e na parte posterior (proximal) próxima ao tronco, semelhante aos padrões de dilatação propostos por Fry & Hedgpeth (1969).

Assumimos aqui a separação das três seções observadas por Wagner et al. (2016), assim como os padrões de dilatação propostos por Fry & Hedgpeth (1969), a partir da divisão de seus diagramas. Além disso, acreditamos que a comparação entre cada uma das seções (1 em relação a 2, 2 em relação a 3, e 3 em relação ao céfalon) podem nos fornecer uma base mais apropriada de comparação, uma vez que uma modificação na forma de obtenção de alimento provavelmente leve a uma modificação no seu processamento e na filtragem do mesmo. Além disso, baseado no registro fóssil, que apesar de escasso nos permite inferir sobre a posição, orientação e padrões de dilatação da probóscide, acreditamos que o estado basal seja com o maior número de dilatações possíveis (caracteres 5, 6, 7, 8 e 9), frontalmente ao céfalon (caráter 11), e voltada para trás (caráter 12), padrão observado em *Palaeoisopus* e *Paleopantopus* (Bergström et al., 1980), e não uma forma cilíndrica, como hipotetizado por Arango (2002). Este padrão de dilatação e posicionamento é encontrado em alguns gêneros como *Pigrogromitus*, *Ascorhynchus*, *Colossendeis*, *Chonothoa*, *Heteronymphon*, *Pycnothoa*, etc.

A partir deste padrão dilatado é possível observar processos de redução em cada uma das seções, seja só na base, como em *Ascorhynchus*, *Hannonia*, *Dromedopycnon*, *Cilunculus*, etc., seja na base e na seção 3, como *Achelia*, *Nymphonella*, *Eurycyde*, etc., nas seções 3 e 2, como em alguns Pycnogonidae (*Pycnopallene*, *Pycnofragilia*, *Pentapycnon*, etc.), e nas seções 2 e 1, como em *Mimipallene* e *Pallenoides*. Em casos mais extremos, há uma redução em todas as seções, resultando em uma probóscide cilíndrica, como em *Anoplodactylus*, *Endeis*, *Pallenopsis*, etc. (estado A da diagramação feita por Arango (2002)). Podem ocorrer reduções extremas nas seções 2 e 3, ou só na seção 3, reflexo de uma alimentação especializada, como *Bamberene*, *Boehmia*, *Austrodecidae*.

Outros caracteres podem ser discerníveis para além do tamanho relativo da probóscide em relação ao tronco, da segmentação, e da anelação (falsa segmentação superficial encontrada em Austrodecidae (Wagner et al., 2016) e da posição em relação ao tronco, refletindo padrões evolutivos interessantes, como a forma da região da boca (caráter 4), que tende a se estreitar, resultando em um aspecto tubiforme em alguns Callipallenidae e Austrodecidae, ou a projeção dos lábios (caráter 3), que em *Stylopallene cheilorhynchus* Clark, 1963 corresponde a 1/3 do tamanho da probóscide,

por exemplo. Por fim, a probóscide bilobada em Austrodecidae foi assumida como estado apomórfico, mesma polarização adotada por Arango & Wheeler (2007) tendo como base o padrão trilobado encontrado em artrópodes (Nielsen, 2013).

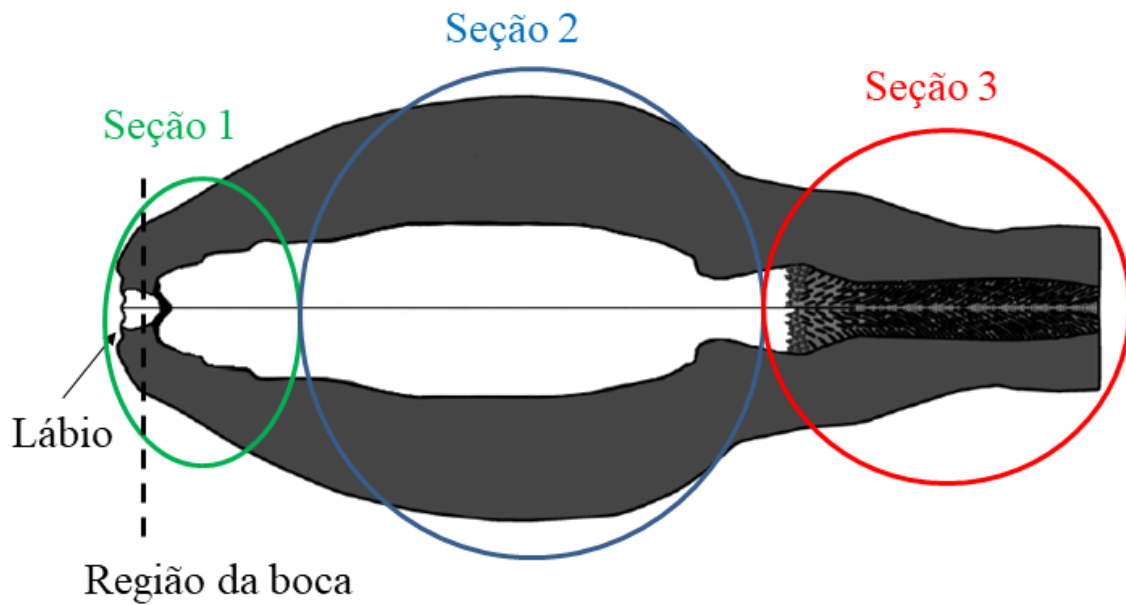


Figura 146: Representação da probóscide mostrando as diferentes seções, os lábios e a região da boca. Modificado de Wagner et al. (2016).

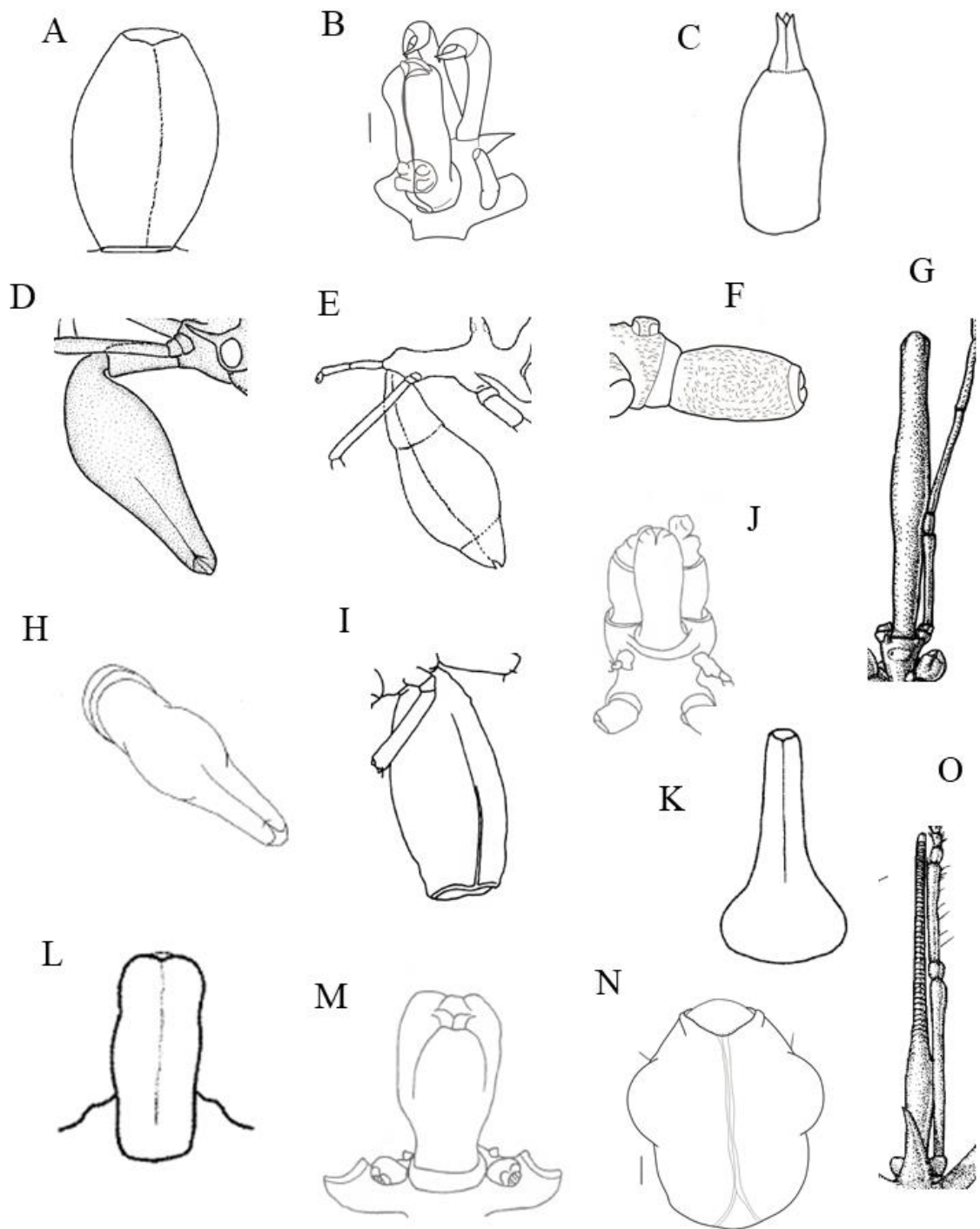


Figura 147: Probóscides de diferentes grupos. A, *Ammothella exornata* Stock, 1974; B, *Anoplodactylus eroticus*; C, *Stylopallene cheilorhynchus* Clark, 1963(modificado de Clark (1963)); D, *Eurycyde raphiaster* Loman, 1912; E, *Ascorynchus armatus* (Wilson, 1881); F, *Pycnogonum cessaci*; G, *Colossendeis concedis* Child, 1995 (modificado de Child (1995b)); H, *Achelia lagena* Child, 1994 (modificado de Child (1994a)); I, *Ascorhynchus athemum* Child, 1982; J, *Ellassorhis laterospina* Child, 1982; K, *Tanystylum tibiostum* Stock, 1954; L, *Anoplodactylus micros* Bourdillon, 1955; M, *Mimipallene atlantis* Child, 1982; N, *Callipallene abroliensis*; O, *Pantopipetta buccina* Stock, 1994

(modificado de Child (1994b)). D, K e L, modificado de Müller & Krapp (2009); A e E, modificado de Stock (1974); I, J e M, modificado de Child (1982b).

6.1.2 Tronco (figuras 148 e 149)

1. Tagmose em prosoma-opisthosoma: (0) prosoma e opisthosoma fundidos em um tagma único; (1) prosoma e opisthosoma formando tagmas independentes.
17. Tronco, número de segmentos: (0) quatro; (1) cinco; (2) seis.
18. Tronco, forma em vista dorsal: (0) retangular; (1) elipsoidal longo; (2) elipsoidal curto; (3) circular/discoide.
19. Troco, tubérculos dorsais: (0) não desenvolvidos; (1) reduzidos; (2) presentes.
20. Tronco, tubérculos dorsais, tamanho: (0) muito curtos, representados apenas por pequenas elevações; (1) mais largos que longos; (2) tão largos quanto longos; (3) mais longos que largos;
21. Tronco, tubérculos dorsais, posição: (0) na região distal de todos os segmentos; (1) na região distal dos três primeiros; (2) na região distal dos três últimos; (3) na região distal dos dois primeiros segmentos; (4) na região distal do segundo e terceiro segmentos.
22. Céfalon, região anterior, forma: (0) uniforme, da mesma largura da posterior; (1) com a região anterior dilatada.
23. Céfalon, região mediana, forma: (0) uniforme; (1) com uma constrição mediana, “pescoço”.
24. Céfalon, tamanho: (0) mais largo que longo; (1) tão largo quanto longo; (2) até 2x mais longo que largo; (3) mais de 2x mais longo que largo.
25. Céfalon, posição: (0) posterior à probóscide; (1) projetando-se por sobre a probóscide.
26. Corpo: (0) não se estendendo em processos laterais; (1) estendendo-se em processos laterais.
27. Processos laterais: (0) com anelações; (1) sem anelações.
28. Processos laterais, distância entre eles: (0) separados por mais de 2x seu próprio diâmetro; (1) separados por até 2x seu próprio diâmetro (2) iguais ao seu próprio diâmetro; (3) separados por metade ou menos da metade do seu próprio diâmetro; (4) contíguos, tocando por todo ou quase todo o seu comprimento.
29. Processos laterais, tamanho: (0) mais largo que longo; (1) tão largo quanto longo; (2) até 2x mais longo que largo; (3) mais de 2x mais longo que largo.

O padrão corporal básico em Pycnogonida é a forma com quatro segmentos torácicos+céfalon e um segmento abdominal, o que o aproxima dos Euchelicerata, com a divisão em prosoma-opisthosoma, apesar do debate que há sobre essa homologia (ver Dunlop & Arango, 2005; Dunlop & Lamsdell, 2017). Contudo, formas poliméricas, únicas em Chelicerata, com cinco e seis segmentos torácicos, também são encontradas em alguns gêneros, mas sem clara evidência sobre seu surgimento. Contudo, é amplamente aceito que estas formas surgiram a partir de formas com quatro segmentos

no tronco (Hedgpeth, 1947; Hedgpeth & Fry, 1964; Dunlop & Arango, 2005; Arango & Wheeler, 2007).

Tanto nas formas poliméricas quanto nas “normais”, a forma do tronco em Pycnogonida tem sido amplamente utilizada para fins taxonômicos, delimitando alguns grupos, especialmente os com a forma discoide, como *Tanystylum* e *Achelia* (ver Child, 1992, 1998a). É possível observar uma tendência de redução das medidas corporais, associado à “evolução regressiva” (Munilla, 1999), sendo os estados mais alongados mais basais, e os compactos mais derivados (Arango, 2002; Arango & Wheeler, 2007). Aqui assumimos este padrão e observamos uma redução de tamanho e padrão corporal dorsal (caráter 18), onde se observa (e se hipotetiza) a transformação de formas mais retilíneas para formas mais circulares. O surgimento de tubérculos dorsais no tronco parece ser um evento que ocorreu em Pantopoda (caráter 19), não havendo registro dessas estruturas em animais fósseis. É possível observar, e hipotetizar, que estes tenham surgido a partir de pequenas projeções dorsais do tronco, como observado em *Pycnothea*, e alguns *Rhynchothorax*, por exemplo, chegando a formas extremamente alongadas, como observado em *Heterofragilia* e *Nymphopsis*. Já a sua ocorrência ao longo dos segmentos do tronco parece acompanhar a redução do formato, sendo observado em todos os segmentos em formas alongadas, como *Ascorhynchus*, e em apenas um ou dois segmentos em formas compactas, como *Nymphonella*.

Os processos laterais (prolongamentos laterais do tronco) (Arnaud & Bamber, 1987) são observados em formas fósseis, como pequenos prolongamentos laterais, mais largos que longos, com uma série de anelações transversais (Hedgpeth, 1978; Bergström et al., 1980), o que facilitaria a movimentação das pernas, tanto para natação quando para andar. Em Pantopoda estas anelações são perdidas, mas o padrão básico de tamanho dos processos laterais se mantém, como visto em *Pycnogonum*, alguns *Colossendeis* e *Ascorhynchus*. Em Pantopoda também observamos um maior distanciamento dessas estruturas. Em grupos com tamanho diminuto, os processos laterais se compactam, seguindo o padrão corporal, e em alguns casos há o alongamento dos processos laterais (caráter 29), principalmente em espécies com corpo discoide, como em *Nymphopsis* e *Paranymphon*.

Baseado nos registros fósseis (Hedgpeth, 1978; Bergström et al., 1980; Sabroux et al., 2019a), observa-se que o estado plesiomórfico do céfalon é curto e largo (caráter 24), havendo um processo de alongamento dessa estrutura, que atinge seu tamanho máximo em representantes de *Dromedopycnon*, *Hedpethius* e *Neonymphon*, por

exemplo. Os motivos que podem levar a esse alongamento ainda não são claros, assim como não é clara a função do pescoço (caráter 23) (Arnaud & Bamber, 1987), encontrada principalmente em *Nymphon* e Callipallenidae. Em alguns grupos o céfalon se projeta por sobre a probóscide (caráter 25), fazendo com que os quelíforos curtos tenham contato com a boca, o qual tem sido amplamente utilizado como diagnóstico para *Anoplodactylus* (Child, 1998a), mas observa-se em alguns outros grupos, como *Bango*. Por fim, no céfalon observa-se uma dilatação anterior (caráter 22), não observada nos registros fósseis, e que provavelmente está associada a uma maior robustez e complexidade dos quelíforos, como observado em representantes de Nymphonidae e Callipallenidae.

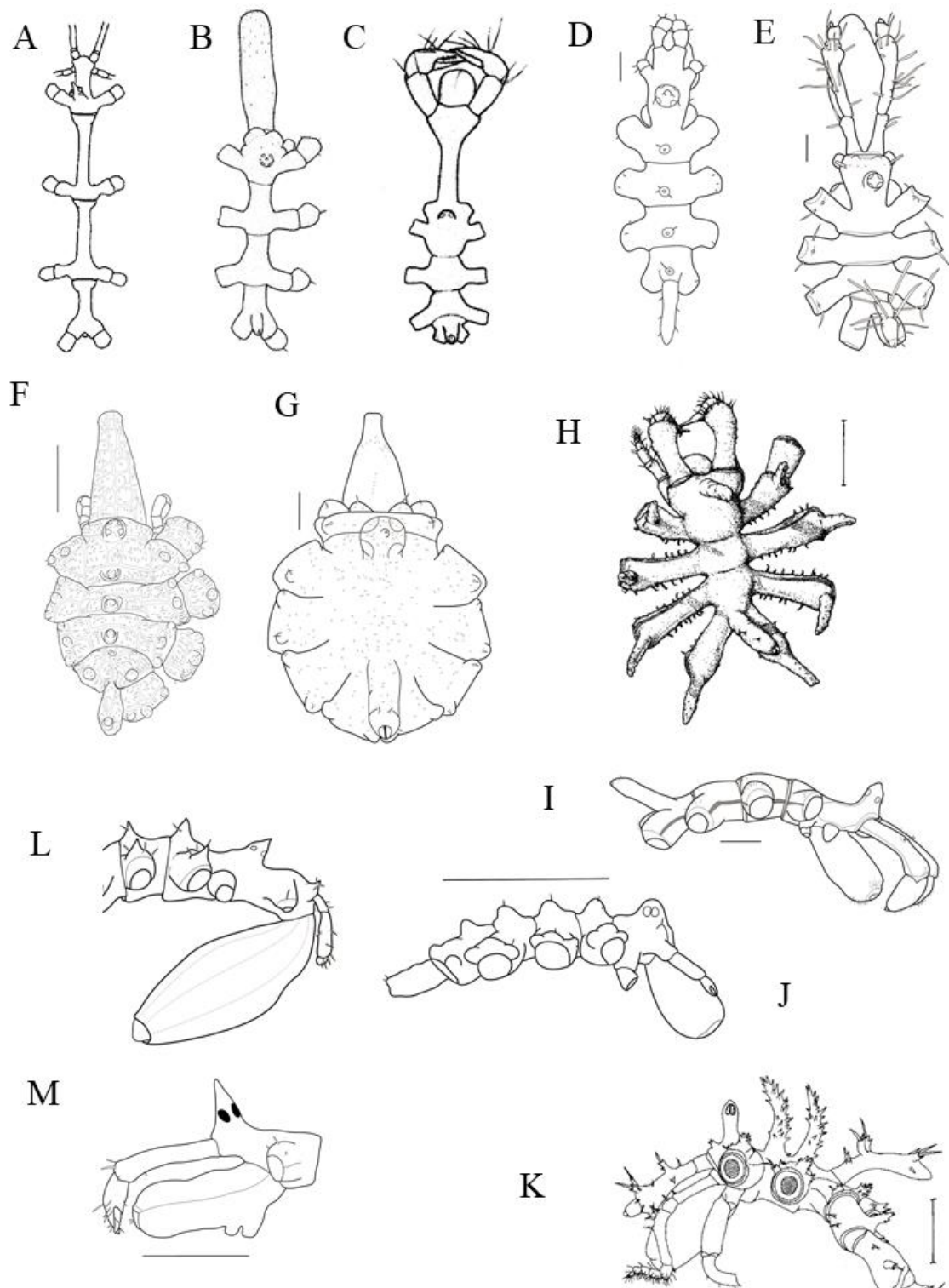


Figura 148: A–H, forma e tamanho do céfalon, tronco e processos laterais em vista dorsal; I–M, vista lateral com diferentes posições da probóscide e tubérculos no tronco. A, *Rhopalorhynchus claudus* Stock, 1974 (modificado de Stock (1974)); B, *Endeis mollis*; C, *Callipallene minuta* Müller & Krapp; D, *Ascorhynchus castellioides*; E, *Ammothella rugulosa*; F, *Pycnogonum gibberum*; G, *Tanystylum acuminatum*; H, *Paranymphon spinosum*; *Pallenopsis fluminensis*; I, *Pigrogromitus timsanus*; J, *Nymphopsis duodorsospinosa* Hilton, 1942; K, *Ascorhynchus corderoi*; L, *Anoplodactylus eroticus*. B e C, modificado de Müller & Krapp (2009); H e J, modificado de Child (1992).

6.1.3 Tubérculo ocular (figura 149)

- 30. Tubérculo ocular: (0) presente; (1) reduzido a uma pequena elevação; (2) ausente.
- 31. Tubérculo ocular, posição: (0) anterior, atrás da inserção dos quelíforos; (1) no meio do céfalon; (2) recuado, na linha do processo lateral 1.
- 32. Tubérculo ocular, tamanho: (0) curto, mais largo que longo; (1) mediano, tão largo quanto longo; (2) alongado, até 2x mais longo que largo; (3) mais alongado, mais de 2x mais longo que largo.
- 33. Tubérculo ocular, inclinação em relação ao tronco: (0) ereto; (1) inclinado para frente.
- 34. Tubérculo ocular, forma: (0) arredondado; (1) cônico; (2) cilíndrico.
- 35. Olhos, número: (0) quatro; (1) dois; (2) zero.

Baseado nos registros fósseis é possível hipotetizar a ocorrência de alguns eventos no grupo. O primeiro é a redução do tubérculo ocular em formas de águas profundas (caráter 31), e a consequente redução do número de olhos (caráter 35) em função de uma especialização a este ambiente (Bamber, 2007). Em paralelo, há um aumento do tubérculo ocular (caráter 32), observado principalmente em espécies de águas rasas, como em *Ammothella*, *Nymphopsis*, mas também em exemplares de águas profundas, como *Austrodecus* e *Paranymphon*. Por fim, acreditamos que tenha havido um recuo do tubérculo ocular, provavelmente associado com o aumento do céfalon, especialmente nas linhagens de Callipallenidae e Nymphonidae.

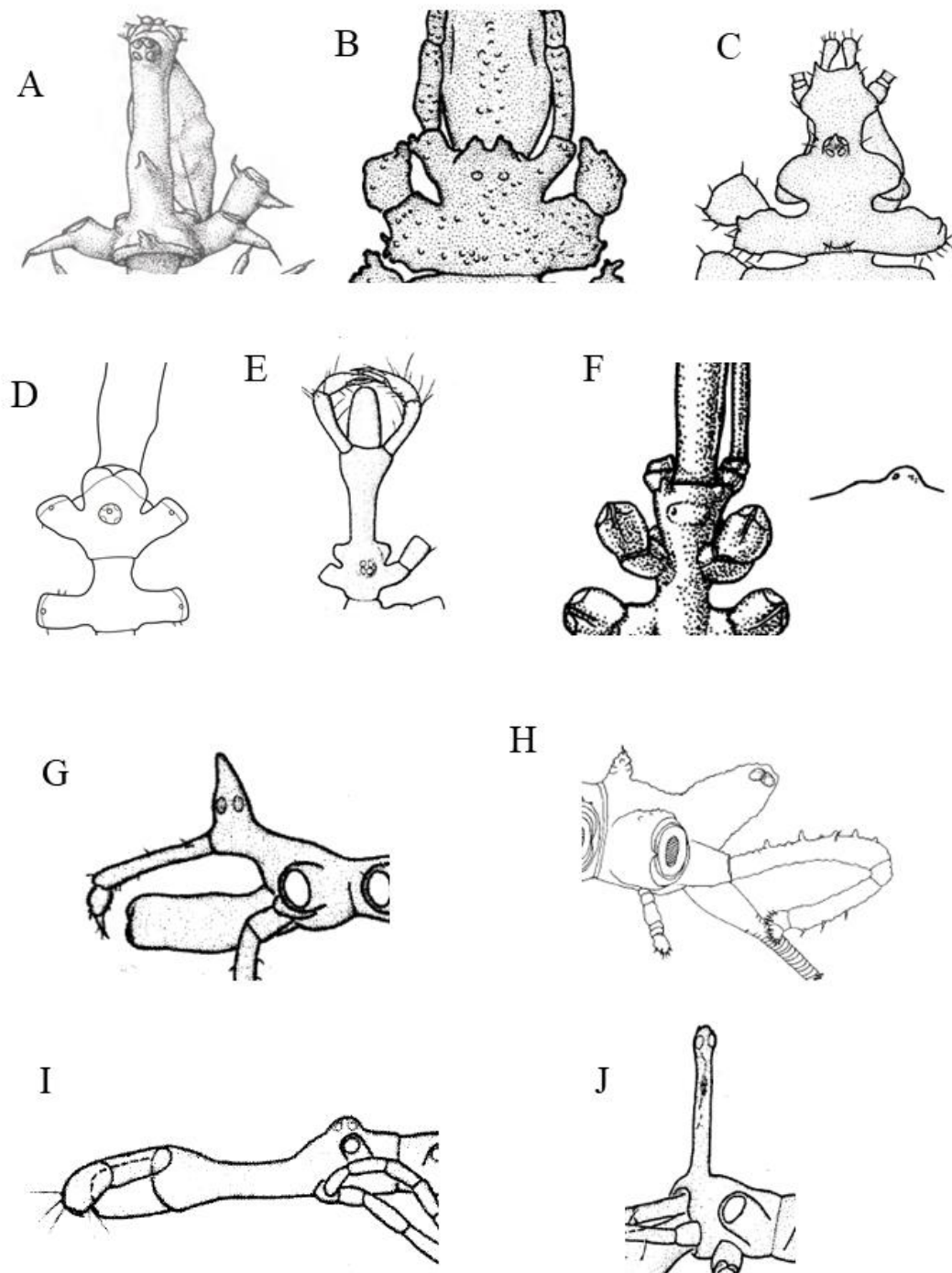


Figura 149: Tubérculos oculares. A, *Dromedopycnon acanthus* Child, 1982 (modificado de Child (1982b)); B, *Rhynchothorax architectus* Child, 1979; C, *Ascorhynchus latipes* (Cole, 1906); D, *Endeis spinosa*; E, *Callipallene cinto* Müller & Krapp, 2009; F, *Colossendeis cosncedis* Child, 1995 (modificado de Child (1995b)); G, *Anoplodactylus quadratispinosus* Hedgpeth, 1948; H, *Austrodecus serratus* Child, 1994 (modificado de Child (1994b)); I, *Callipallene minuta* Müller & Krapp, 2009; J, *Ammothella panamensis* Child, 2004. B, C, E, G, I e J, modificado de Müller & Krapp (2009).

6.1.4 Quelíforos (figura 150)

36. Apêndices do segmento deutocerebral: (0) mandíbulas; (1) quelíforos/quelíceras.
37. Quelíforo, tamanho nos adultos: (0) maiores que a probóscide; (1) com pelo menos metade do comprimento da probóscide; (2) com menos da metade do comprimento da probóscide; (3) muito pequenos, reduzidos a uma pequena protuberância; (4) ausentes.
38. Quelíforo, composição nos adultos: (0) triarticulado, escapo com 2 artículos + quela; (1) biarticulado, escapo com 1 artículo + quela; (2) biarticulado, escapo com 2 artículos; (3) uniarticulados, apenas escapo.
39. Quelíforo, posição: (0) dorsalmente à probóscide; (1) diagonalmente à probóscide; (2) lateralmente à probóscide.
40. Escapo, forma: (0) reto; (1) arqueado para dentro; (2) direcionado diagonalmente para fora.
41. Quela, tamanho: (0) longa, do mesmo tamanho do escapo; (1) mediana, com metade do comprimento do escapo; (2) curta, muito menores que o escapo.
42. Quela, palma: (0) alongada, mais longa que larga; (1) mediana, tão larga quanto longa; (2) curta, mais larga que longa; (3) reduzida a uma pequena bola.
43. Quela, orientação: (0) apontando para frente; (1) voltadas para baixo; (2) opondo-se uma na direção da outra.
44. Quela, dedos: (0) presentes; (1) dedos reduzidos; (2) sem dedo fixo, apenas dedo móvel alongado; (3) sem dedo fixo, apenas dedo móvel reduzido; (4) sem dedos.
45. Dedos, tamanho relativo: (0) muito longos, mais de 2x maiores que a palma; (1) longos, até 2x o tamanho da palma; (2) medianos, do tamanho da palma; (3) curtos, menores que a palma.
46. Dedos, forma quando fechados: (0) pinsiformes, apenas as pontas se tocam; (1) apenas as pontas se tocam, mas se cruzam; (2) se tocam por toda a margem interna.
47. Dedos, dentes: (0) sem dentes; (1) presentes, formando uma lamina cortante; (2) presentes, mas muito pequenos; (3) alongados e pontiagudos.
48. Dentes, distribuição: (0) por todo o comprimento da margem interna dos dedos; (1) apenas na região mediana dos dedos; (2) apenas na região distal dos dedos.
49. Dentes, distribuição nos dedos: (0) no dedo móvel e fixo; (1) apenas no dedo móvel; (2) apenas no dedo fixo.
50. Dedos, posição do dedo móvel: (0) ventralmente à quela; (1) inverso, dorsalmente à quela.

Assim como os ovígeros e palpos, os quelíforos são estruturas que se desenvolvem ao longo dos estágios larvais de todos os grupos, sendo perdidos em alguns grupos na fase adulta (Bain, 2003; Brenneis et al., 2017; observações pessoais). Esta perda de apêndices no grupo é chamada de “Evolução Regressiva” (Munilla, 1999). Foi demonstrando que esta evolução regressiva ocorreu em ao menos três eventos de redução e perda dos quelíforos de forma independente em análises

morfológicas (Arango, 2002; Arango & Wheeler, 2007) e pelo menos quatro vezes em análises moleculares (Arabi et al., 2010; Ballesteros et al., 2020).

Contudo, a redução e perda dos quelíforos por si não refletem os padrões evolutivos do grupo (Bamber, 2007), uma vez que estas reduções são fruto de codificações compostas e binárias, na maior parte das vezes (ver Arango, 2002; Arango & Wheeler, 2007). Diferentes padrões de redução podem ser observados nos quelíforos, desde redução dos dentes nos dedos (caracteres 47, 48, 49), redução dos dedos (caracteres 44, 45 e 46), do número de artículos no escapo (caráter 40), da quela, tanto o tamanho proporcional quanto redução de forma (caracteres 41 e 42), além do número geral de artículos (caráter 38). Além disso, a redução no tamanho proporcional do quelíforo em relação à probóscide (caráter 37) está diretamente relacionada à sua funcionalidade.

Outro caráter importante no contexto evolutivo, e pouco abordado no contexto filogenético, é a lateralização dos quelíforos (caráter 39) e a forma do escapo (caráter 40). Clark (1963) utilizou a lateralização para a aproximação de *Pigrogromitus* a Callipallenidae, e como um caráter distintivo de Callipallenidae+Nymphonidae. A lateralização dos quelíforos está diretamente associada a uma maior facilidade de manipulação e quebra dos alimentos (Dietz et al., 2018). Neste mesmo sentido temos a modificação de orientação da quela (caráter 43) que, sendo voltada para frente, teria uma função de captura, enquanto que sua inclinação em relação ao quelíforo e oposição em relação uma a outra, possibilita maior manipulação do alimento.

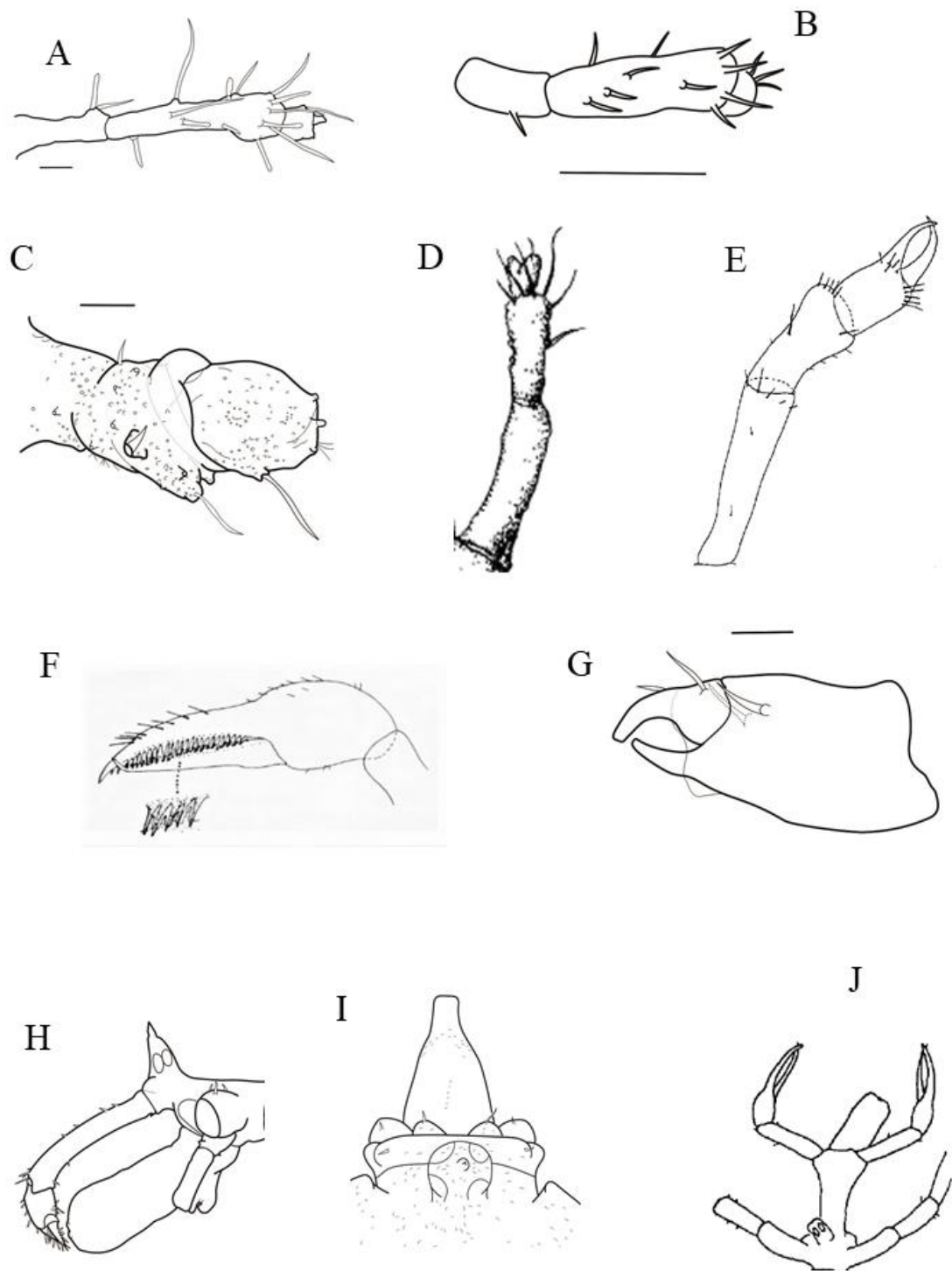


Figura 150: Quelíforos. A, *Ammothella rugulosa*; B, *Ascorhynchus corderoi*; C, *Achelia gracilis*; D, *Ascorhynchus pyrginospinus* (modificado de Child (1992)); E, *Bathypallenopsis tydemani* (Loman, 1908); F, *Nymphon vulcanellum* (modificado de Stock (1992)); G, *Anoplodactylus batangensis*; H, *Anoplosactylus eroticus*; I, *Tanystylum acuminatum*; J, *Nymphon caementarum* Stock, 1974. E e J, modificado de Stock (1974).

6.1.5 Palpos (figura 151)

- 51. Palpo, machos: (0) presente; (1) ausente.
- 52. Palpo, machos, número de artículos: (0) 10; (1) nove; (2) oito; (3) sete; (4) seis; (5) cinco; (6) quatro; (7) três; (8) dois; (9) um.
- 53. Palpo, fêmeas: (0) presente; (1) ausente.
- 54. Palpo, fêmeas, número de artículos: (0) 10, (1) nove, (2) oito, (3) sete, (4) seis, (5) cinco, (6) quatro, (7) três, (8) dois; (9) um.
- 55. Palpo, tamanho: (0) longo, com os artículos distais podendo tocar a boca; (1) curto, sem contato com a boca.

Os palpos são estruturas quimiossensitivas, com ampla variação morfológica (Arnaud & Bamber, 1987; Bamber, 2007). Sua forma basal com 10 artículos é encontrada em *Colossendeis*, e em algumas formas fósseis (Hedgpeth, 1978; Bergström et al., 1980; Bamber, 2007), com todas as formas transicionais possíveis ocorrendo, até sua completa perda em *Anoplodactylus*, *Pycnogonum* e *Endeis*. Sua redução de tamanho proporcional também é uma modificação morfológica que reflete um padrão evolutivo.

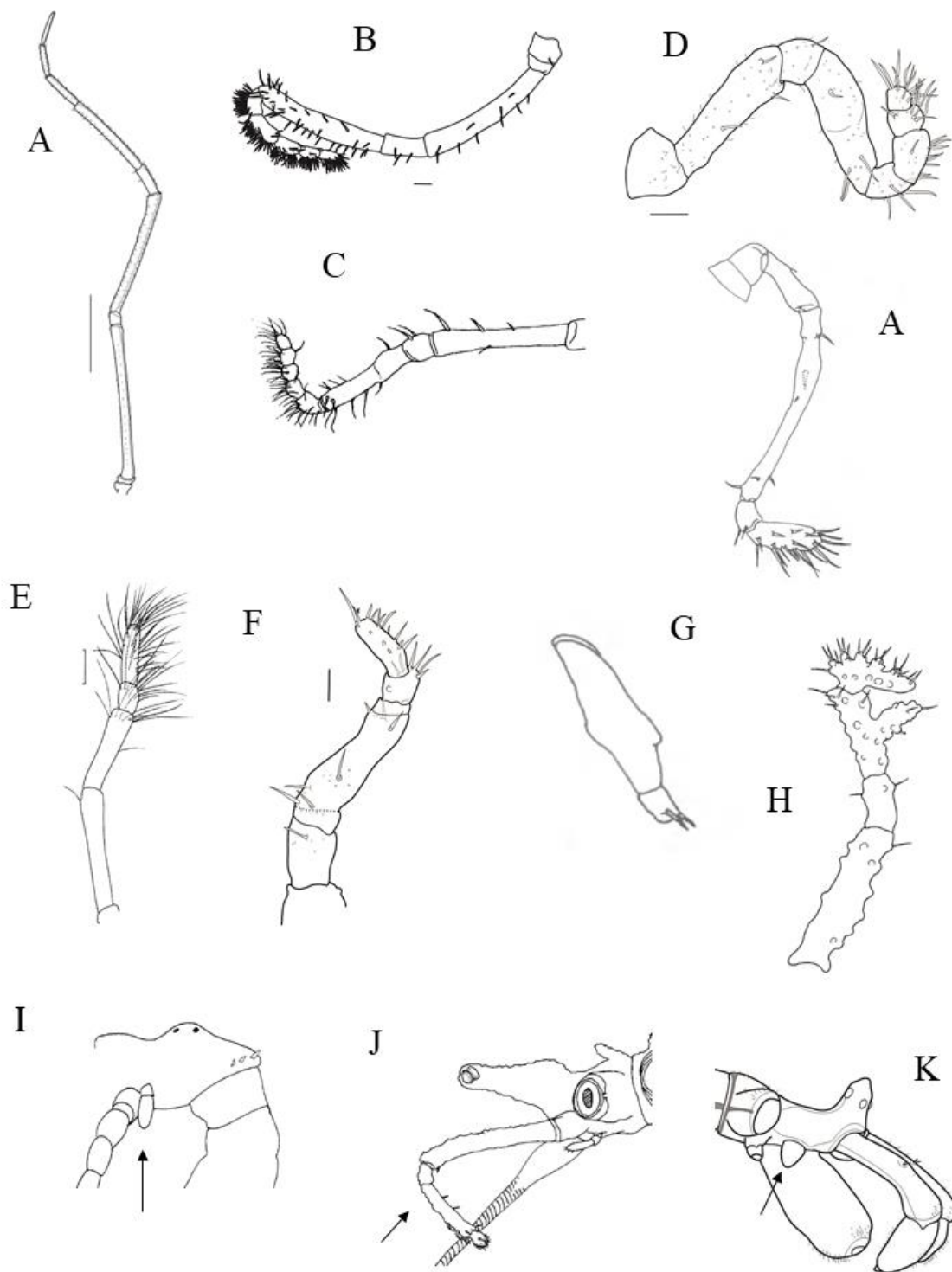


Figura 151: Palpos. A, *Colossendeis colosseae*; B, *Ascorhynchus corderoi*; C, *Sericosura dissita* Child, 2000 (modificado de Child (2000)); D, *Achelia sawayai*; E, *Nymphon aemulum* Stock, 1975; F, *Tanystylum isabellae*; G, *Elassorhis laterospina* Child, 1982 (modificado de Child (1982b)); H, *Rhynchothorax architectus* Child, 1979; I, *Queubus echidna* Bamber & Steffani, 2007 (modificado de Bamber & Steffani (2007)); J, *Austrodecus cestum* Child, 1994; K, *Pallenopsis fluminensis*. E e H, modificado de Müller & Krapp (2009).

6.1.6 Ovígeros (figura 152)

56. Ovígero, machos, número de artículos: (0) 10; (1) nove; (2) oito; (3) sete; (4) seis; (5) cinco; (6) um.
57. Ovígero, fêmeas: (0) presente; (1) ausente.
58. Ovígero, fêmeas, número de artículos: (0) 10; (1) nove; (2) oito; (3) sete; (4) seis; (5) quatro; (6) três; (7) um.
59. Ovígero, fêmeas, tamanho em relação ao macho: (0) mesmo tamanho; (1) menores.
60. Ovígero, fêmeas, número de artículos em relação ao macho: (0) mesmo número de artículos; (1) com menos artículos que o macho.
61. Ovígero, projeção basal: (0) presente; (1) ausente.
62. Ovígero, strigilis: (0) presente; (1) ausente.
63. Ovígero, strigilis, forma das setas: (0) espatulares; (1) escamiformes; (2) parcialmente foliares; (3) foliares; (4) espiniformes; (5) simples.
64. Ovígero, setas ornamentadas, distribuição por artículo: (0) em fileiras; (1) em pares ou trios.
65. Ovígero, setas ornamentadas, número de fileiras: (0) mais de três fileiras; (1) duas a três fileiras; (2) uma fileira.
66. Ovígero, garra terminal: (0) presente; (1) ausente.
67. Ovígero, garra terminal: (0) lisa; (1) com ornamentação.
68. Ovígero, machos: (0) homogêneo; (1) com apófise no artículo 5; (2) com apófise no artículo 7.
69. Ovígero, macho, artículo 1: (0) mais largo que longo; (1) tão largo quanto longo; (2) mais longo que largo.
70. Ovígero, macho, artículo 2: (0) curto, do mesmo tamanho do artículo 1; (1) mediano, pouco maior que o artículo 1; (2) alongado, mais de 2x o comprimento do artículo 1.
71. Ovígero, macho, artículo 3: (0) independente; (1) fundido ao artículo 4.
72. Ovígero, macho, artículo 3: (0) curto, do mesmo tamanho do artículo 1; (1) reduzido, com metade do comprimento do artículo 2 quando este é maior que o 1; (2) mediano, aproximadamente do mesmo tamanho do artículo 2 quando este é maior que o 1; (3) alongado, maior que o artículo 2 quando este é maior que o 1.
73. Ovígero, macho, artículo 5: (0) com menos da metade do comprimento do artículo 4; (1) com aproximadamente metade do comprimento do artículo 4; (2) do tamanho do artículo 4; (3) maior que o artículo 4.
74. Ovígero, macho, artículo 6: (0) longo, mais de 2x o comprimento do artículo 5; (1) com até 2x o comprimento do artículo 5; (2) do tamanho do artículo 5; (3) um pouco menor que o artículo 5; (4) com menos da metade do comprimento do artículo 5.
75. Ovígero, macho, último artículo: (0) maior que o anterior; (1) do mesmo tamanho do anterior; (2) com aproximadamente metade do tamanho do anterior; (3) com menos da metade do anterior.

Os ovígeros têm sido codificados quanto à presença e número de artículos nos machos e nas fêmeas, de artículos mais longos, presença de setas na strigilis,

distribuição e forma das setas e presença de garra terminal, e indicação do artículo mais longo (Arango, 2002), além da presença de apófise (Arango & Wheeler, 2007). É uma estrutura que está diretamente associada à limpeza corporal (esta parece ser a principal função, pelo menos nas formas com ovígero completo) e ao cuidado parental dos ovos e, em alguns casos, das larvas (Fry & Hedgpeth, 1969; Arnaud, 1972; Pipe, 1982; Arnaud & Bamber, 1987; Bamber, 2007; Brenneis et al., 2017). A forma mais plesiomórfica atualmente aceita é a com 10 artículos, garra terminal e strigilis formada, a qual pode ser inclusive observada em exemplares fósseis, como *Palaeoisopus*, *Palaeopantopus* e *Haliestes* (Bergström et al., 1980; Sabroux et al., 2019a), e encontra-se em membros da família Colossendeidae.

Contudo, como sugerido por Bamber (2007), padrões de redução e fusão dos ovígeros não têm sido estudados, mas podem indicar padrões significativos filogeneticamente. Além disso, padrões mais complexos, correspondendo a séries de transformação podem ser observados e estabelecidos mesmo em caracteres previamente utilizados, como as setas na strigilis (caráter 63), apófise em diferentes artículos do ovígero (caráter 68), e proporção entre o ovígero dos machos e das fêmeas (caracteres 59 e 60).

A partir do padrão básico Colossendeidae, é possível observar um alongamento do artículo 2 (caráter 70) e do artículo 3 (caráter 72), com uma fusão do artículo 3 e artículo 4 (caráter 71) em Phoxichilidiidae, representada por uma forte constrição em algumas espécies. Um alongamento proporcional do artículo 5, e reduções nos artículos 6 e 10 (caracteres 73 e 74). Esse último, inclusive, encontra-se drasticamente reduzido em tamanho em Ammotheidae. Além disso, a modificação do padrão de setas na strigilis também pode auxiliar na definição de grupos no contexto evolutivo, uma vez que a modificação na sua forma acaba resultando na alteração de função, e vice-versa. Assim, a modificação das setas espatulares em Colossendeidae e em setas escamiformes em Callipallenidae parece ser um passo lógico, a partir da sua redução de tamanho. A alteração de setas escamiformes a foliares é marcada por formas transicionais (chamadas aqui de parcialmente foliares), presentes em Nymphonidae e Ascorhynchidae. Já a redução das setas foliares a partir da sua simplificação (“perda de pontas”) em setas espiniformes e, por fim, em setas simples, mascariam inclusive a redução de função dos ovígeros, que em *Anoplodactylus*, por exemplo, tem a função de cuidado com os ovos, não sendo mais observada a limpeza do corpo (Bamber, 2007).

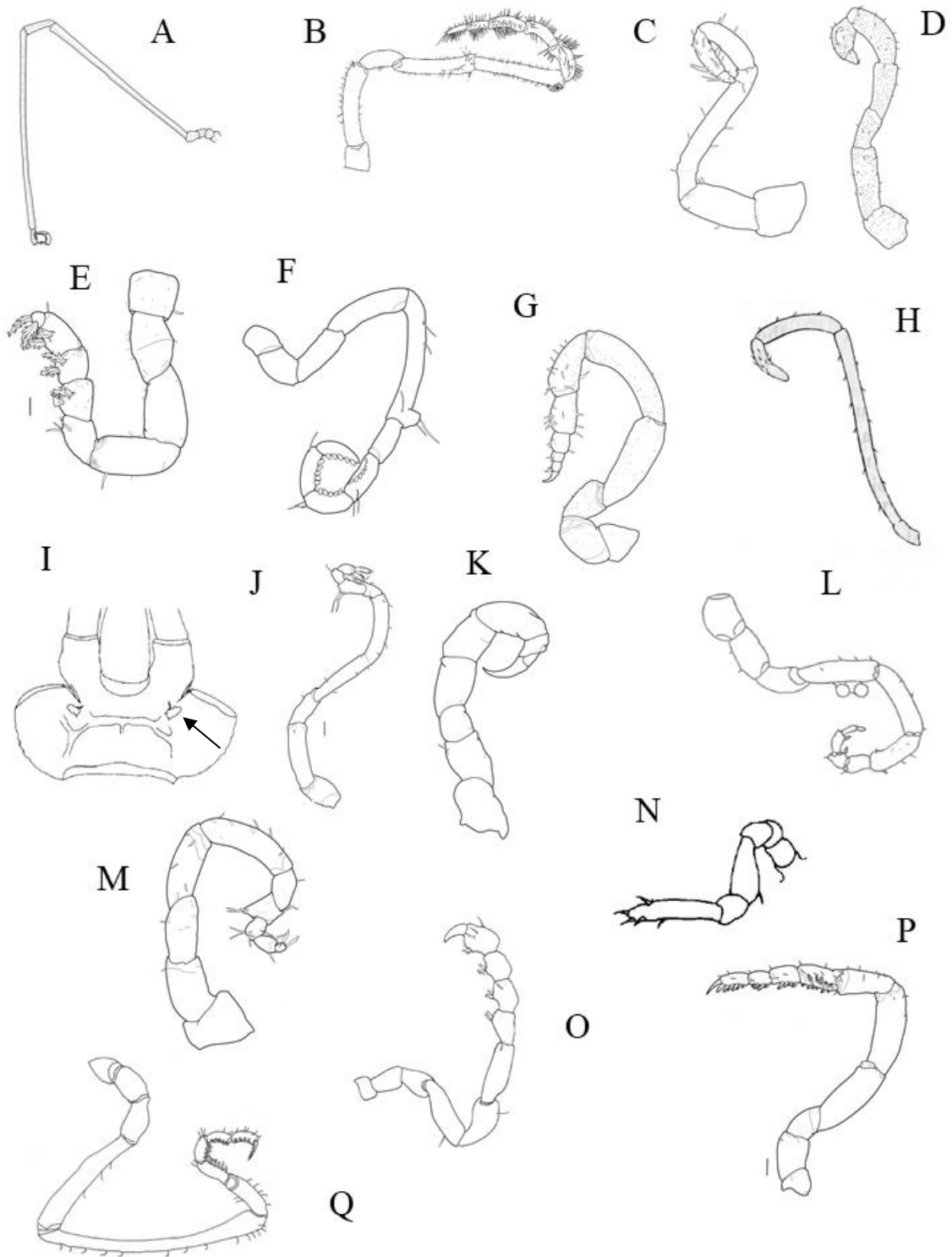


Figura 152: Ovígeros dos machos. A, *Colossendeis colossea*; B, *Bathypallenopsis comosa* Stock, 1974 (modificado de Stock (1974)); C, *Anoplodactylus batangensis* (Helfer, 1938); D, *Endeis spinosa*; E, *Achelia gracilis*; F, *Callipallene abrolhiensis*; G, *Pigrogromitus timsanus*; H, *Phoxichillidium ungellatum* Hedgpeth, 1949 (modificado de Hedgpeth (1949)); I, *Austrodecus fryi* Child, 1994; J, *Ammothella spinifera*; K, *Pycnogonum cessaci*; L, *Mimipallene atlantis* Child, 1982; M, *Tanystylum isabellae*; N, *Austrodecus cestus* Child, 1994; O, *Rhynchothorax tiahurensis* Muller, 1989 (modificado de Müller

(1989)); P, *Ascorhynchus castellioides*; Q, *Nymphon chainae* Child, 1982. I e N, modificado de Child (1994b); L e Q, modificado de Child (1982b). Seta preta indicando o ovígero.

6.1.7 Pernas (figura 153)

76. Toracópodes, posição: (0) ventrais; (1) laterais.
77. Projeções intestinais: (0) apenas no corpo; (1) se estendendo pelas pernas.
78. Pernas, número de artículos: (0) nove; (1) oito.
79. Pernas, formas: (0) achatadas ou comprimidas lateralmente; (1) cilíndricas.
80. Pernas, tamanho: (0) longas, de quatro a cinco vezes o comprimento do tronco; (1) medianas, de duas a três vezes o comprimento do tronco; (2) curtas, menos de duas vezes o comprimento do tronco.
81. Coxa 2, tamanho relativo: (0) curta, igual à coxa 1; (1) mediana, até duas vezes o comprimento da coxa 1; (2) alongada, mais de duas vezes o comprimento da coxa 1.
82. Coxa 2, esporão, região ventral: (0) não desenvolvido; (1) apenas uma pequena elevação; (2) alongado.
83. Coxa 3, tamanho: (0) do mesmo tamanho da coxa 1; (1) maior que a coxa 1.
84. Tarso, tamanho: (0) alongado, maior que o própodo; (1) mediano, com aproximadamente o mesmo tamanho do própodo; (2) curto, com pelo menos metade do comprimento do própodo; (3) muito curto, com menos da metade do comprimento do própodo.
85. Próximo, tamanho relativo: (0) com menos da metade comprimento da tibia 2; (1) com pelo menos metade do comprimento da tibia 2; (2) do tamanho da tibia 2; (3) maior que a tibia 2.
86. Próximo, forma: (0) reto; (1) levemente curvado, sem calcanhar; (2) levemente curvado, com calcanhar; (3) fortemente curvado, com calcanhar.
87. Próximo, largura: (0) pelo menos seis vezes mais longo que largo; (1) de três a cinco vezes mais longo que largo; (2) até duas vezes mais longo que largo.
88. Próximo, calcanhar, ornamentação: (0) setas; (1) espinhos pequenos; (2) espinhos alongados.
89. Próximo, sola, ornamentação: (0) setas; (1) espinhos pequenos; (2) espinhos alongados.
90. Garra terminal, tamanho relativo: (0) curta, com menos da metade do comprimento do própodo; (1) com metade ou mais do comprimento do própodo; (2) do tamanho do própodo; (3) maior que o própodo.
91. Garra terminal, forma: (0) reta; (1) falciforme, levemente curvada; (2) ganchiforme, fortemente curvada.
92. Garras auxiliares, tamanho relativo: (0) não desenvolvidas; (1) reduzidas, minúsculas; (2) com menos da metade do comprimento da garra principal; (3) com metade ou mais da metade do comprimento da garra principal; (4) maiores que a garra principal.

Segundo Bergström et al. (1980) *Paleoisopus* era uma espécie com boa capacidade de natação, que é evidenciada pela dilatação dos artículos das pernas, formando finas membranas (Hedgpeth, 1978; Bergström et al., 1980). Apesar dos

Pantopoda poderem ser encontrados próximos à lâmina d'água, sua capacidade de natação é reduzida (Clark & Carpenter, 1977), sendo caracterizados como animais bentônicos, inclusive com baixa locomoção (Arnaud & Bamber, 1987). Isto está diretamente associado à forma das pernas, cilíndricas, e com menos artículos que em exemplares fósseis.

As formas fósseis natantes conhecidas possuem uma uniformização dos artículos, havendo uma ligeira redução do tamanho dos artículos. As formas de fundo, por outro lado, mesmo fósseis, possuem uma considerável variação entre os artículos basais (coxas, que são mais reduzidas em tamanho) e distais (fêmur, tíbias, tarso e própodo), que tendem a ser mais alongadas (ver Hedgpeth, 1978; Bergström et al., 1980; Sabroux et al., 2019a). Este padrão é similar ao encontrado nas famílias Colossendeidae e Ascorhynchidae, por exemplo, animais de profundidade, com pernas alongadas, e com artículos proximais curtos, mas artículos distais alongados e retilíneos. Já em grupos mais derivados, com reduções de ovígeros, quelíforos e palpos, há uma mudança neste padrão, sendo observadas variações nas proporções das coxas, especialmente da coxa 2, que se torna mais longa (caráter 81), encurtamento do tarso (caráter 84) e alongamento do própodo, algumas vezes se tornando um dos artículos mais longos da perna (caráter 85).

A articulação coxa 1-coxa 2 tem sido apontada como a principal responsável pela movimentação das pernas, através de conjuntos de músculos extensores-flexores grandes (Schram & Hedgpeth, 1978; Arnaud & Bamber, 1987), o que poderia explicar o aumento da coxa 2 em grupos mais derivados, com maior necessidade de locomoção. Já o própodo tem sido associado à manipulação do alimento, seja como forma de imobilizar a presa em *Anoplodactylus*, *Endeis*, e *Nymphon*, por exemplo (Arango & Brodie, 2003; Dietz et al., 2018), seja para se manter aderido ao substrato, como em *Ammothella*, *Achelia*, *Pigrogromitus* (Arnaud & Bamber, 1987; Bamber & Davis, 1982; observações pessoais).

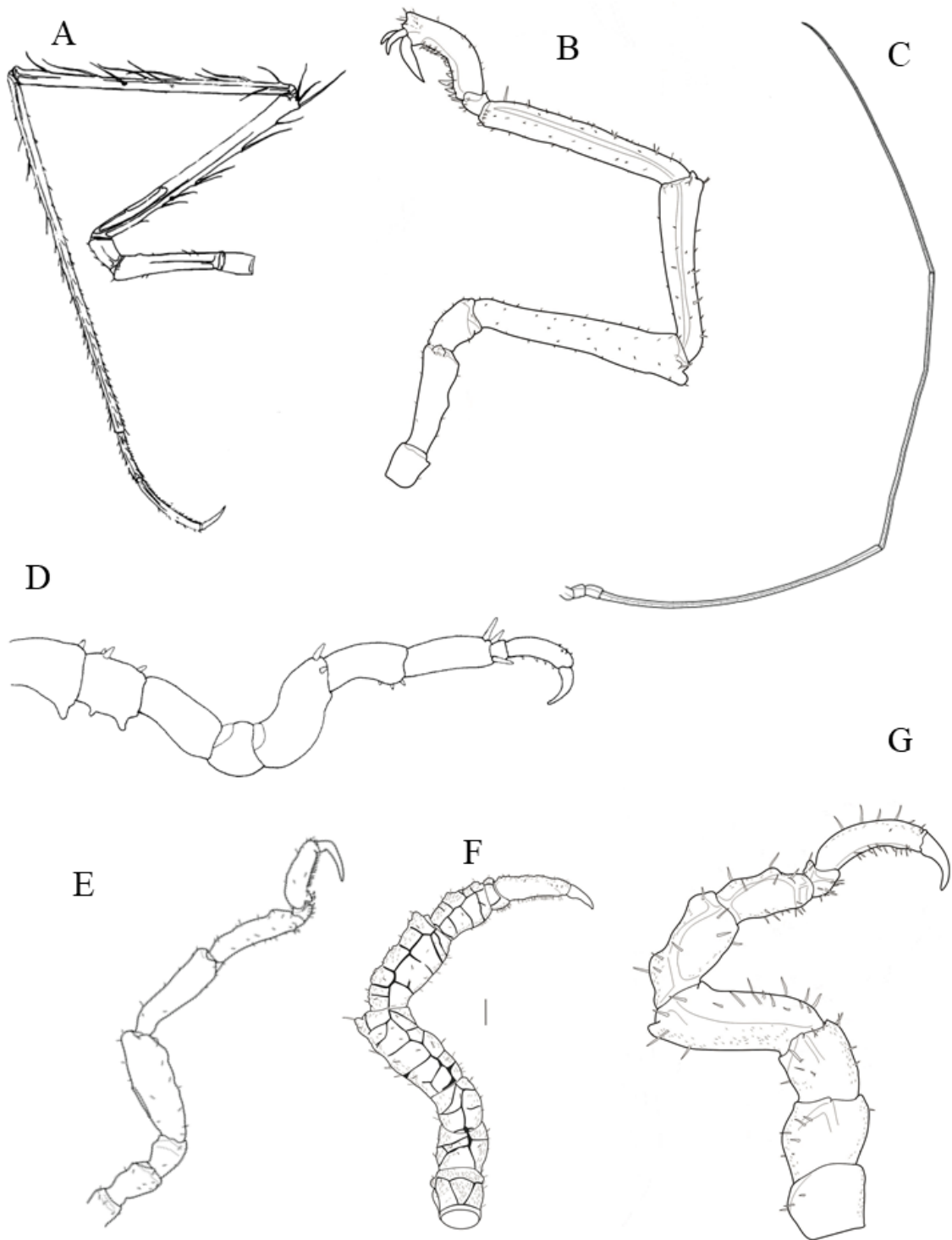


Figura 153: Pernas. A, *Nymphon monothrix* Child, 1995 (modificado de Child (1995c)); B, *Endeis biseriata*; C, *Colosendeis colossea*; D, *Queubus echidna* Bamber & Steffani, 2007 (modificado de Bamber & Steffani (2007)); E, *Anoplodactylus monotrema* Stock, 1979; *Pentapycnon geayi*; G, *Pigrogromitus timsanus*.

6.1.8 Abdômen (figura 154)

101. Opistossoma, número de segmentos: (0) seis; (1) cinco; (2) três; (3) um.
102. Telson: (0) presente; (1) perdido.
103. Abdômen, apêndices: (0) presentes; (1) perdidos.
104. Abdômen, tamanho: (0) longo, mais de 2x o comprimento do processo lateral 4; (1) mediano, até 2x o comprimento do processo lateral 4; (2) curto, do tamanho do processo lateral 4; (3) muito curto, com menos da metade do processo lateral 4.
105. Abdômen, articulação na base: (0) presente; (1) ausente.
106. Abdômen, posição: (0) subterminal, quase ventral ao segmento 4; (1) terminal, entre os processos laterais 4; (2) dorso-terminal, diagonalmente ao segmento 4; (3) dorsal, à frente dos processos laterais 4.
107. Abdômen, inclinação em relação ao tronco: (0) inclinado para baixo; (1) horizontal; (2) diagonal, com um ângulo de aproximadamente 45°; (3) completamente ereto.
108. Abdômen, inclinação da região distal: (0) região distal inclinada para baixo; (1) uniforme; (2) região distal inclinada para cima.
109. Ânus, posição no abdômen: (0) ventral; (1) apical.

O abdômen possui uma forte redução, com grupos fósseis com cinco artículos (*Palaeosipus*), três (*Palaeothea*), e até com um abdômen flageliforme (*Flagellopantopus*) (Hedgpeth, 1978; Bergström et al., 1980; Poschman & Dunlop, 2006). Essa redução chega à forma mais extrema em Pantopoda, onde o abdômen é reduzido a um único artículo, com o ânus localizado na região apical e articulado na base (Arnaud & Bamber, 1987; Dunlop & Arango, 2005). Essa estrutura uniarticulada tende a ser reduzida em tamanho proporcional (caráter 104) em formas basais com corpo alongado, mas observa-se uma tendência de aumento de tamanho em formas mais derivadas, como em *Ammothella* e *Nymphopsis*.

A posição em relação ao tronco também é variável no grupo. De acordo com os registros fósseis, que possuem o mesmo padrão observado nos outros grupos vivos atuais de Chelicerata, o abdômen encontra-se no mesmo eixo corporal do tronco, e em alguns Pantopoda basais, levemente inclinados para baixo (caráter 107), como em *Colossendeis*, *Ascorhynchus*, *Hedgpethia* e *Rhopalorhynchus*. Já em grupos mais derivados há uma mudança da inclinação em relação ao eixo corporal, que se posiciona perpendicularmente. Assim como a mudança de eixo, é observável uma mudança de posição, que inicialmente ocorre entre os processos laterais 4 (Arnaud & Bamber, 1987), mas que em grupos mais derivados encontra-se na frente dos processos laterais 4.

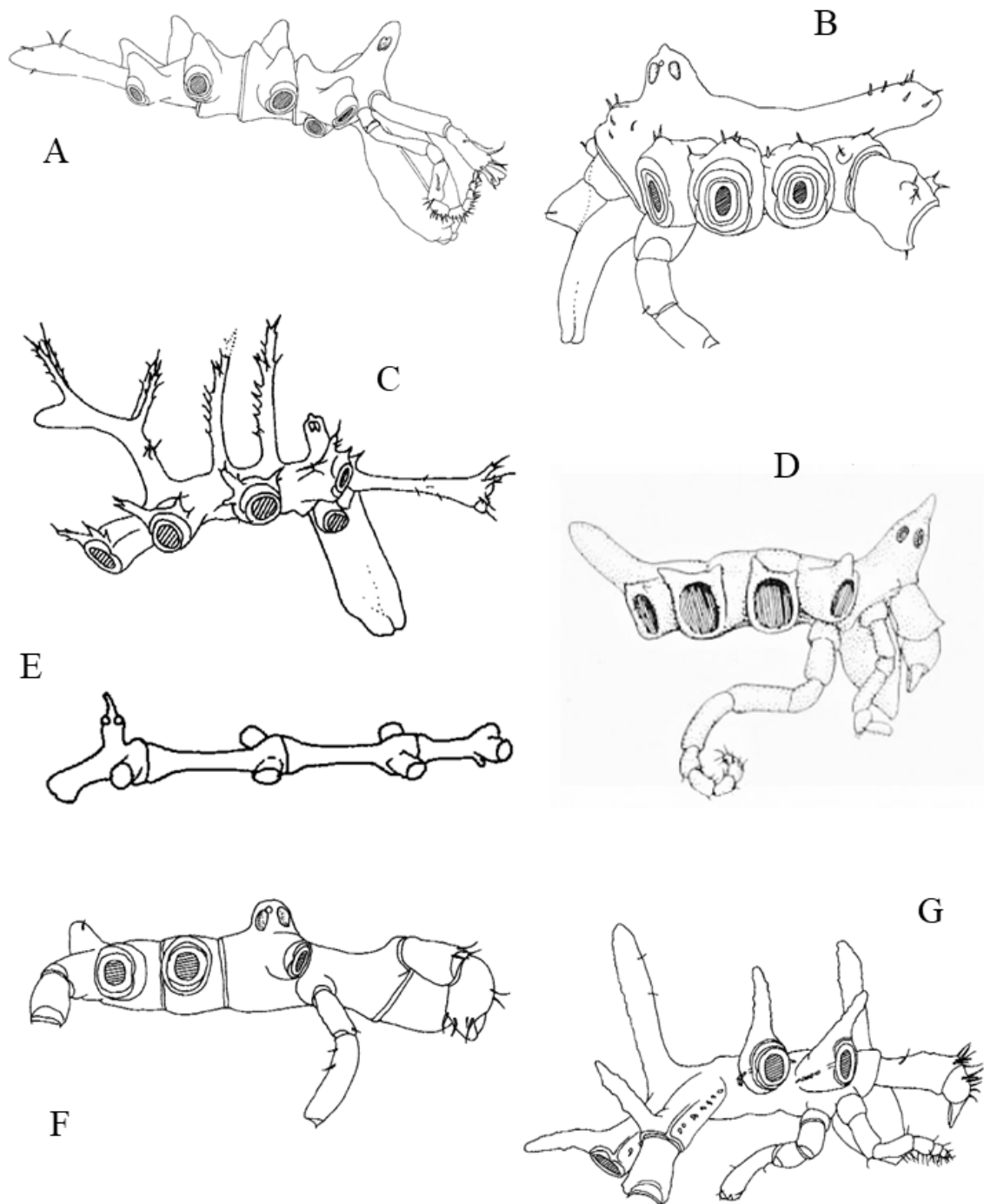


Figura 154: Abdomens. A, *Ascorhynchus pyrginospinus* McCloskey, 1971; B, *Tanystylum oculospinosum* Hilton, 1939; C, *Nymphopsis anarthra* Loman, 1928; D, *Asutroraptus preacox* Calman, 1915 (Calman, 1915); E, *Rhopalorhynchus claudus* Stock, 1974 (modificado de Stock, 1974); F, *Callipallene brevisrostris* (Johnston, 1837); G, *Paranymphon spinosum* Caullery, 1896. A, B, C, F e G modificado de Child, 1992.

6.1.9 Reprodução (figura 155)

- 93. Glândula argamassadora, abertura: (0) não observada; (1) presente.
- 94. Glândula argamassadora, forma da abertura: (0) poro ou fenda na cutícula; (1) tubo.
- 95. Glândula argamassadora, posição das aberturas nas pernas em relação ao eixo transversal: (0) dorsal; (1) lateral; (2) ventral.
- 96. Glândula argamassadora, posição das aberturas nas pernas em relação ao eixo longitudinal: (0) proximal; (1) na ou próxima à região mediana; (2) distal; (3) distribuído ou espalhado.
- 97. Glândula argamassadora, número de aberturas: (0) uma; (1) duas a 10; (2) mais de 10.
- 98. Poros genitais, fêmeas, par de pernas: (0) todas as pernas; (1) nos três últimos pares; (2) nos dois últimos pares; (3) no último par.
- 99. Poros genitais, machos, par de pernas: (0) todas as pernas; (1) nos três últimos pares; (2) nos dois últimos pares; (3) no último par.
- 100. Poros genitais, localização: (0) nos segmentos do tronco; (1) nas coxas das pernas.
- 110. Ovos, tamanho: (0) muito pequeno, menores que o menor artículo do ovígero; (1) pequenos, do tamanho ou maior que o menor artículo do ovígero; (2) muito grandes.
- 111. Ovos, organização: (0) massa única; (1) dispostas em camadas; (2) distribuídas em “bolsas”.
- 112. Ovos: (0) agrupados; (1) individualizados.

As estruturas reprodutivas são apontadas por Bamber (2007) como algumas das estruturas que melhor refletem as afinidades evolutivas do grupo. Em Pycnogonida, os gonóporos estão localizados nas pernas, sendo o estado plesiomórfico a presença de gonóporos nas coxas 2 de todas as pernas, tanto de machos quanto de fêmeas (caracteres 98 e 99) (Miyazaki, 2004).

As glândulas argamassadoras são glândulas especializadas em produzir um muco viscoso para manter os ovos aderidos ao ovígero. Estas estruturas são variáveis, em forma e número, sendo bastante utilizadas taxonomicamente (Arnaud & Bamber, 1987). A ausência no registro fóssil, por se tratar de uma estrutura não quitinizada, dificulta a sua polarização. Aqui assumimos que há um aumento na complexidade tanto da forma quanto do número de aberturas, seguido a proposta de Arango (2002). É lógico imaginar que tal estrutura, ausente em alguns grupos tidos como basais, como Colossendeidae, abra-se inicialmente na forma de poros, e que posteriormente se modifique em forma de tubos, cada vez mais longos, como observados em *Anoplodactylus* (Arnaud & Bamber, 1987). Assim, a abertura em um único poro é assumido como estado plesiomórfico, e o elevado número de aberturas, como encontrado em *Endeis*, *Nymphon* (Child, 1982b), representa o estado apomórfico. Além

disso, a ventralização destas estruturas aparenta ser o estado apomórfico, sendo a sua posição dorsal, o estado plesiomórfico, mais comum no grupo.

Por fim, o tamanho e organização dos ovos estão associados aos padrões reprodutivos e de desenvolvimento. Ovos pequenos são mais comuns entre os Pycnogonida, refletindo um padrão r-estrategista, onde podem ser produzidos mais de 1000 ovos por cópula, e organizados em uma massa única, ou em massas distintas, que aumentam em número com o aumento dos ovos. Já o padrão k-estrategista, com ovos grandes, com uma tendência de individualização, pode ser observado em algumas espécies de Callipallenidae, Nymphonidae e Ammotheidae, por exemplo (Arnaud & Bamber, 1987; Bain & Govedich, 2004; Brenneis et al., 2017), sendo uma forma mais rara e derivada.

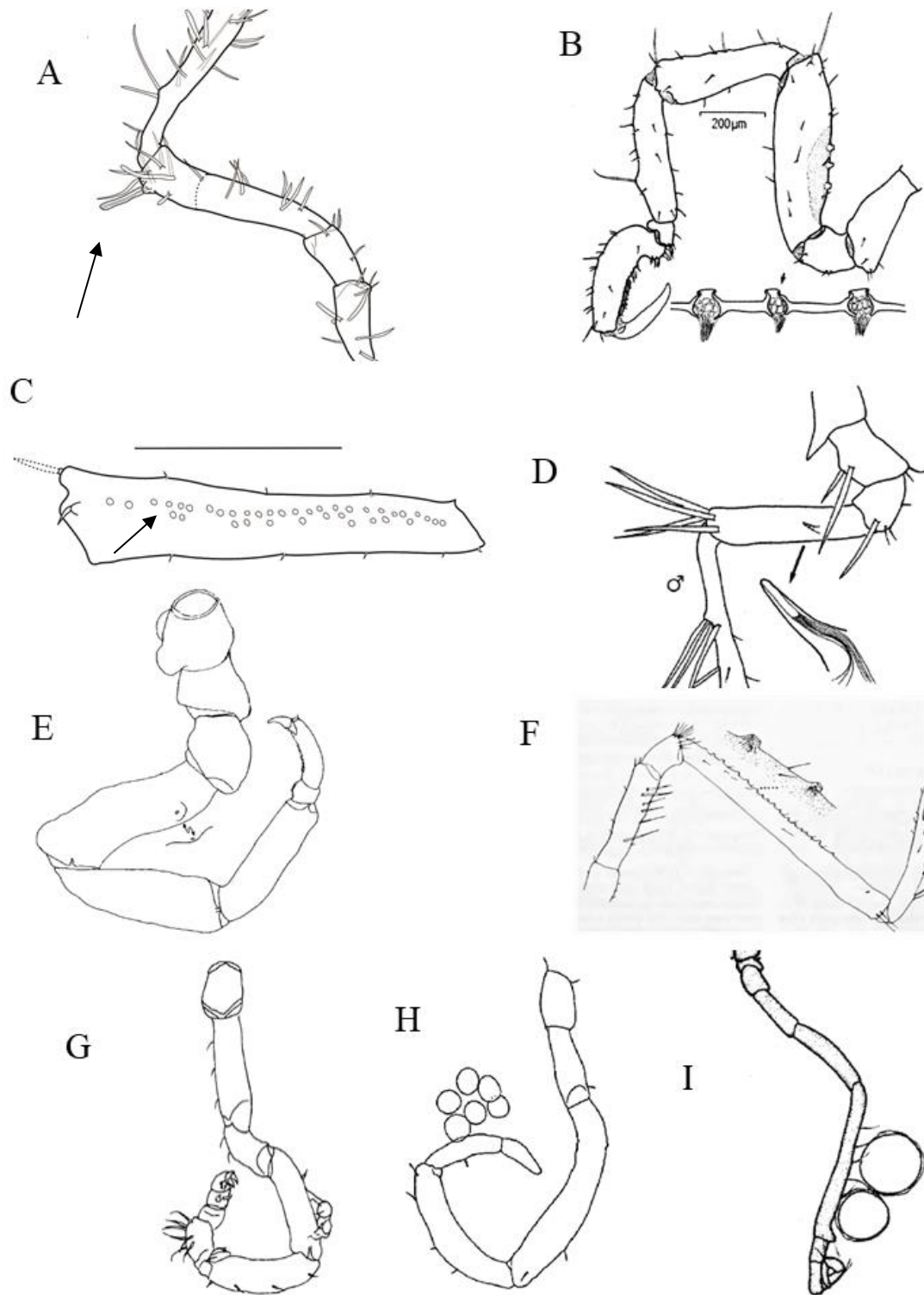


Figura 155: Reprodução. A–F, poros e tubos da glândula argamassadora; G–I, ovos aderidos ao ovígero. A, tubo de *Ammothella rugulosa*; B, tubos de *Anoplodactylus glandulifer* Stock, 1954; C, poros de *Endeis biseriata*; D, tubo de *Eurycyde raphiaster* Loman, 1912; E, poro de *Pentapycnon bouvieri* Child, 1995 (modificado de Child (1995a)); F, poros de *Nymphon vulcanellum* (modificado de Stock (1992)); G, ovos de *Sericosura disstta* Child, 2000 (modificado de Child (2000)); H, ovos de *Anoplodactylus antillianus* Stock 1974 (modificado de Stock, 1974); I, ovos de *Callipallene cinto* Müller & Krapp, 2009. Setas pretas indicam as aberturas. B, D e I, modificado de Müller & Krapp (2009).

6.2 CLADOGRAMAS

Entre os quatro cladogramas aqui apresentados, o cladograma obtido a partir da análise tradicional ordenada (figura 129) é o que adotaremos como padrão durante toda a discussão. Este é o cladograma que recupera Pantopoda como grupo monofilético, além de apresentar relações mais resolvidas internamente. Em todos os cladogramas alguns padrões são mantidos, como Colossendeidae e Ascorhynchidae como grupos mais basais, além dos clados formados por “Nymphonidae”+Callipallenidae, Pycnogonidae+Rhynchothoracidae+Austrodecidae, e Ammotheidae+Pallenopsidae+Phoxichilidiidae+Endeidae.

As maiores diferenças entre as análises ordenada e não ordenadas são quantopresença de *Flagellopantopus* na base de *Colossendeis*, e a relação entre as famílias. Enquanto que na análise tradicional ordenada há a formação de dois grandes grupos, (Nymphonidae”+”Callipallenidae”)+ (Pycnogonidae+Rhynchothoracidae+Austrodecidae) e (Pallenopsidae+Phoxichilidiidae+Endeidae)+Ammotheidae, sustentados pela presença de dentes apenas no dedo fixo (caráter 49, estado 2), palpos nos machos com cinco artículos (caráter 52, estado 5), palpos nas fêmeas com seis artículos (caráter 54, estado 4) e setas espiniformes nos ovígeros, as análises não ordenadas (especialmente na análise “new technology, a qual obteve-se melhor resolução), não há a formação desses dois grandes grupos, e sim a presença do ramo Pycnogonidae+Rhynchothoracidae+Austrodecidae mais na base de um grande clado formado por Nymphonidae”+Callipallenidae+(Pallenopsidae+Phoxichilidiidae+Endeidae+Ammotheidae), devido a presença de tubérculos na região distal dos três primeiros segmentos do tronco (caráter 21, estado 1), e a presença de articulação na base do abdômen (caráter 105, estado 1). Essa relação, obtida na análise ordenada, no nosso ponto de vista, tende a refletir melhor o processo evolutivo do grupo, tratando os processos de redução das estruturas em linhagens distintas, padrão esse proposto em algumas outras análises anteriores.

Entre as análises ordenadas, a que foi obtida uma melhor resolução é a análise tradicional. Apesar de ambas recuperarem o mesmo número de sinapomorfias (8), a análise tradicional teve uma melhor resolução dentro dos grupos, uma vez que na busca “new technology”, obtivemos algumas politomis importantes na relação entre os membros da família Pycnogonidae, e no ramo final dos

“Nymphonidae”+Callipallenidae, em que praticamente todos os Callipallenidae aparecem em uma politomia terminal ao ramo.

Na busca tradicional ordenada (assim como nas demais análises), podemos observar Colossendeis como um grupo monofilético na base dos demais Pantopoda, enquanto Ascorhynchus aparece como grupo parafilético, “diluído” na base dos outros 2 grandes clados. Aqui, a relação obtida entre (Pallenopsidae+Phoxichilidiidae+Endeidae+gêneros incertos)+Ammonotheidae se dá pela ausência de garra terminal nos ovígeros (caráter 66, estado 1), redução do artigo 3 do ovígero do macho (caráter 72, estado 1), coxa 2 mediana (caráter 81, estado 1), e presença de abertura da glândula argamassadora (caráter 93, estado 1). Apesar de serem homoplasias plesiomórficas, esses caracteres, especialmente o 66 e o 93, trazem informações importantes do grupo, demonstrando a sua tendência a redução das estruturas do ovígero, e do grande desenvolvimento da glândula argamassadora, caráter bem complexo e diverso no grupo. Já o segundo ramo, (Nymphonidae”+”Callipallenidae”)+ (Pycnogonidae+Rhynchothoracidae+Astrodecidae), se dá apenas pela perda de palpos nos machos (caráter 51, estado 1), caráter pouco sustentável, que aparece em outros ramos do cladograma.

Os principais clados obtidos serão discutidos individualmente abaixo, tendo como base a análise tradicional ordenada e, quando pertinente, será comparada com as demais.

6.2.1 Fósseis

A inclusão de fósseis em cenários filogenéticos gera um melhor entendimento dos padrões evolutivos de apomorfias e plesiomorfias (Assis, 2017b), sendo considerada a melhor, se não única opção de grupo irmão dos Pycnogonida atuais (Arango, 2002). Atualmente são conhecidos 13 fósseis, que datam entre o Cambriano e o Jurássico (Sabroux et al., 2019).

Contudo, a maior parte desses fósseis fornece pouca ou nenhuma informação sobre os estados de caráter (discutidos acima) que poderiam auxiliar no entendimento das relações evolutivas do grupo (Hedgpeth, 1954; Bergström et al., 1980; Arango, 2002; Arango & Wheeler, 2007). Os quatro fósseis utilizados nesse trabalho são os que nos forneceram mais e melhores informações sobre as estruturas morfológicas de

Pycnogonida, dando subsídios para uma polarização mais confiável. Bamber (2007) aponta que, além de *Haliestes* e *Palaeoisopus*, este fóssil fornece dados suficientes para uma análise cladística. Além disso, dois fósseis recentemente descritos, *Eurycyde golem* Sabroux et al., 2019 e *Colossopantopodus nanus* Sabroux et al., 2019 foram inseridos na análise, a fim de testar o posicionamento proposto pelos autores no ato da descrição, como diretamente relacionados com os gêneros atuais.

Arango & Wheeler (2007), ao inserirem os fósseis na sua análise morfológica, não obtiveram a separação do grupo interno dos fósseis. Estes últimos aparecem próximos aos Ascorhynchidae, agrupados pelo número de artículos no ovígero, o que, neste caso é fruto de uma codificação composta adotada pelos autores. Contudo, esta relação dos fósseis com Ascorhynchidae, especialmente de *Haliestes dasos* com *Eurycyde*, foi apontado por Bamber (2007), devido à estrutura do abdômen e estrutura do tronco, ao mesmo tempo em que demonstra similaridades com Callipallenidae (Bamber, 2007) e Nymphonidae (Siveter et al., 2004). A análise “new technology” sem ordenação recuperou essa separação. Na busca tradicional, *Haliestes* aparece novamente próxima a Ascorhynchidae, desta vez como grupo-irmão de *Proboehmia*+*Heterofragilia*. Esta relação pode ser fruto de uma maior disponibilidade de informações, uma vez que esta é uma das espécies fósseis mais bem conservadas, ou da polarização de alguns caracteres. De toda forma, tanto *H. dasos* quanto *Palaeoisopus problematicus* são ainda as duas melhores fontes de informação para a polarização dos Pycnogonida atuais (Bergström et al., 1980; Stock, 1994; Arango, 2002; Bamber, 2007).

Já nas duas análises ordenadas, o padrão encontrado para os principais fósseis é a mesma observada na análise “new technology” sem ordenação. Contudo, difere de forma significativa pela presença de *Flagellopantopus* na base de Colossendeidae, encontrada nas duas análises ordenadas. Essa relação se dá pelo tamanho dos quelíforos nos adultos, com menos da metade do tamanho da probóscide (caráter 37, estado 2), característica observada em algumas nas formas poliméricas de Colossendeidae, e nos juvenis, o que posiciona *Flagellopantopus* na base desse clado. Isso pode ser um artefato gerado pela ausência de informações suficientes para esse gênero fóssil.

Por outro lado, os dois outros fósseis, *Eurycyde golem* Sabroux et al., 2019 e *Colossopantopodus nanus* Sabroux et al., 2019 foram, em todas as análises, mantidas no grupo interno, demonstrando relação direta com os grupos existentes *Eurycyde* e *Pentacolossendeis*, respectivamente. A relação de *E. golem* com os *Eurycyde* atuais está sustentada principalmente pela inserção da probóscide com menos da metade da largura

do céfalon (caráter 8, estado 2), presença de segmentação na probóscide (caráter 14, estado 0), e pela inclinação do abdômen (caráter 107, estado 2). *Colossopantopodus* possui praticamente o mesmo conjunto de plesiomorfias encontrado em Colossendeidae, aproximando-se de *Pentacolossendeis* pela inclinação do abdômen (caráter 107, estado 1) e o tamanho do artículo 2 do ovígero (caráter 70, estado 0).

6.2.2 Clado 1 Colossendeidae e “Ascorhynchidae” (figura 156)

Colossendeidae e Ascorhynchidae são duas famílias caracterizadas por possuírem um grande conjunto de caracteres plesiomórficos, que vão desde a formação completa dos ovígeros com fileiras de setas ornamentadas, quelíforos com dois artículos no escapo (presente nos jovens de *Colossendeis* e adultos de *Decolopoda* e *Dodecolopoda*) (Stock, 1994), além dos palpos com 10 artículos, pernas alongadas e as projeções laterais dos ovígeros. Esse conjunto de plesiomorfias fez com que, na análise tradicional, as duas famílias não fossem agrupados como grupos monofiléticos.

Alguns trabalhos apontaram para um posicionamento mais derivado de Colossendeidae (Stock, 1994; Munilla, 1999; Arango, 2003b; Nakamura et al., 2007). Stock (1994) e Munilla (1999) sugeriram que a perda dos quelíforos na fase adulta seria uma sinapomorfia importante para agrupar de um lado Colossendeidae, Austrodecidae e Rhynchothoracidae, e de outro Colossendeidae, Pycnogonidae, Austrodecidae e Rhynchothoracidae. Munilla (1999) ainda propôs que a presença de múltiplas fileiras de setas nos ovígeros seria uma “autapomorfia” de Colossendeidae. O posicionamento de Colossendeidae (e das demais famílias) baseado apenas na perda dos quelíforos é uma simplificação do processo evolutivo de Pycnogonida. Isto pode ser evidenciado pelos diferentes dados que têm sido levantados recentemente, demonstrando processos independentes de perda dos quelíforos (Arango, 2002, 2003b; Arango & Wheeler, 2007, Nakamura et al. 2007; Arabi et al., 2010; Sabroux et al., 2017; Ballesteros et al., 2020), o que pode ser evidenciado nas próprias análises de Stock (1994) e Munilla (1999), onde os quelíforos são perdidos não só no clado Colossendeidae, mas também em Endeidae (Phoxichilidiidae), além de haver uma redução extrema em Ammotheidae, especialmente em *Tanystylum*, onde algumas espécies possuem quelíforos tão reduzidos que só são possíveis serem observados em grande aumento. Além disso, a proposta que considera “fileiras de setas” como estado apomórfico (Munilla, 1999) é claramente um erro de interpretação dos dados, uma vez que também está presente em Ascorhynchidae

(classificado como Ammonotheidae), grupo mais basal na análise de Munilla (1999), sendo, portanto, considerado como um estado mais plesiomórfico (Stock, 1994).

Colossendeidae é definido taxonomicamente pela probóscide mais longa que o tronco, ausência de quelíforos, palpos e ovígeros com 10 artículos em ambos os sexos, estes últimos completamente formados, com strigilis e garra terminal e pernas alongadas, sem garras auxiliares (Child, 1998a; Bamber, 2007), sendo considerado um grupo uniforme morfológicamente (Hedgpeth, 1947). A perda dos quelíforos nos adultos pode ser considerada uma homoplasia apomórfica para o grupo (caráter 37, estado 4), com sua retenção nas formas poliméricas como uma pedomorfose, uma vez que este estado está presente em formas juvenis de *Colossendeis*, gênero relacionado. O aumento do tamanho da probóscide (caráter 10, estado 3) e orientação da probóscide para a frente (caráter 12, estado 3) aparecem como características que ajudam a definir o grupo. Aqui encontramos também, em todas as análises, a separação de Colossendeidae em duas subfamílias, como adotado por (Bamber, 2007). Estas subfamílias se dividem principalmente pela parte proximal da probóscide (correspondendo à seção 3), que é filiforme em Hedgpethiinae Pushkin, 1990. Observamos também que há variações na região da boca, que é retilínea em Colossendeinae e arredondada em Hedgpethiinae (caráter 4, estado 1), na redução do abdômen (caráter 104, estado 3) em Hedgpethiinae, e a inclinação do abdômen, na horizontal Colossendeinae (caráter 107, estado 1).

A dificuldade do acesso a informações sobre o grupo tem se mostrado problemática. Colossendeidae é um grupo grande, com muitas espécies descritas, principalmente antes da metade do século passado, o que faz com que muitos caracteres hoje considerados importantes para o entendimento do grupo, não tenham sido descritos ou estão mal descritos, como por exemplo as setas dos ovígeros, que tem apresentado alguma variação no grupo (Cano & Lopez-González, 2007). Além disso, é um grupo predominantemente de águas profundas, fazendo com que muitas espécies tenham sido coletadas apenas uma única vez, e não haja informações sobre aspectos reprodutivos e de desenvolvimento embrionário e pós-embrionário (Bain, 2003; Brenneis et al., 2017). Acredita-se que a ausência de registros de indivíduos carregando ovos seja em função de uma nova estratégia reprodutiva, onde os ovos são deixados diretamente no substrato, num hospedeiro ou enterrado no sedimento (Bain, 2003), o que poderia significar uma forte sinapomorfia para o grupo, mas não há evidências que confirmem tal hipótese.

Assim como Colossendeidae, Ascorhynchidae é caracterizado por um conjunto de plesiomorfias, parte delas compartilhadas com Colossendeidae. Contudo, ao contrário desta família, há uma maior variação morfológica em Ascorhynchidae (Hedgpeth, 1947), fazendo com que os gêneros que hoje a compõe apareçam ou dispersos na base dos demais Pycnogonida (na análise com ordenação), ou ao longo de diferentes linhagens (na análise sem ordenação), sugerindo um polifiletismo do grupo. *Ascorhynchidae stricto sensu* é aqui sugerido para agrupar os gêneros *Ascorhynchus* e *Eurycyde*, diferindo das análises sem ordenação, que incluía *Nymphonella* nesse clado (figuras 116 e 122). Podemos agrupar *Ascorhynchidae stricto sensu* a partir do tamanho do artículo 3 do ovígero do macho, do mesmo tamanho do artículo 1 (caráter 72, estado 0). Pode-se observar duas tendências distintas nesta. Uma tendência ao alongamento do céfalon (caráter 24, estado 2), com a inclinação do abdômen para baixo (caráter 107, estado 0), em *Ascorhynchus*. Enquanto em *Eurycyde* observa-se uma tendência a verticalização do abdômen (caráter 107, estado 2) e uma mudança no tamanho da probóscide (caráter 10, estado 2) e na orientação (caráter 12, estado 1). É interessante notar que essa proximidade se mantém em quase todas as análises (ordenadas ou não). Na “new technology”, apesar do monofiletismo não se manter, esses gêneros se encontram bem próximos, e na base de um grande clado composto por Ammotheidae.

A relação de *Ascorhynchus*+*Eurycyde* com grupos fósseis foi sugerido por Arango & Wheeler (2007), o que pode ser evidenciado pela similaridade morfológica entre *Eurycyde* e *Haliestes*, principalmente na estrutura do abdômen e composição dos quelíforos (triarticulados mesmo nos adultos) (Bamber, 2007), e pela orientação da probóscide, voltada para trás, que é encontrada em vários clados fósseis (Bergström et al., 1980) e na maioria dos Ascorhynchidae, elevando o número de plesiomorfias encontradas na família, o que se reflete no posicionamento do grupo aqui encontrado. O alongamento do céfalon, associado à retenção dos quelíforos, mas com quelas não funcionais, com dedos muito reduzidos, parecem ser apomorfias interessantes para o grupo.

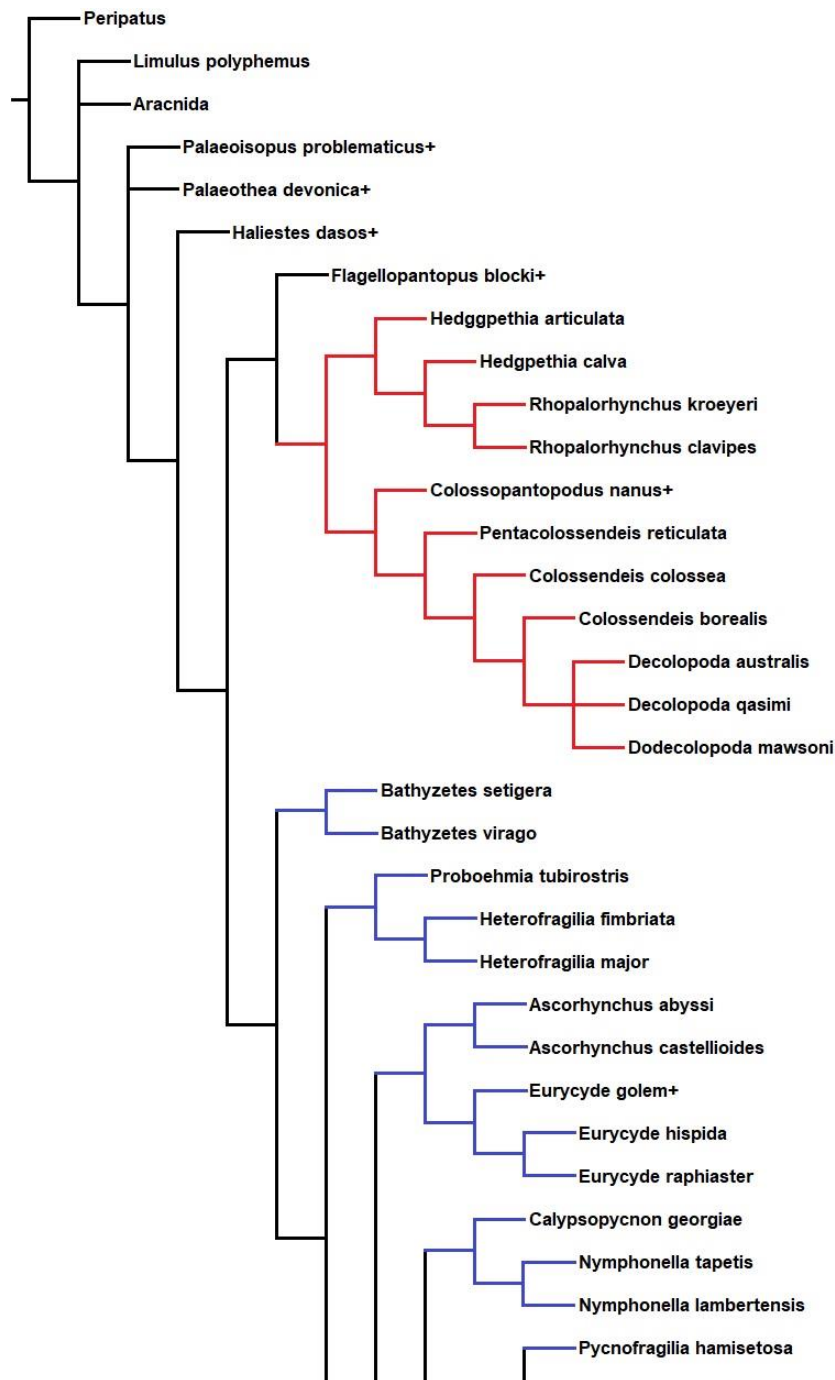


Figura 156: Parte 1 do cladograma apresentado na figura 129, com foco nos clados 1 e 2. Vermelho: Colossendeidae; Azul: Ascorhynchidae.

6.2.3 “Gêneros incertos”

Os principais gêneros de posicionamento incerto em Pycnogonida, *Bango*, *Chonothoa*, *Decachela*, *Ephyrogymna*, *Hannonia*, *Mimipallene*, *Pigrogromitus*, *Pycnothea*, *Queubus* (Bamber, 2007; Bamber et al., 2020c), estão hoje agrupados em *Ascorhynchoidea incertae sedis*, após a proposta de Bamber (2007). No geral, são gêneros pouco estudados, monotípicos (ou no máximo com duas espécies descritas), de

distribuição restrita e coletados apenas uma única vez (exceção a *Pigrogromitus* que tem sido frequentemente coletado nos últimos anos).

Esta proposta adotada por Bamber está apoiada, pelo menos em parte, na proposta de classificação feita por Fry (1978), uma vez que parte dos nomes e grupos adotados por Bamber foram inicialmente propostos por Fry (1978), como Eupantopodida, Stiripasterida e Pallenopsidae. Fry (1978) foi o primeiro pesquisador a adotar métodos numéricos para reconstruir a classificação do grupo, sendo também o primeiro a incluir todos os grupos em sua análise. Antes de Fry, o único a analisar filogeneticamente alguns destes gêneros incertos foi Hedgpeth (1947, 1954), o qual posicionou *Decachela* e *Pigrorgomitus* em Callipallenidae (esse último com alguma relação com Pycnogonidae).

Fry (1978), utilizando métodos fenéticos, propôs a inclusão de *Pigrogromitus* e *Pycnothea* em Ammotheidae, *Decachela* em Tanystylidae (=Ammotheidae), *Ephyrogymna* foi elevada à subordem monotípica Ephyrogymnida, e *Queubus* e *Hannonia* foram elevados à categoria de família, nos táxons Queubidae e Hannonidae, respectivamente.

Após o trabalho de Fry (1978), nenhum destes gêneros foi adicionado em análises filogenéticas, seja com dados morfológicos (Arango, 2002; Arango & Wheeler, 2007) ou moleculares (Arango, 2003; Arango & Wheeler, 2007; Nakamura et al., 2007; Arabi et al., 2010; Sabroux et al., 2017; Ballesteros et al., 2020), apesar de *Pigrogromitus timsanus* ser uma espécie amplamente distribuída mundialmente e frequentemente coletada, por exemplo.

Bamber (2007) então propôs o agrupamento para todos esses gêneros em Ascorhynchoidea *incertae sedis* com base na estrutura dos ovígeros, que seria consistente com Ammotheidae *sensu lato*. Historicamente a maior parte desses gêneros foram atribuídos a Callipallenidae, devido à redução dos palpos (Bamber, 2007), como *Pigrogromitus*, o qual até 2007 era amplamente aceito como Callipallenidae (Hedgpeth, 1947; Clark, 1963; Child, 1979; Stock, 1974; Müller & Krapp, 2009).

Na nossa opinião, é muito claro que esse agrupamento proposto não é monofilético. Isto se reflete na nossa análise, em que estes grupos aparecem distribuídos ao longo da árvore. *Queubus* e *Hannonia* aparecem na base do clado 3, como grupo-irmão de Pycnogonidae+Rhynchothoracidae+Austrodecidae. Essa relação se dá pela ausência de quelíforos nos adultos (caráter 37, estado 4), além de algumas plesiomorfias como seção 3 da probóscide mais larga que o céfalon (caráter 7, estado 0), inserção da

probóscide da largura do céfalon (caráter 8, estado 0), ultimo artículo do ovígero do macho maior que o anterior (caráter 75, estado 0) e ovos em massa única (caráter 111, estado 0). Esses gêneros possuem o mesmo padrão corporal encontrado na maior parte dos *Ascorhynchus*, com tubérculo ocular na região central do céfalon, tronco grande e robusto, probóscide com pelo menos metade do comprimento do tronco e normalmente dilatada (com exceção de *Queubus jase manus* Barnard, 1946), o que explica o seu posicionamento junto aos *Ascorhynchus* nas análises não ordenadas. Ao mesmo tempo, esses são caracteres também encontrados nas famílias Pycnogonidae, Austrodecidae e Rhynchothoracidae. Além desses caracteres plesiomórficos, redução dos quelíforos nos aparenta ser um fator importante para explicar o padrão evolutivo no grupo. Contudo, mais dados precisam ser levantados sobre esses gêneros, para ajudar a entender melhor seu posicionamento, especialmente melhores descrições das espécies, e dados de desenvolvimento.

Pigrogromitus foi o gênero que mais teve sua posição alterada, tanto historicamente quanto entre todas as análises. Apesar de não ter sido originalmente posicionado quando da sua descrição, Calman (1927) o aproximou de *Hannonia*, devido a uma suposta similaridade morfológica, que havia sido proposta por Hoek (1881) e Loman (1904) e embasada a sua inclusão em Pycnogonidae. *Pigrogromitus* é um dos gêneros mais difíceis de serem posicionados no grupo, devido à grande quantidade de similaridades com diferentes grupos. A perda de palpos, compactação do tronco, presença de tubérculos no tronco e as pernas robustas posicionam *Pigrogromitus* próximo a Pycnogonidae. O padrão de ornamentação dos ovígeros e redução dos artículos distais o colocam próximo a Ammotheidae, enquanto que a lateralização dos quelíforos e a presença de quelas funcionais (apesar de não alcançarem a boca) sempre foi utilizado para posicioná-lo em Callipallenidae. Esta dificuldade de posicionamento se reflete na diferença encontrada entre as análises. Enquanto na análise de “new technology” ordenada *Pigrogromitus* aparece como clado basal, grupo-irmão dos clados 3, 4, na busca tradicional (figura 129) encontra-se na base de Callipallenidae+Nymphonidae, agrupado pela probóscide com menos da metade do comprimento do tronco (caráter 10, estado 0), pelo tronco com pequenos tubérculos dorsais (caráter 20, estado 1), quela mediana, com metade do comprimento do escapo (caráter 41, estado 1) e poros genitais em todas as penas do macho (caráter 99, estado 0). Assim, recuperamos nas análises ordenadas a aproximação de *Pigrogromitus* a

Callipallenidae+Nymphonidae, baseado na estrutura dos quelíforos, o que pode dar suporte a hipótese da lateralização dos quelíforos, presente nesses grupos.

Vale destacar a diferença encontrada entre as análises ordenadas (discutidas acima) e não ordenada. Nas análises não ordenadas há uma aproximação de *Pigrogromitus* com os clados 3, 4 e 5, e com as famílias Pycnogonidae+Rynchothoracidae+Astrodecidae. Essa aproximação pode se dar pela redução dos quelíforos (e posterior perda) que é marcante nesse grupo (Pycnogonidae+Rynchothoracidae+Astrodecidae), assim como a redução e perda dos palpos e ovígeros. Contudo, a lateralização dos quelíforos ainda não foi observada em nenhum representante do grupo. Estudos de desenvolvimento podem ajudar a entender se essa lateralização ocorre nos membros de Pycnogonidae+Rynchothoracidae+Astrodecidae, antes da perda dos quelíforos na fase adulta, e/ou aproximar a Callipallenidae+Nymphonidae, em função dos estágios larvais, facilitando assim o posicionamento de *Pigrogromitus* em Pycnogonida.

Ephyrogymna, *Mimipallene*, *Pycnothea*, *Chonothoe*, *Bango* e *Decachela* aparecem na base de Pallenopsidae+Phoxichilidiidae+Endeidae, e no mesmo grande ramo com Ammotheidae, sustentados pela redução do tamanho do ovígero das fêmeas (caráter 59, estado 1). São gêneros de corpo compacto, em boa parte dos casos discoide, com quelíforos não funcionais, seja devido a uma redução dos dedos da quela e/ou da própria quela (como em *Ephyrogymna*), seja também pela redução do tamanho total dos quelíforos, onde, na maioria dos casos, ocorrem os dois processos. Esta parece ser uma tendência deste ramo como um todo, inversamente ao que ocorre em “Nymphonidae”+Callipallenidae. Enquanto *Pycnothea* aparece como grupo mais basal, junto a *Bradypallene*, em função da presença de processos laterais contíguos (caráter 28, estado 4), quelíforos posicionados lateralmente a probóscide (caráter 39, estado 2) (caráter muito associado a Callipallenidae) e último artigo do ovígero do macho com metade do tamanho do anterior (caráter 75, estado 2), os demais gêneros formam um grande agrupamento, como grupo-irmão de Pallenopsidae+Phoxichilidiidae+Endeidae, em função dos processos laterais alongados (caráter 29, estado 2).

Esse agrupamento, formado por *Bango*, *Mimipallene*, *Chonothoe*, *Decachela*, *Ephyrogymna* e *Elassorhis* é sustentado pela perda dos olhos nos adultos (caráter 35, estado 2) e pela perda do dedo fixo do quelíforo (caráter 44, estado 3). Essa redução acompanha um processo de redução do tamanho geral dos quelíforos, observado nesse clado 2 (especialmente nos Ammotheidae), e pode estar associado a presença desses

animais em águas mais profundas. Apesar de pouco suporte para o seu posicionamento e formação enquanto grupo monofilético, a presença desses gêneros transicionais próximos às linhagens de Ammotheidae e Phoxichilidiidae é lógico do ponto de vista morfológico, em função dos caracteres acima apontados.

A presente proposta de relacionamento (entre as linhagens de Ammotheidae e Phoxichilidiidae), de certa forma, recupera parte das propostas originais quando da descrição dos gêneros. *Chonothoe*, *Ephyrogymna* e *Pycnothoe* foram originalmente propostos como gêneros próximos a Ammotheidae (Loman 1920; Hedgpeth, 1943; Nakamura & Child, 1983) em função da estrutura dos quelíforos. *Decachela* foi sugerida como uma família nova, Decachelidae (Hilton, 1939), enquanto *Mimipallene* foi sugerido por Child (1982b) como um Callipallenidae. Mas ambos se aproximam bastante, morfológicamente, da linhagem de Ammotheidae pelas características supracitadas. Bamber (2004) posicionou *Bango* em Callipallenidae apenas por conveniência, sem nenhuma justificativa concreta (“to an extent by default”). A atual proposta de posicionamento deste gênero é mais lógico, sistemática e morfológicamente.

O posicionamento aqui obtido para os gêneros incertos, apesar de não ser fortemente sustentado, nos dá uma primeira hipótese de relacionamento a ser testada futuramente. A maior parte desses gêneros, considerados como “formas transicionais” entre os grandes grupos (Hedgpeth, 1947), tem papel importante no entendimento dos processos evolutivos de Pycnogonida.

6.2.4 Clado 2: “Ammotheidae”+alguns gêneros incertos +”Pallenopsidae”+“Phoxichilidiidae”+ Endeidae (figura 157 e 158)

O posicionamento entre Pallenopsidae+Phoxichilidiidae+Endeidae e Ammotheidae foi sugerida pela primeira vez por Arango & Wheeler (2007) e tem sido frequentemente obtida por dados moleculares (Nakamura et al., 2007; Arabi et al., 2010; Ballesteros et al., 2020). Arango & Wheeler (2007) sugeriram o agrupamento dessas famílias a partir da redução do número de artículos nos palpos das fêmeas e dos machos, e da perda da garra terminal (interpretado por eles como um estado plesiomórfico). Aqui, esta relação foi mantida pela ausência de garra terminal no ovígero (caráter 66, estado 1), a redução do artículo 3 do ovígero em relação ao 2 (caráter 72, estado 1), coxa 2 mediana (caráter 81, estado 1) e presença de uma abertura da glândula argamassadora (caráter 93, estado

1), além da ausência de dilatações na probóscide (caráter 9, estado 2), ausência de projeção basal no ovígero (caráter 61, estado 1) e ausência de articulação na base do abdomen (caráter 105, estado 1) Além disso, é possível observar nesse grupo uma tendência a redução do último artículo do ovígero e um aumento do própodo.

Ammotheidae é uma das famílias mais complexas e diversas de Pycnogonida. Historicamente foi a família que agrupava todos os gêneros que não possuíam quelíforos, palpos e ovígeros completamente formados, independente da sua estrutura. Como consequência, foi tratada durante muito tempo como um grupo basal (Stock, 1994; Munilla, 1999), apesar das várias tentativas de separação (Sars, 1891; Schimkewitsch, 1913; Fry & Hedgpeth, 1969). Hoje permanece como a família mais diversa em gêneros, com 21 aceitos atualmente (Bamber, 2007; Bamber et al., 2020d). Arango (2002) foi a primeira a propor o polifiletismo da família baseada em dados morfológicos. Esse polifiletismo resultou na divisão em Ascorhynchidae e Ammotheidae. Este último táxon agrupa as formas sem fileiras de setas nos ovígeros, palpos com quatro a nove artículos e quelíforos presentes, reduzidos ou atrofiados (Bamber, 2007). A polifilia do grupo foi novamente encontrada aqui no presente estudo, com gêneros próximos a Nymphonidae+Callipallenidae, na base de Pallenopsidae e de “Pallenopsidae”+“Phoxichilidiidae”+Endeidae+“Ammotheidae”, demonstrando a grande complexidade nas formas do grupo.

Aqui obtivemos a separação de uma grande parte dos Ammotheidae, Ammotheidae *stricto sensu*, a partir da redução da quela a um artículo diminuto e arredondado (caráter 42, estado 3), probóscide orientada diagonalmente (caráter 12 estado 2), palpos no macho com sete artículos (caráter 52, estado 3) e ultimo artículo do ovígero muito pequeno (caráter 75, estado 3).

Sabroux et al (2017) propuseram a separação dos Ammotheidae em duas subfamílias, Achelinae e Ammotheinae, mas não as definiram morfológicamente. Aqui podemos observar a formação de três grandes agrupamentos, que diferem de Sabroux et al. (2017), provavelmente em função do número de gêneros analisados. Aqueles autores analisaram 10 dos 21 gêneros aceitos. O primeiro grupo (*Sericosura*, *Hedgpethius* e *Dromedopycnon*) é formado por gêneros com uma dilatação na probóscide (caráter 9, estado 1) e com quelíforos com menos da metade do comprimento da probóscide (caráter 37, estado 2). São gêneros de águas profundas e corpo alongado. O segundo (*Megarhethus*, *Ammothella*, *Cilunculus* e *Oorhynchus*) inclui as formas com abdômen alongado (caráter 104, estado 0) e que retém a articulação na base do abdômen (caráter

105, estado 0). Também são gêneros predominantemente de corpo alongado e que se distribuem desde águas profundas, até águas rasas, como *Ammothella*. Já a última (*Nymphopsis*, *Austroraptus*, *Ammothea*, *Acheliana*, *Scipiolus* e *Achelia*), inclui as formas com o artículo 3 do ovígero do macho aproximadamente do mesmo tamanho do artículo 2 (caráter 72, estado 2), e abdômen diagonal em relação ao tronco (caráter 107, estado 2). Aqui observa-se uma tendência a grupos mais presentes em águas rasas, com formas do tronco mais compactas e com processos laterais mais curtos. Apesar de algumas inconsistências encontradas, como o posicionamento de *Tanystylum* (fora dos Ammotheidae) e *Achelia* entre as formas com tronco mais alongado, a estrutura do tronco, associado aos diferentes graus de redução dos quelíforos podem ser bons indicativos no entendimento dos processos evolutivos do grupo.

É interessante destacar a presença dos gêneros incertos entre os Ammotheidae e Pallenopsidae+Phoxichilidiidae+Endeidae, e a presença de *Tanystylum* na base dessa linhagem composta pelos gêneros incertos e Pallenopsidae+Phoxichilidiidae+Endeidae.. A aproximação dessas famílias se dá em função da redução do tamanho dos ovígeros da fêmea em relação ao macho (caráter 59, estado 1), além da presença de espinhos na sola do propodo (caráter 89, estado 1), adômen dorsoterminal (caráter 106, estado 2) e inclinado horizontalmente (caráter 107, estado 2). Essa aproximação entre as famílias e a maior parte desses gêneros se deu em quase todas as análises aqui obtidas, em maior ou menor grau, demonstrando a provável relação de parentesco que há entre esses grupos. É intrigante esse posicionamento de *Tanystylum*, visto sua grande semelhança morfológica com *Achelia*. A presença de apófise no ovígero do macho (caráter 68) pode nos dar algum indício evolutivo significativo

Até 1993 *Endeis* era aceito como um gênero de Phoxichilidiidae (Müller, 1993; Stock, 1994), apesar de haverem propostas para a sua separação em uma família distinta, baseado na ausência de quelíforos (Norman, 1908; Hedgpeth, 1947). Já *Pallenopsis* (incluindo *Bathypallenopsis*) sempre foi mais discutido, com posicionamento mais incerto. Historicamente *Pallenopsis* foi mais aceito como um gênero de Callipallenidae (ou Pallenidae), em função da redução dos palpos a um único artículo, presença de quelíforos funcionais e ovígero com 10 artículos nos machos (Hoek, 1881a; Clark, 1963; Child, 1982a; Munilla, 1999), sendo uma “forma transicional entre Pallenidae e Phoxichilidiidae” (Hedgpeth, 1947).

Stock (1994) propôs a inclusão de *Endeis* e *Pallenopsis* em Phoxichilidiidae, baseado na redução dos palpos em ambos os sexos, redução do número de artículos no

ovígero (*Pallenopsis*) e posterior ausência dos ovígeros da fêmea (*Endeis* e Phoxichilidiidae) (Stock, 1994). Esta relação entre os três grupos tem sido demonstrada de forma inconstante, seja aproximando as três famílias (Arango & Wheeler, 2007; Arabi et al., 2010; Ballesteros et al., 2020), apenas Endeidae e Phoxichilidiidae (Munilla, 1999; Nakamura et al., 2007), Pallenopsidae e Endeidae (Sabroux et al., 2017) ou até inserindo *Endeis* em Phoxichilidiidae (Arango, 2002). Na presente análise recuperamos essa relação, só que de forma direta, baseada na distância entre os processos laterais, separados pelo seu próprio diâmetro (caráter 28, estado 2), quelíforos alongados, alcançando a ponta da probóscide (caráter 37, estado 0) e a lateralização da glândula argamassadora (caráter 96, estado 1). Além disso observa-se a presença de lábios levemente projetados (caráter 3, estado 1), quelas voltadas para baixo (caráter 43, estado 1), coxa 2 alongada (caráter 81, estado 2), própodo com espinhos pequenos (caráter 89, estado 1), abertura das glândulas argamassadoras na região ventral (caráter 95, estado 2), abdômen terminal (caráter 106, estado 1) e horizontal em relação ao tronco (caráter 107, estado 1).

Neste clado é possível observar um processo de redução dos palpos em ambos os sexos, representado por apenas um artículo extremamente reduzido em Pallenopsidae, e completamente ausente em Phoxichilidiidae e Endeidae. Contudo, consideramos dois outros eventos como mais relevantes no grupo. O primeiro é o processo de ventralização da probóscide (caráter 11, estado 2) e projeção do céfalon (caráter 25, estado 1). A projeção do céfalon por sobre a probóscide tem sido utilizado como um dos caracteres diagnósticos de *Anoplodactylus* (Child, 1979, 1982a, 1998a). Contudo, esta projeção pode ser observada ainda em *Trygaeus* Dohrn, 1881 e *Pallenopsis*, mas é mais evidente em *Anoplodactylus*. É possível que esta projeção esteja associada à mudança de posicionamento da quela em relação ao quelíforo. Em linhagens relacionadas, como Ammotheidae, os quelíforos são direcionados para frente, enquanto que em Pallenopsidae e Phoxichilidiidae há uma rotação da quela, que se direciona para baixo, o que possibilitaria uma maior mobilidade da quela e melhor controle e manipulação do alimento (Dietz et al., 2018).

Um segundo caráter relevante é representado pelos ovígeros. Estas estruturas são completas nos machos e nas fêmeas (com 10 artículos) em Ammotheidae e *Trygaeus*, mas em *Pallenopsis* é observado uma redução do número de artículos nas fêmeas, para nove ou até oito artículos, e, em Phoxichilidiidae e *Endeis*, estão completamente ausentes nas fêmeas. A redução dos ovígeros dos machos “acompanha” a redução dos

ovígeros das fêmeas. Em Phoxichilidiidae são encontrados exemplares com cinco ou seis artículos nos ovígeros, e *Endeis*, tem sete artículos. Esta redução pode estar associada à fusão de alguns artículos. Em *Trygaeus*, assim como em *Bathypallenopsis* e *Pallenopsis*, o artículo 2 do ovígero do macho é muito mais longo que os artículos 1 e 3. Este último é ligeiramente maior que o 1. Sugerimos aqui que houve uma fusão do artículo 3 com o artículo 4, o que seria representado pela constrição encontrada na maior parte dos exemplares de Phoxichilidiidae (e bastante evidente em *Anoplodactylus lentus*, por exemplo). Esta fusão (caráter 71, estado 1) (aparentemente revertida em *Endeis*) aparece como uma metapomorfia unindo Phoxichilidiidae e Endeidae. Com base nesta metapomorfia, sugerimos a lógica inclusão de *Endeis* em Phoxichilidiidae, como já demonstrado em Arango (2002).

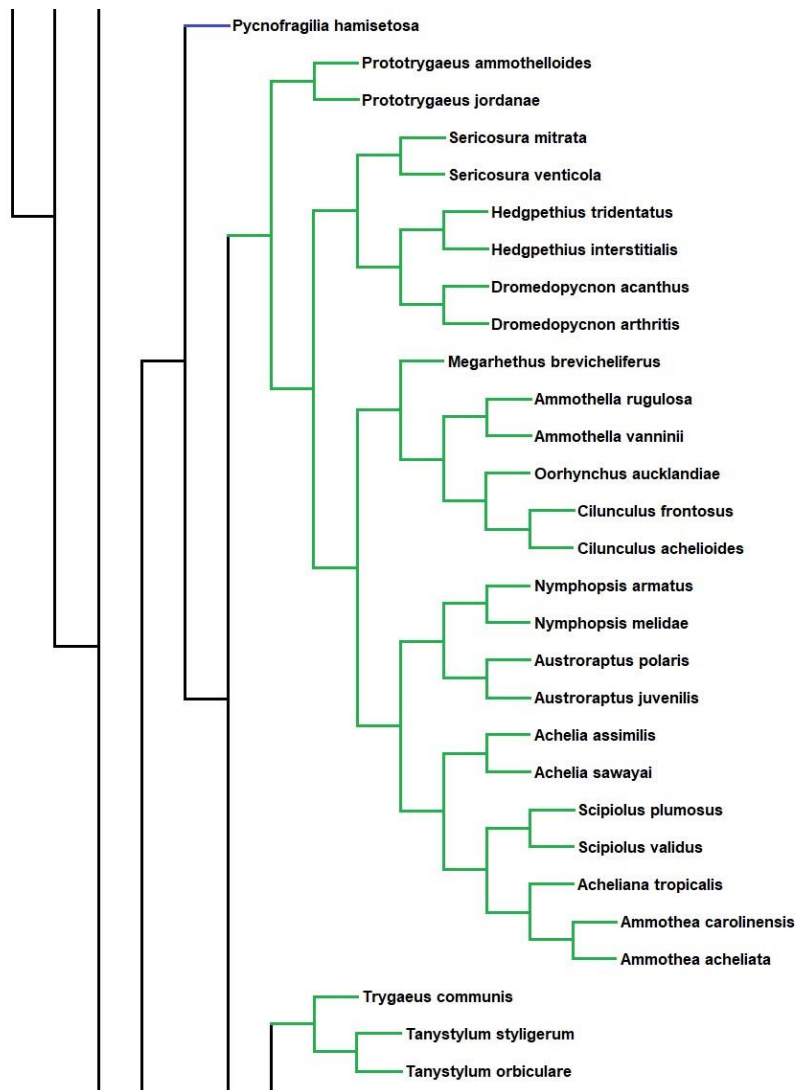


Figura 157: Parte 2A do cladograma apresentado na figura 129, com foco no clado 2, família Ammotheidae. Azul: Ascorhynchidae; Verde escuro: Ammotheidae.

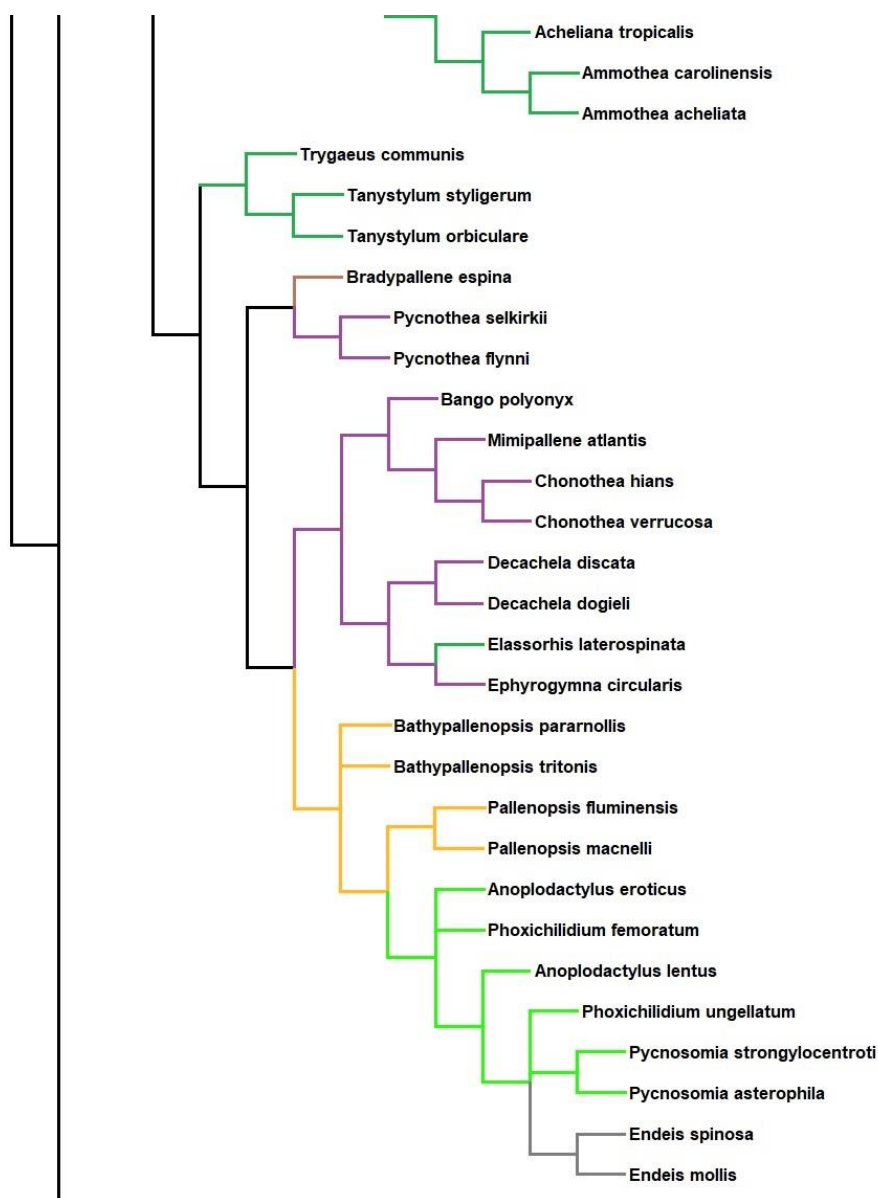


Figura 158: Parte 2B do cladograma apresentado na figura 129, com foco no clado 2. Roxo: Ascorhynchoidea *incertae sedis*; Cinza: Endeidae; Laranja claro: Pallenopsidae; Marrom: Callipallenidae; Verde claro: Phoxichilidiidae; Verde escuro: Ammotheidae.

6.2.5 Clado 3: “Pycnogonidae”+“Rhynchothoracidae”+Austrodecidae (figura 159)

A relação Pycnogonida, Rhynchothoracidae e Austrodecidae permanece exatamente igual nos quatro cladogramas, diferindo quanto ao seu posicionamento geral, e no que se refere aos grupos relacionados (ambos discutidos acima). Destacamos a presença de *Queubus* e *Hannonia* na base do clado, observado apenas nas análises ordenadas, gêneros incertos com forte redução (e perda) dos quelíforos na fase adulta,

redução no tamanho das pernas, e com a presença de tubérculos na região dorsal do tronco.

É um clado marcado pela completa perda dos quelíforos nos adultos (caráter 37, estado 4), com uma tendência à simplificação das setas dos ovígeros (caráter 63, estado 5) (apenas em *Pantopipetta* são encontradas setas escamiformes), e artículo 5 do ovígero do mesmo tamanho do artículo 6 (caráter 74 estado 2), este último mais variável entre Rhynchothoracidae e Austrodevidae. Além da presença de tubérculos no tronco (caráter 21, estado 1), ovígeros com pelo menos nove artículos (caráter 56, estado 1) e ausência de ovígeros nas fêmeas (caráter 57, estado 1). Morfologicamente é possível observar uma tendência à compactação do tronco, com a formação de tubérculos dorsais, e o encurtamento das pernas. Exceção deve ser feita a *Pantopipetta*, um gênero exclusivamente de águas profundas, em que a maior parte dos representantes possui tronco alongado (Child, 1995c).

Pycnogonidae possui um padrão de larva e desenvolvimento classificado como protonymphon típico (Bain, 2003; Brenneis et al., 2017). Há algumas variações nos estágios finais de desenvolvimento entre os protonymphon típicos, mas em Pycnogonidae os quelíforos e palpos são perdidos na transição entre a larva e o primeiro estágio juvenil (Jarvis & King, 1972; Behrens 1984; Wilhelm et al., 1997; Bain, 2003; Brenneis et al., 2017). Contudo, não há nenhuma informação sobre as larvas e, muito menos, desenvolvimento de Rhynchothoracidae e Austrodecidae (Brenneis et al., 2017). A ausência dos quelíforos na fase adulta, decorrente da perda na fase juvenil, pode ser um bom caráter evolutivo do grupo.

Enquanto a perda dos palpos (caráter 53, estado 1) e dos ovígeros (caráter 57, estado 1) ocorre só nas fêmeas de Pycnogonidae, é evidente a redução do tamanho dessas estruturas em ambos os sexos. Mesmo Pycnogonidae (com quatro e nove artículos no ovígero) e Rhynchothoracidae (com 10 artículos), com ovígeros quase completos e mantendo a garra terminal (Bamber, 2007), estes são extremamente reduzidos em função do tamanho diminuto de todos os artículos. Este padrão de artículos pequenos também é encontrado em *Austrodecus*, que possui entre zero e seis artículos, e *Pantopipetta*, que inclusive se assemelha muito ao encontrado em Rhynchothoracidae, com os artículos 4 e 6 quase do mesmo tamanho, e os demais reduzidos.

Já a redução que ocorre nos palpos é em relação ao número de artículos. Ausente em Pycnogonidae, os artículos variam entre quatro e cinco nos palpos em

Rhynchothoracidae, de cinco a sete em *Austrodecus*, sendo *Pantopipetta* o que possui mais artículos, com sete a oito. Em todos os casos os palpos são alongados e funcionais, com muitas setas distais, o que pode estar associado à redução da capacidade visual em organismos de águas mais profundas, como *Pantopipetta* e *Rhynchothorax*. Os palpos, estruturas associadas à quimiorrecepção (Arnaud & Bamber, 1987) e percepção tátil (Dietz et al., 2018), têm sido foco de poucos estudos. Child (1995c) propôs que os palpos de Austrodecidae e Rhynchothoracidae possuíam uma projeção lateral (semelhante ao processo lateral das pernas), o que suportaria uma forte relação entre essas duas famílias. A existência desta projeção, não constituindo um artículo verdadeiro, sempre foi muito debatida na literatura (Stock, 1981b; Arnaud & Child, 1988; Turpaeva, 1993). Hosoda & Kakui (2020) demonstraram que a projeção é, de fato, o artículo 1 fundido, externamente, ao céfalon, mas que, ainda assim, demonstra uma grande similaridade entre as duas famílias. O melhor entendimento estrutural dos palpos, associado a uma codificação focada nestes grupos, pode ajudar a entender, entre outras coisas, as relações entre estas famílias.

A relação entre Rhynchothoracidae e Austrodecidae foi sugerida por Stock (1994), com base na estrutura dos ovígeros e perda dos quelíforos. Esta relação é sustentada no presente trabalho, com o artículo 5 do ovígero com metade do comprimento do 4 (caráter 73, estado 1), além do mesmo padrão de inclinação do tubérculo ocular (caráter 33, estado 1), e ausência de glândula argamassadora (caráter 93, estado 1). Podemos citar ainda a ventralização da glândula argamassadora, nas duas famílias.

Análises recentes, principalmente moleculares, tem posicionado Austrodecidae como grupo-irmão dos demais Pantopoda, justificando tal posicionamento morfológicamente na probóscide tubiforme, anelada e bilobada (Arango 2003b; Bamber, 2007; Ballesteros et al., 2020). Estes estados são, de fato, sinapomórficos para Austrodecidae. Contudo, o posicionamento de Austrodecidae como grupo irmão de Rhynchothoracidae é mais lógico do ponto de vista morfológico (baseado nos caracteres discutidos acima). Além disso, é demonstrado que a anelação da probóscide não se trata de uma segmentação verdadeira, e sim de dobramentos do tegumento (Wagner et al., 2016), que, assim como a redução dos lobos da probóscide e da estrutura tubiforme, podem ser modificações relacionadas a uma dieta extremamente especializada, composta de zoóides de briozoários, através dos poros da parede frontal (Fry, 1965; Dietz et al., 2018). Probóscides tubiformes, apesar de serem mais largas do que os

encontrados em Austrodecidae, também estão presentes em *Pycnogonum* (por exemplo *P. littorale* e *P. reticulatum*), e *Pentapycnon* (*P. geayi*).

A probóscide, neste clado, ao contrário do que ocorre em outros grupos, é extremamente variável, tanto em relação ao tamanho, quanto à estrutura, como número de dilatações e posição das dilatações. Esta plasticidade pode estar relacionada à ausência dos quelíforos e à utilização direta da probóscide para obtenção de alimento (Dietz et al., 2018). Esta plasticidade pode ser observada principalmente entre os Pycnogonidae, que, entre as três famílias, é a que possui maior diversidade alimentar. Isto pode, em parte, explicar o parafiletismo do grupo. Além disso, Pycnogonidae é a família com maior variação no número de artículos do ovígero, variando desde nove artículos mais garra terminal até ser completamente ausente. Estas variações, associadas às apomorfias do grupo (perda de quelíforos e palpos em ambos os sexos, e ovígeros nas fêmeas), resulta numa grande divergência de classificação do grupo, sendo posicionado como próximos a Phoxichilidiidae ou Endeidae (Hedgpeth, 1947; Stock, 1994), Callipallenidae (Arango, 2002), Colossendeidae (Arango & Wheeler, 2007; Nakamura et al., 2007), Rhynchothoracidae (Arabi et al., 2010; Ballesteros et al., 2020), e até como grupo-irmão dos demais Pantopoda (Sabroux et al., 2017), sendo, portanto, uma das famílias de posicionamento mais complicado.

Aqui recuperamos o posicionamento de Pycnogonidae próximo a Rhynchothoracidae e Austrodecidae, apoiado na perda dos quelíforos, redução dos palpos e estrutura do ovígero, este último tem se mostrando interessante para o posicionamento dos grandes grupos.

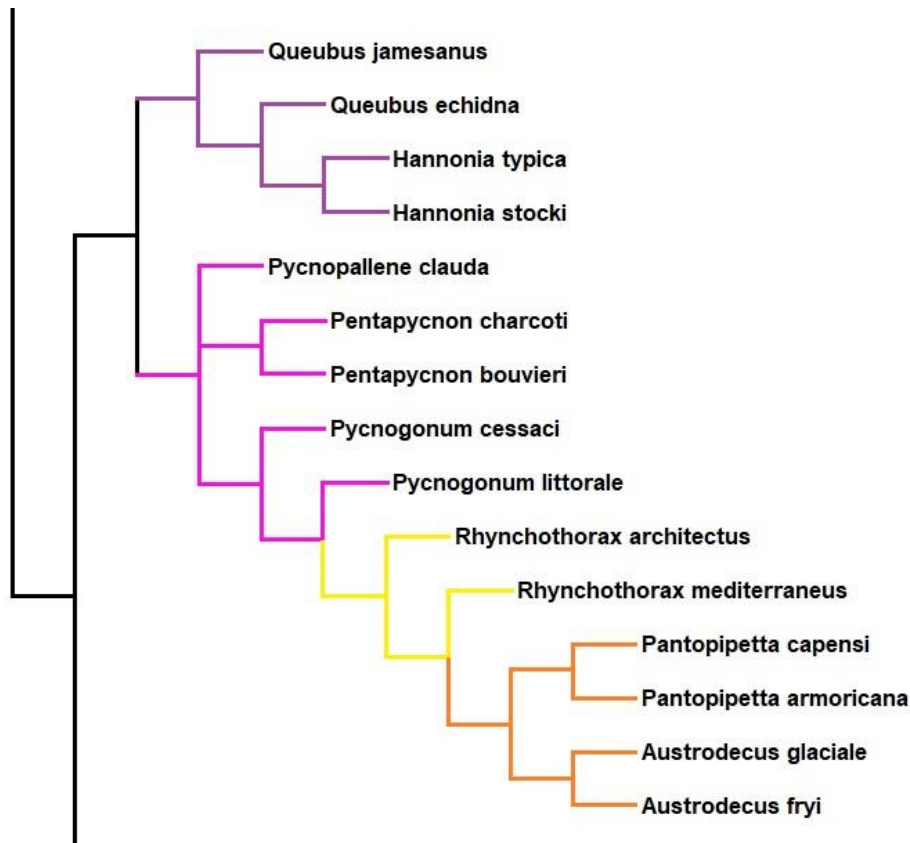


Figura 159: Parte 3 do cladograma apresentado na figura 129, com foco no clado 3. Amarelo: Rhynchothoracidae; Laranja: Austrodecidae; Rosa: Pycnogonidae; Roxo: Ascorhynchoidae *incertae sedis*.

6.2.6 Clado 4: Paranympheon+Hemichela+“Nymphonidae”+“Callipallenidae” (figura 160)

A relação entre estas duas famílias tem sido amplamente proposta na literatura e foi suportada por diferentes conjuntos de dados (Arnaud & Bamber, 1987; Stock, 1994; Arango, 2002; Arango & Wheeler, 2007; Nakamura et al., 2007; Arabi et al., 2010; Sabroux et al., 2017; Ballesteros et al., 2020). Taxonomicamente, esta relação é sustentada pela presença de ovígeros funcionais, com 10 artículos, redução dos palpos, e quelíforos presentes e funcionais (Bamber, 2007). Filogeneticamente, a aproximação das duas famílias é baseada em análises morfológicas, que indicam perda dos palpos nas fêmeas, recuo do tubérculo ocular, apófise no ovígero do macho, e uma larva com corpo “quase quadrado” (Arango & Wheeler, 2007).

A lateralização dos quelíforos, presente nos dois grupos, tem sido apontada como bom indício de relacionamento (Clark, 1963). Esse processo de lateralização possibilita que estes grupos utilizem os quelíforos para macerar as presas, devido à sua

maior mobilidade (Wyer & King, 1974; Dietz et al., 2018). Apesar deste evento ser importante, uma vez que possibilita uma maior gama alimentar (Nymphonidae é um dos poucos grupos observados alimentado-se de crustáceos (ver Dietz et al., 2018)), a reversão do caráter 41 para o estado plesiomórfico (estado 0) influencia diretamente o processo evolutivo do grupo, provavelmente ocorrendo antes da lateralização.

É possível observar eventos de redução (como em “Ammonotheidae”, “Ascorhynchidae”) e perda (em “Colossendeidae”, Pycnogonidae) da quela (e quelíforos) ao longo de todos os ramos do cladograma, sugerindo que o ancestral direto de “Nymphonidae”+Callipallenidae possuía quelas com metade do comprimento do escapo, que foram se tornando aumentadas, e provavelmente os quelíforos reduzidos em tamanho e número de artículos. A reversão para o estado plesiomórfico (caráter 41, estado 0), pode ser tratada como a “inovação chave” (Assis, 2017b) que estimulou a diversificação do grupo.

A partir do aumento de tamanho das quelas, que ocorre na base do clado, é possível observar um aumento de tamanho e complexidade em estruturas associadas, como a palma (caráter 42, estado 0), lateralização da quela (caráter 43, estado 2), e a inclinação do escapo (caráter 40, estado 2), direcionado diagonalmente para fora. Aqui observamos uma das principais diferenças entre os cladogramas ordenados e não ordenados. Enquanto na “new technology” o clado se assemelha muito a busca não ordenada, com *Boreonymphon*, *Hemichela* e *Paranymphon* na base do grupo, seguido de gêneros de Nymphonidae (demonstrando um parafiletismo do grupo), e terminando em uma politomia com Callipallenidae. Na busca tradicional observa-se a presença de *Boehmia* e *Pigrogromitus* na base do clado, este último historicamente incerto, mas frequentemente associado a Callipallenidae, devido, principalmente, ao tamanho da probóscide com menos da metade do comprimento do tronco (caráter 10, estado 0) e quelas com metade do comprimento do escapo (caráter 41, estado 1). Ao final do clado, há a formação de dois grupos, um de corpo alongado, com céfalon mais de 2x mais longo que largo (caráter 24, estado 3), processos laterais separados por até 2x seu próprio diâmetro (caráter 28, estado 1), quelíforos diagonalmente a probóscide (caráter 39, estado 1), e presença de ornamentação na garra terminal dos ovígeros (caráter 67, estado 1), agrupando assim a maior parte dos Nymphonidae e os “Callipallenidae” de habitus alongado. Enquanto no segundo grupo estão os Callipallenidae *stricto sensu*, os Callipallenidae de habitus mais compactos, com os processos laterais separados pelo seu próprio diâmetro (caráter 28, estado 2). Nessa análise, a lateralização dos quelíforos

(caráter 39, estado 2) teria surgido duas vezes independentemente, uma em *Cheilopallene clavigera* Stock, 1955 e na base do ramo terminal, próximo a *Cordylochele* Sars, 1888, mas tendo sido revertido algumas vezes ao longo do processo evolutivo do grupo (como na base dos Nymphonidae e em *Anoropallene palpida* (Hilton, 1939), por exemplo).

Já na busca tradicional não ordenada, a lateralização dos quelíforos (caráter 39, estados 1 e 2), assim como a lateralização das quelas (caráter 43, estado 2), teria ocorrido algumas vezes independentemente (como em *Paranymphon bifilarium*, *Nymphon vulcanellum*, *Propallene*, *Callipallene*+*Austropallene*), enquanto na análise “new technology” tal lateralização teria ocorrido em (*Paranymphon*+*Heteronymphon*)+"Nymphonidae"+*Callipallenidae*, a lateralização completa tendo ocorrido algumas vezes.

Estas diferenças precisam ser melhor investigadas, a partir de uma reinterpretação dos dados. Contudo, baseado nos padrões do grupo, é mais provável que esta tenha surgido uma vez e se modificado (revertido) subsequentemente, principalmente se levarmos em consideração as especializações secundárias presentes em *Callipallenidae* (discutidas mais a baixo).

Assim como em outras análises (Arango, 2002; Arango & Wheeler, 2007), a apófise no artículo 5 do ovígero do macho (caráter 68, estado 1) é um caráter sinapomórfico para Nymphonidae (com excessão de *Boreonymphon*) + *Callipallenidae*, o qual, apesar de ter função ainda não conhecida, pode estar relacionado diretamente ao cuidado parental e fixação dos ovos.

Uma mudança importante ocorre nas relações entre essas duas famílias. Na quase totalidade das análises anteriores (Arango, 2002; Arango & Wheeler, 2007; Arabi et al., 2010; Ballesteros et al., 2020) *Callipallenidae* é apontado como parafilético, enquanto que Nymphonidae é mantido como monofilético. Exceção se faz a Nakamura et al. (2007) e Sabroux et al. (2017), em que as duas famílias são parafiléticas. Aqui obtivemos ambas famílias parafiléticas, mas formando dois agrupamentos com seus gêneros nases inclusos (*Nymphonidae stricto sensu*, e *Callipallenidae stricto sensu*). Destaca-se no parafiletismo de *Callipallenidae* a presença de gêneros de formas alongadas ao longo de toda a linhagem, especialmente na base de Nymphonidae, enquanto o gênero *Nymphon* aparece como parafilético. Essas diferenças entre as análises morfológicas, pode estar associado a erros de polarização, como a inversão da presença da garra terminal nos ovígeros, caracterizado como apomórfico em Arango

(2002), ou à ausência de espinhos no calcanhar em Arango & Wheeler (2007), ambos claramente plesiomórficos.

Dados recentes sobre estrutura larval e desenvolvimento têm apontado para o parafiletismo de Nymphonidae. Em Nymphonidae são encontradas larvas do tipo 1, protonymphon típica com hábito parasitário e desenvolvimento subsequente das pernas locomotoras, tipo 2, larva lecitotrófica com o desenvolvimento subsequente das pernas locomotoras, e tipo 5, larva lecitotrófica que eclode já em um estágio de pós-larva (Brenneis et al., 2017). Callipallenidae se destaca por possuir apenas larvas e padrões de desenvolvimento do tipo 5 (pelo menos as espécies que possuem larvas conhecidas). É possível que a ausência de descrição das larvas e de estruturas básicas de alguns gêneros de Callipallenidae estejam influenciando no resultado da análise.

Enquanto “Nymphonidae” possui hábitos alimentares mais generalistas, Callipallenidae é caracterizado por possuir diversas especializações alimentares (Dietz et al., 2018). Estas especializações podem explicar as reversões que teriam ocorrido quanto à orientação dos quelíforos e da quela, por exemplo, em *Stylopallene* e *Bamberene+Labrumoides*, gêneros que possuem os lábios da probóscide projetados (caráter 3, estado 2), uma especialização para uma alimentação exclusiva de briozoários (Sherwood et al., 1998; Dietz et al., 2018) ou de depósitos (Staples, 2020).

A presença de *Hemichela*, e especialmente de *Paranymphon*, na região terminal do clado é uma novidade em relação as análises anteriores. Sua presença na base já havia sido apontada anteriormente por Hedgpeth (1947, 1954), que aproximou este último a Nymphonidae. Estes gêneros, atualmente classificados em Ammotheidae, possuem, além de quelíforos funcionais, lateralizados, e com dedos alongados e com dentes, um padrão dos artículos do ovígero muito semelhante ao padrão básico de Nymphonidae, com o artículo 5 do mesmo tamanho ou maior que o 4 (caráter 73, estados 2 e 3), além de poros (caráter 94, estado 0) múltiplos da glândula argamassadora (caráter 97, estado 1 e 2), presentes no fêmur de *Paranymphon*, e a palma mediana (caráter 42, estado 1). O real posicionamento desse grupo precisa ser investigado com mais detalhes, mas sua relação com essas duas famílias parece ser clara.

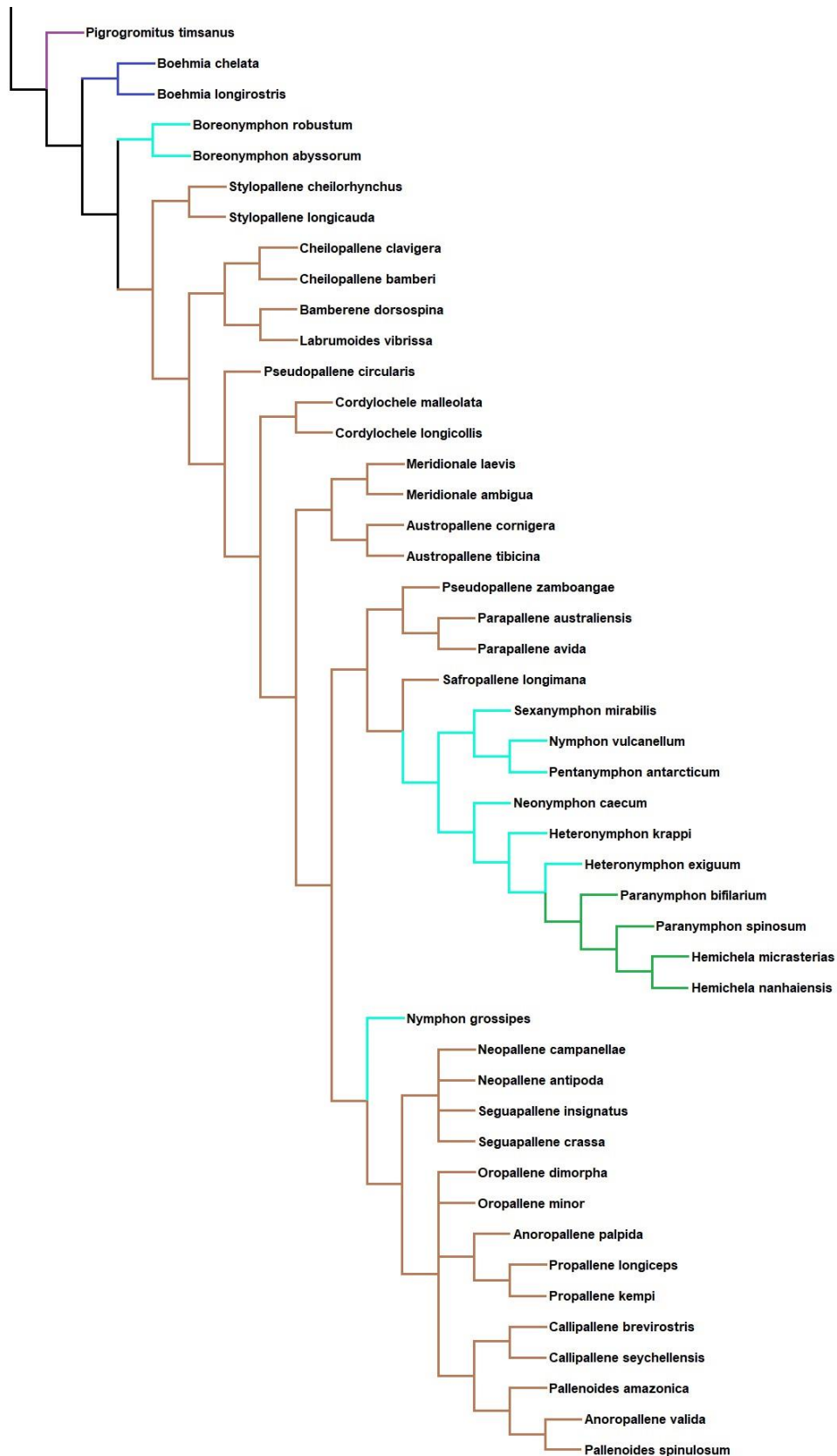


Figura 160: Parte 4 do cladograma apresentado na figura 129, com foco no clado 4. Azul claro: Nymphonidae; Azul escuro: Ascorhynchoidea; Marrom: Callipallenidae; Roxo: Ascorhynchoidea *incertae sedis*; Verde escuro: Ammotheidae.

6.3 ÍNDICES

Como pode ser observado na análise de bootstrap (figuras 142-145), a maior parte dos gêneros se manteve com altos valores de bootstrap (acima de 50), com exceção, principalmente, dos gêneros megadiversos. *Ascorhynchus* (78 espécies), *Colossendeis* (72), *Nymphon* (254), *Pycnogonum* (75), *Anoplodactylus* (142) concentram hoje 46% do número de espécies conhecidas para Pycnogonida, possuindo uma ampla variedade de formas, como forma corporal (*Anoplodactylus*, *Nymphon* e *Colossendeis* possuem espécies com corpo alongado a discoide), forma da probóscide (especialmente em *Pycnogonum*), e composição dos quelíforos (como em *Ascorhynchus*, onde são encontradas espécies com um ou dois artículos no escapo).

Tal variação morfológica tem levado à divisão destes grupos em um ou mais subgrupos, sejam subgêneros, como *Nulloviger* Stock, 1968 e *Retroviger* Stock, 1968 em *Pycnogonum* (Stock, 1968), sejam grupos de espécies, como em *Anoplodactylus* (ver Arango & Maxmaen, 2006; Arango & Krapp, 2007; Krapp et al., 2008) e *Nymphon* (ver Child, 1995c). Estas divisões estão diretamente associadas ao grande número de espécies descritas principalmente na segunda metade do século XX. Quando apenas a presença ou ausência de estruturas são observadas em espécies isoladas, e quando estas são apenas comparadas com algumas poucas espécies mais semelhantes, uma separação dos grupos tem sido o resultado. Como maior exemplo temos *Pallenopsis*, que foi dividido em dois subgêneros, *Pallenopsis* e *Bathypallenopsis* (Stock, 1974), este último, elevado a gênero por Bamber (2007).

Estas variações demonstram não só a necessidade de revisão taxonômica dos grupos, algo há muito apontado na literatura (Gordon, 1932b; Hedgpeth, 1948; Stock, 1974; Child, 1979, 1992, 2004; Arango, 2003a; Arango & Maxmen, 2006; Arango & Wheeler, 2007; Müller & Krapp, 2009; Takahashi et al., 2012), mas também a necessidade de uma abordagem mais qualitativa, com análises globais da maior parte (se não todas) as variações existentes. As abordagens filogenéticas em Pycnogonida são marcadas por serem pouco inclusivas, mesmo quando visam analisar uma única família, como em Sabroux et al. (2017), que analisaram apenas 10 dos 21 gêneros de Ammotheidae na sua análise filogenética da própria família. Ballesteros et al. (2020) constitui a única análise (até hoje) que inclui um representante de cada uma das 11 famílias (mas nenhum representante dos gêneros incertos). A utilização de poucos exemplares/de cada grupo em análises filogenéticas resulta em abordagens superficiais

(Borkent, 2018), gerando assim relacionamentos incongruentes, como encontrado nas diferentes análises feitas com *Pycnogonida*.

Quanto à necessidade de revisão taxonômica, esta por ser evidenciada pela existência de espécies mal descritas e que nunca foram ilustradas corretamente (em alguns casos nunca ilustradas), como *Nymphon polare* (Hodgson, 1915), *Nymphon unguiculatum* Hodgson, 1927, *Pycnogonum orientale* (Dana, 1849), e especialmente as espécies descritas por William Hilton, como *Achelia chelata* (Hilton, 1939), *Callipallene palpida* Hilton, 1939 e *Colossendeis tenera* Hilton, 1943. Hilton não ilustrou nenhuma das espécies nos seus trabalhos de 1939, e algumas descritas em 1942 (Hilton, 1942b). Algumas foram ilustradas por ele em 1942, mas a maior parte só veio a ser ilustrada por Hedgpeth (1948, 1949) e Child (ao longo da década de 1990). Contudo, a maioria das ilustrações feitas por Hedgpeth (1948) das espécies descritas por Hilton são só de uma estrutura. Este mesmo problema é observado para as espécies descritas em outros trabalhos, como Barnard (1946, 1954, 1955) e Hodgson (1910).

Os grandes clados aqui encontrados não foram sustentados pela análise de bootstrap. A análise de bootstrap, assim como os índices de retenção (IR) e consistência (IC), baseiam-se em números de homoplasias. Os índices de consistência e retenção medem a quantidade de homoplasias, através do número de eventos homoplásicos para um determinado cladograma, obtendo, portanto a frequência com que os estados surgem em paralelo (IC) (Farris, 1989a,b; Wiley & Lieberman, 2011), através da quantidade de sinapomorfias aparentes que são sinapomorfias reais (IR) (Farris, 1989a,b; Wiley et al., 1991; Wiley & Lieberman, 2011). Os valores de bootstrap inferem a variabilidade dos dados, através de repetidas amostragens aleatórias dos dados originais e da medição de frequência de cada clado encontrado no conjunto de árvores resultantes (Felsenstein, 1985; Gainett et al., 2017). Valores baixos de bootstrap indicam a presença de muitas homoplasias ou poucas sinapomorfias (Wiesemüller & Rothe, 2006).

Muito se tem discutido sobre a utilização ou não dos índices numéricos como medidas confiáveis para escolha de um determinado cladograma ou não. Isto porque tem sido demonstrado que tanto os índices de consistência quanto os valores de bootstrap podem ser inflados artificialmente, seja pela utilização de caracteres únicos que não contribuem para a estrutura da árvore, no caso dos índices de consistência (Wiley & Lieberman, 2011), seja através da representação repetida de informações similares ou iguais (Wiesemüller & Rothe, 2006), fazendo com que altos índices de bootstrap não necessariamente correspondam a altos níveis de monofilia (Wiesemüller

& Rothe, 2006), podendo não fornecer nenhuma indicação sobre a qualidade das homologias (Wägele et al., 2009; Assis, 2017a). Além disso, mesmo em um contexto de caracteres completamente Hennigianos (isto é, onde não há conflito entre os caracteres, sendo todos perfeitamente compatíveis), para que o bootstrap indique suporte significativo para um grupo monofilético, são necessários três caracteres (Felsenstein, 1985).

Pycnogonida é um grupo com muitas apomorfias (Dunlop & Arango, 2005), mas com poucos caracteres morfológicos externos utilizados taxonomicamente (Hedgpeth, 1954). Por consequência, toda a sua classificação está baseada na combinação dos três pares de apêndices anteriores (quelíforos, palpos e ovígeros), principalmente em níveis supragenéricos. Praticamente todas as formas transicionais dos ovígeros, palpos e quelíforos (Hedgpeth, 1954), entre o estado plesiomórfico e a perda, são encontrados no grupo, o que tem dificultado ainda mais a sua classificação. Como reflexo disso, temos a formação de grupos a partir de conjuntos de plesiomorfias, sejam famílias como Colossendeidae e Ascorhynchidae (ver Child, 1995b, 1998a, b; Bamber, 2007), e até espécies, como *Anoplodactylus californicus* “distinguido não por caracteres únicos, mas sim por um conjunto único de caracteres compartilhados” (Child, 1987).

As sinapomorfias historicamente utilizadas para definir alguns grupos têm sido demonstradas como homoplasias, tanto em análises morfológicas como moleculares (Arango, 2003b; Nakamura et al., 2007; Arabi et al., 2010; Sabroux et al., 2017; Ballesteros et al., 2020), resultado de eventos independentes de redução e perda de estruturas, mesmo quando estas perdas são tratadas linearmente (ver Munilla, 1999), como a redução e perda dos quelíforos e ovígeros (Stock, 1994; Arango, 2002; Arango & Wheeler, 2007), ou a presença de garra terminal nos ovígeros, que surge independentemente três vezes na análise de Arango (2002). Além disso, enquanto alguns caracteres não possuem variação significativa em algumas linhagens, como a forma da probóscide (em *Pallenopsis*, *Endeis*, *Austrodecus*), o tamanho e forma do tubérculo ocular (em *Ammothella*, *Ascorhynchus*, *Achelia*), a estrutura dos quelíforos, (em *Pallenopsis*, *Anoplodactylus*, *Callipallene*) ou a forma do corpo (*Achelia*, *Tanystylum*, *Ascorhynchus*, *Cilunculus*), em outras estas mesmas estruturas são extremamente variáveis, como em *Colossendeis*, *Anoplodactylus* e *Nymphon* que possuem espécies tanto com tronco alongado quanto com tronco compacto e discoide, ou *Ammothea* que possui desde quelíforos com um artículo no escapo, quela e dedos presentes (mas reduzidos) até espécies completamente sem quelíforos.

Estes eventos de redução e perdas, além da ampla variação dos caracteres, faz com que um grande número de homoplasias sejam recuperadas nas análises morfológicas com o grupo. Isto resulta em baixos índices de consistência, que têm variado entre 36 e 44 (ver Arango, 2002; Arango & Wheeler, 2007), e de suporte dos grandes clados (ver Arango & Wheeler, 2007), mesmo nas análises com o número reduzido de grupos. Logo, baseado nas análises morfológicas anteriores (Arango, 2002; Arango & Wheeler, 2007) é de se esperar que, com a inclusão de uma maior variação morfológica, as relações entre os grupos se modificassem com a inclusão de grupos raros (Arango, 2003b), e que os valores dos índices anteriormente obtidos seriam reduzidos, uma vez que parte dos caracteres tratados como sinapomórficos no contexto reduzido, são, na verdade homoplasias no contexto global do grupo, como o caráter 23 (estado 1) da análise de Arango (2002). Tubérculo ocular na região central do céfalon, sinapomórfico para Ascorhynchidae+Colossendeidae, mas presente em *Elassorhis*, *Hannonia* e *Phoxichilidium*, o caráter 76 (estado 1) de Arango & Wheeler (2007. Massas de ovos seguradas pelos 2 ovígeros), sinapomórfico para *Endeis*, mas que também está presente em Ascorhynchidae (Brenneis et al., 2017), ou então os seis artículos no ovígero do macho de *Anoplodactylus* (ver Child, 1998), mesmo número encontrado em espécies de *Austrodecus*.

No geral, as homoplasias podem ter duas explicações viáveis: (1) produto da direcionalidade da seleção natural (homoplasia “verdadeira”), ou (2) similaridade decorrente de uma avaliação de homologia incorreta (Torres-Montúfar et al., 2018). Algumas homoplasias encontradas (neste e em outros trabalhos) são fruto de um “pouco entendimento” da complexidade dos caracteres e/ou resultado da codificação composta adotada na maioria dos trabalhos. A codificação composta não é por si um fato problemático, uma vez que caracteres compostos podem conter informações filogenéticas importantes (Wilkinson, 1995; Torres-Montúfar et al., 2018), contudo, na maior parte dos casos em Pycnogonida, a codificação composta tem simplificado a complexidade do grupo, resultando em homologias não verdadeiras. Já o “pouco entendimento” está diretamente associado à pouca informação sobre caracteres importantes, como a constituição da probóscide. Atualmente, apenas a probóscide de 12 espécies foram dissecadas e analisadas anatomicamente (Wagner et al., 2016). Como consequência, não há um entendimento claro sobre os padrões de dilatação e redução da probóscide ao longo dos grupos, o que é refletido nas análises filogenéticas.

Ao mesmo tempo, muitos dos eventos de reversão e perda dos caracteres provavelmente podem ser tratados como homoplasias verdadeiras, como a perda dos quelíforos e dos palpos. Essas homoplasias, mesmo que homoplasias apomórficas (Assis, 2017b), causam uma redução dos valores de suporte e de sustentação geral dos cladogramas. Contudo, podem ter papel importante tanto no entendimento evolutivo e na definição dos grupos, uma vez que um único estado apomórfico é necessário para diagnosticar um táxon (Wiley & Lieberman, 2011). Os baixos valores estatísticos, como os aqui obtidos, devem servir como indícios para a necessidade de revisão dos caracteres, os quais são, por si, as evidências necessárias para as hipóteses de homologia nas análises cladísticas (Assis, 2017a; Borkent, 2018).

Análises qualitativas possibilitam uma análise mais abrangente dos caracteres e de suas variações ao longo dos grupos, proporcionando um maior entendimento dos padrões e processos evolutivos do grupo em estudo. A análise das pranchas pictóricas é uma boa ferramenta para acessar toda (ou pelo menos boa parte) da informação biológica existente, por ser um método mais rápido e prático do que os demais métodos existentes, além de possibilitar o acesso a informações que não podem ser acessadas atualmente, como a utilização de espécies raras, apontada por Arango (2003b) como um problema para as análises moleculares pela dificuldade de coleta. Apesar da maior possibilidade de acesso e análise das informações, a polarização correta de um caráter pode levar vários dias para que possa resultar em uma homologia confiável (Borkent, 2018), que servirá de evidência empírica e biológica para as análises filogenéticas (Assis, 2017a), mesmo com a utilização de métodos computacionais. Além disso, a iluminação recíproca (Hennig, 1950, 1966) é a única forma de reavaliar, e corrigir a codificação dos caracteres (Torres-Montúfar et al., 2018), correção esta que demanda um estudo comparativo profundo para que possam ser excluídas todas possibilidades de erro.

Vale ressaltar um paradoxo atual das análises cladísticas. Se, por um lado, as análises computacionais aceleram sobremaneira os procedimentos de reconstrução filogenética, a codificação dos caracteres idealmente é um processo lento, sujeito a recodificações frequentes, e continuadas novas observações, pois a descrição e codificação correta dos caracteres depende de hipóteses de como os caracteres se transformam, e não apenas da observação do estado atual de um caráter. Se a etapa da codificação dos caracteres for sacrificada em função dos prazos sempre exíguos e

prementes para resultar em publicações, a qualidade da análise cai e são refletidos nos resultados obtidos.

7. CONCLUSÃO

Conclui-se que:

1. Parte das incongruências encontradas nas diferentes análises estão associadas a baixa representatividade dos grupos analisados, devido a análise de conjuntos distintos de poucas espécies, refletindo hipóteses de relacionamento não sustentados;
2. Outro fator, no que diz respeito às análises morfológicas, é a utilização de caracteres compostos. A utilização de uma codificação mais redutiva ajuda a entender um pouco melhor os padrões evolutivos do grupo. Como exemplo temos a análise independente dos artículos dos quelíforos e ovígeros, que tem servido de base para recuperar relacionamentos importantes. Esta mesma abordagem em outros caracteres, como palpos e probóscide podem resultar em agrupamentos bem suportados, mas que ainda precisam de análises anatômicas para um maior entendimento;
3. A inclusão de dados sobre larvas e desenvolvimento podem ser utilizados, mas ainda são pouco conhecidos para a maioria dos grupos;
4. Eventos independentes de redução e perda de estruturas no grupo têm se mostrado bastante frequente, o que tem gerado uma redução dos índices e valores de suporte;
5. Os grupos incertos (*Ascorhynchoidea incertae sedis*) podem ser considerados grupos chave para o entendimento da evolução de Pycnogonida, uma vez que provavelmente estão na base das principais linhagens.
6. Os fósseis, apesar de serem, em alguns casos, pouco informativos, ainda são a melhor forma de polarização dos caracteres no grupo;
7. As classificações utilizadas atualmente não se sustentam filogeneticamente, já que boa parte das famílias tem se mostrado parafiléticas, como é o caso de Ascorhynchidae, Nymphonidae, e Ammotheidae. A relação entre Nymphonidae e Callipallenidae, e Ammotheidae, Pallenopsidae, Endeidae e Phoxichilidiidae tem sido frequente nas análises filogenéticas, incluindo a aqui apresentada, o que pode refletir um real relacionamento entre essas famílias;
8. O método das pranchas pictóricas é um método viável e interessante a ser aplicado no grupo, uma vez que possibilita a análise de espécies coletadas apenas uma única vez, ao mesmo tempo em que torna possível a análise simultânea de várias espécies/grupos. Isto permite um maior entendimento das

variações dos caracteres no grupo. Contudo, a correta interpretação dos dados é um processo longo e demorado.

REFERÊNCIAS

- ALVAREZ, F. & OJEDA, M. 2018. First record of a sea spider (Pycnogonida) from an anchialine habitat. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 46(1): 219–224.
- AMORIM, D.S. 2002. *Fundamentos de Sistemática Filogenética*. Holos, Ribeirão Preto.
- ARABI, J.; CRUAUD, C.; COULOUX, A. & HASSANIN, A. 2010. Studying sources of incongruence in arthropod molecular phylogenies: Sea spiders (Pycnogonida) as a case study. *Comptes Rendus de Biologie*, 333: 438–453.
- ARANGO, C.P. 2002. Morphological phylogenetics of the sea spiders (Arthropoda: Pycnogonida). *Organisms Diversity & Evolution*, 2: 107–125.
- ARANGO, C.P. 2003a. Sea spiders (Pycnogonida, Arthropoda) from the Great Barrier Reef, Australia: new species, new records and ecological annotations. *Journal of natural History*, 37: 2723–2772.
- ARANGO, C.P. 2003b. Molecular approach to the phylogenetics of sea spiders (Arthropoda: Pycnogonida) using partial sequences of nuclear ribosomal DNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 28: 588–600.
- ARANGO, C.P. & BRODIE, G.D. 2003. Observation of predation on the tropical nudibranch *Okenia* sp. by the sea spider *Anoplodactylus longiceps* Williams (Arthropoda: Pycnogonida). *Veliger*, 46: 99–101.
- ARANGO, C.P. & KRAPP, F. 2007. A new species of *Anoplodactylus* (Arthropoda: Pycnogonida) from the Great Barrier Reef and discussion on the *A. tenuicorpus*-complex. *Zootaxa*, 1435: 19–24.
- ARANGO, C.P. & MAXMEN, A. 2006. Proboscis ornamentation as a diagnostic character for the *Anoplodactylus californicus-digitatus* complex (Arthropoda: Pycnogonida) with an example from the *Anoplodactylus eroticus* female. *Zootaxa*, 1311: 51–64.
- ARANGO, C.P. & WHEELER, W.C. 2007. Phylogeny of the sea spiders (Arthropoda, Pycnogonida) based on direct optimization of six loci and morphology. *Cladistics*, 23: 255–293.
- ARNAUD, F. 1972. Pycnogonides des récifs coralliens de Madagascar 3. Famille des Callipallenidae. *Téthys*, 3: 157–164.
- ARNAUD, F. 1987. Les pycnogonides (Chelicerata) de Méditerranée: distribution écologique, bathymetrique et biogéographie. *Mésogée*, 47: 37–58.

- ARNAUD, F. & BAMBER, R.N. 1987. The biology of Pycnogonida. *Advances in Marine Biology*, 24: 1–96.
- ARNAUD, F. & CHILD, C.A. 1988. The South African museum's Meiring Naude Cruises, Part 17: Pycnogonida. *Annals of the South African Museum*, 98(6): 121–187.
- ASSIS, L.C.S. 2017a. The jazz of cladistics. *Systematics and Biodiversity*, 15(5): 385–390.
- ASSIS, L.C.S. 2017b. Patterns of character evolution in phylogenies. *Journal of Systematics and Evolution*, 55(3): 225–230.
- BACESCU, M. 1959. Pycnogonides nouveaux pour la faune de la mer Noire: *Anoplodactylus petiolatus* (Kr.), *A. stocki* n. sp. et *Callipallene brevirostris* (John.). *Revue de biologie de l'Académie de la republique populaire Roumaine*, 4(1): 117–128.
- BAIN, B. 1988. A preliminary look at the systematics of the Pycnogonida. *American Zoologist*, 28(4): 9A.
- BAIN, B.A. 2003. Larval types and a summary of postembryonic development within the pycnogonids. *Invertebrate Reproduction & Development*, 43(3): 193–222.
- BAIN, B.A. & GOVEDICH, F.R. 2004. Mating behavior, female aggression and infanticide in *Propallene saengeri* (Pycnogonida: Callipallenidae). *The Victorian Naturalist*, 121(4): 168–171.
- BALLESTEROS, J.A. & SHARMA, P.P. 2019. A Critical Appraisal of the Placement of Xiphosura (Chelicerata) with Account of Known Sources of Phylogenetic Error. *Systematic Biology*, 68(6): 896–917.
- BALLESTEROS, J.A.; SETTON, E.V.W.; LÓPEZ, C.E.S.; ARANGO, C.P.; BRENNEIS, G.; BRIX, S.; CANO-SÁNCHEZ, E.; DANDOUCHE, M.; DILLY, G.F.; ELEAUME, M.P.; GAINETT, G.; GALLUT, C.; MCATEE, S.; MCINTYRE, L.; MORAN, A.L.; MORAN, R.; LÓPEZ-GONZÁLEZ, P.J.; SCHOLTZ, G.; WILLIAMSON, C.; WOODS, H.A.; WHEELER, W.C. & SHARMA, P.P. 2020. Phylogenomic resolution of sea spider diversification through integration of multiple data classes. *Molecular Biology and Evolution*: 1–28.
- BAMBER, R.N. 1997. Pycnogonids (Arthropoda: Pycnogonida) from the Cape d'Aguilar Marine Reserve, Hong Kong. In: Morton B (Ed.) *The Marine Flora and Fauna of Hong Kong and southern China IV*, 1997. Hong Kong University Press, Hong Kong, 143–157.

- BAMBER, R.N. 2000. Pycnogonida: Pycnogonids from French cruises to New Caledonia, Fiji, Tahiti and the Marquesas. New records and new species. In: A. Crosnier (ed.). Résultats des campagnes MUSORSTOM, Vol. 21. Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, 184: 611–625.
- BAMBER, R.N. 2004a. Pycnogonids (Arthropoda: Pycnogonida) from Taiwan, with description of three new species. *Zootaxa*, 458: 1–12.
- BAMBER, R.N. 2004b. Two new pycnogonids (Arthropoda: Pycnogonida) from Atlantic Equatorial Africa. *Species Diversity*, 9: 125–133.
- BAMBER, R. N. 2007. A holistic re-interpretation of the phylogeny of the Pycnogonida Latreille, 1810 (Arthropoda). *Zootaxa*, 1668: 295–312.
- BAMBER, R.N. & COSTA, A.C. 2009. The Pycnogonids (Arthropoda: Pycnogonida) of São Miguel, Azores, with description of a new species of *Anoplodactylus* Wilson, 1878 (Phoxichilidiidae). *Açoreana*, 6: 167–182.
- BAMBER, R.N. & DAVIES, M.H. 1982. Feeding of *Achelia echinata* Hodge (Pycnogonida) on marine algae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 60: 181–187.
- BAMBER, R.N. & STEFFANI, N. 2007. A new species of *Queubus* Barnard, 1946 (Arthropoda: Pycnogonida) from Namibia. *Zootaxa*, 1531: 57–61.
- BAMBER, R.N., EL NAGAR, A. & ARANGO, C. (Eds) (2020a). Pycnobase: World Pycnogonida Database. Accessed through: World Register of Marine Species. Disponível em: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=1358>. (Acessado em 7.01.2020).
- BAMBER, R.N., EL NAGAR, A. & ARANGO, C. (Eds) (2020b). Pycnobase: World Pycnogonida Database. Pantopoda. Accessed through: World Register of Marine Species. Disponível em: <http://www.marinespecies.org/pycnobase/aphia.php?p=taxdetails&id=1358>. (Acessado em: 9.01.2020).
- BAMBER, R.N.; EL NAGAR, A. & ARANGO, C.P. (Eds) (2020c). Pycnobase: World Pycnogonida Database. Ascorhynchoidea incertae sedis. Accessed through: World Register of Marine Species. Disponível em: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=379616>. Acessado em: 15.10.2020.
- BAMBER, R.N.; EL NAGAR, A. & ARANGO, C.P. (Eds) (2020d). Pycnobase: World Pycnogonida Database. Ammotheidae Dohrn, 1881. Accessed through: World

- Register of Marine Species. Disponível em: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=1562>. Acessado em: 17.10.2020.
- BARNARD, K.H. 1946. Diagnoses of a new species and a new genus of Pycnogonida in the South African Museum. *Annals and Magazine of Natural History*, (11)13: 60–63.
- BARNARD, K.H. 1954. South African Pycnogonida. *Annals of the South African Museum*, 41(3) 81–158.
- BARNARD, K.H. 1955. Additions to the fauna-list of South African Crustacea and Pycnogonida. *Annals of the South African Museum*, 43(1): 1–107.
- BEHRENS, W. 1984. Larventwicklung und Metamorphose von *Pycnogonum litorale* (Chelicerata, Pantopoda). *Zoomorphology*, 104: 266–279.
- BERGQUIST, D.C.; ECKNER, J.T.; URCUYO, I.A.; CORDES, E.E.; HOURDEZ, S.; MACKO, S.A. & FISHER, C.R. 2007. Using stable isotopes and quantitative community characteristics to determine a local hydrothermal vent food web. *Marine Ecology Progress Series*, 330: 49–65.
- BERGSTRÖM, J.; STÜRMER, W. & WINTER, G. 1980. Palaeoisopus, Palaeopantopus and Palaeothea, pycnogonid arthropods from the Lower Devonian Hunsrück Slate, West Germany. *Paläontologische Zeitschrift*, 54(1–2): 7–54.
- BEZERRA, E.A.S. 2013. Análise filogenética dos Glossoscolecidae (Annelida, Euclitellata). Dissertação mestrado, UFPB, João Pessoa, 70 pp.
- BILINSKI, S.M.; SZYMANSKA, B. & MIYAZAKI, K. 2008. Formation of an egg envelope in the pycnogonid, *Propallene longiceps* (Pycnogonida, Callipallenidae). *Arthropod Structure & Development*, 37: 155–162.
- BOGOMOLOVA, E.V. & MALAKHOV, V.V. 2006. Lecithotrophic protonymphon is a special type of postembryonic development of sea spiders (Arthropoda, Pycnogonida). *Doklady Biological Sciences*, 409: 328–331.
- BÖHM, R. 1879. Ueber die Pycnogoniden des Kgl. Zoolog. Museums zu Berlin, insbesondere über die von S.M.S. Gazelle mitgebrachten Arten. *Monatsberichte der Königlich Preussische Akademie des Wissenschaften zu Berlin*: 170–195.
- BORKENT, A. 2018. The State of Phylogenetic Analysis: Narrow Visions and Simple Answers—Examples from the Diptera (flies). *Zootaxa*, 4374 (1): 107–143
- BOURDILLON, A. 1955. Les pycnogonides de la croisière 1951 du Président Théodore Tissier. *Revue des Travaux de l’Institut des Pêches Maritimes*, 19(4): 581–609.

- BOUVIER, E.L. 1910. Les pycnogonides à cinq paires de pattes recueillis par la mission antarctique Jean Charcot à bord du “Pourquoi Pas?”. Comptes Rendus des Séances Hebdomadaires de l’Académie des Sciences, 151: 26–32.
- BOUVIER, E.L. 1923a. Quelques notes sur les Pycnogonides des côtes de France. Annales des Sciences Naturelles, (10)6(3,4): 117–124.
- BOUVIER, E.L. 1923b. Pycnogonides. Faune de France, 7: 1–69.
- BRENNEIS, G.; BOGOMOLOVA, E.V.; ARANGO, C.P. & KRAPP, F. 2017. From egg to “no-body”: an overview and revision of developmental pathways in the ancient arthropod lineage Pycnogonida. *Frontiers in Zoology*, 14(6): 1–22.
- BRUSCA, R.C. & BRUSCA, G.J. 2003. Invertebrates. Oxford: Sinauer Associates.
- BRYANT, 1991. The polarization of character transformations in phylogenetic systematics: Role of axiomatic and auxiliary assumptions. *Systematic Zoology*, 40(4): 433–445.
- BURRIS, Z.P. 2011a. Costs of exclusive male parental care in the sea spider *Achelia simplissima* (Arthropoda: Pycnogonida). *Marine Biology*, 158: 381–390.
- BURRIS, Z.P. 2011b. Larval morphologies and potential developmental modes of eight sea spider species (Arthropoda: Pycnogonida) from the southern Oregon coast. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 91(4): 845–855.
- CALMAN, W.T. 1923. Pycnogonida of the Indian Museum. *Records of the Indian Museum*, 25(3): 265–299.
- CALMAN, W.T. 1927. 28. Report on the Pycnogonida. Zoological results of the Cambridge Expedition to the Suez Canal, 1924. *Transactions of the Zoological Society of London*, 22(3): 403–410.
- CANHOS, V.P., SOUZA, S. & CANHOS, D.A.L. 2006. Coleções biológicas e sistemas de informação. In: Ministério da Ciência e Tecnologia. Diretrizes e estratégias para a modernização de coleções biológicas brasileiras e a consolidação de sistemas integrados de informação sobre biodiversidade. CGEE/MCT, Brasília, p. 241–314.
- CANO, E. & LÓPEZ-GONZÁLEZ, P.J. 2007. *Colossendeis* species (Pycnogonida: Colossendeidae) collected during the Italica XIX cruise to Victoria Land (Antarctica), with remarks on some taxonomic characters of the ovigers. *Scientia Marina*, 71(4): 661–681.

- CANO, E. & LÓPEZ-GONZÁLEZ, P.J. 2013. Two new species of *Ammothea* (Pycnogonida, Ammotheidae) from Antarctic waters. *Helgoland Marine Research*, 67: 337–347.
- CANO, E. & LÓPEZ-GONZÁLEZ, P.J. 2019. Two new species and new findings in the genus *Pallenopsis* (Pycnogonida: Pallenopsidae) with an updated identification key to Antarctic and Sub-Antarctic species. *Zootaxa*, 4585(3): 517–530.
- CARLTON, J.T. & ELDREDGE, L.G. 2009. Marine Bioinvasions of Hawai'i: The Introduced and Cryptogenic Marine and Estuarine Animals and Plants of the Hawaiian Archipelago. *Bishop Museum Bulletin in Cultural and Environmental Studies Honolulu*, 4: 1–202.
- CARPENTER, G.H. 1904. Report on the Pantopoda collected by Prof. Herdman at Ceylon in 1902. Report to the government of Ceylon on the pearl oyster fisheries of the gulf of Manaar, 2(supl. rep. XIII): 181–184.
- CARPENTER, G.H. 1912. Clare Island survey. Pycnogonida. *Proceedings of the Royal Irish Academy Dublin*, 31(34): 1–4.
- CARRANZA, A.; BORTHAGARAY, A.I. & GENZANO, G.N. 2007. Two new records of Pycnogonids on the Uruguayan coast. *Brazilian Journal of Biology*, 67(2): 373–375.
- CHILD, C.A. 1977. Four new species of *Anoplodactylus* (Pycnogonida) from the Western North Atlantic. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 90(3): 584–596.
- CHILD, C.A. 1979. Shallow-water Pycnogonida of the Isthmus of Panama and the coasts of Middle America. *Smithsonian Contribution to Zoology*, 293: 1–100.
- CHILD, C.A. 1982a. Pycnogonida from Carrie Bow Cay, Belize. *Smithsonian Contributions to the Marine Sciences*, 12: 355–380.
- CHILD, C.A. 1982b. Deep-sea Pycnogonida from the North and South Atlantic Basins. *Smithsonian Contribution to Zoology*, 349: 1–54.
- CHILD, C.A., 1982c. Pycnogonida of the Western Pacific Islands I. The Marshall Islands. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 95(2): 270–281.
- CHILD, C.A. 1987. The Pycnogonida types of H.V.M. HALL. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 100(3): 552–558.
- CHILD, C.A. 1988. Pycnogonida of the Western Pacific Islands, III: recent Smithsonian-Philippine expeditions. *Smithsonian Contribution to Zoology*, 468: 1–32.

- CHILD, C.A. 1990. Pycnogonida of the Western Pacific Islands, VIII. Recent collections from islands of the Great Barrier Reef, Australia. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 103(2): 311–335.
- CHILD, C.A. 1992. Shallow-water Pycnogonida of the Gulf of Mexico. *Memoirs of the Hourglass Cruises*, 9: 1–86.
- CHILD, C.A. 1994. Antarctic and Subantarctic Pycnogonida 2. The family Austrodecidae. *Biology of the Antarctic seas XXIV*, Antarctic Research Series, 63: 49–99
- CHILD, C.A. 1995a. Antarctic and subantarctic Pycnogonida V. The families Pycnogonidae, Phoxichilidiidae, Endeidae, and Callipallenidae, including the genus *Pallenopsis*. *Biology of the Antarctic seas XXIV*, Antarctic Research Series, 69: 113–160.
- CHILD, C.A. 1995b. Antarctic and Subantarctic Pycnogonida IV. The families Colossendeidae and Rhynchothoracidae. *Biology of the Antarctic seas XXIV*, Antarctic Research Series, 69: 69–111.
- CHILD, C.A. 1995c. Antarctic and Subantarctic Pycnogonida III. The family Nymphonidae. *Biology of the Antarctic seas XXIV*, Antarctic Research Series, 69: 1–68.
- CHILD, C.A. 1996a. The Pycnogonida pypes of William A. Hilton .2. The remaining undescribed species. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 109(4): 677–686.
- CHILD, C.A. 1996b. Pycnogonida of the western Pacific islands, XIII. Collections from Indonesia, Melanesia, and Micronesia. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 109(3): 540–559.
- CHILD, C.A. 1998a. *The Marine Fauna of New Zealand: Pycnogonida (Sea Spiders)*. National Institute of Water and Atmospheric Research, Wellington, New Zealand, 109, 71 pp.
- CHILD, C.A. 1998b. Pycnogonida from Prydz Bay, East Antarctica. *Records of the South Australian Museum*, 31(1): 1–19.
- CHILD, C.A. 2000. *Sericosura dissita*, n. sp., a Third Hydrothermal Vent Pycnogonida Described from the Northeast Pacific, and Other Known Vent Species. *Species Diversity*, 5: 1–6.
- CHILD, C.A. 2002. Some Pycnogonida from the Eastern (Hasa) District of Saudi Arabia. *Journal of Natural History*, 36: 1805–1821.

- CHILD, C.A. 2004. Some Pycnogonida from the western Caribbean with descriptions of three new species. *Bulletin of Marine Science*, 74(1): 143–161.
- CHILD, C.A. & HEDGPETH, J.W. 2007. Pycnogonida. In: Carlton J (Ed.) *The Light and Smith Manual: Intertidal Invertebrates from Central California to Oregon* (4th edition). University of California Press, Berkeley, 656–665.
- CHIMENZ GUSSO, C. & GRAVINA, M.F. 2001. Faunistic and biological traits of some Antarctic pycnogonida. *Italian Journal of Zoology*, 68(4) 335–344.
- CHRISTOFFERSEN, M.L. 1995. Cladistic taxonomy, phylogenetic systematics, and evolutionary ranking. *Systematic Biology*, 44(3): 440–454.
- CHRISTOFFERSEN, M.L. & ARAÚJO-DE-ALMEIDA, E. 1994. A phylogenetic framework of the Enterocoela (Metameria: Coelomata). *Revista Nordestina de Zoologia*, 9(2): 173–208.
- CLARK, W.C. 1963. Australian Pycnogonida. *Records of the Australian Museum*, 26(1): 1–81.
- CLARK, W.C. & CARPENTER, A. 1977. Swimming behavior in a pycnogonid. *N.Z. Journal of Marine and Freshwater Research*, 11(3): 613–615
- COBB, M. 2010. Pycnogonids. *Current Biology*, 20(14): 591–593.
- COLE, L.J. 1904. Pycnogonida of the West Coast of North America. *Harriman Alaska Expedition*, 10: 249–330.
- CORRÊA, D.D. 1948. *Callipallene gabriellae*, novo pantópodo de Santos. Papéis avulsos do Departamento de Zoologia, Secretaria da Agricultura (São Paulo), 9(1): 1–12.
- CORRÊA, D.D. 1987. 22. Pantopoda. *Manual de Técnicas para a Preparação de Coleções Zoológicas*. Sociedade Brasileira de Zoologia, Campinas – SP, 5 pp.
- DE ASSIS, J.E. 2013. Análise filogenética dos poliquetas portadores de tori: A linhagem dos Enterocoela. Tese doutorado, UFPB, João Pessoa, 176 pp.
- DIETZ, L., ARANGO, C.P., HALANYCH, K.M., HARDER, A.M., HELD, C., MAHON, A.R., MAYER, C., MELZER, R.R., ROUSE, G., WEIS, A., WILSON, N.G. & LEESE, F. 2015. Regional differentiation and extensive hybridization between mitochondrial clades of the Southern Ocean giant sea spider *Colossendeis megalonyx*. *Royal Society Open Science*, 2:140–424.
- DIETZ, L.; DÖMEL, J.S.; LEESE, F.; LEHMANN, T. & MELZER, R.R. 2018. Feeding ecology in sea spiders (Arthropoda: Pycnogonida): what do we know?. *Frontiers in Zoology*, 15(7):1–16.

- DIETZ, L., DÖMEL, J.S., LEESE, F., MAHON, A.R. & MAYER, C. 2019. Phylogenomics of the longitarsal Colossendeidae: the evolutionary history of an Antarctic sea spider radiation. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 136: 206–214.
- DOHRN, A. 1881. Die Pantopoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. *Monografia Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, 3: 1–252,.
- DÖMEL, J.S., MELZER, R.R., HARDER, A.M., MAHON, A.R. & LEESE, F. 2017. Nuclear and mitochondrial gene data support recent radiation within the sea spider species complex *Pallenopsis patagonica*. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 4(139): 1–19.
- DÖMEL, J.S., MACHER, T.-H., DIETZ, L., DUNCAN, S., MAYER, C., ROZENBERG, A., WOLCOTT, K., LEESE, L. & MELZER, R.R. 2019. Combining morphological and genomic data to resolve species diversity and study speciation processes of the *Pallenopsis patagonica* (Pycnogonida) species complex. *Frontiers in Zoology*, 16(36): 1–29.
- DU BOIS-REYMOND MARCUS, E. 1952. A hermafroditic pantopod. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 24(1): 23–30.
- DU BOIS-REYMOND MARCUS, E. 1959. Ein neuer Pantopode aus Foraminiferensand. *Kieler Meeresforsch*, 15(1): 105–107.
- DU BOIS-REYMOND MARCUS, E. & MARCUS, E. 1962. A new *Pycnogonum* from Brazil. *Boletim do Instituto Oceanográfico, Universidade de São Paulo*, 12(3): 3–9.
- DUNLOP, J.A. & ARANGO, C.P. 2005. Pycnogonid affinities: a review. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 43(1): 8–21.
- DUNLOP, J.A. & LAMSDELL, J.C. 2017. Segmentation and tagmosis in Chelicerata. *Arthropod Structure & Development*, 46(3): 395–418.
- DUNLOP, J.A.; FRIEDERICH, A.; KRAPP, F. & RING, C. 2007. An annotated catalogue of the sea spiders (Pycnogonida, Pantopoda) held in the Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin. *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin. Zoologische Reihe*, 83: 43–74.
- EGLER, I., PEIXOTO, A.L., BARBOSA, M.R.V., MENEZES, M., MAIA, L.C., VAZOLLER, R.F., MARINONI, L., CANHOS, D.A.L. & SANTOS, M.M. (Coord.) .2006. Diretrizes e estratégias para a modernização de coleções biológicas brasileiras e a consolidação de sistemas integrados de informação sobre biodiversidade. Brasília: MCT/CGEE. 34 p. Disponível em:

http://www.dpi.inpe.br/referata/arq/12_candinha/11194.pdf. Acessado em: 31.01.2018.

- FAGE, L. 1942. Pycnogonides de la côte occidentale d'Afrique. Archives de Zoologie Expérimentale et Générale, 82(2): 75–90.
- FARRIS, J.S. 1989a. The Retention Index and the Rescaled Consistency Index. Cladistics, 5: 417–419.
- FARRIS, J.S. 1989a. The Retention Index and Homoplasy Excess. Systematic Zoology, 38(4): 406–407.
- FELSENSTEIN, J. 1965. Confidence Limits on Phylogenies: An Approach Using the Bootstrap. Evolution, 39(4): 783–791.
- FRANÇA, J.S. & CASTILLO, M. 2007. Coleção de macroinvertebrados bentônicos: ferramenta para o conhecimento da biodiversidade em ecossistemas aquáticos continentais. Neotropical Biology and Conservation, 2(1): 3–10.
- FREY, H.; LEUCKART, R. 1847. Pycnogonida. In: FRIEDRICH VIEWEG UND SOHN (Ed.) Verzeichnis der zur Fauna Helgolands gehörenden wirbellosen Seethiere. Beiträge zur Kenntniss wirbelloser Thiere mit besonderer Berücksichtigung der Fauna des norddeutschen Meeres. Brunsvique, p. 164–165.
- FRY, W.G. 1965. The feeding mechanisms and preferred foods of three species of Pycnogonida. Bulletin of the British Museum (Natural History) (Zoology), 12(6): 195–233.
- FRY, W.G. 1978. A classification within the pycnogonids. In: Sea Spiders (Pycnogonida). Zoological Journal of the Linnean Society, 63(1–2): 35–58.
- FRY, W.G. & HEDGPETH, J.W. 1969. Pycnogonida, 1. Colossendeidae, Pycnogonidae, Endeidae, Ammotheidae. Fauna of the Ross Sea, 7. New Zealand Oceanographic Institute Memoir, 49: 1–139.
- GAINETT, G.; DIAS, P.H.S. & MONTESINOS, R. 2017. Metodologia da inferência filogenética. Pp. 67–83 in Beneti J.S., Montesinos R., Giovannetti V. (Eds.) 2017. Tópicos de Pesquisa em Zoologia. Instituto de Biociências, São Paulo, 199 pp.
- GEORGE, Z.; SIDDIQUI, G.; GEORGE, N. & LUCENA, R.A. 2020. A new species of *Achelia* (Pycnogonida: Ammotheidae) and first records of intertidal sea spiders found on *Zoanthus* (Cnidaria: Zoantharia) from Karachi, Pakistan. Zootaxa, 4821(2): 371–393.

- GILTAY, L. 1934. Remarques sur le genre *Ammothea* Leach et description d'une espèce nouvelle, de la mer d'Irlande. *Mémoires du Musée royal d'histoire naturelle de Belgique*, 10(18): 1–6.
- GOLOBOFF, P. & CATALANO, S. 2016. TNT, version 1.5, with a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics*, 32(3): 221–238.
- GOLOBOFF, P.; FARRIS, J. & NIXON, K. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24: 774–786.
- GONZALEZ, M. 2010. Análise das restrições de acesso a dados de espécies ameaçadas, previstas em políticas de coleções biológicas científicas brasileiras, à luz do direito ambiental e da ciência da informação. *Ciência da Informação*, 39(1): 33–50.
- GORDON, I. 1932a. Pycnogonida. *Discovery Report*, 6: 1–138.
- GORDON, I. 1932b. XI.—Re-description of some type-specimens of Pycnogonida of the genus *Nymphon*. *Journal of Natural History Series* 10, 49(9): 97–120.
- GORDON, I. 1944. Pycnogonida. *Rep. Brit., Austral., N.Z. Antarct. Res. Exped.*, (B)5(1): 1–72.
- GOULD, A.A. 1844. Description of a new species of crustacean of the genus *Pasithoe* (Goodsir). *Proceedings of the Boston Society of Natural History*, 1: 92–93.
- GRIFFITHS, H.J.; ARANGO, C.P.; MUNILLA, T. & MCINNIS, S.J. 2011. Biodiversity and biogeography of Southern Ocean pycnogonids. *Ecography*, 34: 616–627.
- GRUBE, E. 1872. Mittheilungen über St. Malo und Roscoff und die dortige Meeres, und besonders Annelidenfauna. *Abhandlungen der Schlesischen Gesellschaft für vaterlandische Cultur*, 1869–1872: 75–176.
- HALL, H.V.M. 1912. Studies on Pycnogonida. 1. *Annual Report of the Laguna Marine Laboratory*, 1: 91–99.
- HARDER, A.M., HALANYCH, K.M. & MAHON, A.R. 2016. Diversity and distribution within the sea spider genus *Pallenopsis* (Chelicerata: Pycnogonida) in the Western Antarctic as revealed by mitochondrial DNA. *Polar Biology*, 39: 677–688.
- HEB, M.; MELZER, R.R. & SMOLA, U. 1996. The eyer of a “nobody”, *Anoplodactylus petiolatus* (Pantopoda; Anoplodactylidae). *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 50: 25–36.
- HEDGPETH, J.W. 1941. A key to the Pycnogonida of the Pacific coast of North America. *Transactions of San Diego Society of Natural History*, 9(26): 253–264.

- HEDGPETH, J.W. 1943. Pycnogonida from the West Indies and South America collected by the Atlantis and earlier expeditions. *Proceedings of the New England Zoölogical Club*, 22: 41–58.
- HEDGPETH, J.W. 1947. On the evolutionary significance of the Pycnogonida. *Smithsonian miscellaneous collections*, 106(18): 1–54.
- HEDGPETH, J.W. 1948. The Pycnogonida of the western North Atlantic and the Caribbean. *Proceedings of the United States National Museum*, 97(3216): 157–342.
- HEDGPETH, J.W. 1949. Report on the Pycnogonida collected by the Albatross in Japanese waters in 1900 and 1906. *Proceedings of the United States National Museum*, 98(3231): 233–321.
- HEDGPETH, J.W. 1954. On the phylogeny of the Pycnogonida. *Acta Zoologica*, 35: 193–213
- HEDGPETH, J.W. 1955. Pycnogonida. pp. 163–170 In: R.C. MOORE (ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part P, Arthropoda, Volume 2*. Geological Society of America, Boulder and University of Kansas Press, Lawrence.
- HEDGPETH, J.W. 1956. On the phylogeny of the Pycnogonida. In: *Proceedings of the XIV International Congress on Zoology, 1956, Copenhagen: International Congress on Zoology*. Copenhagen: Danish Science Press, 506–507.
- HEDGPETH, J.W. 1971. Perspectives of benthic ecology in Antarctica. In: QUAM L.O., editor. *Research in the Antarctic*. Washington D.C.: American association for the Advancement of Science; 93–136.
- HEDGPETH, J.W. 1978. A reappraisal of the Paleopantopoda with description of a species from the Jurassic. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 63: 23–34.
- HEDGPETH, J.W. 1982. Pycnogonida. In: Parker, S.P. (ed). *Synopsis and classification of living organisms*. New York: McGraw-Hill, 169–173 pp.
- HEDGPETH, J.W. & FRY, W.G. 1964. Another dodecopodous pycnogonid. *Annals and Magazine of Natural History*, (13)7: 161–169.
- HELFER, H. 1938. Einige neue Pantopoden aus der Sammlung des Zoologischen Museums in Berlin. *Schriften der Berlinischen Gesellschaft Naturforschender Freunde*, 2: 162–185.
- HENNIG, W. 1950. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Deutscher Zentralverlag, Berlin.
- HENNIG, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. Urbana, University of Illinois Press. 263 pp.

- HENNIG, W. 1968. Elementos de una sistemática filogenética. Editora Universitaria de Buenos Aires, 353 p.
- HESSE, M. 1867. Observations sur des Crustacés rares ou nouveaux des côtes de France. *Annales des Sciences Naturelles*, 7(5): 199–216.
- HILTON, W.A. 1939. A preliminary list of pycnogonids from the shores of California. *Journal of Entomology and Zoology of Pomona College*, 31(2) 27–35.
- HILTON, W.A. 1942a. Pycnogonids from Hawaii. *Occasional papers of Bernice P. Bishop Museum*, 17(3): 43–55.
- HILTON, W.A. 1942b. Pycnogonids from the Pacific. Family Ammotheidae. *Journal of Entomology and Zoology of Pomona College*, 34(4): 93–99.
- HODGE, G. 1863. Descriptions of two new species of Pycnogonidea. *Annals and Magazine of Natural History*, 11(3): 463–464.
- HODGSON, T.V. 1902. Crustacea (Pycnogonida). In: Report on the Collections of Natural History made in the Antarctic Regions during the voyage of the "Southern Cross": 256–258.
- HODGSON, T.V. 1907. Pycnogonida. National Antarctic Expedition 1901–1904. Report of National Antarctic Expedition 1901–1904, *Natural History*, 3: 1–72.
- HODGSON, T.V. 1908. The Pycnogonida of the Scottish National Antarctic Expedition. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 46(1/6): 159–188.
- HODGSON, T.V. 1910. Pantopoda. In: L. Schultze. *Zoologische und anthropologische Ergebnisse einer Forschungsreise im westlichen und zentralen Südafrika ausgeführt in den Jahren 1903-1905 von Dr. Leonhard Schultze*, 4(1): 221–228. *Denkschriften der Medicinisch-Naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena*, 16: 219–228.
- HODGSON, T.V. 1914. Preliminary report on the Pycnogonida of the German Southpolar Expedition, 1901–1903. *Zoologischer Anzeiger*, 45(4): 158–165.
- HODGSON, T.V. (1915): The Pycnogonida collected by the "Gauss" in the Antarctic regions, 1901–3; preliminary report. *The Annals and Magazine of Natural History*, (8)15(85): 141–149.
- HOEK, P.P.C. 1881a. Report on the Pycnogonida dredged by HMS Challenger 1873–76. Reports of the Scientific Results of the Exploring Voyage of HMS Challenger, 3(10): 1–167.
- HOEK, P.P.C. 1881b. Nouvelles études sur les Pycnogonides. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale*, 9: 445–542.

- HOSODA, Y. & KAKUI, K. 2020. A new species of *Pantopipetta* (Pycnogonida: Austrodecidae) from the North Pacific, with a note on the palp articulation. *Marine Biology Research*, 16(5): 390–395.
- ICZN 1999. International Code of Zoological Nomenclature. 4^o edição. Londres. Disponível em: <http://iczn.org/iczn/index.jsp>. Acessado em: 30.03.2020.
- JAGER, M.; MURIENNE, J; CLABAUT, C.; DEUTSCH, J.; LE GUYADER, H. & MANUEL, M. 2006. Homology of arthropod anterior appendages revealed by Hox gene expression in a sea spider. *Nature*, 441: 506–508.
- JARVIS, J.H. & KING, P.E., 1972. Reproduction and development in the pycnogonid *Pycnogonum littorale*. *Marine Biology*, 13: 146–155.
- JOHNSTON, G. 1837. Miscellanea zoológica, I. An attempt to ascertain the British Pycnogonida. *Magazine of Zoology and Botany*, 1: 371–382.
- KAESTNER, A. 1968. Pycnogonida. Sea spiders. In: Kaestner, A. (ed.). *Invertebrate zoology*. New York: John Wiley Interscience, 292–301 pp.
- KIM, I.H. 2013. Sea spiders. *Invertebrate Fauna of Korea*. National Institute of Biological Resources Ministry of Environment, vol. 21, n. 25, 126 pp.
- KING, P.E. 1973. Pycnogonids. St. Martin Press, New York, New York, 144 pp.
- KING, P.E. 1974. British sea spiders. *Synopses of the British Fauna*, n^o 5. The Linnean Society of London, Academic Press London and New York, 67 pp.
- KRABBE, K., LEESE, F., MAYER, C., TOLLRIAN, R. & HELD, C. 2010. Cryptic mitochondrial lineages in the widespread pycnogonid *Colossendeis megalonyx* Hoek, 1881 from Antarctic and Subantarctic waters. *Polar Biology*, 33, 281–292.
- KRAPP, F. 1973. Pycnogonida from Pantelleria and Catania, Sicily. *Beaufortia*, 21(277): 55–74.
- KRAPP, F.; KOCAK, C. & KATAGAN, T. 2008. Pycnogonida (Arthropoda) from the eastern Mediterranean Sea with description of a new species of *Anoplodactylus*. *Zootaxa* 1686: 57–68.
- KRØYER, H. 1844. Bidrag til Kundskab om Pycnogoniderne eller Søspindlerne. *Naturhistorisk Tidsskrift*, Kjøbenhavn, (ser. 2)1: 90–139.
- KRØYER, H. 1849. Zoologie, Crustacea (Atlas). In: GAIMARD, P. (Ed.) *Voyage en Scandinavie, en Laponie, au Spitzberg et aux Feroe pendant les années 1838, 1839 et 1840 sur la Corvette la Recherche*.
- LEBOUR, M.V. 1916. Notes on the life history of *Anaphia petiolata* (Krøyer). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 11(1): 51–56.

- LEBOUR, M.V. 1949. Two new pycnogonids from Bermuda. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 118(4): 929–932.
- LEHMAN, T.; HEß, M.; MELZER, R. B. Common littoral pycnogonids of the Mediterranean Sea. *Zoosystematics and Evolution*, Sofia, v. 90, n. 2, p. 163–224, 2014.
- LEWINSOHN, T.M. & PRADO, P.I. 2006. Síntese do conhecimento atual de biodiversidade brasileira (p. 21–106). In: LEWINSOHN T.M. (Org.). Avaliação do estado do conhecimento da biodiversidade brasileira. Volume 1. Brasília: Ministério do Meio Ambiente. 269 p.
- LIPKIN, Y. & SAFRIEL, U. 1971. Intertidal zonation on rocky shores at Mikhmoret (Mediterranean, Israel). *Journal of Ecology*, 59(1): 1–30.
- LOMAN, J.C.C. 1904. Pycnogoniden aus der Capkolonie und Natal. *Beiträge zur Kenntnis der Fauna von Süd-Afrika*, V. *Zoologische Jahrbücher*, 20 (4): 375–386.
- LOMAN, J.C.C. 1908. Die Pantopoden der Siboga-expedition. *Siboga Expeditie*, 40: 1–88.
- LOMAN, J.C.C. 1920. Pycnogoniden von Juan Fernandez. In: Skottsberg, C. (ed.). *The natural history of Juan Fernandez and Easter Island*, 3: 137–144.
- LOMAN, J.C.C. 1923. The Pycnogonida of the Swedish Antarctic Expedition (1901–1903) (“Antarctic”). *Further Zoological Results of the Swedish Antarctic Expedition 1901–1903 under the direction of Dr. Otto Nordenskjöld*, 1(2): 1–41.
- LOSINA-LOSINSKY, L.K. 1933. Die Pantopoden der östlichen Meere der U.S.S.R. *Issledov. Morei S.S.S.R.*, 17: 43–80.
- LOTZ, G. 1968. Nahrungsaufnahme und Beutefang bei einem Pantopoden, *Anoplodactylus petiolatus* Krøyer. *Oecologia*, 1: 171–5.
- LOU, T.H. 1936. Sur deux nouvelles variétés de Pycnogonides recueillies à Tsing-Tao, dans la baie de Kiao-Chow, Chine. *Contr. Inst. Zool., Natn. Acad. Peiping*, 3(1): 1–34.
- LOZANO-FERNANDEZ, J.; TANNER, A.R.; GIACOMELLI, M.; CARTON, R.; VINTHER, J.; EDGECOMBE, G.D. & PISANI, D. 2019. Increasing species sampling in chelicerate genomic-scale datasets provides support for monophyly of Acari and Arachnida. *Nature Communications*, 10: 2295.
- LUCENA, R.A. 2012. Taxonomia de Pycnogonida do litoral do Estado da Paraíba. Monografia. UFPB, João Pessoa, 100 pp.

- LUCENA, R.A. 2016. Taxonomia de Pycnogonida (Arthropoda: Chelicerata) da região costeira do Nordeste do Brasil. Dissertação mestrado. UFPB, João Pessoa, 211 pp.
- LUCENA, R.A. & CHRISTOFFERSEN, M.L. 2017. Pycnogonida (Arthropoda) from the Abrolhos Archipelago, Brazil, including a new species of *Callipallene* Flynn, 1929. *Marine Biodiversity*, 47: 461–468.
- LUCENA, R.A. & CHRISTOFFERSEN, M.L. 2018a. An annotated checklist of Brazilian sea spiders (Arthropoda: Pycnogonida). *Zootaxa*, 4370(2): 101–122.
- LUCENA, R.A. & CHRISTOFFERSEN, M.L. 2018b. Some Pycnogonida (Arthropoda: Chelicerata) from the “Paulo Young” Invertebrate Collection (CIPY) of the Federal University of Paraíba (UFPB), Brazil. *Pesquisa e Ensino em Ciências Exatas e da Natureza*, 2(2): 105–118.
- LUCENA, R.A. & CHRISTOFFERSEN, M.L. 2018c. Catálogo das espécies de Pycnogonida do Brasil. Editora da UFPB, 214 pp. (2017)
- LUCENA, R.A. & CHRISTOFFERSEN, M.L. 2018d. *Anoplodactylus* (Pycnogonida: Phoxichilidiidae) from Brazil, new records and two new species. *Turkish Journal of Zoology*. 42: 372–388.
- LUCENA, R.A. & CHRISTOFFERSEN, M.L. 2019. New records of *Pigrogromitus timsanus* Calman, 1927 (Callipallenidae, Pycnogonida) for the South Atlantic. *Check List*, 15(1): 135–141.
- LUCENA, R.A.; ARAÚJO, J.P. & CHRISTOFFERSEN, M.L. 2015. A new species of *Anoplodactylus* (Pycnogonida: Phoxichilidiidae) from Brazil, with a case of gynandromorphism in *Anoplodactylus eroticus* Stock, 1968. *Zootaxa*, 4000(4): 428–444.
- LUCENA, R.A., LIMA, S.F.B. & CHRISTOFFERSEN, M.L. 2017. First record of *Pallenopsis fluminensis* (Krøyer, 1844) (Pycnogonida: Pallenopsidae) for the coast of the State of Paraíba (northeastern Brazil). *Pesquisa e Ensino em Ciências Exatas e da Natureza*, 1(1): 19–27.
- LUCENA, R.A.; FATEMI, Y. & CHRISTOFFERSEN, M.L. 2018. Checklist of sea spiders (Arthropoda: Pycnogonida) from the Persian Gulf and the Gulf of Oman with new record of *Endeis biseriata* (Böhm, 1879) for the region. *Turkish Journal of Zoology*, 42: 709–714.
- LUCENA, R.A.; ARAÚJO, J.P. & CHRISTOFFERSEN, M.L. 2019. Pycnogonida (Arthropoda) from coral reef environments along the Southwest Atlantic: new records and new species. *Marine Biology Research*, 15(8-9): 476–499.

- MADISON, W.P. & MADDISON, D.R. 2019. esquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.61. Disponível em: <http://www.mesquiteproject.org>.
- MADISON, W.P.; DONOGHE, M.J. & MADDISON, D.R. 1984. Outgroup analysis and parsimony. *Systematic Zoology*, 33: 83–103.
- MAGALHÃES, C., KURY, A.B., BONALDO, A.B., HAJDU, E. & SIMONE, L.R.L. 2005. Coleções de invertebrados do Brasil. Available at: [http://www.cria.org.br/cgee/documentos/ColecoesdeInvertebradosMagalhaesBonald oKuryHadju.pdf](http://www.cria.org.br/cgee/documentos/ColecoesdeInvertebradosMagalhaesBonald%20KuryHadju.pdf) (Acessado em 01.02.2018).
- MAÑE-GARZON, F. 1944. Notas sobre pantopodas. 1. *Colossendeis geoffroyi*, nov. sp., de la plataforma continental frente al Rio de la Plata. *Comunicaciones Zoologicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*, 1(15):. 1–7.
- MARCUS, E. 1940. Os Pantopoda brasileiros e os demais sul-americanos. *Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo*, 19(4): 3–179.
- MELLO-LEITÃO, A. 1945. Uma espécie nova do gênero *Pycnogonum* Brünnich, 1764 (Pycnogonidae, Pantopoda). *Boletim do Museu Nacional (Nova Série)*, 42: 1–7.
- MELLO-LEITÃO, A. 1946. Novo gênero de Pantópodes da Baía de Guanabara. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 18(4): 291–296.
- MELLO-LEITÃO, A.C.G. 1949a. Uma nova espécie de *Pallenopsis* do Atlântico Sul. *Arquivos do Museu Paranaense*, 7: 299–307.
- MELLO-LEITÃO, A.C.G. 1949b. Nova espécie de Halosoma Cole, 1904 (Pantopoda, Phoxichilidiidae Sars, 1891). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 21(2): 167–173.
- MELLO-LEITÃO, A.C.G. 1955. Novo Pantopoda da Baía da Guanabara (*Melloleitanianus candidoi*, Phoxichilidiidae). *Revista de Biologia Marina*, 5(1,2,3): 119–129.
- MIYAZAKI, K. 1996. Structure of the adult male reproductive system in a pycnogonid, *Cilunculus armatus* (Pycnogonida: Ammotheidae). *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory*, 37(3/6): 329–335.
- MIYAZAKI, K. 2004. On the Position of Genital Pores in a Sea Spider, *Austrodecus tubiferum* (Pycnogonida, Austrodecidae). *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory*, 40(1–2): 107–111.

- MIYAZAKI, K. & MAKIOKA, T. 1992. Preliminary notes on the ultrastructure of the ovary in *Cilunculus armatus* (Pycnogonida, Ammotheidae). Proceedings Arthropodan Embryological Society of Japan, 27: 5–7.
- MIYAZAKI, K. & MAKIOKA, T. 1994. Notes on the female genital pores in extra-legged species of pycnogonids (Arthropoda; Pycnogonida), *Pentacolossendeis reticulata* (Colossendeidae) and *Pentapycnon geayi* (Pycnogonidae). Hiyoshi Review of Natural Science, 16: 21–24.
- MIYAZAKI, K. & PASS, G. 2002. Morphology of the circulatory system in the sea spider, *Ammothella biunguiculata* (Pycnogonida, Ammotheidae), with special reference to the cephalic region. European Arachnology: 89–92.
- MÖBIUS, K. 1902. Die Pantopoden der Deutschen Tiefsee-Expedition, 1898–99. Wiss. Ergebn. dt. Tiefsee-Exped. Dampfer "Valdivia", 1898–1899, 3: 177–196.
- MONTAGU, G. 1808. Description of several marine animals found on the south coast of Devonshire. Transactions of the Linnean Society of London, 9: 81–113.
- MÜLLER, H.G. 1989. Shallow-water Pycnogonida from coral reefs at Moorea, Society Islands, with description of *Rhynchothorax tiaharensis* n. sp.. Bonner zoologische Beiträge, 40(2): 123–139.
- MÜLLER, H.G. 1990a. On some Indo-West-Pacific Pycnogonida from the Zoologisk Museum, Copenhagen. Zoologische Abhandlungen Staatliches Museum für Tierkunde Dresden, 45(10): 103–110.
- MÜLLER, H.G. 1990b. Shallow-water Pycnogonida from Kenya and Sri Lanka, with description of three new species. Bonner Zoologische Beiträge, 41(1): 63–79.
- MÜLLER, H.G. 1990c. Pycnogonida from coral reefs at Réunion Island, southern Indian Ocean. Zoologische Abhandlungen Staatliches Museum für Tierkunde Dresden, 45(9): 97–102.
- MÜLLER, H.G. 1992. Shallow-water Pycnogonida from Barbados, Lesser Antilles with description of *Anoplodactylus justi* n. sp.. Studies on the Natural History of the Caribbean Region, 71: 42–52.
- MÜLLER, H.G. 1993. World catalogue and bibliography of the recent Pycnogonida. Wissenschaftlicher Verlag, Germany. 1–410.
- MÜLLER, H.G. & KRAPP, F. 2009. The pycnogonid fauna (Pycnogonida, Arthropoda) of the Tayrona National Park and adjoining areas on the Caribbean coast of Colombia. Zootaxa, 2319: 1–138.

- MUNILLA, L.T. 1991. Picnogonidos litorales reconocidos sobre el alga *Mesophyllum lichenoides* en Nerja (Málaga, Mar de Alboran). Orsis, 6: 95–99.
- MUNILLA, T. 1999. Evolución y filogenia de los picnogónidos. Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa, 26: 273–279.
- MUNILLA T. & A. DE HARO 1981. An electrophoretical and immunological study of Pycnogonida, with phylogenetic considerations. Bijdragen tot de Dierkunde, 51(2): 191–198.
- MUNILLA, T. & GALPARSORO, C.S.V. 2000. Suprabenthic pycnogonids from Creixell beach (Tarragona, west Mediterranean). Cahiers de Biologie Marine, 41: 321–328.
- MUNILLA, T. & SOLER-MEMBRIVES, A. 2009. Check-list of the pycnogonids from Antarctic and sub-Antarctic waters: zoogeographic implications. Antarctic Science 21(2): 99–111.
- MUNILLA, T. & SOLER-MEMBRIVES, A. 2014. Pycnogonida. En: Fauna Ibérica, vol. 39. R AMOS , M.A. et al . (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid. 296 pp.
- NAKAMURA, K. 1981. Post-embryonic development of a pycnogonid, *Propallene longiceps*. Journal of Natural History, 15: 49–62.
- NAKAMURA, K. & CHILD, C.A. 1983. Shallow-water Pycnogonida from the Izu Peninsula, Japan. Smithsonian Contributions to Zoology, 386: 1–71.
- NAKAMURA, K. & CHILD, C.A. 1988. Pycnogonida of the Western Pacific Islands .4. On some species from the Ryukyu Islands. Proceedings of the Biological Society of Washington, 101: 662–670.
- NAKAMURA, K. & CHILD, C.A. 1990. Pycnogonida of the western Pacific Islands .7. On some rare species from the Flores Sea, Indonesia. Proceedings of the Biological Society of Washington, 103: 304–310.
- NAKAMURA, K.; KANO, Y.; SUZUKI, N.; NAMATAME, T. & KOSAKU, A. 2007. 18S rRNA phylogeny of sea spiders with emphasis on the position of Rhynchothoracidae. Marine Biology, 153: 213–223.
- NELSON, 1973. Negative gains and positive losses: A reply to J.G. Lundberg. Systematic Zoology, 22(3): 330.
- NICOLET, H. 1849. Araneiformes, I. Picnogonidos. In: Gay, C. (Ed.) Atlas de la Historia física y política de Chile, Atlas zoológico, 3: 304–308.

- NIELSEN, C. 2013. The triradiate sucking pharynx in animal phylogeny. *Invertebrate Biology* 132(1): 1–13.
- NIXON, K.C. WinClada (BETA) ver. 1.00.08. Publicado pelos autores. Ithaca, Nova Yorque.
- NIXON, K.C. & Carpenter, J.M. 1996. *Cladistics*, 12: 305–321.
- NORMAN, C.A. 1908. The Podosomata (= Pycnogonida) of the temperate Atlantic and Arctic Ocean. *Journal of the Linnean Society (Zoology)*, 30: 198–238,
- NUNES, R.C. 2012. Posicionamento filogenético de Chaetognatha baseado em dados morfológicos. Dissertação mestrado, UFPB, João Pessoa, 110 pp.
- ORTMANN, A.E. 1890. Bericht über die von Herrn Dr. Döderlein in Japan gesammelten Pycnogoniden. *Zoologische Jahrbücher (Syst.)*, 5(1): 157–168.
- PAPAVERO, N. 1994. Fundamentos práticos de taxonomia zoológica: coleções, bibliografia, nomenclatura. 2ª ed. Editora UNESP, FAPESP, São Paulo, SP, 285 pp.
- PEIXOTO, A.L.; BARBOSA, M.R.V.; MENEZES, M. & MAIA, L.C. 2006. Diretrizes e estratégias para a modernização de coleções biológicas brasileiras e a consolidação de sistemas integrados de informação sobre biodiversidade. Centro de Gestão e Estudos Estratégicos, Ministério da Ciência e Tecnologia, Brasília, 324 pp.
- PHILLIPI, R.A. 1843. Über die neapolitanischen Pycnogoniden. *Archiv für Naturgeschichte*, 9(1): 175–182.
- PIMENTEL, R.A. & RIGGINS, R. 1987. The nature of cladistics data. *Cladistics*, 3: 201–209.
- PIPE, A.R. (1982): Epizoites of marine invertebrates: With particular reference to those associated with the Pycnogonid *Phoxichilidium tubulariae* Lebour, the amphipod *Caprella linearis* (L.) and the Decapod *Corystes cassivelaunus* (Pennant). *Chemistry and Ecology*, 1(1): 61–74.
- POSCHMANN, M. & DUNLOP, J.A. 2006. A new sea spider (Arthropoda: Pycnogonida) with a flagelliform telson from the Lower Devonian Hunsrück Slate, Germany. *Palaeontology*, 49(5): 983–989.
- PRELL, H. 1910. Beiträge zur Kenntnis der Lebensweise einiger Pantopoden. *Bergens Museums Aarbog* 10: 1–30.
- PUSHKIN, A.F. 1975. Revision of the pycnogonids (Pantopoda) of the *Pallenopsis patagonica* group from Antarctica and adjacent waters. *Byull. Sovetsk. Antarkt. Eksped.*, 90: 72–83.

- PUSHKIN, A.F. 1993. The pycnogonids fauna of the South Ocean: biological results of the Soviet Antarctic expeditions. Exploration of the Fauna of the Seas 20. 397 pp.
- PYKE, G.H. & EHRLICH, P.R. 2010. Biological collections and ecological/environmental research: a review, some observations and a look to the future. Biological Reviews, 85: 247–266.
- REIMER, A.A. 1976. Description of a Tetracita stalactifera panamensis community on a rocky intertidal Pacific shore of Panama. Marine Biology, 35: 225–238.
- ROGERS, C.N.; DE NYS, R. & STEINBERG, P.D. 2000. Predation on juvenile Aplysia parvula and other small anaspidean, ascoglossan, and nudibranch gastropods by pycnogonids. Veliger, 43(4): 330–337.
- SABROUX, R.; AUDO, D.; CHARBONNIER, S.; CORBARI, L. & HASSANIN, A. 2019a. 150-million-year-old sea spiders (Pycnogonida: Pantopoda) of Solnhofen. Journal of Systematic Palaeontology: 1–12.
- SABROUX, R.; HASSANIN, A. & CORBARI, L. 2019b. Four times more species of sea spiders (Arthropoda: Pycnogonida) in Martinique Island (Lesser Antilles). Marine Biodiversity, 49: 1519–1535.
- SALAZAR-VALLEJO, S.I. & STOCK, J.H. 1987. Apparent parasitism of Sabella melanostigma (Polychaeta) by Ammothella spinifera (Pycnogonida) from the Gulf of California. Revista de Biología Tropical, 35(2): 269–275.
- SANTOS, R.L. 1996. Análise filogenética de Pycnogonida Latreille, 1810 (Arthropoda, Chelicerata). Dissertação mestrado, UFPB, João Pessoa, 135 pp.
- SANTOS, A.S.R. 2000. Direito à informação na esfera ambiental. Jus Navigandi, 46. Disponível em: <https://jus.com.br/artigos/1687>. Acessado em: 24.04.2020.
- SANTOS, S.B. 2011. Socorro...Não existe tipo ou o tipo sumiu!. In: I Seminário sobre gestão e curadoria de coleções zoológicas da Fiocruz. Corbã, 1ª ed, Rio de Janeiro, 46–48 pp.
- SARS, G.O. 1888. Pycnogonida borealia et arctica enumerat (Prodromus descriptionis). Arch. Math. Naturvidensk., 12: 339–356.
- SARS, G. O. 1891. Pycnogonidea. Norwegian North-Atlantic Expedition, 1876–1878, 6(20): 1–163.
- SAWAYA, M.P. 1949. Anoplodactylus aragãoi, sp. n. e outros Pantópodos da viagem do Navio-Hidrográfico “Rio Branco”. Memórias do Instituto Oswaldo Cruz, 47: 63–86.

- SCARABINO, F., LUCENA, R.A., MUNILLA, T., SOLER-MEMBRIVES, A., ORTEGA, L., SCHWINDT, E., LÓPEZ, G., (LOBO) ORENSANZ, J.M. & CHRISTOFFERSEN, M.L. 2019. Pycnogonida (Arthropoda) from Uruguayan waters (Southwest Atlantic): annotated checklist and biogeographic considerations. *Zootaxa* 4550(2): 185–200.
- SCHIMKEWITSCH, W. 1887. Sur les Pantopodes de l'expédition du Vettor Pisani. (Note préliminaire). *Zoologischer Anzeiger*, 10(251): 271–72.
- SCHIMKEWITSCH, W. 1906. Über die Periodizität in dem System der Pantopoda. *Zoologische Anzeiger*, 30(112): 1–23.
- SCHIMKEWITSCH, W. 1913. Ein Beitrag zur Klassifikation der Pantopoden. *Zoologische Anzeiger*, 41(13): 507–615.
- SCHRAM, F.R. & HEDGPETH, J.W. 1978. Locomotory mechanisms in antarctic pycnogonids. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 63(1–2): 145–169.
- SEMPER, C. 1874. Ueber Pycnogoniden und ihre in Hydroiden schmarotzenden Larvenformen. *Arbeiten aus dem Zoologisch-Zootomischen Institut in Würzburg*, 7: 264–286
- SENNA, A.R., FIGUEIRÓ, R., ANDRADE, L.F., SARDELLA, C.J.R., GUEDES-SILVA, E., SOUZA-FILHO, J.F., MIRANDA, G.S., OLIVEIRA, G.R., FERREIRA, R.L. & DOCILE, T.N. 2013. A importância e os desafios para o conhecimento e a catalogação da biodiversidade no Brasil. *Acta Scientiae & Technicae*, 1(1): 53–86.
- SIMÕES, T.R. 2012. Descrição de novos espécimes e posicionamento filogenético das espécies mais antigas de Squamata da América do Sul - Anexo III. Dissertação de Mestrado. Museu Nacional/UFRJ, Rio de Janeiro, 195pp
- Siveter, D.J.; Sutton, M.D.; Briggs, D.E.G. & Siveter, D.J. 2004. A Silurian sea spider. *Nature*, 431: 978–980.
- SOLER-MEMBRIVES, A. & MUNILLA, T. 2015. PYCNOIB: Biodiversity and Biogeography of Iberian Pycnogonids. *PlosOne*, 10(3): e0120818.
- SOLER-MEMBRIVES, A.; ARANGO, C.P.; CUADRADO, M. & MUNILLA, T. 2013. Feeding biology of carnivore and detritivore Mediterranean pycnogonids. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 93(3) p. 635–643.
- SOUZA, E.P. & TIAGO, C.G. 2011. Pycnogonida. In: Biodiversidade e ecossistemas bentônicos marinhos do litoral norte de São Paulo, sudeste do Brasil. Organizadores: Amaral, A.C.Z. & Nallin, S.A.H.. Campinas, SP: UNICAMP/IB: 220–224.

- STAPLES, D.A. 1982. Pycnogonida of the Calliope River and Auckland Creek, Queensland. *Memoirs of the Queensland Museum*, 20(3): 455–471.
- STAPLES D.A. 2007. A new species of *Colossendeis* (Pycnogonida: Colossendeidae) together with records from Australian and New Zealand Waters. *Memoirs of Museum Victoria*, 64: 79–94.
- STAPLES D.A. & WATSON, J.E. 1987. Associations between pycnogonids and hydroids. In: BOUILLON, J., editor. *Modern trends in the systematics, ecology, and evolution of hydroids and hydromedusae*. Oxford: Clarendon Press; 215–26.
- STOCK, J.H. 1951. 5. Pantopoda. *Résultats Scientifiques des Croisières de la Navire-École Belge Mercator. Mémoires de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, 43(2): 1–2.
- STOCK, J.H. 1953. Re-description of some of Helfer's pycnogonid type-specimens. *Beaufortia*, 35(4): 33–45.
- STOCK, J.H. 1954a. Four new *Tanystylum* species, and other Pycnogonida from the West Indies. *Studies on the Fauna of Curaçao and other Caribbean Islands*, 5(24): 115–129.
- STOCK, J.H. 1954b. Pycnogonida from Indo-West-Pacific, Australian, and New Zealand Waters. *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening*, 116: 1–168.
- STOCK, J.H. 1955. Pycnogonida from the West Indies, Central America and the Pacific Coast of North America. *Papers from Dr. Th. Mortensen's Pacific Expedition 1914–1916. Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening*, 117: 209–266.
- STOCK, J.H. 1957. Pantopoden aus dem Zoologischen Museum Hamburg, 2. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum Hamburg*, 55: 81–106.
- STOCK, J.H. 1963. South African deep-sea Pycnogonida, with descriptions of five new species. *Annals of the South African Museum*, 46(12): 321–340.
- STOCK, J.H. 1966. 4. Pycnogonida. *Campagne de la Calypso au large des côtes atlantiques de l'Amérique du sud (196162). Résultats Scientifiques de la Campagne de la Calypso*, 7. *Annales de l'Institut Océanographique*, 44: 385–406.
- STOCK, J.H. 1968. Pycnogonida collected by the Galathea and Anton Bruun in the Indian and Pacific Oceans. *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening*, 137(1): 7–65.

- STOCK, J.H. 1974. Pycnogonida from the continental shelf, slope, and deep sea of the tropical Atlantic and East Pacific. Biological results of the University of Miami deep-sea expedition, 108. Bulletin of Marine Science, 24(4): 957–1092.
- STOCK, J. H. 1979. Pycnogonida from the mediolittoral and infralittoral zones in the tropical Western Atlantic. Studies in the Fauna of Curaçao and other Caribbean Islands, 59(184), 1–32.
- STOCK, J.H. 1981a. Pycnogonides: I. *Pycnosomia asterophila*, a sea spider associated with the starfish *Calliaster* from the Philippines. In: FOREST, J., editor. Résultats des campagnes MUSORSTOM: 1. Philippines (18–28 Mars 1976). Paris: ORSTOM; 309–13.
- STOCK, J.H. 1981b. Abyssal Pycnogonida from the Walvis Basin, southern Atlantic. Cahiers de Biologie Marine. 22: 453–471.
- STOCK, J.H. 1986. Pycnogonida from the Caribbean and the Straits of Florida. Bulletin of Marine Science, 38(3): 399–441.
- STOCK, J.H. 1991. Deep-water Pycnogonida from the surroundings of New Caledonia. Résultats des Campagnes MUSORSTOM, Volume 8 Mémoires du Muséum d'Histoire naturelle (A), 151: 125–212.
- STOCK, J.H. 1992a. Pycnogonida from southern Brazil. Tijdschrift voor Entomologie, 135: 113–140.
- STOCK, J.H. 1992b. Littoral Pycnogonida from Oman. Bijdragen tot de Dierkunde, 62(2): 81–98.
- STOCK, J.H. 1994. Indo-west Pacific Pycnogonida collected by some major oceanographic expeditions. Beaufortia, 44(3): 17–77.
- TAKAHASHI, Y.; KAJIHARA, H. & MAWATARI, S.F. 2012. Sea spiders of the genus *Nymphon* (Arthropoda: Pycnogonida) from waters around the Nansei Islands, Japan. Journal of Natural History, 46(21–22): 1337–1358.
- TORRES-MONTÚFAR, A.; BORSCH, T. & OCHOTERENA, H. 2018. When Homoplasy Is Not Homoplasy: Dissecting Trait Evolution by Contrasting Composite and Reductive Coding. Systematic Biology, 67(3): 543–551.
- TURPAEVA, E.P. 1993. Pycnogonida collected during “Dmitry Mendeleev” 43 cruise to the South Atlantic Basins. Trudy Instituta Okeanologii im. P.P. Shirshova, 127: 159–175.
- TURPAEVA, E.P. 2009. Class Pycnogonida (Order Pantopoda). In: Vassilenko, S.V., & V.V. Petryashov (eds.). Illustrated Keys to Free-Living Invertebrates of Eurasian

- Arctic Seas and Adjacent Deep Waters, Vol. 1. Rotifera, Pycnogonida, Cirripedia, Leptostraca, Mysidacea, Hyperiidea, Caprellidea, Euphausiacea, Natantia, Anomura, and Brachyura. Alaska Sea Grant, University of Alaska Fairbanks, p. 17–48.
- UTINOMI, H. 1955. Report on the Pycnogonida collected by the Soyo-Maru Expedition made on the continental shelf bordering Japan during the years 1926–1930. Publications of the Seto Marine Biological Laboratory, 5(1): 1–42.
- UTINOMI, H. 1959. Pycnogonida of Sagami Bay. Publications of the Seto Marine Biological Laboratory, 7(2): 197–222.
- VERRILL, A.E. 1900. Additions to the Crustacea and Pycnogonida of the Bermudas. Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences, 10(2)(15): 580–582.
- VOGT, L. 2018. The logical basis for coding ontologically dependent characters. Cladistics, 34: 438–458.
- VINU, J.; KUMAR, M.P.R.; SUMOD, K.S.; DEEPA, K.P.; HASHIM, M.; SANJEEVAN, V.N. & SUDHAKAR, M. 2016. First record of deep-sea gigantic pycnogonid *Colossendeis colossea* Wilson, 1881 from the Western Indian Ocean. Marine Biodiversity, 46: 495–498.
- WÄGELE, J.W.; LETSCH, H. KLUSSMANN-KOLB, A.; MAYER, C.; MISOF, B. & WÄGELE, H. 2009. pHylogenetic support values are not necessarily informative: The case of the Serialia hypothesis (a mollusk phylogeny). Frontiers in Zoology, 6: 1–15.
- WAGNER, P.; DÖMEL, J.S; HOFMANN, M.; HÜBNER, J.; LEESE, F. & MELZER, R.R. 2016. Comparative study of bisected proboscides of Pycnogonida. Organisms Diversity & Evolution, 17: 121–135.
- WALOZEK, D & DUNLOP, J.A. 2002. A larval sea spider (Arthropoda: Pycnogonida) from the Upper Cambrian ‘Orstern’ of Sweden, and the phylogenetic position of pycnogonids. Paleontology, 45: 421–446.
- WANG, J.; LIN, H.; HUANG, D.; ZHENG, X.; LIU, Q.; WANG, J.; NIU, W. & ZHANG, F. 2020. Recent collections of sea spiders (Arthropoda: Pycnogonida) from China seas, with some new records and a checklist of the área. Zootaxa, 4802(2): 361–373.
- WEIS, A., MEYER, R., DIETZ, L., DÖMEL, J., LEESE, F. & MELZER, R.R. 2014. *Pallenopsis patagonica* (Hoek, 1881)—a species complex revealed by morphology and DNA barcoding with description of a new species of *Pallenopsis* Wilson, 1881. Zoological Journal of the Linnean Society, 170(1): 110–131.

- WIESEMÜLLER, B. & ROTHE, H. 2006. Interpretation of bootstrap values in phylogenetic analysis. *Anthropologischer Anzeiger*, 64(2): 161–165.
- WEN, J.; ICKERT-BOND, S.M.; APPELHANS, M.S.; DORR, L.J. & FUNK, V.A. 2015. Collections-based systematics: Opportunities and outlook for 2050. *Journal of Systematics and Evolution*, 53(6): 477–488.
- WILEY, E.O. 1981. *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley & Sons, Nova York, 430 pp.
- WILEY, E.O. & LIEBERMAN, B.S. 2011. *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics*. Hoboken, Wiley, 406 pp.
- WILEY, E.O.; SIEGEL-CAUSEY, D.; BROOKS, D.R. & FUNK, V.A. 1991. *The Compleat Cladist, A Primer of Phylogenetic Systematics*. The University of Kansas Museum of Natural History Special Publication, 19: 1–12.
- WILHELM, E.; BÜCKMANN, D. & TOMASCHKO, K.H. 1997. Life cycle and population dynamics of *Pycnogonum litorale* (Pycnogonida) in a natural habitat, *Marine Biology*, 129: 601–606.
- WILKINSON, M. 1995. A comparison of two methods of character construction. *Cladistics*, 11: 297–308.
- WILSON, E.B. 1878. Synopsis of the Pycnogonida of New England. *Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences*, 5: 1–26.
- WILSON, E.B. 1880. XY. Report on the Pycnogonida of New England and adjacent waters. 463–506.
- WINSTON J.E. 2007. Archives of a small planet: The significance of museum collections and museum-based research in invertebrate taxonomy. *Zootaxa*, 1688: 47–54.
- WYER, D. & KING, P.E. 1974. Feeding in British littoral Pycnogonids. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 2(2): 177–184.
- ZAHER, H. & YOUNG, P.S. 2003. As coleções zoológicas brasileiras: panorama e diagnóstico atual e perspectivas para o futuro. *Ciência e Cultura*, 55(3): 24–26.
- ZEPPELINI, D.Z. 2001. *Relações filogenéticas do gênero Arrhopalites (Collembola: Symphypleona: Arrhopalitidae)*. Tese doutorado, USP, São Paulo, 188 pp.
- ZENETOS, A., GOFAS, S., VERLAQUE, M., ÇINAR, M.E., GARCÍA RASO, J.E., BIANCHI, C.N., MORRI, C., AZZURRO, E. et al. 2010. Alien species in the Mediterranean Sea by 2010. A contribution to the application of European Union's

- Marine Strategy Framework Directive (MSFD). Part I. Spatial distribution. *Mediterranean Marine Science*, 11(2): 381–493.
- ZILBERBERG, F. 1963. Notes on Pantopoda. *Boletim do Instituto Oceanográfico*, Universidade de Sao Paulo, 13(2): 21–32.

APÊNDICES

APÊNCIDE 1 – Tabelas

Tabela 1: Espécies descritas por pesquisadores brasileiros e os seus respectivos tipos. DZAS-SP – Departamento de Zoologia da Secretaria de Cultura do Estado de São Paulo; Nd – Não designado; IO-USP – Instituto de Oceanografia da Universidade de São Paulo; MP – Museu Paranaense; EBM-IOC – Estação de Biologia Marinha do Instituto Oswaldo Cruz; MNRJ – Museu Nacional do Rio de Janeiro; DZFF-USP – Departamento de Zoologia da Faculdade de Filosofia da Universidade de São Paulo; SH-IOC – Seção de Hidrobiologia do Instituto Oswaldo Cruz; UFPB.PYC – Seção de Pycnogonida da Coleção de Invertebrados Paulo Young da Universidade Federal da Paraíba.

Espécie	Autor	Espécie válida	Indivíduos analisados pelo autor da espécie	Coleção	Situação atual do tipo
<i>Acanthammothella pennai</i>	Mello-Leitão, 1946	<i>Ascorhynchus pennai</i> (Mello-Leitão, 1946)	5 indivíduos	Nd	Desconhecido
<i>Achelia besnardi</i>	Sawaya, 1951	Válida	1♂	Nd	Desconhecido
<i>Achelia sawayai</i>	Marcus, 1940	Válida	70 indivíduos	Nd	Desconhecido
<i>Ammothella calva</i>	Lucena et al., 2019	Válida	2♂ e 1♀	UFPB.PYC-012, 056, 057	Depositado a coleção referida
<i>Anoplodactylus aragaoi</i>	Sawaya, 1949	Válida	1♂ e 1♀	Nd	Desconhecido
<i>Anoplodactylus arescus</i>	du Bois-Reymond Marcus, 1959	Válida	15♂, 8♀ e 1 jovem	Nd	Lectótipo (MZUSP 181) Paralectótipo (MZUSP 131)

<i>Anoplodactylus carvalhoi</i>	Marcus, 1940	<i>Anoplodactylus californicus</i> Hall, 1912	22♂, 19♀ e 9 jovens	Nd	Desconhecido
<i>Anoplodactylus evelinae</i>	Marcus, 1940	Válida	21 indivíduos	Nd	Desconhecido
<i>Anoplodactylus ganchiformis</i>	Lucena & Christoffersen, 2018	Válida	1♂ (Holótipo); 11♂, 6♀ (Parátipos)	UFPB.PYC-242, 217	Depositado a coleção referida
<i>Anoplodactylus mirim</i>	Lucena, de Araújo & Christoffersen, 2015	Válida	1♂ (Holótipo); 1♂, 1♀ (Parátipos)	UFPB.PYC-085, 165	Depositado a coleção referida
<i>Anoplodactylus ricardoi</i>	Lucena & Christoffersen, 2018	Válida	1♂ (Holótipo); 2♂, 1♀ (Parátipos)	UFPB.PYC-245, 134	Depositado a coleção referida
<i>Anoplodactylus stictus</i>	Marcus, 1940	Válida	60 indivíduos	Nd	Desconhecido
<i>Ascorhynchus corderoi</i>	du Bois-Reymond Marcus, 1952	Válida	1 indivíduo (Holótipo); 18 indivíduos	Coleção particular 208	Neótipo (MZUSP 274)
<i>Callipallene abrolhiensis</i>	Lucena & Christoffersen, 2017	Válida	1♂ (Holótipo); 1♂ (Parátipo)	UFPB.PYC-137, 138	Depositado a coleção referida

<i>Callipallene evelinae</i>	Marcus, 1940	Válida	1♂ e 1♀	Nd	Desconhecido
<i>Callipallene gabriellae</i>	Corrêa, 1948	Válida	1♂ (Holótipo); 1♂ e 1♀ (Parátipo)	DZFF-USP, Caixa Postal 105-B	Desconhecido
<i>Halosoma marculsi</i>	Mello-Leitão, 1949	<i>Anoplodactylus marculsi</i> (Mello-Leitão, 1949)	5 indivíduos	SH-IOC	Desconhecido
<i>Melloleitanius candidoi</i>	Mello-Leitão, 1955	<i>Pallenopsis candidoi</i> (Mello-Leitão, 1949)	1♂	EBM-IOC	Desconhecido
<i>Nymphopsis melidae</i>	Sawaya, 1947	Válida	1♂	Nd	Desconhecido
<i>Pallenopsis candidoi</i>	Mello-Leitão, 1949	Válida	22♂, 2♂ jovens e 32♀	MP e EBM-IOC	Desconhecido
<i>Pycnogonum gibberum</i>	du Bois-Reymond Marcus & Marcus, 1962	Válida	1♂ (Holótipo); 1♀ (Parátipo 1); 2♀ (Parátipo 2)	Arachnoidea 1089 (Holótipo); DZ SASP; IO-USP	Holótipo (MZUSP 016)
<i>Pycnogonum leticiae</i>	Mello-Leitão, 1945	<i>Pycnogonum cessaci</i> Bouvier, 1911	1♀	MNRJ	Desconhecido
<i>Pycnogonum pamphorum</i>	Marcus, 1940	<i>Pycnogonum cessaci</i> Bouvier, 1911	3♂ e 1♀	Nd	Desconhecido
<i>Tanystylum evelinae</i>	Marcus, 1940	Válida	3♂ e 1 jovem	Nd	Desconhecido

<i>Tanystylum isabellae</i>	Marcus, 1940	Válida	17♂, 14♀ e 1 jovem	Nd	Desconhecido
<i>Tanystylum parahybanum</i>	Lucena et al., 2019	Válida	7♂ e 3 ♀	UFPB.PYC-031, 014, 051	Depositado a coleção referida

Tabela 2: Coleções brasileiras contatadas. * Lotes analisados no mestrado.

Instituição	Museu/Laboratório	Professor/Pesquisador	Respondido?	Há material ?	Material disponibilizado?	Nº lotes disponibilizados	Há tipos ?
Museu de Ciências Naturais - RS	Curador Arachnida, Myriapoda, Annelida, Echinodermata	Ricardo Ott	Sim	Sim	Sim	Toda coleção. 8 lotes	Não
UFPR	Laboratório de Estudos de Cnidaria	Ariane Lima Bettim	Sim	Não			

		Maria Angélica Haddad	Sim	Não			
	Laboratório de Sistemática e Ecologia de Invertebrados Marinhos	Rosana Moreira da Rocha	Sim	Não			
USP	Museu de Zoologia/Aracnologia	Ricardo Pinto da Rocha	Sim	Sim	Sim	Toda coleção. 177 lotes	Sim
	Centro de Biologia Marinha	Cláudio Gonçalves Tiago	Sim	Sim	Não		
	Instituto Oceanográfico	Paulo Sumida	Sim	Sim	Não, material sendo organizado		Não
		Monica Petti	Sim	Sim	Não, material sendo organizado		Não
	Departamento de Fisiologia Geral	Vinícius Queiroz Araújo	Sim	Sim	Sim	1	Não
Secretaria de Agricultura		Thaís Moron Machado	Sim	Não. Todo material			

e Abastecim ento - SP				transferid o para o MZUSP			
UNICAMP	Museu de Zoologia	Michela Borges	Sim	Sim	Sim	16, até o momento	Não
UFRJ	Museu Nacional/Aracnologia	Adriano Brilhante Kury	Não				
		Carla Martinho de Lima Barros	Sim	Sim	Não. Ficou de entrar em contato com o curador		Não
	Museu Nacional/Crustaceos	Irene Azevedo Cardoso	Sim	Não			
FIOCRUZ	Coleção Entomológica	Jane Costa	Não				
UESC	Laboratório de Ecologia Bêntica	Erminda da Conceição Guerreiro Couto	Sim	Sim	Sim	125 lotes	Não
UFBA	Laboratório de Biologia de Porífera	Carla Maria Menegola da Silva	Não				
UFS	Laboratório de Bentos Costeiro	Carmen Regina Parisotto Guimarães	Sim	Sim	Não		Não

		Luana M.C. Mendonça	Sim	Sim	Sim	39 lotes	Não
	Departamento de Biociências	Cynthia Lara de Castro Manso	Sim	Sim	Sim	Toda o material. 5 lotes (doados)	Não
UFAL	Laboratórios Integrados de Ciências do Mar e Naturais	Tereza Cristina dos Santos Calado	Não				
UFPE	Museu de Oceanografia	Jesser Fidellis	Sim	Sim	Sim	Toda a coleção. 40 lotes (entre doados e emprestados)*	Não
UFRPE	Departamento de Biologia	Cristiane Maria Rocha Farrapeira	Não				
		Stefane de Lyra Pinto	Sim	Sim	Não. Estavam trabalhando		Não
UEPB	Laboratório de Biologia Marinha	Thelma Lúcia Pereira Dias	Sim	Sim	Não		Não
UFRN	Coleção do Departamento de Botânica e Zoologia	Roberto Lima Santos	Sim	Sim	Não		Não

UFC	Coleção Malacológica	Cristina de Almeida Rocha-Barreira	Sim	Não		Não
	Laboratório de Invertebrados Marinhos	Helena Matthews- Cascon/Soraya Rabay	Sim	Sim	Não. Estavam trabalhando	Não
UFMA	Laboratório de Manguezais	Flávia Rebelo Mochel	Não			
UFPA	Instituto de Estudos Costeiros	Luci Cajueiro Carneiro Pereira	Não			
		Colin Robert Beasley	Sim	Não		
		Cristiana Ramalho Maciel	Sim	Não		
		Rita de Cássia	Sim	Não		
	Faculdade de Oceanografia	José Eduardo Martinelli	Sim	Não		
MPEG	Carcinologia e demais invertebrados aquáticos	Cléverson Ranniéri Meira dos Santos	Sim	Não		
UNIFAP	Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade	Eliane Tie Oba Yoshioka	Não			

Tropical

Tabela 3: Quantidade de espécies, por gênero, que foram obtidos trabalhos de descrição.

Família	Gêneros	Nº espécies com trabalhos a conseguir	Nº espécies com trabalhos obtidos
Ammonotheidae	<i>Achelia</i>	3	63
	<i>Acheliana</i>	0	1
	<i>Ammonothea</i>	0	39
	<i>Ammonothella</i>	5	37
	<i>Austroraptus</i>	1	4
	<i>Cilunculus</i>	2	30
	<i>Dromedopycnon</i>	0	2
	<i>Elassorhis</i>	0	1
	<i>Hedgpethius</i>	0	3
	<i>Hemichela</i>	0	3
	<i>Megarhethus</i>	0	1
	<i>Neotrygaeus</i>	0	1
	<i>Nymphopsis</i>	1	13
	<i>Oorhynchus</i>	0	1
	<i>Paranymphon</i>	0	4
	<i>Proboehmia</i>	0	1
	<i>Prototrygaeus</i>	0	3
	<i>Scipiolus</i>	0	3
	<i>Sericosura</i>	1	13
	<i>Tanystylum</i>	6	44
	<i>Trygaeus</i>	0	1
Ascothynchidae	<i>Ascorhynchus</i>	14	64

	<i>Bathyzetes</i>	0	3
	<i>Boehmia</i>	0	3
	<i>Calypsopycnon</i>	0	1
	<i>Eurycyde</i>	2	18
	<i>Heterofraglia</i>	0	5
	<i>Nymphonella</i>	0	2
	<i>Pycnofragilia</i>	0	1
Incertae sedis	<i>Bango</i>	0	1
	<i>Chonothoa</i>	0	2
	<i>Decachela</i>	0	2
	<i>Ephyrogymna</i>	0	1
	<i>Hannonia</i>	1	3
	<i>Mimipallene</i>	0	1
	<i>Pigrogromitus</i>	0	1
	<i>Pycnothoa</i>	1	1
	<i>Quebus</i>	0	2
Austrodecidae	<i>Austrodecus</i>	1	41
	<i>Pantopipetta</i>	3	12
Callipallenidae	<i>Anoropallene</i>	1	2
	<i>Austropallene</i>	1	10
	<i>Bamberene</i>	0	1
	<i>Bradypallene</i>	0	1
	<i>Callipallene</i>	3	34
	<i>Cheilopallene</i>	1	8
	<i>Cordylochele</i>	0	2

	<i>Labrumoides</i>	0	1
	<i>Meridionale</i>	0	14
	<i>Neopallene</i>	0	3
	<i>Oropallene</i>	0	6
	<i>Pallenoides</i>	0	5
	<i>Parapallene</i>	0	22
	<i>Propallene</i>	1	13
	<i>Pseudopallene</i>	2	4
	<i>Safropallene</i>	0	1
	<i>Seguapallene</i>	0	6
	<i>Stylopallene</i>	0	3
Colossendeidae	<i>Colossendeis</i>	12	60
	<i>Decolopoda</i>	0	2
	<i>Dodecolopoda</i>	0	1
	<i>Hedgpethia</i>	2	14
	<i>Pentacolossendeis</i>	0	1
	<i>Rhopalorhynchus</i>	0	12
Endeidae	<i>Endeis</i>	2	16
Nymphonidae	<i>Boreonymphon</i>	0	4
	<i>Heteronymphon</i>	4	5
	<i>Neonymphon</i>	0	1
	<i>Nymphon</i>	50	204
	<i>Pentanympyon</i>	0	1
	<i>Sexanympyon</i>	0	1
Pallenopsidae	<i>Bathypallenopsis</i>	2	19

	<i>Pallenopsis</i>	8	56
Phoxichilidiidae	<i>Anoplodactylus</i>	20	121
	<i>Phoxichilidium</i>	1	10
	<i>Phoxiphilyra</i>	3	0
	<i>Pycnosomia</i>	2	2
Pycnogonidae	<i>Pentapycnon</i>	0	3
	<i>Pycnogonum</i>	11	64
	<i>Pycnopallene</i>	0	1
Rhynchothoracidae	<i>Rhynchothorax</i>	3	16
Total		171	1.179

APÊNDICE 2 – Lista de trabalhos das pranchas

1. CHILD, C.A. (1970). Pycnogonida of the Smithsonian-Bredin Pacific-Expedition, 1957. Proc. biol. Soc. Wash., 83 (27): 287-308.
2. PUSHKIN, AF (1993). The Pycnogonida fauna of the South Ocean. Biological results of the Soviet Antarctic expeditions. Explor Fauna Seas 20: 1-397.
3. CALMAN, W.T. (1915). Pycnogonida. Brit. Antarct. (Terra Nova) Exped., 1910, Zool., 3 (1): 1-74.
4. LUCENA, R.A.; LIMA, S.F.B. & CHRISTOFFERSEN, M.L. (2017). Pycnogonida (Arthropoda) from the Abrolhos Archipelago, Brazil, including a new species of *Callipallene* Flynn, 1929. Marine Biodiversity, 47: 461-468.
5. LUCENA, R.A. & CHRISTOFFERSEM, M.L. (2017). First record of *Pallenopsis fluminensis* (Krøyer, 1844) (Pycnogonida: Pallenopsidae) for the coast of the state of Paraíba (northeastern Brazil). Pesquisa e Ensino em Ciências Exatas e da Natureza, 1(1): 19–27.
6. LUCENA, R.A. & CHRISTOFFERSEN, M.L. (2018). *Anoplodactylus* (Pycnogonida: Phoxichilidiidae) from Brazil, new records and two new species. Turk J Zool, 42: 372-388
7. LUCENA, R.A.; ARAÚJO, J.P. & CHRISTOFFERSEN, M.L. (2015). A new species of *Anoplodactylus* (Pycnogonida: Phoxichilidiidae) from Brazil, with a case of gynandromorphism in *Anoplodactylus eroticus* Stock, 1968. Zootaxa, 4000 (4): 428–444.
8. STOCK, J.H. (1954). Pycnogonida from Indo-West-Pacific, Australian, and New Zealand Waters. - Vidensk. Medd. Dansk naturhist. Foren., 116: 1-168.

9. STOCK, J.H. (1986). Pycnogonida from the Caribbean and the Straits of Florida. *Bull. mar. Sci.*, 38 (3): 399-441.
10. STOCK, J.H. (1975). Pycnogonida from the continental shelf, slope, and deep sea of the tropical Atlantic and East Pacific. Biological results of the University of Miami deep-sea expedition, 108. - *Bull. Mar. Sci.*, 24 (4): 957-1092.
11. STOCK, J.H. (1994). Indo-West Pacific Pycnogonida collected by some major oceanographic expeditions. *Beaufortia*, 44, 3, 17-77.
12. CALMAN, W.T. (1927): 28. Report on the Pycnogonida. Zoological results of the Cambridge Expedition to the Suez Canal, 1924. - *Trans. Zool. Soc. Lond.*, 22 (3): 403-410.
13. MÜLLER, H.-G. (1989): Shallow-water Pycnogonida from coral reefs at Moorea, Society Islands, with description of *Rhynchothorax tiahurensis* n.sp. - *Bonner zoologische Beiträge* 40 (2): 123-139.
14. CALMAN, W.T. (1923): Pycnogonida of the Indian Museum. - *Rec. Indian Mus*, 25 (3): 265-299.
15. ARANGO, CP (2003): Sea spiders (Pycnogonida, Arthropoda) from the Great Barrier Reef, Australia: new species, new records and ecological annotations. *Journal of Natural History* 37: 2723–2772.
16. ARNAUD, F. (1971): *Acheliana tropicalis* n. gen., n. sp., Pycnogonide des récifs coralliens du sud-ouest de Madagascar. - *Beaufortia*, 18 (241): 199-204.
17. MUNILLA, T. (1993): Pycnogonids from southern Spain: Fauna 1 Project. - *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 73: 543-553.
18. STOCK, J.H. (1990): Sur deux Pycnogoides armoricains remarquables. *Cah. Biol. Mar.* 31: 513-516.
19. HEDGPETH, J.W. (1943): Pycnogonida from the West Indies and South America collected by the Atlantis and earlier expeditions. - *Proc. New England Zool. Club*, 22: 41-58.
20. BAMBER, R.N. & STEFFANI, C.N. (2007): A new species of *Queubus* Barnard, 1946 (Arthropoda: Pycnogonida) from Namibia. *Zootaxa* 1531: 57–61.
21. BAMBER, R.N. (2004): Two new pycngoids (Arthropoda: Pycnogonida) from Atlantic Equatorial Africa. *Species Diversity* 9: 125-133.
22. NAKAMURA, K. & C.A. CHILD (1983): Shallow-water Pycnogonida from the Izu Peninsula, Japan. - *Smiths. Contr. Zool.*, 386: 1-71.

23. ARANGO, C.P. (2009): New species and new records of sea spiders (Arthropoda: Pycnogonida) from deep waters in Western Australia. *Zootaxa* 1977: 1–20.
24. CHILD, C.A. (1982): Deep-sea Pycnogonida from the North and South Atlantic Basins. - *Smiths. Contr. Zool.*, 349: 1-54.
25. CHILD, C.A. (1992): Pycnogonida of the Southeast Pacific Biological Oceanographic Project (SEPBOP). *Smithsonian Contributions to Zoology* 526: 1-52.
26. STOCK, J.H. (1991): Pycnogonida of the MUSORSTOM campaigns to the Philippines. In: A. Crosnier (ed.). *Résultats des Campagnes MUSORSTOM*, Vol. 8. - *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, A (151): 213-228.
27. CHILD, C.A. & SEGONZAC, M. (1996): *Sericosura Heteroscela* And *S-Cyrtoma*, New Species, And Other Pycnogonida From Atlantic And Pacific Hydrothermal Vents, With Notes On Habitat And Environment. *Proceedings of The Biological Society of Washington* 109:664-676.
28. ARANGO, C.P. (2000): Three species of sea spiders (Pycnogonida) from Santa Marta, Colombian Caribbean. *Bol. Invest. Mar. Cost.* 29: 59-66.
29. ARNAUD, F. (1978): A new species of *Ascorhynchus* (Pycnogonida) found parasitic on a opisthobranchiate mollusk. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 63: 99-104.
30. KIM, I.H. & J.-S. HONG (1987): *Bradypallene espina*, new genus and new species, a Pycnogonid from the East Sea of Korea (Pycnogonida). - *Kor. J. Zool.*, 30 (3): 272-276.
31. CALMAN, W.T. (1938): Pycnogonida. *Sci. Rep. John Murray Exped.*, 1933-34, 5 (6): 147-166.
32. CHILD, C.A. & J.W. HEDGPETH (1971): Pycnogonids of the Galápagos Islands. - *J. nat. Hist.*, 5: 609-634.
33. UTINOMI, H. (1955): Report on the Pycnogonida collected by the Sôyô-Marû Expedition made on the continental shelf bordering Japan during the years 1926-30. - *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, 5 (1): 1-42.
34. WILLIAMS, G. 1940. Pycnogonida of Western Australia. *Journal of the Royal Society of Western Australia*, 25: 197-205.
35. WILLIAMS, G. (1933): On *Nymphopsis acinacispinatus*, a new Pycnogonid from Queensland.

36. TAKAHASHI, Y., DICK, M.H. & MAWATARI, S.F. 2007. Sea spiders (Arthropoda: Pycnogonida) from waters adjacent to the Nansei Islands of Japan. *Journal of Natural History*, 41(1-4): 61-79.
37. CLARK, W.C. (1963): Australian Pycnogonida. - *Rec. Austr. Mus.*, 26 (1): 1-81.
38. CHILD, C.A. (1992): Shallow-water Pycnogonida of the Gulf of Mexico. *Memoirs of the Hourglass Cruises* 9: 1-86.
39. STOCK, J.H. (1991): Deep-water Pycnogonida from the surroundings of New Caledonia. In: A. Crosnier (ed.). *Résultats des Campagnes MUSORSTOM*, Vol. 8. - *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, a (151): 125-212.
40. ARNAUD, F. & C.A. CHILD (1988): The South African Museum's Meiring Naude Cruises, Part 17: Pycnogonida. - *Ann. S. Afr. Mus.*, 98 (6): 121-187.
41. CHILD, C.A. (1998): Pycnogonida (Sea spider). The marine fauna of New Zealand. *NIWA Biodiversity Memoir* 109: 1-71.
42. MÜLLER, H.G. & KRAPP, F. (2009) The pycnogonid fauna (Pycnogonida, Arthropoda) of the Tayrona National Park and adjoining areas on the Caribbean coast of Colombia. *Zootaxa* 2319: 1-138.
43. STOCK, J.H. (1968): Pycnogonida collected by the Galathea and Anton Bruun in the Indian and Pacific Oceans. - *Vidensk. Medd. Dansk naturhist. Foren.*, 131: 7-65.
44. STOCK, J.H. (1970): The Pycnogonida collected off northwestern Africa during the cruise of the "Meteor". - *Meteor Forsch.-Ergebn.*, (D) 5: 6-10.
45. STOCK, J.H. (1966): Pycnogonida from West Africa. Scientific results of the Danish expedition to the coasts of tropical West Africa, 1945-46. - *Atlantide Rep.*, 9: 45-57.
46. FAGE, L. & J.H. STOCK (1966): Pycnogonides. *Résultats Scientifiques du Campagne de la Calypso aux îles de Cap Vert (1959)*. - *Ann. Inst. Océanogr. Monaco*, 44: 315-327.
47. MARCUS, E. (1940): *Pallenopsis fluminensis* (Kröyer) e as *Pallenopsis* sudatlanticas restantes (Arthropoda, Pantopoda). - *Revta. Ent.*, Rio de Janeiro, 11 (1-2): 180-199.
48. LARRAMENDY, M.L. & Z.L.A. DE CASTELLANOS (1978): Sobre un nuevo picnogónido del Mar Argentino (Pycnogonida, Pallenidae). - *Neotropica*, 24 (72): 91-97.

49. LOMAN, J.C.C. (1923): The Pycnogonida. - Further Zool. Res. Swed. Antarct. Exped., 1 (2): 1-41.
50. STOCK, J.H. (1966): 4. Pycnogonida. Campagne de la Calypso au large des côtes atlantiques de l'Amerique du sud (1961-62). - Rés. Sci. Campagne Calypso, 7. In: Ann. Inst. Océanogr. Monaco, 44: 385-406.
51. TURPAEVA, E.P. (2009): Rotifera, Pycnogonida, Cirripedia, Leptostraca, Mysidacea, Hyperiidea, Caprellidea, Euphausiacea, Natantia, Anomura, and Brachyura. Volume 1, University of Alaska Fairbanks. 17-48 pp.
52. MARCUS, E. (1940): Os Pantopoda brasileiros e os demais sulamericanos. Bol. Fac. Fil., Ciên. Letr. Univ. Sao Paulo, 19 (Zool. 4): 3-179, 17 pls.
53. STOCK, J.H. (1955): Pycnogonida from the West Indies, Central America and the Pacific Coast of North America. Papers from Dr. Th. Mortensen's Pacific Expedition 1914-1916. - Vidensk. Medd. Dansk Naturhist. Foren., 117: 209-266.
54. TURPAEVA, E.P. (1989): Some morphological features of the deepsea Pycnogonida. - Trudy Inst. Okeanol., Akad. Nauk SSSR, 124: 127-133.
55. TURPAEVA, E.P. (1990): Pycnogonida collected on the Pacific slope of the Hondo Island. - Zool. Zh., 69 (9): 17-26.
56. STOCK, J.H. (1953): Re-description of some of Helfer's pycnogonid type-specimens. - Beaufortia, 4 (35): 33-45.
57. TURPAEVA, E.P. (1991): Pantopods (Pycnogonida) from the shelf of south-eastern Africa and surrounding waters. - Zool. Zh., 70 (12): 33-43.
58. MELLO-LEITÃO, A.C. da G. de (1949): Nova espécie de *Halosoma* Cole, 1904 (Pantopoda, Phoxichilidiidae Sars, 1891). - An. Acad. Bras. Cién., 21 (2): 167-173.
59. CLARK, W.C. (1970): New Pycnogonida from Queensland. - Trans. Roy. Soc. N.Z. (Biol. Sci.), 12 (3): 13-20.
60. Turpaeva, E.P. (1991): *Anoplodactylus gibbefemoris* sp.n. (Pycnogonida, Phoxichilidiidae) from the underwater mountains. - Zool. Zh., 70 (3): 151-154.
61. ZAGO, M.S.A. (1970): Sobre o Pantópodo *Rhynchothorax mediterraneus* Costa, 1861. - Contr. Avuls. Inst. Oceanogr., Univ. S. Paulo, 21: 1-5.
62. CORRÊA, D.D. (1948): *Callipallene gabriellae*, novo Pantópodo de Santos. - Pap. Avuls. Dept. Zool., Sao Paulo, 9 (1): 1-12.

63. MARCUS, E. (= E. Du-Bois Reymond) & MARCUS, E. (1962): A new *Pycnogonum* from Brazil. - Bol. Inst. Oceanogr., Sao Paulo, 12 (3): 3-10.
64. TURPAEVA, E.P. (1988): The finding of Pycnogonida in Hydrothermal Fauna. - Zool. Zh., 67 (6): 950-953.
65. BAMBER, R.N. (1985): The intinerant sea-spider *Ammothea hilgendorfi* (Böhm) in British Waters. - Proc. Hampsh. Field Club Archaeol. Soc., 41: 269-270.
66. MÜLLER, H.-G. (1990): Shallow-water Pycnogonida from Kenya and Sri Lanka, with descriptions of three new species. - Bonner zoologische Beiträge 41 (1): 63-79.
67. GORDON, I. (1938): Pycnogonida. Sci. Rep. Australas. Antarct. Exped. (C) (Zool. & Bot.), 2 (8): 1-40.
68. TURPAEVA, E.P. (2000): New species of sea spiders (Pycnogonida) from the Russian far east. Zoologicheskii zhurnal 79(5):626-630
69. BAMBER, R.N. (2004): Pycnogonids (Arthropoda: Pycnogonida) from New Caledonia, Fiji and Tonga: new records and new species. Memoires du Muséum national d'Histoire naturelle 191: 73-83.
70. BAMBER, R. (2000): Pycnogonida: Pycnogonids from French cruises to New Caledonia, Fiji, Tahiti and the Marquesas. New records and new species. Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle 184: 611-625.
71. TURPAEVA, E.P. (1997): Pycnogonid fauna of the Chukot and Bering Seas. Zoologicheskij zurnal, 76(10): 1131-1140.
72. CHILD, C.A. (1998): *Nymphon torulum*, new species and other Pycnogonida associated with the coral *Oculina varicose* on the east coast of Florida. Bulletin of Marine Science 63(3): 595-604.
73. TURPAEVA, E.P. (1998): Survey of sea spiders species (Pycnogonida) found in oceanic hydrothermal vents with a description of the new genus *Anisopes* (Ammotheidae). In: Kuznetsov, A.P. & Zezina, O.N. (eds), Benthos of the high latitude regions. Collected proceedings. Russian Academy of Sciences, P.P. Shirshov Institute of Oceanology. VNIRO Publishing House, Moscow; pp. 50–55.
74. CHILD, C.A. (2000): *Sericosura dissita*, n. sp., a third hydrothermal vent Pycnogonida described from the Northeast Pacific, and other known vent species. Species Diversity 5(1): 1-6.

75. KOÇAK, C. & T. KATAGAN (2008): *Endeis charybdaea* (Arthropoda, Pycnogonida): A sea spider new for the eastern Mediterranean. *Vie et Milieu* (Life and Environment) 58(1): 37-38.
76. KOÇAK, C. & T. KATAGAN (2007): A pycnogonid species new for the Turkish fauna: *Pycnogonum nodulosum* Dohrn, 1881 (Arthropoda: Pycnogonidae). *Zoology in the Middle East* 42: 110-112.
77. DOJIRI, M., Cadien, D.B. & C.A. Phillips (1991): A new species of *Ammothella* (Pycnogonida: Ammotheidae) from deep water off San Nicolas Island, California. *Bijdragen tot de Dierkunde* 61(1): 31-41.
78. CHILD, C.A. (1997): Pycnogonida. In: Desbruyères, D. & Segonzac, M. (eds), *Handbook of Deep-Sea Hydrothermal Vent Fauna*. IFREMER, Plouzané, France, pp. 164–169.
79. SAWAYA, M.P. (1951): *Achelia besnardi*, n.sp. (Pantopoda-Ammotheidae). - *Bolm. Fac. Fil., Ciên. Letr. Univ. S. Paulo, (Zool.)*, 16: 271-280.
80. SAWAYA, M.P. (1950): *Anoplodactylus aragaoi*, n.sp. and other pycnogonids collected by the hydrographic research-ship Rio Branco. - *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 47 (1-2): 63-86, 2 pls.
81. SAWAYA, M.P. (1947): *Nymphopsis melidae* n.sp. e observacoes sobre a respiracao nos Pantopoda. - *Bolm. Fac. Fil., Ciên. Letr., Univ. S. Paulo, (Zool.)*, 12: 83-97.
82. MELLO-LEITÃO, A.C. da G. de (1949): Uma nova espécie de *Pallenopsis* do Atlântico Sul (Pantopoda, Pallenidae). - *Arq. Mus. Paranaense*, 7 (7): 299-307.
83. MARCUS, E. (= E. Du-Bois Reymond) (1959): Ein neuer Pantopode aus Foraminiferensand. - *Kieler Meeresforsch.*, 15 (1): 105-107.
84. TURPAEVA, E. (1971): The genus *Ascorhynchus* (Pantopoda) in the deep-sea fauna of the Pacific Ocean. - *Byull. Mosk. Obshchest. Ispyt. Prirody, Otdel Biol.*, 76 (3): 104-110.
85. TURPAEVA, E.P. (1957): New species of seaspiders (Pantopoda) of the genus *Pallenopsis* from the north-western Pacific Ocean. - *Trudy Inst. Okeanol. P.P. Shirshov Akad. Nauk SSSR*, 27: 356-361.
86. ARNAUD, F. (1971): Pycnogonides des récifs coralliens de Madagascar. 2. Redescription de *Pycnogonum madagascariensis* Bouvier, 1911, Suppl. 1: 161-163.

87. BAMBER, R.N. (1995): A new species of *Pycnogonum* Brünnich, 1764 (Arthropoda, Pycnogonida) with other pycnogonid records from the Falkland and South Shetland Islands. *Ophelia*, 40:3, 199-205
88. ARANGO, C.P. & F. KRAPP (2007): A new species of *Anoplodactylus* (Arthropoda: Pycnogonida) from the Great Barrier Reef and discussion on the *A. tenuicorpus*-complex. *Zootaxa* 1435: 19–24.
89. CANO, E. & P.J. LÓPEZ-GONZÁLEZ (2007): Ammotheidae (Arthropoda: Pycnogonidae) collected during the Victoria Land Transect cruise 2004 (Ross Sea, Antarctica), with a description of a new species of *Ammothea*. *Marine Biology Research*, 3: 438-445.
90. KOÇAK, C. (2016): *Callipallene tiberi* (Dohrn, 1881) (Arthropoda, Pycnogonida): A Pycnogonid New for the Eastern Mediterranean. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 16: 739-741.
91. STOCK, J.H. (1973): Pycnogonida from south-eastern Australia. - *Beaufortia*, 20 (266): 99-127.
92. TURPAEVA, E.P. (1990): Pycnogonida from southern Atlantic. - *Trudy Inst. Okeanol., Akad. Nauk SSSR*, 126: 108-126.
93. TURPAEVA, E.P. (1994): Sea spiders (Pycnogonida) from the north Pacific Basin. *Trudy Instituta Okeanologii Akademii Nauk SSSR* 131: 126-138.
94. TURPAEVA, E.P. (2000): New and little-known pycgonid species of the genus *Nymphon* (Pycnogonida, Nymphonidae) from the Weddell Sea. *Zoologicheskyy Zhurnal* 79(6): 669-678.
95. TURPAEVA, E.P. (1996): Sea spiders (Pycnogonida) from Kara and Laptev seas. *Zoologicheskyy Zhurnal* 75(1): 1608-1619.
96. TURPAEVA, E.P. (1993): New species of sea spiders (Pycnogonida) from the Collection of Institute of Oceanology Russian Academy of Science. *Zoologicheskyy Zhurnal* 72(7): 20-26.
97. STOCK, J.H. (1997): Pycnogonida collected in recent years around New Caledonia and Vanuatu. in: Crosnier, A. (Ed.) *Résultats des Campagnes MUSORSTOM 18. Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle. Série A, Zoologie*. 176: 389-409.
98. MUNILLA, T. (1991): Picnogónidos capturados e la Campaña Antartida 8611. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 7(1): 3-44.

99. MUNILLA T. (1988): A collection of pycnogonids from Namibia/South West Africa. - Monogr. Zool. Marino, 3: 177-204.
100. ZILBERBERG, F. (1963): Notes on Pantopoda. - Bolm. Inst. Oceanogr., Univ. Sao Paulo, 13 (2): 21-32.
101. HEDGPETH, J.W. (1955): Pycnogonida. In R.C. Moore (Ed.) treatise on Invertebrate Palaeontology, (P) Arthropoda 2: 163-170. New York: Geological Society of America.
102. BAMBER, R.N. (1997): Bamber RN (1997) Pycnogonids (Arthropoda: Pycnogonida) from the Cape d'Aguilar Marine Reserve, Hong Kong. In: Morton B (Ed.) The Marine Flora and Fauna of Hong Kong and southern China IV, 1997. Hong Kong University Press, Hong Kong, 143–157.
103. WILSON, E.B. (1878): Report on the Pycnogonida of New England and adjacent waters. - Rep. U.S. Comm. Fish., 1878 (6): 463-506, 7 pls.
104. CARPENTER, G.H. (1907): Pycnogonida. The Percy Sladen Trust Expedition to the Indian Ocean. - Trans. Linn. Soc. Lond, (2) 12: 95-101.
105. GUSSO, C.C. (2000): Pycnogonidi delle coste italiane: quadro delle conoscenze. Mem. Soc. Entomol. ital. 78(2): 541-574.
106. CASTELLANOS, Z.J.A. (1965): Adiciones a la pantopodofauna argentina. Physis 69: 13-17.
107. TURPAEVA, E.P. (1994): A new species of *Colossendeis* (Pycnogonida) and some remarks on morphological features of the species of the genus *Colossendeis* belonging to the complex *macerrima*. Zoologicheskyy Zhurnal 73(9): 91-96.
108. GUSSO, C.C. & M.F. GRAVINA (2001): Faunistic and biological traits of some Antarctic Pycnogonida. Ital. J. Zool. 68:335-344.
109. ARANGO, C.P. & G. BRENNEIS (2013). New species of Australian *Pseudopallene* (Pycnogonida: Callipallenidae) based on live colouration, morphology and DNA. Zootaxa 3616(5): 401–436.
110. ARANGO, C.P. & K. LINSE (2015): New Sericosura (Pycnogonida:Ammonotheidae) from deep-sea hydrothermal vents in the Southern Ocean. Zootaxa 3995(1): 037–050.
111. STOCK, J.H. (1964): Deep-sea Pycnogonida collected by the "Cirrus" in the Northern Atlantic. - Beaufortia, 11 (135): 45-52.

112. STOCK, J.H. (1965): Pycnogonida from the southwestern Indian Ocean. - *Beaufortia*, 13 (151): 13-33.
113. STOCK, J.H. (1958): The pycnogonid genus *Rhopalorhynchus* Wood-Mason, 1873. - *Tijdschr. Ent.*, 101 (2): 113-137.
114. STOCK, J.H. (1957): The pycnogonid family Austrodecidae. - *Beaufortia*, 6 (68): 1-81.
115. STOCK, J.H. (1957): Pantopoden aus dem Zoologischen Museum Hamburg, 2. - *Mitt. Zool. Mus. Hamburg*, 55: 81-106.
116. STOCK, J.H. (1954): Four new *Tanystylum* species, and other Pycnogonida from the West Indies. - *Stud. Fauna Curaçao and other Caribb. Isl.*, 5 (24): 115-129.
117. STOCK, J.H. (1992): Littoral Pycnogonida from Oman. *Bijdragen tot de Dierkunde*, 62(2): 81-98.
118. STOCK, J.H. (1990): Macaronesian Pycnogonida. CANCAP-project. Contribution no.78. - *Zool. Meded.*, 63 (16): 205-233.
119. STOCK, J.H. (1989): Pycnogonida collected in interstitia of coral sand and rubble in the Netherlands Antilles. - *Bijdr. Dierk.*, 59 (2): 87-96.
120. STOCK, J.H. (1987): Faunistic transit between the Atlantic and the Mediterranean: the deep-water Pycnogonida. - *Cah. Biol. Mar.*, 28: 505-519.
121. STOCK, J.H. (1985): Deux pycnogonides rares, récoltés pendant la campagne CORINDON II dans le détroit de Makassar, Indonésie. - *Bull. Zoöl. Mus., Univ. Amsterdam*, 10 (18): 153-158.
122. STOCK, J.H. (1984): The deep-water Pycnogonida of the Safari Cruises to the Indian Ocean. - *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, (4) 6 (sec.A) (3): 701-709.
123. STOCK, J.H. (1982): Researches on the coast of Somalia. Shallow-water Pycnogonida. - *Monit. zool. ital., N.S. Suppl.* 17 (7): 183-190.
124. STOCK, J.H. (1981): Abyssal Pycnogonida from the Walvis Basin, Southern Atlantic. - *Cah. Biol. Mar.*, 22: 453-471.
125. STOCK, J.H. (1983): Pycnogonides des campagnes CORINDON et MUSORSTOM II (détroit de Makassar et Philippines), avec description de *Pallenopsis dentifera* sp. nov. - *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, (4) 5 (sec. A) (1): 299-305.

126. STOCK, J.H. (1975): Infralittoral Pycnogonida from Tanzania. - Trav. Mus. Hist. Nat. "Gr. Antipa", 16: 127-134.
127. STOCK, J.H. (1959): On some South African Pycnogonida of the University of Cape Town ecological survey. - Trans. Roy. Soc. S. Afr., 35 (5): 549-567.
128. STOCK, J.H. (1973): A re-description of the pycnogonid *Pallenopsis boehmi* Schimkewitsch, 1930 based on the original material from Strait Magellan. - Netherl. J. Zool., 23 (3): 347-352.
129. STOCK, J.H. (1981): 14: Pycnogonides, II.: Description de *Nymphon macilentum* sp. nov. In: Rés. Campagnes MUSORSTOM, Paris, 91: 313-315.
130. STOCK, J.H. (1960): *Pycnogonum plumipes* n.sp., nouveau Pycnogonide de la région de Banyuls. - Vie Milieu, 11 (1): 124-126.
131. STOCK, J.H. (1952): *Pycnogonum pusillum* Dohrn, 1881: retrouvé après 70 années sur la côte africaine. - Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belg., 38 (14): 1-8.
132. STOCK, J.H. (1981): 13: Pycnogonides, I.: *Pycnosoma asterophila*, a sea spider associated with the starfish *Calliaster* from the Philippines. In: Rés. Campagnes MUSORSTOM, Paris, 91: 309-312.
133. STOCK, J.H. (1991): Pycnogonides de la campagne Seamount 1 au large de la péninsule ibérique et dans le golfe ibéromarocain. - Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris. 4e sér., 13, sec. A, (1-2): 135-142.
134. STOCK, J.H. (1990): A new species of *Austrodecus* (Pycnogonida) from New South Wales, Australia. - Tijdschr. Ent., 133 (2): 269-272.
135. STOCK, J.H. (1971): Pycnogonides récoltés durant la campagne "Noratlante" en Atlantique Nord. - Bull. Zoöl. Mus., Univ. Amsterdam, 2 (4): 25-28.
136. STOCK, J.H. (1979): *Anoplodactylus ophiurophilus* n.sp., a sea spider associated with brittle stars in the Seychelles. - Bijdr. Dierk., 48 (2): 156-160.
137. STOCK, J.H. (1962): Second list of Pycnogonida of the University of Cape Town ecological survey. - Trans. Roy. Soc. S. Afr., 36 (4): 273-286.
138. STOCK, J.H. (1975): The pycnogonid genus *Propallene* Schimkewitsch, 1909. - Bull. Zoöl. Mus., Univ. Amsterdam, 4 (11): 89-97.
139. STOCK, J.H. (1974): Medio- and infralittoral Pycnogonida collected during the I.I.O.E. near the landbase of Nossi-Bé, Madagascar. - Bull. Zoöl. Mus., Univ. Amsterdam, 4(3): 11-22.

140. STOCK, J.H. (1992): Pycnogonida from southern Brazil. - Tijdschr. Ent., 135: 113-139.
141. STOCK, J.H. (1979): Pycnogonida from the mediolittoral and infralittoral zones in the tropical Western Atlantic. - Stud. Fauna Curaçao and other Caribb. Isl., 59 (184): 1-32.
142. STOCK, J.H. (1963): South African deep-sea Pycnogonida, with descriptions of five new species. - Ann. S. Afr. Mus., 46(12): 321-340.
143. STOCK, J.H. (1973): *Achelia shepherdii* n.sp. and other Pycnogonida from Australia. - Beaufortia, 21 (279): 91-97.
144. STOCK, J.H. (1952): The pycnogonids of the lagoon of Venice. - Boll. Soc. Venez. Stor. Nat., 6 (2): 179-186.
145. STOCK, J.H. (1984): Deep-water Pycnogonida of the INCAL, BIOGAS, GEOMANCHE and SAFARI cruises. - J. mar. Biol. Ass. U.K., 64: 743-749.
146. STOCK, J.H. (1972): A new deep-sea *Nymphon* (Pycnogonida) collected by the Galathea off Kenya. - Zool. Meded., Leiden, 47: 257-260.
147. STOCK, J. H. (1993). Pycnogonida: Description d'*Ascorhynchus miniscapus* sp. nov., récolté sur le banc de la Bayonnaise (nord-ouest des îles Wallis et Futuna). in: Crosnier, A. (Ed.) Résultats des Campagnes MUSORSTOM 11. Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle. Série A, Zoologie. 158: 349-353.
148. STOCK, J.H. (1978): Abyssal Pycnogonida from the North-eastern Atlantic Basin, part I. - Cah. Biol. Mar., 19: 189-219.
149. STOCK, J.H. (1978): Abyssal Pycnogonida from the North-eastern Atlantic Basin, part II. - Cah. Biol. Mar., 19: 397-413.
150. STOCK, J.H. (1951): 5. Pantopoda. Résultats Scientifiques des Croisières de la Navire-École Belge Mercator. - Mém. Inst. Roy. Sci. Nat. Belg., (2) 43: 1-2.
151. CHILD, C.A. (1983): Pycnogonida of the western Pacific Islands, II. Guam and the Palau Islands. - Proc. biol. Soc. Wash., 96 (4): 698-714.
152. CHILD, C.A. (1979): Shallow-water Pycnogonida of the Isthmus of Panamá and the coasts of Middle America. - Smiths. Contr. Zool., 293: 1-86; Washington.
153. CHILD, C.A. (1975): The Pycnogonida types of William A. Hilton. I. Phoxichilidiidae. - Proc. biol. Soc. Wash., 88 (19): 189-210.

154. CHILD, C.A. (1975): Pycnogonida of Western Australia. - Smiths. Contr. Zool., 190: 1-29.
155. CHILD, C.A. (1974): *Hedgpethius tridentatus*, a new genus and species, and other Pycnogonida from Key West, Florida. - Proc. biol. Soc. Wash., 87 (43): 493-500.
156. CHILD, C.A. (1988): Pycnogonida of the Western Pacific Islands, III: recent Smithsonian-Philippine expeditions. - Smiths. Contr. Zool., 468: 1-32; Washington.
157. CHILD, C.A. (1982): Pycnogonida of the Western Pacific Islands. I. The Marshall Islands. - Proc. biol. Soc. Wash., 95 (2): 270-281; Washington.
158. CHILD, C.A. (1977): Four new species of *Anoplodactylus* (Pycnogonida) from the Western North Atlantic. - Proc. biol. Soc. Wash., 90 (3): 584-596.
159. CHILD, C.A. (1987): *Ammothea verenae* and *Sericosura venticola*, two new Hydrothermal Vent-associated Pycnogonids from the Northeast Pacific. - Proc. Biol. Soc. Wash., 100 (4): 892-901.
160. CHILD, C.A. (1988): Pycnogonida from Aldabra Atoll. - Bull. Biol. Soc. Wash., 8: 45-78.
161. CHILD, C.A. (1987): New and little known Pycnogonida from Antarctic and Subantarctic Waters. - Proc. biol. Soc. Wash., 100 (4): 902-916.
162. CHILD, C.A. (1972): A new species of *Anoropallene* (Pycnogonida) from the Hawaiian Islands. - Proc. biol. Soc. Wash., 85 (11): 147-150.
163. CHILD, C.A. (1989): Pycnogonida of the Western Pacific Islands. 6. *Sericosura cochleifovea*, a new hydrothermal vent species from the Marianas Back-Arc Basin. - Proc. biol. Soc. Wash., 102 (3): 732-737.
164. CHILD, C.A. (1977): On some Pycnogonida of French Oceania. - Proc. biol. Soc. Wash., 90 (2): 440-446.
165. CHILD, C.A. (1990): *Prototrygaeus jordanae*, a new species of pycnogonid from Monterey Bay, California. - Proc. biol. Soc. Wash., 103 (1): 157-160.
166. CHILD, C.A. (1991): Pycnogonida of the Western Pacific Islands, IX. A shallow-water Guam survey, 1984. - Proc. biol. Soc. Wash., 104 (1): 138-146.
167. CHILD, C.A. (1990): Pycnogonida of the Western Pacific Islands, VIII. Recent collections from islands of the Great Barrier Reef, Australia. - Proc. biol. Soc. Wash., 103 (2): 311-335; Washington.

168. CHILD, C.A. (1998): Pycnogonida from Prydz Bay, East Antarctica. Records of the South Australian Museum, 31 (1): 1-19.
169. CHILD, C.A. (2004): Some Pycnogonida from the Western Caribbean with descriptions of three new species. Bulletin of Marine Science, 74(1): 143–161.
170. CHILD, C.A. (2002): Some Pycnogonida from the Eastern (Hasa) District of Saudi Arabia. Journal of Natural History, 2002, 36, 1805–1821.
171. CHILD, C.A. (1994): Deep-Sea Pycnogonida from the Temperate West Coast of the United States. Smithsonian contributions to zoology, 556: 1-23.
172. CHILD, C.A. (1994): Antarctic and Subantarctic Pycnogonida 2. The family Austrodecidae. Biology of the Antarctic Seas XXIII, Antarctic Research Series, 63: 49-99.
173. CHILD, C.A. (1996): The Pycnogonida types of William A. Hilton .2. The remaining undescribed species. Proceedings of The Biological Society of Washington 109: 677-686.
174. CHILD, C.A. (1997): Some deep-sea Pycogonida from the Argentine slope and Basin. Proceedings of the Biological Society of Washington 110: 128-142.
175. CHILD, C.A. (1996): Pycnogonida of the Western Pacific Islands .13. Collections from Indonesia, Melanesia, and Micronesia. Proceedings of The Biological Society of Washington 109: 540-559.
176. CHILD, C.A. (1995): Pycnogonida of the Western Pacific Islands, XI: Collections from the Aleutians and Other Bering Sea Islands, Alaska. Smithsonian contributions to zoology 569: 1-30.
177. CHILD, C.A. (1996): Pycnogonida of the Western Pacific Islands .12. A recent diving survey of Okinawa, Ryukyu Islands. Proceedings of The Biological Society of Washington 109: 533-539.
178. CHILD, C.A. (1996): Additions to the Pycnogonida fauna of Carrie Bow Cay, Belize, Middle America. Proceedings of The Biological Society of Washington 109: 526-532.
179. CHILD, C.A. (1999): Pycnogonida from the Western Pacific Islands, XV. *Achelia cuneatis* n. sp. and a Known Species from Sakhalin Island, Russian Far East. Species Diversity 4: 361-366.

180. CHILD, C.A. (1998): Pycnogonida of the Western Pacific Islands, XIV. A shallow-water Collection from Tonga. Species Diversity 3: 289-300.
181. CHILD, C.A. (1995): Antarctic and subantarctic Pycnogonida V. The families Pycnogonidae, Phoxichilidiidae, Endeididae, and Callipallenidae, including the genus *Pallenopsis*. Biology of the Antarctic Seas XXIV, Antarctic Research Series, 69: 113-160.
182. CHILD, C.A. (1995): Antarctic and subantarctic Pycnogonida IV. The families Colossendeidae and Rhynchothoraxidae. Biology of the Antarctic Seas XXIV, Antarctic Research Series, 69: 69-111.
183. CHILD, C.A. (1995): Antarctic and subantarctic Pycnogonida III. The family Nymphonidae. Biology of the Antarctic Seas XXIV, Antarctic Research Series, 69: 1-68.
184. CHILD, C.A. (1994): Antarctic and subantarctic Pycnogonida I. The family Ammotheidae. Biology of the Antarctic Seas XXIV, Antarctic Research Series, 63: 1-48.
185. STOCK, J.H. (1953): Contribution to the knowledge of the pycnogonid fauna of the East Indian Archipelago. - Biol. Res. Snellius Exped., XVII. - Temminckia, 9: 276-313.
186. STOCK, J.H. (1956): Pantopoden aus dem Zoologischen Museum Hamburg, 1. - Mitt. Zool. Mus. Hamburg, 54: 33-48.
187. NAKAMURA, K. & C.A. CHILD (1982): Three new species of Pycnogonida from Sagami Bay, Japan. - Proc. biol. Soc. Wash., 95 (2): 282-291.
188. NAKAMURA, K. & C.A. CHILD (1988): Pycnogonida of the Western Pacific Islands IV. On some species from the Ryukyu Islands. - Proc. biol. Soc. Wash., 101 (3): 662-670.
189. NAKAMURA, K. & C.A. CHILD (1988): Pycnogonida of the Western Pacific Islands V. A collection by the Kakuyo Maru from Samoa. - Proc. biol. Soc. Wash., 101 (4): 809-816.
190. NAKAMURA, K. & C.A. CHILD (1990): Pycnogonida of the Western Pacific Islands. 7. On some rare species from the Flores Sea, Indonesia. - Proc. biol. Soc. Wash., 103 (2): 304-310.
191. NAKAMURA, K. & C.A. CHILD (1991): Pycnogonida from Waters Adjacent to Japan. - Smiths. Contr. Zool., 512: 1-74.

192. UTINOMI, H. (1951): On some pycnogonids from the sea around Kii Peninsula. - Publ. Seto Mar. Biol. Lab., 1 (4): 159-168.
193. UTINOMI, H. (1959): Pycnogonida of the Japanese Antarctic Research Expeditions 1956-1958. Biological Results of the Japanese Antarctic Research Expedition. 8. Spec. Publ. Seto Mar. Biol. Lab.: 1-12. [= Contr. Seto Mar. Biol. Lab., 341]
194. UTINOMI, H. (1962): Pycnogonida of Sagami Bay - Supplement. - Publ. Seto Mar. Biol. Lab., 10 (1): 91-104.
195. UTINOMI, H. (1971): *Nymphon chaetochir* n.sp., a new deepsea pycnogonid from Chatham Rise, east of New Zealand. - J. Roy. Soc. N.Z., 1 (3-4): 197-202.
196. UTINOMI, H. (1959): Pycnogonida of Sagami Bay. - Publ. Seto Mar. Biol. Lab., 7 (2): 197-222.
197. TAKAHASHI, Y; KAJIHARA, H. & S.F. MAWATARI (2012): Sea spiders of the genus *Nymphon* (Arthropoda: Pycnogonida) from waters around the Nansei Islands, Japan, Journal of Natural History, 46 (21-22): 1337-1358.
198. NAKAMURA, K. & S. CHULLASORN (2000): *Eurycyde flagella*, a New Pycnogonid Species from Phuket Island, Thailand. Publications of the Seto Marine Biological Laboratory (2000), 39(1): 1-7.
199. NAKAMURA, K. & T. AKIYAMA (2015): *Cheilopallene ogasawarensis*, a New Species of Shallow-Water Pycnogonid (Arthropoda: Pycnogonida) from the Ogasawara (Bonin) Islands, Japan, Northwest Pacific. Zootaxa 3995 (1): 058–061.
200. NAKAMURA, K.; MIYAZAKI, K. & C.A. CHILD (1996): Shallow-Water Pycnogonida from Ogasawara (Bonin) Islands with a Description of *Achelia curticauda* n. sp.. Species Diversity, 1: 117-121.
201. TAKAHASHI, Y.; KAJIHARA, H & S.F. MAWATARI (2012): A new species of *Hedgpethia* (Arthropoda, Pycnogonida, Colossendeidae) from southwestern Japan. ZooKeys, 175: 69–74.
202. CALMAN, W.T. & I. GORDON (1933): A dodecapodous Pycnogonid. - Proc. Roy. Soc. Lond., (B.), 113: 107-115.
203. CLARK, W.C. (1961): Two new pycnogonids from the Maldive Islands. - Ann. Mag. Nat. Hist., 13 (3): 291-296.

204. HEDGPETH, J.W. & J.C. MCCAIN (1971): A review of the pycnogonid genus *Pantopipetta* (family Austrodecidae, emend.), with the description of a new species. In: G. Llano & I.E. Wallen (eds.). *Biology of the Antarctic Seas*. - Antarct. Res. Ser., 17: 217-229.
205. CLARK, W.C. (1971): Pycnogonida of the Snares Islands. - N.Z. J. Mar. Freshw. Res., 5 (2): 329-341.
206. HEDGPETH, J.W. (1951): Pycnogonids from Dillon Beach and vicinity, California, with descriptions of two new species. - *Wasman J. Biol.*, 9 (1): 105-117, 3 pls.
207. CALMAN, W.T. (1922): The holotype of *Parazetes auchenicus* Slater (Pycnogonida). - *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (9) 9: 199-203.
208. CALMAN, W.T. (1915): The holotype of *Nymphon gracilipes* Miers (Pycnogonida). - *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 15: 584-588.
209. BARNARD, K.H. (1954): South African Pycnogonida. - *Ann. S. Afr. Mus.*, 41 (3): 81-158.
210. HEDGPETH, J.W. (1949): Report on the Pycnogonida collected by the Albatross in Japanese waters in 1900 and 1906. - *Proc. U.S. natn. Mus.* 98 (3231): 233-321.
211. KIM, I.H. (2013): Arthropoda: Pycnogonida: Pantopoda Sea Spiders. *Invertebrate Fauna of Korea*. National Institute of Biological Resources, vol. 21, n. 25. 126 pp.
212. STOCK, J.H. (1961): A new pycnogonid, *Endeis holthuisi* n.sp., from New Guinea. - *Ent. Ber.*, Amsterdam, 21 (2): 28-29.
213. BAMBER, R.N. (1992): Some pycnogonids from the south China Sea. In: Morton, B. (ed.) *Asian Marine Biology* 9. The Marine Biological Association of Hong Kong. 193-203 pp.
214. FRY, W.G. & J.W. HEDGPETH (1969): Pycnogonida, 1. Colossendeidae, Pycnogonidae, Endeidae, Ammotheidae. *Fauna of the Ross Sea*, 7. - *Mem. N.Z. Oceanogr. Inst.*, 49: 1-139.
215. MÖBIUS, K. (1902): Die Pantopoden der Deutschen Tiefsee-Expedition, 1898-99. *Wiss. Ergebn. dt. Tiefsee-Exped. Dampfer "Valdivia", 1898-1899*, 3: 177-196.
216. LOMAN, J.C.C. (1908): Die Pantopoden der Siboga-Expedition. - *Siboga Exped.*, 40: 1-88.

217. STOCK, J.H. (1970): A new species of *Endeis* and other pycnogonid records from the Gulf of Aqaba. - Bull. Zoöl. Mus., Univ. Amsterdam, 2 (1): 1-4.
218. CLARK, W.C. (1973): New species of Pycnogonida from New Britain and Tonga. - Pac. Sci., 27 (1): 28-33.
219. CARPENTER, G.H. (1904): Report on the Pantopoda collected by Prof. Herdman at Ceylon in 1902. Rep. Governm. Ceylon Pearl Oyster Fish. Gulf Manaar, 2, Suppl. Rep. XIII: 181-184, 1pl.
220. HEDGPETH, J.W. (1948): The Pycnogonida of the Western North Atlantic and the Caribbean. - Proc. U.S. natn. Mus., 97 (3216): 157-342.
221. BAMBER, R.N.A (2008): new species of Pycnogonum (Arthropoda: Pycnogonida: Pycnogonidae) from Hong Kong. - Journal of Natural History, 42(9-12): 815-819.
222. BARTOLINO, V. & KRAPP, F. (2007): Littoral Pycnogonida from the Socotra Archipelago. - Contributions to Zoology, 76(4): 221-233.
223. BÖHM, R. (1879): Ueber die Pycnogoniden des Kgl. Zoolog. Museums zu Berlin, insbesondere über die von S.M.S. Gazelle mitgebrachten Arten. - Monatsberichte der Königlichen Preussische Akademie des Wissenschaften zu Berlin: 170-195.
224. BOURDILLON, A. (1954): Les Pycnogonides de Marseille et ses environs. - Recueil des Travaux de la Stations Marine d'Endoume, 12(7): 145-158.
225. BOURDILLON, A. (1955): Les pycnogonides de la croisière 1951 du Président Théodore Tissier. - Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes, 19(4): 581-609.
226. BOUVIER, E.L. (1911): Les Pycnogonides du "Pourquoi Pas?". - Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences, 152: 1136-1141.
227. CARPENTER, G.H. (1893): On some Pycnogonida from the Irish coasts. - The Scientific proceedings of the Royal Dublin Society, 8(19): 195-205.
228. CARPENTER, G.H. (1895): A new british pantopod (*Tanystylum conirostre* Dohrn). - Irish Naturalists, 4: 297-302.

229. CLARK, W.C. (1976): The genus *Rhynchothorax* Costa (Pycnogonida) in New Zealand waters. - Journal of Royal Society of New Zealand (Biological Science), 6(3): 287–296.
230. CLARK, W.C. (1977): The genus *Tanystylum* Miers, 1879 (Pycnogonida) in the Southern Oceans. - Journal of Royal Society of New Zealand, 7(3): 313–338.
231. COLE, L.J. (1904): Pycnogonida collected at Bermuda in the summer of 1903. - Proceedings of the Boston Society of Natural History, 31(8): 315–328.
232. COLE, L.J. (1904): Pycnogonida of the West Coast of North America. - Harriman Alaska Expedition, 10: 249–330.
233. COSTA, O.G. (1861): Microdoride mediterranea, o descrizione de' poco ben conosciuti od affatto ignoti viventi minuti e microscopici del Mediterraneo, etc. - Stamperia dell'Iride Zoologia, 111(1): 1–80.
234. DOHRN, A. (1881): Die Pantopoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. - Monografia Fauna und Flora des Golfes von Neapel, 3: 1–252.
235. DOJIRI, M.; CADIEN, D.B. & PHILLIPS, C.A. (1991): A new species of *Ammothella* (Pycnogonida: Ammotheidae) from deep water off San Nicolas Island, California. - Bijdragen tot de Dierkunde, 61(1): 31–41.
236. DU BOIS-REYMOND MARCUS, E.B.R. (1952): A hermafroditic pantopod. - Anais da Academia Brasileira de Ciências, 24(1): 23–30.
237. FAGE, L. (1942): Pycnogonides de la côte occidentale d'Afrique. - Archives de Zoologie Expérimentale et Générale, 82(2): 75–90.
238. FAGE, L. (1949): Pycnogonides du Congo Belge. - Archives de Zoologie Expérimentale et Générale, 86(1): 20–31.
239. FAGE, L. (1952): Sur quelques Pycnogonides de Dakar. - Bulletin du Muséum National d'histoire Naturelle, 24(6): 530–533.
240. FAGE, L. (1956): Les Pycnogonides (excl. le genre Nymphon). - Galathea Reports, 2: 167–182.
241. UTINOMI, H. (1971): Records of Pycnogonida from shallow waters of Japan. - Publications of the Seto Marine Biological Laboratory, 18(5), 317–347.
242. GILTAY, L. (1934): Remarques sur le genre *Ammothea* Leach et description d'une espèce nouvelle, de la mer d'Irlande. - Bulletin de Musee royal d'Histoire naturelle de Belgique, 10(18): 1–6.

243. GILTAY, L. (1928): Note sur les pycnogonides de la Belgique. - Bulletin et Annales de la Societe Royale Belge d'Entomologie, 68(9-10): 193-229.
244. GILTAY, L. (1929): Quelques pycnogonides des environs de Banyuls (France). - Bulletin et Annales de la Societe Royale Belge d'Entomologie, 69: 172-176.
245. GILTAY, L.V. (1937): Pycnogonida. Résultats scientifiques des croisières du navire-école Belge "Mercator", 1. - Mémoires Musée Royal d'Histoire naturelle de Belgique, 9(2): 83-89.
246. GORDON, I. (1932): Pycnogonida. - Discovery Report, 6: 1-138.
247. HALL, H.V.M. (1913): Pycnogonida from the coast of California with descriptions of two new species. - University of California Publications in Zoology, 11(6): 127-142.
248. HEDGPETH, J.W. (1939): Some pycnogonids found off the coast of Southern California. - The American Midland Naturalist Journal, 22(2): 458-465.
249. HEDGPETH, J.W. & FRY, W.G. (1964): Another dodecopodous pycnogonid. - Annals and Magazine of Natural History, 7(13): 161-169.
250. HEDGPETH, J.W. & MCCAIN, J.C.A. (1971): review of the pycnogonid genus *Pantopipetta* (family Austrodecidae, emend.), with the description of a new species. - Antarctic Research Series, 17: 217-229.
251. HELFER, H. (1938): Einige neue Pantopoden aus der Sammlung des Zoologischen Museums in Berlin. - Schriften der Berlinischen Gesellschaft Naturforschender Freunde, 2: 162-185.
252. HELFER, H. & SCHLOTTKE, E. (1935): Pantopoda. - Dr. H.G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, 5, 4(2): 1-314.
253. HILTON, W.A. (1942): Pycnogonids from Hawaii. - Occasional papers of the Bernice Pauahi Bishop Museum, 17(3) 43-55.
254. HILTON, W.A. (1942): Pycnogonids from the Allan Hancock Expeditions. - Report of Allan Hancock Expedition, 5(9): 227-339.
255. HODGE, G. (1863): Descriptions of two new species of Pycnogonidea. - Annals and Magazine of Natural History, 11(3): 463-464.
256. HODGE, G. (1864): List of the British Pycnogonidea, with descriptions of several new species. - Annals and Magazine of Natural History, 13(3): 113-117.

257. HODGSON, T.V. (1907): Pycnogoniden. - *Ergebnisse der Hamburger Magalhaensischen Sammelreise 1892-93*, 2: 1–20.
258. HODGSON, T.V. (1907): Pycnogonida. - *National Antarctic Expedition 1901–1904. Report of National Antarctic Expedition 1901–1904, Natural History*, 3: 1–72.
259. HODGSON, T.V. (1908): The Pycnogonida of the Scottish National Antarctic Expedition. - *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 46(1/6): 159–188.
260. HODGSON, T.V. (1914): Preliminary report on the Pycnogonida of the German Southpolar Expedition, 1901–1903. - *Zoologischer Anzeiger*, 45(4): 158–165.
261. HODGSON, T.V. (1915): The Pycnogonida collected by the “Gauss” in the Antarctic regions, 1901–3, preliminary report. - *Annals and Magazine of Natural History*, 8, 15(85): 141–149.
262. HODGSON, T.V. (1927): Die Pycnogoniden der Deutschen SüdpolarExpedition 1901–3. - *Deutschen südpolar-expedition*, 19(Zool. II): 303–358.
263. HOEK, P.P.C. (1881): Report on the Pycnogonida dredged by HMS Challenger 1873–76. - *Report of the Scientific Results of the Exploring Voyage of H.M.S.*, 3(10): 1–167.
264. Kim, I.H. & J.-S. Hong (1986): Korean shallow-water Pycnogonids based on the collections of the Korea Ocean Research and Development Institute. - *Kor. J. Syst. Zool.*, 2(2): 35–52.
265. HOEK, P.P.C. (1881): Nouvelles études sur les Pycnogonides. - *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale*, 9: 445–542.
266. HOEK, P.P.C. (1883): The Pycnogonida dredged in the Faroe Channel during the cruise of HMS Triton in August 1882. - *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 32(1): 1–10.
267. HOEK, P.P.C. (1898): On four pycnogonids dredged during the cruise of the Challenger (investigated and described after the completion of the report). With an appendix. *Tijdschrift der Nederlandsche Dierkundige Vereeniging*, 2, 5(2–4): 90–301.

268. WILSON, E.B. (1880): Report on the Pycnogonida of New England and adjacent waters. - Report of the United States Commissioner of Fisheries, 6: 463–506.
269. WILLIAMS, G. (1941): A revision of the genus *Anoplodactylus* with a new species from Queensland. Memoirs of the Queensland Museum, 12: 33–39.
270. SIVETER, D.J.; SUTTON, M.D.; BRIGGS, D.E. & SIVETER, D.J. (2004): A Silurian sea spider. - Nature, 431(7011): 978–980.
271. WANG, J.J.; HUANG, D.Y.; LIN, R.C. & ZHENG, X.Q. (2013): A new species of *Austrodecus* Hodgson, 1907 (Arthropoda, Pycnogonida, Austrodecidae) from the Southwest Indian Ridge. - ZooKeys, 349: 73–79.
272. WANG, J.J.; LIN, R.C.; BAMBER, R.N. & HUANG, D.Y. (2013): Two new species of *Sericosura* Fry & Hedgpeth, 1969 (Arthropoda: Pycnogonida: Ammotheidae) from a hydrothermal vent on the East Pacific Rise. – Zootaxa, 3669(2): 165–171.
273. WANG, J.J.; XOA, Z.; LIN, R.C.; LIANG, Q.; LIN, H.; WANG, J.J. & ZHENG, X.Q. (2015): A new species of *Hemichela* Stock, 1954 from the South China Sea (Arthropoda, Pycnogonida, Ammotheidae). – ZooKeys, 526: 1–8.
274. WEIS, A.; MEYER, R.; DIETZ, L.; DÖMEL, J.S.; LEESE, F. & MELZER, R.R. (2014): *Pallenopsis patagonica* (Hoek, 1881) – a species complex revealed by morphology and DNA barcoding, with description of a new species of *Pallenopsis* Wilson, 1881. - Zoological Journal of the Linnean Society, 170: 110–131.
275. VERRILL, A.E. (1900): Additions to the Crustacea and Pycnogonida of the Bermudas. - Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences, 10: 580–582.
276. HEDGPETH, J.W. (1978): A reappraisal of the Palaeopantopoda with description of a species from the Jurassic. - Zoological Journal of the Linnean Society, 63(1–2): 23–34.
277. STAPLES, D.A. (2002): *Pycnogonum* (Pycnogonida: Pycnogonidae) from Australia with descriptions of two new species. - Memoirs of the Museum of Victoria, 59(2): 541–553.
278. STAPLES, D.A. (1979): Three new species of *Propallene* (Pycnogonida: Callipallenidae) from Australian Waters. - Trans. Roy. Soc. S. Austr., 103(4): 85–93.

279. STAPLES, D.A. (1982): Pycnogonida of the Calliope River & Auckland Creek, Queensland. - Mem. Qd. Mus., 20(3): 455-471.
280. POSCHMANN, M. & DUNLOP, J. A. (2006): A new sea spider (Arthropoda: Pycnogonida) with a flagelliform telson from the Lower Devonian Hunsrück Slate, Germany. - Palaeontology, 49: 983–989.
281. SOLER-MEMBRIVES, A. & MUNILLA LEÓN, T. (2011): A new species of *Nymphon* Fabricius, 1794 (Pycnogonida: Nymphonidae) from northern Spain. - Zootaxa, 2789: 31–36.
282. Just, J. (1972): Revision of the genus *Boreonymphon* G.O. Sars (Pycnogonida) with a description of two new species, *B. ossiansarsi* Knaben and *B. compactum* Just. - Sarsia, 49: 1–28.
283. SARS, G.O. (1888): Pycnogonida borealia et arctica enumerat (Prodromus descriptionis). - Archiv for Mathematik og Naturvidenskab, 12: 339–356.
284. SARS, G.O. (1891): Pycnogonidea. - Norwegian North-Atlantic Expedition, 1876–1878, 6(20) 1–163.
285. RAJAGOPAL, A. (1963): On a new species of pycnogonid *Endeis ghaziei* from Ennore. - Proceedings of the Indian Academy of Science, 57(4B): 235–238.
286. OHSHIMA, H. (1933): Pycnogonids taken with a tow-net. - Annotationes Zoologicae Japonenses, 14(2): 211–220.
287. OHSHIMA, H. (1935): On a sea spider inhabiting the Okinawa region. - Zoological Magazine, 47(557): 137–139.
288. BËRGSTROM, J.; STÛRMER, W. & WINTER, G. (1980): *Palaeoisopus*, *Palaeopantopus* and *Palaeothea*, pycnogonid arthropods from the Lower Devonian Hunsrück Slate, West Germany. - Paläont. Z., 54(1/2): 7–54.
289. MUNILLA LEÓN, T. (2000): A new species of *Ammothea* and other pycnogonids from around Livingston Island, South Shetland Islands, Antarctica. - Antarctic Science, 12(1): 47–51.
290. MUNILLA LEÓN, T. (2001): A new species of *Ammothea* (Pycnogonida) and other pycnogonids from Livingston Island and surrounding waters (South Shetland Islands, Antarctica. - Antarctic Science, 13(2): 144–149.

291. SABROUX, R.; AUDO, D.; CHARBONNIER, S; CORBARI, L. & HASSANIN, A. (2019): 150-million-year-old sea spiders (Pycnogonida: Pantopoda) of Solnhofen. - *Journal of Systematic Palaeontology*, 0(0): 1–12.
292. MÜLLER, H.G. (1992): Shallow-water Pycnogonida from Barbados, Lesser Antilles with description of *Anoplodactylus justi* n.sp. - *Studies on the Natural History of the Caribbean Region*, 71: 42–52.
293. MÜLLER, H.G. (1990): On some Indo-West-Pacific Pycnogonida from the Zoologisk Museum, Copenhagen. - *Zoologische Abhandlungen Staatliches Museum für Tierkunde Dresden*, 45(10): 103–110.
294. MÜLLER, H.G. (1990): Shallow-water Pycnogonida from Martinique, French Antilles, with description of *Nymphon macabou* n.sp. - *Bonner Zoologische Beiträge*, 41(3-4): 277–285.
295. LUCENA, R.A. & CHRISTOFFERSEN, M.L. (2019). New records of *Pigrogromitus timsanus* Calman, 1927 (Callipallenidae, Pycnogonida) for the South Atlantic. - *Check List*, 15(1): 135–141.
296. LUCENA, R.A.; ARAÚJO, J.P. & CHRISTOFFERSEN, M.L. (2019). Pycnogonida (Arthropoda) from coral reef environments along the Southwest Atlantic: new records and new species. *Marine Biology Research*, 15(8-); 476-499.
297. LOMAN, J.C.C. (1904): *Pipetta weberi* n. g., n. sp. with notes about the proboscis of the Pycnogonida. - *Tijdschrift der Nederlandsche Dierkundige Vereeniging*, 2, 8(3): 259–266.
298. LEBOUR, M.V. (1945): Notes on the Pycnogonida of Plymouth. - *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 26: 139–165.
299. LARRAMENDY, M.L. (1975): Um nuevo Pallenopsis Wilson, 1881 para el mar argentino (Pycnogonida, Pallenidae). *Neotropica*, 21(65): 94–98.
300. LARRAMENDY, M.L. & CASTELLANOS, Z.L.A. (1978): Sobre un nuevo picnogónido del Mar Argentino (Pycnogonida, Pallenidae). - *Neotropica*, 24(72): 91–97.
301. KIM, I.I. & STOCK, J.H. (1984): A new Pycnogonid, *Pycnogonum koreanum*, sp. nov. from the Sea of Japan. - *Journal of Natural History*, 18(5): 685–688.

302. MUNILLA, T. & SOLER-MEMBRIVES, A. (2014): Pycnogonida. Fauna Iberica, vol. 39, 292 pp.
303. STAPLES, D.A. (2020): *Labrumoides vibrissa* (Arthropoda: Pycnogonida), new callipallenid genus and new species from north Western Australia. - Zootaxa 4751 (3): 575–581.
304. WANG, J.J.; HUANG, D.Y.; NIU, W. & ZHANG, F. (2020): A new species of *Cilunculus* Loman, 1908 (Arthropoda: Pycnogonida: Ammotheidae) from the South-western Indian Ocean. - Biodiversity Data Journal 8: e49935.
305. WANG, J.J.; LIN, H.; HUANG, D.; ZHEN, X.; LIU, Q.; WANG, J.J.; NIU, W. & ZHANG, F. (2020): Recent collections of sea spiders (Arthropoda: Pycnogonida) from China seas, with some new records and a checklist of the area. – Zootaxa, 4802(2): 361–373.
306. GEORGE, Z.; SIDDIQUI, G.; GEORGE, N. & LUCENA, R.A. (2020): A new species of *Achelia* (Pycnogonida: Ammotheidae) and first records of intertidal sea spiders found on *Zoanthus* (Cnidaria: Zoantharia) from Karachi, Pakistan. – Zootaxa, 4821(2): 371–393.

APÊNDICE 3 – Lista de caracteres

1. **Tagmose em prosoma-opisthosoma:** (0) prosoma e opisthosoma fundidos em um tagma único; (1) prosoma e opisthosoma formando tagmas independentes.
2. **Probóscide:** (0) ausente; (1) presente.
3. **Probóscide, lábios:** (0) não projetados; (1) levemente projetados; (2) fortemente projetados.
4. **Probóscide, região da boca, forma:** (0) reta; (1) arredondada; (2) tubiforme.
5. **Probóscide, seção 1 (distal):** (0) mais larga que a seção 2; (1) da largura da seção 2; (2) com pelo menos metade da largura da seção 2; (3) com menos da metade da largura da seção 2.
6. **Probóscide, seção 2 (mediana):** (0) mais de 2x mais larga que a seção 3; (1) até 2x mais larga que a seção 3; (2) da largura da seção 3; (3) mais estreita que a seção 3.
7. **Probóscide, seção 3 (proximal):** (0) mais largo que o céfalon; (1) da largura do céfalon; (2) com pelo menos metade da largura do céfalon; (3) com menos da metade da largura céfalon.
8. **Probóscide, inserção no céfalo:** (0) da largura do céfalon; (1) com pelo menos metade da largura do céfalon; (2) com menos da metade da largura céfalon.
9. **Probóscide, número de dilatações:** (0) duas; (1) uma; (2) zero.
10. **Probóscide, tamanho:** (0) com menos da metade do comprimento do tronco; (1) com metade ou mais da metade do comprimento do tronco; (2) aproximadamente do mesmo tamanho do tronco; (3) maior que o tronco.

11. **Probóscide, posição em relação ao tronco:** (0) frontal; (1) “subfrontal” ou diagonal; (2) subventral.
12. **Probóscide, orientação:** (0) voltada para trás; (1) voltada para baixo; (2) diagonal; (3) voltada para frente.
13. **Probóscide, anelação:** (0) probóscide sem anelações; (1) probóscide com anelações.
14. **Probóscide, segmentação:** (0) presente; (1) parcial, representada por, pelo menos, uma constrição próxima à base; (2) completamente ausente.
15. **Probóscide, boca:** (0) sem ornamentação ao redor; (1) com setas sensoriais ao redor.
16. **Probóscide, configuração:** (0) trilobada, boca terminalmente abrindo-se na frente da probóscide; (1) bilobada, boca ventro-distalmente na probóscide.
17. **Tronco, número de segmentos:** (0) quatro; (1) cinco; (2) seis.
18. **Tronco, forma em vista dorsal:** (0) retangular; (1) elipsoidal longo; (2) elipsoidal curto; (3) circular/discoide.
19. **Troco, tubérculos dorsais:** (0) não desenvolvidos; (1) reduzidos; (2) presentes.
20. **Tronco, tubérculos dorsais, tamanho:** (0) muito curtos, representados apenas por pequenas elevações; (1) mais largos que longos; (2) tão largos quanto longos; (3) mais longos que largos;
21. **Tronco, tubérculos dorsais, posição:** (0) na região distal de todos os segmentos; (1) na região distal dos três primeiros; (2) na região distal dos três últimos; (3) na região distal dos dois primeiros segmentos; (4) na região distal do segundo e terceiro segmentos.
22. **Céfalón, região anterior, forma:** (0) uniforme, da mesma largura da posterior; (1) com a região anterior dilatada.
23. **Céfalón, região mediana, forma:** (0) uniforme; (1) com uma constrição mediana, “pescoço”.
24. **Céfalón, tamanho:** (0) mais largo que longo; (1) tão largo quanto longo; (2) até 2x mais longo que largo; (3) mais de 2x mais longo que largo.
25. **Céfalón, posição:** (0) posterior à probóscide; (1) projetando-se por sobre a probóscide.
26. **Corpo:** (0) não se estendendo em processos laterais; (1) estendendo-se em processos laterais.
27. **Processos laterais:** (0) com anelações; (1) sem anelações.

28. **Processos laterais, distância entre eles:** (0) separados por mais de 2x seu próprio diâmetro; (1) separados por até 2x seu próprio diâmetro (2) iguais ao seu próprio diâmetro; (3) separados por metade ou menos da metade do seu próprio diâmetro; (4) contíguos, tocando por todo ou quase todo o seu comprimento.
29. **Processos laterais, tamanho:** (0) mais largo que longo; (1) tão largo quanto longo; (2) até 2x mais longo que largo; (3) mais de 2x mais longo que largo.
30. **Tubérculo ocular:** (0) presente; (1) reduzido a uma pequena elevação; (2) ausente.
31. **Tubérculo ocular, posição:** (0) anterior, atrás da inserção dos quelíforos; (1) no meio do céfalon; (2) recuado, na linha do processo lateral 1.
32. **Tubérculo ocular, tamanho:** (0) curto, mais largo que longo; (1) mediano, tão largo quanto longo; (2) alongado, até 2x mais longo que largo; (3) mais alongado, mais de 2x mais longo que largo.
33. **Tubérculo ocular, inclinação em relação ao tronco:** (0) ereto; (1) inclinado para frente.
34. **Tubérculo ocular, forma:** (0) arredondado; (1) cônico; (2) cilíndrico.
35. **Olhos, número:** (0) quatro; (1) dois; (2) zero.
36. **Apêndices do segmento deutocerebral:** (0) mandíbulas; (1) quelíforos/quelíceras.
37. **Quelíforo, tamanho nos adultos:** (0) maiores que a probóscide; (1) com pelo menos metade do comprimento da probóscide; (2) com menos da metade do comprimento da probóscide; (3) muito pequenos, reduzidos a uma pequena protuberância; (4) ausentes.
38. **Quelíforo, composição nos adultos:** (0) triarticulado, escapo com 2 artículos + quela; (1) biarticulado, escapo com 1 artículo + quela; (2) biarticulado, escapo com 2 artículos; (3) uniarticulados, apenas escapo.
39. **Quelíforo, posição:** (0) dorsalmente à probóscide; (1) diagonalmente à probóscide; (2) lateralmente à probóscide.
40. **Escapo, forma:** (0) reto; (1) arqueado para dentro; (2) direcionado diagonalmente para fora.
41. **Quela, tamanho:** (0) longa, do mesmo tamanho do escapo; (1) mediana, com metade do comprimento do escapo; (2) curta, muito menores que o escapo.
42. **Quela, palma:** (0) alongada, mais longa que larga; (1) mediana, tão larga quanto longa; (2) curta, mais larga que longa; (3) reduzida a uma pequena bola.

43. **Quela, orientação:** (0) apontando para a frente; (1) voltadas para baixo; (2) opondo-se uma na direção da outra.
44. **Quela, dedos:** (0) presentes; (1) dedos reduzidos; (2) sem dedo fixo, apenas dedo móvel alongado; (3) sem dedo fixo, apenas dedo móvel reduzido; (4) sem dedos.
45. **Dedos, tamanho relativo:** (0) muito longos, mais de 2x maiores que a palma; (1) longos, até 2x o tamanho da palma; (2) medianos, do tamanho da palma; (3) curtos, menores que a palma.
46. **Dedos, forma quando fechados:** (0) pinsiformes, apenas as pontas se tocam; (1) apenas as pontas se tocam, mas se cruzam; (2) se tocam por toda a margem interna.
47. **Dedos, dentes:** (0) sem dentes; (1) presentes, formando uma lamina cortante; (2) presentes, mas muito pequenos; (3) alongados e pontiagudos.
48. **Dentes, distribuição:** (0) por todo o comprimento da margem interna dos dedos; (1) apenas na região mediana dos dedos; (2) apenas na região distal dos dedos.
49. **Dentes, distribuição nos dedos:** (0) no dedo móvel e fixo; (1) apenas no dedo móvel; (2) apenas no dedo fixo.
50. **Dedos, posição do dedo móvel:** (0) ventralmente à quela; (1) inverso, dorsalmente à quela.
51. **Palpo, machos:** (0) presente; (1) ausente.
52. **Palpo, machos, número de artículos:** (0) 10; (1) nove; (2) oito; (3) sete; (4) seis; (5) cinco; (6) quatro; (7) três; (8) dois; (9) um.
53. **Palpo, fêmeas:** (0) presente; (1) ausente.
54. **Palpo, fêmeas, número de artículos:** (0) 10, (1) nove, (2) oito, (3) sete, (4) seis, (5) cinco, (6) quatro, (7) três, (8) dois; (9) um.
55. **Palpo, tamanho:** (0) longo, com os artículos distais podendo tocar a boca; (1) curto, sem contato com a boca.
56. **Ovígero, machos, número de artículos:** (0) 10; (1) nove; (2) oito; (3) sete; (4) seis; (5) cinco; (6) um.
57. **Ovígero, fêmeas:** (0) presente; (1) ausente.
58. **Ovígero, fêmeas, número de artículos:** (0) 10; (1) nove; (2) oito; (3) sete; (4) seis; (5) quatro; (6) três; (7) um.

59. **Ovígero, fêmeas, tamanho em relação ao macho:** (0) mesmo tamanho; (1) menores.
60. **Ovígero, fêmeas, número de artículos em relação ao macho:** (0) mesmo número de artículos; (1) com menos artículos que o macho.
61. **Ovígero, projeção basal:** (0) presente; (1) ausente.
62. **Ovígero, strigilis:** (0) presente; (1) ausente.
63. **Ovígero, strigilis, forma das setas:** (0) espatulares; (1) escamiformes; (2) parcialmente foliares; (3) foliares; (4) espiniformes; (5) simples.
64. **Ovígero, setas ornamentadas, distribuição por artículo:** (0) em fileiras; (1) em pares ou trios.
65. **Ovígero, setas ornamentadas, número de fileiras:** (0) mais de três fileiras; (1) duas a três fileiras; (2) uma fileira.
66. **Ovígero, garra terminal:** (0) presente; (1) ausente.
67. **Ovígero, garra terminal:** (0) lisa; (1) com ornamentação.
68. **Ovígero, machos:** (0) homogêneo; (1) com apófise no artículo 5; (2) com apófise no artículo 7.
69. **Ovígero, macho, artículo 1:** (0) mais largo que longo; (1) tão largo quanto longo; (2) mais longo que largo.
70. **Ovígero, macho, artículo 2:** (0) curto, do mesmo tamanho do artículo 1; (1) mediano, pouco maior que o artículo 1; (2) alongado, mais de 2x o comprimento do artículo 1.
71. **Ovígero, macho, artículo 3:** (0) independente; (1) fundido ao artículo 4.
72. **Ovígero, macho, artículo 3:** (0) curto, do mesmo tamanho do artículo 1; (1) reduzido, com metade do comprimento do artículo 2 quando este é maior que o 1; (2) mediano, aproximadamente do mesmo tamanho do artículo 2 quando este é maior que o 1; (3) alongado, maior que o artículo 2 quando este é maior que o 1.
73. **Ovígero, macho, artículo 5:** (0) com menos da metade do comprimento do artículo 4; (1) com aproximadamente metade do comprimento do artículo 4; (2) do tamanho do artículo 4; (3) maior que o artículo 4.
74. **Ovígero, macho, artículo 6:** (0) longo, mais de 2x o comprimento do artículo 5; (1) com até 2x o comprimento do artículo 5; (2) do tamanho do artículo 5; (3) um pouco menor que o artículo 5; (4) com menos da metade do comprimento do artículo 5.

75. **Ovígero, macho, último artículo:** (0) maior que o anterior; (1) do mesmo tamanho do anterior; (2) com aproximadamente metade do tamanho do anterior; (3) com menos da metade do anterior.
76. **Toracópodes, posição:** (0) ventrais; (1) laterais.
77. **Projeções intestinais:** (0) apenas no corpo; (1) se estendendo pelas pernas.
78. **Pernas, número de artículos:** (0) nove; (1) oito.
79. **Pernas, formas:** (0) achatadas ou comprimidas lateralmente; (1) cilíndricas.
80. **Pernas, tamanho:** (0) longas, de quatro a cinco vezes o comprimento do tronco; (1) medianas, de duas a três vezes o comprimento do tronco; (2) curtas, menos de duas vezes o comprimento do tronco.
81. **Coxa 2, tamanho relativo:** (0) curta, igual à coxa 1; (1) mediana, até duas vezes o comprimento da coxa 1; (2) alongada, mais de duas vezes o comprimento da coxa 1.
82. **Coxa 2, esporão, região ventral:** (0) não desenvolvido; (1) apenas uma pequena elevação; (2) alongado.
83. **Coxa 3, tamanho:** (0) do mesmo tamanho da coxa 1; (1) maior que a coxa 1.
84. **Tarso, tamanho:** (0) alongado, maior que o própodo; (1) mediano, com aproximadamente o mesmo tamanho do própodo; (2) curto, com pelo menos metade do comprimento do própodo; (3) muito curto, com menos da metade do comprimento do própodo.
85. **Própodo, tamanho relativo:** (0) com menos da metade comprimento da tibia 2; (1) com pelo menos metade do comprimento da tibia 2; (2) do tamanho da tibia 2; (3) maior que a tibia 2.
86. **Própodo, forma:** (0) reto; (1) levemente curvado, sem calcanhar; (2) levemente curvado, com calcanhar; (3) fortemente curvado, com calcanhar.
87. **Própodo, largura:** (0) pelo menos seis vezes mais longo que largo; (1) de três a cinco vezes mais longo que largo; (2) até duas vezes mais longo que largo.
88. **Própodo, calcanhar, ornamentação:** (0) setas; (1) espinhos pequenos; (2) espinhos alongados.
89. **Própodo, sola, ornamentação:** (0) setas; (1) espinhos pequenos; (2) espinhos alongados.
90. **Garra terminal, tamanho relativo:** (0) curta, com menos da metade do comprimento do própodo; (1) com metade ou mais do comprimento do própodo; (2) do tamanho do própodo; (3) maior que o própodo.

91. **Garra terminal, forma:** (0) reta; (1) falciforme, levemente curvada; (2) ganchiforme, fortemente curvada.
92. **Garras auxiliares, tamanho relativo:** (0) não desenvolvidas; (1) reduzidas, minúsculas; (2) com menos da metade do comprimento da garra principal; (3) com metade ou mais da metade do comprimento da garra principal; (4) maiores que a garra principal.
93. **Glândula argamassadora, abertura:** (0) não observada; (1) presente.
94. **Glândula argamassadora, forma da abertura:** (0) poro ou fenda na cutícula; (1) tubo.
95. **Glândula argamassadora, posição das aberturas nas pernas em relação ao eixo transversal:** (0) dorsal; (1) lateral; (2) ventral.
96. **Glândula argamassadora, posição das aberturas nas pernas em relação ao eixo longitudinal:** (0) proximal; (1) na ou próxima à região mediana; (2) distal; (3) distribuído ou espalhado.
97. **Glândula argamassadora, número de aberturas:** (0) uma; (1) duas a 10; (2) mais de 10.
98. **Poros genitais, fêmeas, par de pernas:** (0) todas as pernas; (1) nos três últimos pares; (2) nos dois últimos pares; (3) no último par.
99. **Poros genitais, machos, par de pernas:** (0) todas as pernas; (1) nos três últimos pares; (2) nos dois últimos pares; (3) no último par.
100. **Poros genitais, localização:** (0) nos segmentos do tronco; (1) nas coxas das pernas.
101. **Opistossoma, número de segmentos:** (0) seis; (1) cinco; (2) três; (3) um.
102. **Telson:** (0) presente; (1) perdido.
103. **Abdômen, apêndices:** (0) presentes; (1) perdidos.
104. **Abdômen, tamanho:** (0) longo, mais de 2x o comprimento do processo lateral 4; (1) mediano, até 2x o comprimento do processo lateral 4; (2) curto, do tamanho do processo lateral 4; (3) muito curto, com menos da metade do processo lateral 4.
105. **Abdômen, articulação na base:** (0) presente; (1) ausente.
106. **Abdômen, posição:** (0) subterminal, quase ventral ao segmento 4; (1) terminal, entre os processos laterais 4; (2) dorso-terminal, diagonalmente ao segmento 4; (3) dorsal, à frente dos processos laterais 4.

107. **Abdômen, inclinação em relação ao tronco:** (0) inclinado para baixo; (1) horizontal; (2) diagonal, com um ângulo de aproximadamente 45°; (3) completamente ereto.
108. **Abdômen, inclinação da região distal:** (0) região distal inclinada para baixo; (1) uniforme; (2) região distal inclinada para cima.
109. **Ânus, posição no abdômen:** (0) ventral; (1) apical.
110. **Ovos, tamanho:** (0) muito pequeno, menores que o menor artículo do ovígero; (1) pequenos, do tamanho ou maior que o menor artículo do ovígero; (2) muito grandes.
111. **Ovos, organização:** (0) massa única; (1) dispostas em camadas; (2) distribuídas em “bolsas”.
112. **Ovos:** (0) agrupados; (1) individualizados.

APÊNDICE 4 – Matriz de caracteres

Tabela 4: Matriz de caracteres, parte 1. *Peripatus* a *Austrodecus glaciale*, caracteres 1 a 21. Negrito: espécie-tipo; “+”: espécies fósseis; “-”: caráter não aplicável; “?”: caráter não observado; números de 0 a 9: diferentes estados de caráter.

	#1	#2	#3	#4	#5	#6	#7	#8	#9	#10	#11	#12	#13	#14	#15	#16	#17	#18	#19	#20	#21
<i>Peripatus</i>	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Limulus polyphemus</i>	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Aracnida	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Palaeoisopus problematicus</i> +	1	1	?	0	1	1	0	0	?	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	-	-
<i>Palaeothea devonica</i> +	1	1	?	0	?	?	?	?	?	1	0	0	?	?	?	?	0	0	2	?	0
<i>Flagellopantopus blocki</i> +	1	1	?	0	?	?	?	?	?	1	0	0	0	?	?	?	0	1	0	-	-
<i>Colossopantopodus nanus</i> +	1	1	?	0	1	1	0	0	0	3	0	2	0	?	?	?	0	0	0	-	-
<i>Haliestes dasos</i> +	1	1	?	0	0	2	1	1	1	1	0	1	0	1	?	0	0	0	0	-	-
<i>Eurycyde golem</i> +	1	1	?	1	2	0	1	2	1	2	0	1	0	0	?	0	0	1	0	-	-
<i>Achelia assimilis</i>	1	1	0	1	2	1	0	1	1	2	0	3	0	2	0	0	0	3	0	-	-
<i>Achelia sawyai</i>	1	1	0	1	2	1	1	1	1	2	0	3	0	2	0	0	0	3	0	-	-
<i>Acheliana tropicalis</i>	1	1	0	1	2	3	0	0	2	1	0	2	0	2	0	0	0	1	0	-	-
<i>Ammonothea carolinensis</i>	1	1	0	1	2	1	0	0	1	3	0	3	0	2	0	0	0	0	2	2	1
<i>Ammonothea acheliata</i>	1	1	0	1	1	2	1	1	2	1	0	1	0	2	0	0	0	0	0	-	-
<i>Ammonothea rugulosa</i>	1	1	0	1	2	1	1	1	1	2	0	3	0	2	0	0	0	2	0	-	-
<i>Ammonothea vanninii</i>	1	1	0	1	2	1	1	1	1	1	0	3	0	2	0	0	0	2	0	-	-
<i>Austroraptus polaris</i>	1	1	0	2	3	2	1	1	2	1	1	1	0	2	0	0	0	2	0	-	-
<i>Austroraptus juvenilis</i>	1	1	0	2	3	2	1	1	2	1	1	1	0	2	0	0	0	2	0	-	-
<i>Cilunculus frontosus</i>	1	1	0	0	1	2	0	1	1	1	0	3	0	2	0	0	0	1	0	-	-
<i>Cilunculus achelioides</i>	1	1	0	0	2	1	1	1	1	1	0	2	0	1	0	0	0	2	2	2	1
<i>Dromedopycnon acanthus</i>	1	1	0	1	2	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	-	-
<i>Dromedopycnon arthritis</i>	1	1	0	1	2	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	-	-

<i>Elassorhis laterospinata</i>	1	1	0	1	0	2	2	2	1	0	0	3	0	2	0	0	0	3	0	-	-
<i>Hedgpethius tridentatus</i>	1	1	0	1	2	1	1	1	1	1	0	0	0	2	0	0	0	1	0	-	-
<i>Hedgpethius interstitialis</i>	1	1	0	1	2	1	1	1	1	1	0	0	0	2	0	0	0	1	0	-	-
<i>Hemichela micrasterias</i>	1	1	0	1	1	2	1	1	2	0	0	2	0	2	0	0	0	3	0	-	-
<i>Hemichela nanhaiensis</i>	1	1	0	1	1	2	1	1	2	0	0	2	0	2	0	0	0	3	0	-	-
<i>Megarhethus brevicheliferus</i>	1	1	1	0	1	2	1	1	2	1	0	2	0	2	0	0	0	2	0	-	-
<i>Nymphopsis armatus</i>	1	1	0	1	1	2	1	1	2	1	0	2	0	2	0	0	0	3	1	0	3
<i>Nymphopsis melidae</i>	1	1	0	1	1	2	1	1	2	1	0	2	0	2	0	0	0	3	2	3	1
<i>Oorhynchus aucklandiae</i>	1	1	1	1	2	1	0	1	1	1	0	2	0	2	0	0	0	2	0	-	-
<i>Paranymphon spinosum</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	2	0	0	2	0	2	0	0	0	3	0	-	-
<i>Paranymphon bifilarium</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	2	0	0	2	0	2	0	0	0	3	0	-	-
<i>Proboehmia tubirostris</i>	1	1	0	2	2	3	1	1	2	1	0	2	0	2	0	0	0	2	2	3	0
<i>Prototrygaeus ammothelloides</i>	1	1	0	1	1	2	1	1	2	0	1	2	0	2	0	0	0	3	0	-	-
<i>Prototrygaeus jordanae</i>	1	1	0	1	1	2	1	1	2	1	1	1	0	2	0	0	0	3	0	-	-
<i>Scipiolus plumosus</i>	1	1	0	0	1	2	0	0	2	0	1	2	0	2	0	0	0	0	0	-	-
<i>Scipiolus validus</i>	1	1	0	0	1	2	0	0	2	0	1	2	0	2	0	0	0	0	0	-	-
<i>Sericosura mitrata</i>	1	1	0	0	1	2	0	1	1	1	0	2	0	2	0	0	0	2	0	-	-
<i>Sericosura venticola</i>	1	1	0	0	2	2	0	1	1	1	0	2	0	2	0	0	0	2	0	-	-
<i>Tanystylum styligerum</i>	1	1	0	1	2	1	0	1	1	2	0	3	0	2	0	0	0	3	0	-	-
<i>Tanystylum orbiculare</i>	1	1	0	1	2	2	1	1	2	1	0	3	0	2	0	0	0	3	0	-	-
<i>Trygaeus communis</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	2	0	1	3	0	2	0	0	0	2	2	1	1
<i>Ascorhynchus abyssi</i>	1	1	0	1	2	2	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2	2	1
<i>Ascorhynchus castellioides</i>	1	1	0	1	2	2	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	2	2	0
<i>Bathyzetes setigera</i>	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	2	0	-	-
<i>Bathyzetes virago</i>	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	2	0	-	-
<i>Boehmia chelata</i>	1	1	0	2	1	3	1	1	2	0	0	1	0	2	0	0	0	2	2	1	0
<i>Boehmia longirostris</i>	1	1	0	2	1	3	1	1	2	0	0	1	0	2	0	0	0	2	2	1	0

<i>Calypsopycnon georgiae</i>	1	1	0	0	1	2	1	2	2	0	0	3	0	2	0	0	0	1	0	-	-
<i>Eurycyde hispida</i>	1	1	0	1	2	1	1	2	1	2	0	1	0	0	0	0	0	2	0	-	-
<i>Eurycyde raphiaster</i>	1	1	0	1	2	1	1	2	1	2	0	1	0	0	0	0	0	2	0	-	-
<i>Heterofragilia fimbriata</i>	1	1	0	0	2	2	1	1	1	1	0	2	0	1	0	0	0	2	2	3	1
<i>Heterofragilia major</i>	1	1	0	0	2	2	1	1	1	1	0	2	0	1	0	0	0	2	2	3	0
<i>Nymphonella tapetis</i>	1	1	0	1	2	1	1	1	1	1	0	3	0	1	0	0	0	2	0	-	-
<i>Nymphonella lambertensis</i>	1	1	0	1	2	1	1	1	1	0	0	3	0	1	0	0	0	2	0	-	-
<i>Pycnofragilia hamisetosa</i>	1	1	0	1	2	3	0	1	1	1	0	3	0	2	0	0	0	2	0	-	-
<i>Bango polyonyx</i>	1	1	0	0	1	2	1	1	2	1	2	1	0	2	0	0	0	3	0	-	-
<i>Chonothoe hians</i>	1	1	0	0	1	1	1	1	0	2	0	3	0	1	0	0	0	2	1	1	4
<i>Chonothoe verrucosa</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	1	2	0	2	0	1	0	0	0	2	1	0	1
<i>Decachela discata</i>	1	1	0	0	1	2	1	1	2	0	0	3	0	2	0	0	0	3	0	-	-
<i>Decachela dogieli</i>	1	1	0	0	1	2	1	1	2	0	0	3	0	2	0	0	0	3	0	-	-
<i>Ephyrogymna circularis</i>	1	1	0	2	2	3	2	2	2	0	0	3	0	2	0	0	0	3	0	-	-
<i>Hannonia typica</i>	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	2	0	0	0	2	2	3	0
<i>Hannonia stocki</i>	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	2	0	0	0	2	2	2	0
<i>Mimipallene atlantis</i>	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	2	0	2	0	0	0	2	0	-	-
<i>Pigrogromitus timsanus</i>	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	3	0	1	0	0	0	2	1	1	0
<i>Pycnothoe selkirkii</i>	1	1	0	0	1	2	0	1	2	1	0	3	0	2	0	0	0	2	1	0	1
<i>Pycnothoe flynni</i>	1	1	0	0	1	1	1	1	2	1	0	3	0	2	0	0	0	2	1	0	3
<i>Queubus jamesanus</i>	1	1	0	2	1	3	0	0	1	2	0	1	0	1	0	0	0	2	2	3	0
<i>Queubus echidna</i>	1	1	0	0	1	1	0	0	1	2	1	1	0	1	0	0	0	2	0	-	-
<i>Austrodecus glaciale</i>	1	1	0	2	1	3	0	0	2	2	0	2	1	2	0	1	0	0	2	2	0

Tabela 5: Matriz de caracteres, parte 2. *Peripatus* a *Austrodecus glaciale*, caracteres 22 a 42. Negrito: espécie-tipo; “+”: espécies fósseis; “-”: caráter não aplicável; “?”: caráter não observado; números de 0 a 9: diferentes estados de caráter.

	#22	#23	#24	#25	#26	#27	#28	#29	#30	#31	#32	#33	#34	#35	#36	#37	#38	#39	#40	#41	#42
<i>Peripatus</i>	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-
<i>Limulus polyphemus</i>	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	0	1	-	-	-	-	-	-
Aracnida	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	0	1	-	-	-	-	-	-
<i>Palaeoisopus problematicus</i> +	0	0	0	0	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Palaeothea devonica</i> +	0	0	1	0	1	0	2	0	0	1	?	0	0	?	1	?	?	?	?	?	?
<i>Flagellopantopus blocki</i> +	0	0	0	0	1	0	?	?	0	?	?	?	?	?	1	4	-	-	-	-	-
<i>Colossopantopodus nanus</i> +	0	0	0	0	1	1	2	1	0	0	?	0	?	?	1	4	-	-	-	-	-
<i>Haliestes dasos</i> +	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	?	1	0	0	1	0	0	0
<i>Eurycyde golem</i> +	0	0	1	0	1	1	3	1	0	1	1	0	?	?	1	1	2	0	0	-	-
<i>Achelia assimilis</i>	0	0	0	0	1	1	4	1	0	0	1	0	2	0	1	2	1	0	0	2	3
<i>Achelia sawayai</i>	0	0	0	0	1	1	4	1	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0	0	1	3
<i>Acheliana tropicalis</i>	0	0	1	0	1	1	3	1	0	1	0	0	0	0	1	3	3	0	0	-	-
<i>Ammothea carolinensis</i>	0	0	1	0	1	1	3	1	0	1	1	0	0	0	1	2	1	0	0	2	1
<i>Ammothea acheliata</i>	0	0	1	0	1	1	2	1	0	1	0	0	0	0	1	4	-	-	-	-	-
<i>Ammothella rugulosa</i>	0	0	2	0	1	1	3	2	0	0	2	0	2	0	1	1	0	0	0	2	1
<i>Ammothella vanninii</i>	0	0	0	0	1	1	3	1	0	1	2	0	2	0	1	1	0	0	1	2	1
<i>Austroraptus polaris</i>	0	0	0	0	1	1	3	2	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	2	3
<i>Austroraptus juvenilis</i>	0	0	0	0	1	1	4	2	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	2	3
<i>Cilunculus frontosus</i>	0	0	2	0	1	1	1	2	0	1	2	1	2	2	1	2	3	0	0	-	-
<i>Cilunculus achelioides</i>	0	0	2	0	1	1	3	2	0	1	3	1	2	2	1	2	1	0	0	2	3
<i>Dromedopycnon acanthus</i>	0	0	3	0	1	1	2	2	0	0	1	0	0	0	1	3	0	0	0	2	3
<i>Dromedopycnon arthritis</i>	0	0	3	0	1	1	0	2	1	0	0	0	0	1	1	3	1	0	0	2	3
<i>Elassorhis laterospinata</i>	0	0	1	0	1	1	2	3	1	1	0	0	0	2	1	0	1	1	0	0	0
<i>Hedgpethius tridentatus</i>	0	0	3	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0	0	2	3

<i>Hedgpethius interstitialis</i>	0	0	3	0	1	1	2	0	0	1	1	0	0	0	1	2	1	0	0	2	3
<i>Hemichela micrasterias</i>	0	0	0	0	1	1	2	3	0	0	3	0	2	0	1	0	1	1	0	1	2
<i>Hemichela nanhaiensis</i>	0	0	0	0	1	1	2	3	0	0	3	0	2	0	1	0	1	1	0	1	2
<i>Megarhethus brevicheliferus</i>	1	1	1	0	1	1	2	2	0	1	1	0	1	2	1	1	1	0	0	2	3
<i>Nymphopsis armatus</i>	0	0	0	0	1	1	3	2	0	1	1	0	2	0	1	1	1	0	0	2	3
<i>Nymphopsis melidae</i>	0	0	0	0	1	1	3	2	0	0	2	0	2	0	1	1	0	0	0	2	3
<i>Oorhynchus aucklandiae</i>	0	0	0	0	1	1	3	2	0	0	2	0	2	0	1	1	3	0	0	-	-
<i>Paranymphon spinosum</i>	0	0	0	0	1	1	2	3	0	0	3	0	2	2	1	0	1	1	0	1	1
<i>Paranymphon bifilarium</i>	1	0	1	0	1	1	2	3	0	0	3	0	2	0	1	0	1	2	1	0	1
<i>Proboehmia tubirostris</i>	0	0	1	0	1	1	3	1	0	0	2	0	1	0	1	1	0	0	0	2	2
<i>Prototrygaeus ammothelloides</i>	0	0	1	0	1	1	3	3	0	0	3	0	2	0	1	0	0	0	0	2	3
<i>Prototrygaeus jordanae</i>	0	0	0	0	1	1	2	3	0	0	2	0	2	0	1	0	0	0	0	2	3
<i>Scipiolus plumosus</i>	0	0	0	0	1	1	0	2	0	2	1	0	2	0	1	2	1	0	0	2	3
<i>Scipiolus validus</i>	0	0	0	0	1	1	2	1	0	2	1	0	2	0	1	1	1	0	0	2	3
<i>Sericosura mitrata</i>	0	0	1	0	1	1	3	2	0	0	2	0	2	2	1	2	1	0	0	2	3
<i>Sericosura venticola</i>	0	0	2	0	1	1	3	2	0	0	1	0	0	2	1	2	1	0	0	2	3
<i>Tanystylum stylicherum</i>	0	0	0	0	1	1	4	1	0	1	1	0	1	0	1	3	3	0	0	-	-
<i>Tanystylum orbiculare</i>	0	0	0	0	1	1	4	1	0	1	1	0	0	0	1	3	3	0	0	-	-
<i>Trygaeus communis</i>	0	0	1	1	1	1	3	1	0	1	1	0	0	0	1	1	3	0	0	-	-
<i>Ascorhynchus abyssi</i>	0	0	2	0	1	1	2	1	0	0	1	0	0	0	1	2	1	0	0	2	3
<i>Ascorhynchus castellioides</i>	0	0	2	0	1	1	3	1	0	1	1	0	1	0	1	2	1	0	0	2	3
<i>Bathyzetes setigera</i>	0	0	2	0	1	1	1	3	2	-	-	-	-	2	1	0	0	0	1	2	3
<i>Bathyzetes virago</i>	0	0	2	0	1	1	1	3	2	-	-	-	-	2	1	0	0	0	1	2	3
<i>Boehmia chelata</i>	0	0	0	0	1	1	3	2	0	0	0	0	1	0	1	2	1	1	0	1	1
<i>Boehmia longirostris</i>	0	0	0	0	1	1	3	1	0	0	0	0	0	0	1	2	1	1	0	1	1
<i>Calypsopycnon georgiae</i>	0	0	1	0	1	1	3	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	2	2	2
<i>Eurycyde hispida</i>	0	0	1	0	1	1	3	2	0	1	2	0	2	0	1	1	0	0	0	2	2

<i>Eurycyde raphiaster</i>	0	0	1	0	1	1	3	2	0	0	2	0	2	0	1	1	0	0	0	2	2
<i>Heterofragilia fimbriata</i>	0	0	0	0	1	1	3	1	0	1	2	0	1	2	1	1	0	0	0	2	2
<i>Heterofragilia major</i>	0	0	1	0	1	1	3	1	0	1	2	0	1	1	1	1	0	0	0	2	2
<i>Nymphonella tapetis</i>	1	0	2	0	1	1	2	2	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	2	2	2
<i>Nymphonella lambertensis</i>	1	0	2	0	1	1	2	2	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	2	2	2
<i>Pycnofragilia hamisetosa</i>	1	0	1	0	1	1	2	3	2	-	-	-	-	2	1	1	0	0	0	2	1
<i>Bango polyonyx</i>	0	0	0	1	1	1	3	3	0	0	1	1	2	2	1	1	1	0	1	2	1
<i>Chonotheca hians</i>	0	0	0	0	1	1	3	0	0	2	0	0	0	0	1	3	3	1	2	-	-
<i>Chonotheca verrucosa</i>	0	0	0	0	1	1	3	2	0	1	2	0	2	0	1	3	3	0	0	-	-
<i>Decachela discata</i>	0	0	0	0	1	1	4	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	2	3
<i>Decachela dogieli</i>	0	0	0	0	1	1	4	1	1	1	0	0	0	2	1	1	1	1	2	2	3
<i>Ephyrogymna circularis</i>	0	0	1	0	1	1	3	2	1	0	0	0	0	2	1	0	0	1	0	2	3
<i>Hannonia typica</i>	0	0	2	0	1	1	3	2	0	1	1	0	0	0	1	2	1	0	0	2	2
<i>Hannonia stocki</i>	0	0	2	0	1	1	3	2	0	1	1	0	0	0	1	2	1	0	0	2	2
<i>Mimipallene atlantis</i>	0	0	0	0	1	1	3	2	0	0	2	0	2	2	1	3	3	0	0	-	-
<i>Pigrogromitus timsanus</i>	0	0	1	0	1	1	3	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	1	1
<i>Pycnothea selkirkii</i>	0	0	1	0	1	1	4	1	0	2	0	0	0	0	1	2	1	2	0	1	2
<i>Pycnothea flynni</i>	0	0	1	0	1	1	4	1	0	1	0	0	0	0	1	2	1	2	0	1	2
<i>Queubus jamesanus</i>	0	0	2	0	1	1	2	1	0	0	1	0	1	0	1	4	-	-	-	-	-
<i>Queubus echidna</i>	0	0	2	0	1	1	3	1	1	1	0	0	0	0	1	4	-	-	-	-	-
<i>Austrodecus glaciale</i>	0	0	0	0	1	1	3	0	0	0	3	1	1	0	1	4	-	-	-	-	-

Tabela 6: Matriz de caracteres, parte 3. *Peripatus* a *Austrodecus glaciale*, caracteres 43 a 63. Negrito: espécie-tipo; “+”: espécies fósseis; “-”: caráter não aplicável; “?”: caráter não observado; números de 0 a 9: diferentes estados de caráter.

	#43	#44	#45	#46	#47	#48	#49	#50	#51	#52	#53	#54	#55	#56	#57	#58	#59	#60	#61	#62	#63
<i>Peripatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Limulus polyphemus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Aracnida	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Palaeoisopus problematicus</i> +	0	0	0	0	0	-	-	0	0	1	0	1	0	0	?	?	?	?	0	0	?
<i>Palaeothea devonica</i> +	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Flagellopantopus blocki</i> +	-	-	-	-	-	-	-	-	0	?	0	?	0	?	?	?	?	?	0	?	?
<i>Colossopantopodus nanus</i> +	-	-	-	-	-	-	-	-	0	?	0	?	0	?	?	?	?	?	0	0	?
<i>Haliestes dasos</i> +	0	0	0	0	0	-	-	0	?	?	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	?
<i>Eurycyde golem</i> +	-	-	-	-	-	-	-	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?
<i>Achelia assimilis</i>	0	4	-	-	-	-	-	-	0	2	0	2	0	0	0	0	1	0	1	0	3
<i>Achelia sawayai</i>	0	4	-	-	-	-	-	-	0	2	0	2	0	0	0	0	1	0	1	0	3
<i>Acheliana tropicalis</i>	-	4	-	-	-	-	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	3
<i>Ammonothea carolinensis</i>	1	4	-	-	-	-	-	-	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	5
<i>Ammonothea acheliata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0	1	?	?	0	0	?	?	?	?	1	0	3
<i>Ammothella rugulosa</i>	0	3	3	-	0	-	-	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	3
<i>Ammothella vanninii</i>	0	3	3	-	0	-	-	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	3
<i>Austroraptus polaris</i>	0	3	3	-	0	-	-	0	0	4	0	4	0	0	0	0	0	0	1	0	4
<i>Austroraptus juvenilis</i>	0	4	-	-	-	-	-	-	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	4
<i>Cilunculus frontosus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0	1	?	?	0	0	?	?	?	?	1	0	3
<i>Cilunculus achelioides</i>	0	4	-	-	-	-	-	0	1	?	?	0	0	?	?	?	?	0	1	0	3
<i>Dromedopycnon acanthus</i>	0	4	-	-	-	-	-	-	0	5	0	5	0	0	0	0	0	0	1	0	3
<i>Dromedopycnon arthritis</i>	0	4	-	-	-	-	-	-	0	2	?	?	0	0	?	?	?	?	1	0	3
<i>Elassorhis laterospinata</i>	0	4	-	-	-	-	-	-	0	8	?	?	1	0	?	?	?	?	1	0	4
<i>Hedgpethius tridentatus</i>	0	4	-	-	-	-	-	-	0	?	0	4	0	?	0	6	?	?	1	?	5

<i>Hedgpethius interstitialis</i>	0	4	-	-	-	-	-	-	0	3	0	3	0	0	0	6	1	1	1	0	5
<i>Hemichela micrasterias</i>	0	2	0	-	2	0	1	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	1	0	3
<i>Hemichela nanhaiensis</i>	0	2	0	-	2	0	1	0	0	3	0	3	0	0	?	?	?	?	1	0	3
<i>Megarhethus brevicheliferus</i>	0	4	-	-	-	-	-	-	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	3
<i>Nymphopsis armatus</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	0	?	0	0	?	?	1	0	4
<i>Nymphopsis melidae</i>	0	4	-	-	-	-	-	-	0	1	?	?	0	0	?	?	?	?	1	0	4
<i>Oorhynchus aucklandiae</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0	1	?	?	0	0	?	?	?	?	1	0	3
<i>Paranymphon spinosum</i>	2	0	0	0	3	1	0	0	0	4	0	4	0	0	0	0	0	0	1	0	3
<i>Paranymphon bifarium</i>	2	0	0	1	3	0	0	0	0	3	?	?	0	0	?	?	?	?	1	0	4
<i>Proboehmia tubirostris</i>	0	0	1	1	0	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	4
<i>Prototrygaeus ammothelloides</i>	0	3	3	-	0	-	-	0	0	4	0	4	0	0	0	1	0	0	1	0	4
<i>Prototrygaeus jordanae</i>	0	1	3	-	0	-	-	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	1	0	4
<i>Scipiolus plumosus</i>	1	3	3	-	0	-	-	0	?	?	0	1	0	?	0	1	?	?	1	0	3
<i>Scipiolus validus</i>	1	4	-	-	-	-	-	-	?	?	0	1	0	?	0	1	?	?	1	0	3
<i>Sericosura mitrata</i>	0	4	-	-	-	-	-	-	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	1	0	3
<i>Sericosura venticola</i>	0	4	-	-	-	-	-	-	0	3	?	?	0	0	?	?	?	?	1	0	3
<i>Tanystylum styligerum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0	3	0	3	0	0	0	0	1	0	1	0	4
<i>Tanystylum orbiculare</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0	5	0	5	0	0	0	0	1	0	1	0	4
<i>Trygaeus communis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0	5	0	5	1	0	0	0	1	0	1	0	5
<i>Ascorhynchus abyssi</i>	0	3	3	-	0	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Ascorhynchus castellioides</i>	0	4	-	-	-	-	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Bathyzetes setigera</i>	0	3	3	-	0	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Bathyzetes virago</i>	0	0	0	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Boehmia chelata</i>	0	0	1	0	0	-	-	0	?	?	0	3	0	?	0	0	?	?	0	0	4
<i>Boehmia longirostris</i>	0	0	1	0	0	-	-	0	?	?	0	4	0	?	0	0	?	?	0	0	4
<i>Calypsopycnon georgiae</i>	0	0	1	1	0	-	-	0	?	?	0	1	0	?	0	0	?	?	0	0	3
<i>Eurycyde hispida</i>	0	1	3	-	0	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3

<i>Eurycyde raphiaster</i>	0	1	3	-	0	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Heterofragilia fimbriata</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	0	1	?	?	0	0	?	?	?	?	0	0	4
<i>Heterofragilia major</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Nymphonella tapetis</i>	0	0	3	2	0	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Nymphonella lambertensis</i>	0	0	3	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Pycnofragilia hamisetosa</i>	2	0	1	0	0	-	-	0	0	4	0	4	1	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Bango polyonyx</i>	0	3	3	-	0	-	-	0	?	?	0	9	1	?	0	1	?	?	1	0	4
<i>Chonotheca hians</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	?	?	0	9	1	?	0	3	?	?	1	1	5
<i>Chonotheca verrucosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0	9	?	?	1	1	?	?	?	?	1	1	5
<i>Decachela discata</i>	0	4	-	-	-	-	-	-	0	9	0	9	1	0	0	0	1	0	1	0	4
<i>Decachela dogieli</i>	0	3	3	-	0	-	-	0	0	9	0	9	1	0	0	0	1	0	1	0	4
<i>Ephyrogymna circularis</i>	0	3	3	-	0	-	-	0	0	5	?	?	0	0	?	?	?	?	1	0	4
<i>Hannonia typica</i>	1	0	2	0	0	-	-	0	0	9	0	6	1	0	0	0	0	0	1	0	3
<i>Hannonia stocki</i>	1	0	2	0	0	-	-	0	0	6	?	?	1	0	?	?	?	?	1	0	3
<i>Mimipallene atlantis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0	9	0	9	1	0	0	0	1	0	1	0	4
<i>Pigrogromitus timsanus</i>	0	0	2	0	0	-	-	0	1	-	1	-	-	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Pycnothea selkirkii</i>	0	0	1	0	0	-	-	0	1	-	1	-	-	0	0	0	1	0	1	0	5
<i>Pycnothea flynni</i>	0	0	1	0	0	-	-	0	1	-	1	-	-	0	0	0	1	0	1	0	5
<i>Queubus jamesanus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	0	0	0	1	0	1	0	4
<i>Queubus echidna</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0	8	?	?	1	0	?	?	?	?	1	0	3
<i>Austrodecus glaciale</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0	4	0	4	0	4	0	4	0	0	0	1	5

Tabela 7: Matriz de caracteres, parte 4. *Peripatus* a *Austrodecus glaciale*, caracteres 64 a 84. Negrito: espécie-tipo; “+”: espécies fósseis; “-”: caráter não aplicável; “?”: caráter não observado; números de 0 a 9: diferentes estados de caráter.

	#64	#65	#66	#67	#68	#69	#70	#71	#72	#73	#74	#75	#76	#77	#78	#79	#80	#81	#82	#83	#84
<i>Peripatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-
<i>Limulus polyphemus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-
Aracnida	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-
<i>Palaeoisopus problematicus</i> +	?	?	?	?	?	0	0	0	0	?	?	?	1	?	0	0	1	0	?	0	0
<i>Palaeothea devonica</i> +	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	?	?	?	?	?	?
<i>Flagellopantopus blocki</i> +	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	0	1	?	?	?	?	?
<i>Colossopantopodus nanus</i> +	?	?	?	?	?	0	0	0	0	?	?	?	1	?	?	1	?	?	?	?	?
<i>Haliestes dasos</i> +	?	?	0	?	?	0	1	0	1	2	1	0	1	?	0	0	1	?	?	?	?
<i>Eurycyde golem</i> +	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	1	?	?	?	?	?
<i>Achelia assimilis</i>	1	-	1	-	2	0	1	0	2	2	4	3	1	1	1	1	1	0	2	0	3
<i>Achelia sawyai</i>	1	-	1	-	2	1	1	0	2	2	3	2	1	1	1	1	1	0	1	0	3
<i>Acheliana tropicalis</i>	1	-	1	-	2	0	2	0	1	2	3	3	1	1	1	1	1	1	0	3	
<i>Ammonothea carolinensis</i>	-	-	1	-	2	0	1	0	2	2	3	1	1	1	1	1	0	1	0	0	3
<i>Ammonothea acheliata</i>	1	-	1	-	2	1	1	0	2	2	3	2	1	1	1	1	0	2	0	1	3
<i>Ammonothea rugulosa</i>	1	-	1	-	0	1	1	0	1	2	3	3	1	1	1	1	1	1	0	1	3
<i>Ammonothea vanninii</i>	1	-	1	-	0	1	1	0	2	2	3	3	1	1	1	1	1	0	0	0	3
<i>Austroraptus polaris</i>	1	-	1	-	0	1	1	0	2	2	3	3	1	1	1	1	1	1	0	0	3
<i>Austroraptus juvenilis</i>	1	-	1	-	0	1	1	0	2	2	3	2	1	1	1	1	1	1	1	0	3
<i>Cilunculus frontosus</i>	1	-	1	-	0	2	2	0	1	2	4	2	1	1	1	1	1	1	2	0	3
<i>Cilunculus achelioides</i>	1	-	1	-	0	1	2	0	1	2	4	2	1	1	1	1	1	1	1	0	3
<i>Dromedopycnon acanthus</i>	1	-	1	-	0	2	2	0	1	2	3	3	1	1	1	1	1	1	1	0	3
<i>Dromedopycnon arthritis</i>	1	-	1	-	0	2	2	0	1	2	3	3	1	1	1	1	1	1	0	0	3
<i>Elassorhis laterospinata</i>	1	-	1	-	0	1	1	0	2	3	4	2	1	1	1	1	0	1	0	1	3
<i>Hedgpethius tridentatus</i>	-	-	1	-	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	1	1	0	1	2

<i>Hedgpethius interstitialis</i>	-	-	1	-	2	2	1	0	1	2	3	1	1	1	1	1	1	1	0	1	2
<i>Hemichela micrasterias</i>	1	-	0	0	0	0	0	0	0	2	3	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
<i>Hemichela nanhaiensis</i>	1	-	0	0	0	0	0	0	0	2	3	0	1	1	1	1	1	1	0	1	2
<i>Megarhethus brevicheliferus</i>	1	-	1	-	0	2	1	0	1	2	4	3	1	1	1	1	0	1	0	1	3
<i>Nymphopsis armatus</i>	1	-	1	-	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	0	2	2	0	3
<i>Nymphopsis melidae</i>	1	-	1	-	0	1	1	0	2	2	4	3	1	1	1	1	1	1	2	0	3
<i>Oorhynchus aucklandiae</i>	1	-	1	-	0	1	2	0	1	2	3	3	1	1	1	1	1	0	0	0	3
<i>Paranymphon spinosum</i>	0	2	1	-	0	1	1	0	0	3	4	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1
<i>Paranymphon bifilarium</i>	0	2	1	-	0	1	1	0	0	3	4	1	1	1	1	1	1	0	0	0	2
<i>Proboehmia tubirostris</i>	0	2	0	0	0	0	1	0	2	2	3	0	1	1	1	1	1	0	0	0	2
<i>Prototrygaeus ammothelloides</i>	1	-	1	-	2	2	1	0	1	3	3	3	1	1	1	1	0	1	0	1	3
<i>Prototrygaeus jordanae</i>	1	-	1	-	2	2	1	0	2	3	3	3	1	1	1	1	1	1	0	1	3
<i>Scipiolus plumosus</i>	1	-	1	-	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	1	1	1	0	3
<i>Scipiolus validus</i>	1	-	0	-	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	1	1	1	0	3
<i>Sericosura mitrata</i>	1	-	1	-	0	1	1	0	1	3	3	3	1	1	1	1	1	1	0	1	3
<i>Sericosura venticola</i>	1	-	1	-	0	1	1	0	1	2	3	3	1	1	1	1	1	1	0	0	3
<i>Tanystylum stylicherum</i>	1	-	1	-	2	0	1	0	2	3	3	1	1	1	1	1	1	0	0	0	3
<i>Tanystylum orbiculare</i>	1	-	1	-	2	0	1	0	1	3	3	3	1	1	1	1	1	0	0	0	3
<i>Trygaeus communis</i>	-	-	1	-	2	0	2	0	1	3	3	1	1	1	1	1	1	1	1	0	3
<i>Ascorhynchus abyssi</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	0	2	3	1	1	1	1	1	1	1	1	0	2
<i>Ascorhynchus castellioides</i>	0	1	0	0	0	1	1	0	1	2	3	0	1	1	1	1	1	1	0	0	3
<i>Bathyzetes setigera</i>	0	1	0	0	0	1	1	0	2	2	3	1	1	1	1	1	0	0	0	0	2
<i>Bathyzetes virago</i>	0	1	0	0	0	1	1	0	2	2	3	1	1	1	1	1	0	0	0	0	2
<i>Boehmia chelata</i>	-	-	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	1	0	0	0	3
<i>Boehmia longirostris</i>	-	-	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	1	0	0	0	3
<i>Calypsopycnon georgiae</i>	0	2	1	-	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	1	1	0	0	3
<i>Eurycyde hispida</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	0	2	3	1	1	1	1	1	1	0	0	0	3

<i>Eurycyde raphiaster</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	0	2	3	1	1	1	1	1	1	0	0	0	3
<i>Heterofragilia fimbriata</i>	0	1	0	0	0	1	1	0	2	1	2	0	1	1	1	1	0	0	0	0	3
<i>Heterofragilia major</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	2	2	2	1	1	1	1	1	1	0	0	0	3
<i>Nymphonella tapetis</i>	0	2	0	0	0	0	1	0	2	2	3	1	1	1	1	1	1	0	0	0	3
<i>Nymphonella lambertensis</i>	0	2	0	0	0	0	1	0	2	2	3	1	1	1	1	1	1	0	0	0	3
<i>Pycnofragilia hamisetosa</i>	0	2	1	-	0	1	2	0	1	3	3	0	1	1	1	1	0	1	0	0	3
<i>Bango polyonyx</i>	1	-	1	-	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	1	1	0	0	3
<i>Chonotheca hians</i>	-	-	1	-	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	2	0	0	0	3
<i>Chonotheca verrucosa</i>	-	-	0	0	0	1	1	0	2	3	3	2	1	1	1	1	2	0	0	0	3
<i>Decachela discata</i>	-	-	1	-	2	0	1	0	3	2	3	1	1	1	1	1	2	1	0	0	3
<i>Decachela dogieli</i>	-	-	1	-	2	0	1	0	3	2	3	1	1	1	1	1	2	1	1	0	3
<i>Ephyrogymna circularis</i>	-	-	0	0	0	1	0	0	0	2	2	2	1	1	1	1	0	1	1	0	2
<i>Hannonia typica</i>	0	2	0	0	0	0	1	0	2	2	3	0	1	1	1	1	2	1	1	0	3
<i>Hannonia stocki</i>	0	2	0	0	0	0	1	0	2	2	3	0	1	1	1	1	2	1	0	0	3
<i>Mimipallene atlantis</i>	1	-	1	-	0	1	0	0	0	2	3	1	1	1	1	1	1	1	0	0	2
<i>Pigrogromitus timsanus</i>	1	-	0	0	0	1	1	0	2	2	3	1	1	1	1	1	1	0	0	0	3
<i>Pycnothea selkirkii</i>	-	-	1	-	0	0	1	0	3	2	3	2	1	1	1	1	1	0	2	0	3
<i>Pycnothea flynni</i>	-	-	1	-	0	0	1	0	3	3	3	2	1	1	1	1	1	0	2	0	3
<i>Queubus jamesanus</i>	1	-	0	0	0	0	1	0	2	2	3	0	1	1	1	1	1	1	1	0	3
<i>Queubus echidna</i>	1	-	0	0	0	1	0	0	0	2	3	0	1	1	1	1	2	1	0	0	3
<i>Austrodecus glaciale</i>	-	-	1	-	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	2	0	0	0	3

Tabela 8: Matriz de caracteres, parte 5. *Peripatus* a *Austrodecus glaciale*, caracteres 85 a 105. Negrito: espécie-tipo; “+”: espécies fósseis; “-”: caráter não aplicável; “?”: caráter não observado; números de 0 a 9: diferentes estados de caráter.

	#85	#86	#87	#88	#89	#90	#91	#92	#93	#94	#95	#96	#97	#98	#99	#100	#101	#102	#103	#104	#105
<i>Peripatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-
<i>Limulus polyphemus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	0	-	-
Aracnida	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	0	-	-
<i>Palaeoisopus problematicus</i> +	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	0	0
<i>Palaeothea devonica</i> +	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	0
<i>Flagellopantopus blocki</i> +	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	0	1	0	0
<i>Colossopantopodus nanus</i> +	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	3	1	1	2	0
<i>Haliestes dasos</i> +	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	1	1	0	0
<i>Eurycyde golem</i> +	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	3	1	1	0	0
<i>Achelia assimilis</i>	1	1	1	2	0	0	1	3	1	1	0	2	0	0	2	1	3	1	1	1	1
<i>Achelia sawayai</i>	1	1	1	0	0	0	1	3	1	1	0	2	0	0	2	1	3	1	1	1	1
<i>Acheliana tropicalis</i>	1	1	2	2	0	1	1	3	0	?	?	?	?	0	2	1	3	1	1	2	1
<i>Ammonothea carolinensis</i>	0	1	1	2	0	1	1	3	?	?	?	?	?	2	2	1	3	1	1	2	1
<i>Ammonothea acheliata</i>	0	1	1	2	0	1	1	3	1	0	0	2	0	?	2	1	3	1	1	2	1
<i>Ammonothea rugulosa</i>	1	1	1	2	1	1	1	3	1	1	0	2	0	0	2	1	3	1	1	0	1
<i>Ammonothea vanninii</i>	1	1	1	2	1	1	1	3	1	1	0	2	0	0	2	1	3	1	1	0	0
<i>Austroraptus polaris</i>	1	0	1	2	0	1	0	1	0	-	-	-	-	0	2	1	3	1	1	1	1
<i>Austroraptus juvenilis</i>	0	2	1	1	0	1	1	1	0	-	-	-	-	?	?	1	3	1	1	1	1
<i>Cilunculus frontosus</i>	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	2	0	?	?	1	3	1	1	1	0
<i>Cilunculus achelioides</i>	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	2	?	1	1	1	3	1	1	1	0
<i>Dromedopycnon acanthus</i>	1	1	1	2	1	1	1	3	1	1	0	2	0	?	?	1	3	1	1	1	1
<i>Dromedopycnon arthritidis</i>	0	1	1	2	1	1	1	3	1	1	0	2	0	?	3	1	3	1	1	1	1
<i>Elassorhis laterospinata</i>	0	0	1	0	0	1	1	2	1	1	0	2	0	?	?	1	3	1	1	1	0
<i>Hedgpethius tridentatus</i>	0	0	1	0	0	0	0	4	?	?	?	?	?	?	?	1	3	1	1	2	1

<i>Hedgpethius interstitialis</i>	0	0	1	0	0	0	0	4	1	1	0	1	0	?	?	1	3	1	1	2	1
<i>Hemichela micrasterias</i>	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	3	1	0	0	1	3	1	1	1	1
<i>Hemichela nanhaiensis</i>	1	0	1	0	0	1	1	0	0	-	-	-	-	?	2	1	3	1	1	2	1
<i>Megarhethus brevicheliferus</i>	1	1	0	0	0	1	2	3	1	1	0	2	0	?	?	1	3	1	1	0	0
<i>Nymphopsis armatus</i>	1	1	1	2	1	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	1	3	1	1	1	0
<i>Nymphopsis melidae</i>	1	1	2	2	1	1	2	1	1	1	0	2	0	?	2	1	3	1	1	1	1
<i>Oorhynchus aucklandiae</i>	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	0	1	0	?	2	1	3	1	1	0	0
<i>Paranymphon spinosum</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	-	-	-	-	?	?	1	3	1	1	1	1
<i>Paranymphon bifilarium</i>	1	0	1	0	0	0	0	2	1	0	2	0	1	?	?	1	3	1	1	1	1
<i>Proboehmia tubirostris</i>	0	1	1	0	0	0	1	0	0	-	-	-	-	2	2	1	3	1	1	0	0
<i>Prototrygaeus ammothelloides</i>	1	1	1	2	0	1	2	3	1	1	0	2	0	0	2	1	3	1	1	1	1
<i>Prototrygaeus jordanae</i>	1	1	1	2	0	1	2	3	1	1	0	2	0	0	?	1	3	1	1	1	1
<i>Scipiolus plumosus</i>	1	2	1	2	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	1	3	1	1	2	1
<i>Scipiolus validus</i>	1	2	1	2	1	1	1	0	?	?	?	?	?	0	?	1	3	1	1	2	1
<i>Sericosura mitrata</i>	1	0	1	0	0	1	1	3	1	1	0	0	0	?	?	1	3	1	1	0	0
<i>Sericosura venticola</i>	1	0	1	1	0	0	1	3	1	1	0	0	0	?	2	1	3	1	1	0	0
<i>Tanystylum stylicherum</i>	1	1	1	2	1	1	1	2	1	1	0	2	0	?	?	1	3	1	1	0	1
<i>Tanystylum orbiculare</i>	1	1	1	2	1	1	1	2	1	1	0	2	0	0	2	1	3	1	1	1	1
<i>Trygaeus communis</i>	2	1	1	2	1	1	1	3	1	0	0	2	0	0	2	1	3	1	1	1	1
<i>Ascorhynchus abyssi</i>	1	0	1	0	0	1	1	0	?	?	?	?	?	0	2	1	3	1	1	1	0
<i>Ascorhynchus castellioides</i>	1	1	1	0	0	0	1	0	0	-	-	-	-	0	2	1	3	1	1	1	0
<i>Bathyzetes setigera</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	-	-	-	-	0	2	1	3	1	1	0	0
<i>Bathyzetes virago</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	-	-	-	-	0	2	1	3	1	1	0	0
<i>Boehmia chelata</i>	1	2	1	0	0	1	1	0	?	?	?	?	?	0	?	1	3	1	1	1	0
<i>Boehmia longirostris</i>	1	2	1	0	0	1	1	0	?	?	?	?	?	0	?	1	3	1	1	1	0
<i>Calypsopycnon georgiae</i>	2	0	0	0	0	3	0	0	?	?	?	?	?	0	?	1	3	1	1	0	1
<i>Eurycyde hispida</i>	1	1	1	0	0	0	2	0	?	?	?	?	?	?	?	1	3	1	1	1	0

<i>Eurycyde raphiaster</i>	1	1	1	0	0	0	2	0	1	1	1	0	0	?	?	1	3	1	1	1	0
<i>Heterofragilia fimbriata</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	3	1	1	0	0
<i>Heterofragilia major</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0	-	-	-	-	1	1	1	3	1	1	0	0
<i>Nymphonella tapetis</i>	1	0	1	0	0	2	0	0	0	-	-	-	-	?	?	1	3	1	1	1	0
<i>Nymphonella lambertensis</i>	1	0	1	0	0	2	0	0	0	-	-	-	-	?	?	1	3	1	1	1	0
<i>Pycnofragilia hamisetosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	?	?	1	3	1	1	1	0
<i>Bango polyonyx</i>	1	1	1	2	0	1	1	1	?	?	?	?	?	0	?	1	3	1	1	1	1
<i>Chonothoe hians</i>	2	1	1	0	0	0	2	0	?	?	?	?	?	0	?	1	3	1	1	1	1
<i>Chonothoe verrucosa</i>	1	1	1	0	0	1	2	0	1	1	0	2	0	?	?	1	3	1	1	0	1
<i>Decachela discata</i>	3	0	2	0	2	1	2	0	0	-	-	-	-	0	2	1	3	1	1	1	1
<i>Decachela dogieli</i>	2	0	2	0	2	1	2	0	1	1	0	1	0	0	2	1	3	1	1	1	1
<i>Ephyrogymna circularis</i>	0	0	1	0	0	1	1	0	0	-	-	-	-	?	?	1	3	1	1	1	1
<i>Hannonia typica</i>	1	1	1	0	0	0	2	0	0	-	-	-	-	0	2	1	3	1	1	1	1
<i>Hannonia stocki</i>	1	1	1	0	0	0	2	0	0	-	-	-	-	?	2	1	3	1	1	0	0
<i>Mimipallene atlantis</i>	2	0	1	0	0	1	0	3	1	0	0	2	0	?	?	1	3	1	1	1	1
<i>Pigrogromitus timsanus</i>	3	1	1	0	0	1	2	0	0	-	-	-	-	0	0	1	3	1	1	1	0
<i>Pycnothoe selkirkii</i>	1	1	1	0	0	0	2	2	0	-	-	-	-	0	2	1	3	1	1	1	1
<i>Pycnothoe flynni</i>	1	1	1	0	0	1	1	2	0	-	-	-	-	0	2	1	3	1	1	1	1
<i>Queubus jamesanus</i>	1	3	2	1	0	1	2	0	0	-	-	-	-	?	2	1	3	1	1	1	0
<i>Queubus echidna</i>	1	1	1	0	0	1	2	0	0	-	-	-	-	?	?	1	3	1	1	2	0
<i>Austrodecus glaciale</i>	3	1	1	0	0	0	1	0	1	1	2	1	0	0	?	1	3	1	1	0	1

Tabela 9: Matriz de caracteres, parte 6. *Peripatus* a *Austrodecus glaciale*, caracteres 106 a 112. Negrito: espécie-tipo; “+”: espécies fósseis; “-”: caráter não aplicável; “?”: caráter não observado; números de 0 a 9: diferentes estados de caráter.

	#106	#107	#108	#109	#110	#111	#112
<i>Peripatus</i>	-	-	-	-	-	-	-
<i>Limulus polyphemus</i>	-	-	-	-	-	-	-
Aracnida	-	-	-	-	-	-	-
<i>Palaeoisopus problematicus</i> +	0	0	0	0	?	?	?
<i>Palaeothea devonica</i> +	0	?	?	?	?	?	?
<i>Flagellopantopus blocki</i> +	1	0	0	?	?	?	?
<i>Collossopantopodus nanus</i> +	1	1	0	?	?	?	?
<i>Haliestes dasos</i> +	1	0	0	?	?	?	?
<i>Eurycyde golem</i> +	2	2	0	?	?	?	?
<i>Achelia assimilis</i>	2	2	1	1	1	0	0
<i>Achelia sawayai</i>	2	2	1	1	1	0	0
<i>Acheliana tropicalis</i>	2	2	1	1	1	0	0
<i>Ammothea carolinensis</i>	2	1	1	1	0	?	0
<i>Ammothea acheliata</i>	2	2	1	1	0	?	0
<i>Ammothella rugulosa</i>	2	3	0	1	1	1	0
<i>Ammothella vanninii</i>	3	3	0	1	?	?	?
<i>Austroraptus polaris</i>	1	2	2	1	1	0	0
<i>Austroraptus juvenilis</i>	1	2	2	1	1	?	?
<i>Cilunculus frontosus</i>	1	1	1	1	?	?	?
<i>Cilunculus achelioides</i>	1	1	1	1	?	?	?
<i>Dromedopycnon acanthus</i>	2	2	1	1	2	2	1
<i>Dromedopycnon arthritis</i>	1	1	1	1	?	?	?
<i>Elassorhis laterospinata</i>	1	1	1	1	?	?	?
<i>Hedgpethius tridentatus</i>	2	2	1	1	?	?	?

<i>Hedgpethius interstitialis</i>	2	2	1	1	?	?	?
<i>Hemichela micrasterias</i>	2	2	1	1	0	0	0
<i>Hemichela nanhaiensis</i>	3	3	1	1	?	?	?
<i>Megarhethus brevicheliferus</i>	1	1	0	1	?	?	?
<i>Nymphopsis armatus</i>	2	3	0	1	?	?	?
<i>Nymphopsis melidae</i>	2	2	1	1	?	?	?
<i>Oorhynchus aucklandiae</i>	1	1	1	1	?	?	?
<i>Paranymphon spinosum</i>	3	3	1	1	?	?	?
<i>Paranymphon bifilarium</i>	2	3	0	1	?	2	0
<i>Proboehmia tubirostris</i>	1	1	0	1	?	?	?
<i>Prototrygaeus ammothelloides</i>	1	1	1	1	1	?	0
<i>Prototrygaeus jordanae</i>	1	1	1	1	?	?	0
<i>Scipiolus plumosus</i>	3	3	1	1	?	?	?
<i>Scipiolus validus</i>	3	2	1	1	?	?	?
<i>Sericosura mitrata</i>	2	1	1	1	?	?	?
<i>Sericosura venticola</i>	2	1	0	1	0	2	0
<i>Tanystylum stylicherum</i>	2	2	1	1	?	?	?
<i>Tanystylum orbiculare</i>	2	2	1	1	1	1	0
<i>Trygaeus communis</i>	2	2	2	1	?	?	?
<i>Ascorhynchus abyssi</i>	1	0	0	1	?	?	?
<i>Ascorhynchus castellioides</i>	2	1	0	1	0	0	0
<i>Bathyzetes setigera</i>	1	1	0	1	?	?	?
<i>Bathyzetes virago</i>	1	1	0	1	?	?	?
<i>Boehmia chelata</i>	1	1	1	1	?	?	?
<i>Boehmia longirostris</i>	1	1	1	1	?	?	?
<i>Calypsopycnon georgiae</i>	1	1	1	1	?	?	?
<i>Eurycyde hispida</i>	2	2	1	1	?	?	?

<i>Eurycyde raphiaster</i>	3	2	0	1	?	?	?
<i>Heterofragilia fimbriata</i>	1	1	0	1	?	?	?
<i>Heterofragilia major</i>	1	1	1	1	0	0	0
<i>Nymphonella tapetis</i>	1	0	1	1	0	2	0
<i>Nymphonella lambertensis</i>	1	0	1	1	0	2	0
<i>Pycnofragilia hamisetosa</i>	0	2	0	1	?	?	?
<i>Bango polyonyx</i>	1	2	2	1	?	?	?
<i>Chonothoe hians</i>	2	1	1	1	?	?	?
<i>Chonothoe verrucosa</i>	2	2	1	1	?	?	?
<i>Decachela discata</i>	2	1	1	1	1	2	0
<i>Decachela dogieli</i>	2	1	1	1	1	2	0
<i>Ephyrogymna circularis</i>	1	1	?	1	?	?	?
<i>Hannonia typica</i>	1	0	1	1	?	?	?
<i>Hannonia stocki</i>	1	0	1	1	?	?	?
<i>Mimipallene atlantis</i>	1	1	1	1	0	?	0
<i>Pigrogromitus timsanus</i>	1	1	1	1	1	1	0
<i>Pycnothoe selkirkii</i>	1	1	1	1	?	?	?
<i>Pycnothoe flynni</i>	1	1	1	1	0	2	0
<i>Queubus jamesanus</i>	1	0	1	1	0	0	0
<i>Queubus echidna</i>	1	0	1	1	0	?	0
<i>Austrodecus glaciale</i>	1	1	1	1	?	?	?

Tabela 10: Matriz de caracteres, parte 7. *Austrodecus fryi* a *Labrumoides vibrissa*, caracteres 1 a 21. Negrito: espécie-tipo; “+”: espécies fósseis; “-”: caráter não aplicável; “?”: caráter não observado; números de 0 a 9: diferentes estados de caráter.

	#1	#2	#3	#4	#5	#6	#7	#8	#9	#10	#11	#12	#13	#14	#15	#16	#17	#18	#19	#20	#21
<i>Austrodecus fryi</i>	1	1	0	2	1	3	0	0	2	3	0	3	1	2	0	1	0	0	2	2	0
<i>Pantopipetta capensi</i>	1	1	0	2	1	3	0	0	2	2	0	3	1	2	0	1	0	0	0	-	-
<i>Pantopipetta armoricana</i>	1	1	0	2	1	3	0	0	2	3	0	3	1	2	0	1	0	0	0	-	-
<i>Anoropallene palpida</i>	1	1	1	1	0	2	1	1	1	0	0	3	0	2	1	0	0	2	0	-	-
<i>Anoropallene valida</i>	1	1	1	1	0	2	1	1	1	0	0	3	0	2	1	0	0	2	0	-	-
<i>Austropallene cornigera</i>	1	1	1	2	3	2	2	2	2	0	0	3	0	2	1	0	0	2	0	-	-
<i>Austropallene tibicina</i>	1	1	1	2	3	2	2	2	2	0	0	3	0	2	1	0	0	2	0	-	-
<i>Bamberene dorsospina</i>	1	1	2	2	3	2	1	1	2	2	0	3	0	2	0	0	0	3	2	1	4
<i>Bradypallene espina</i>	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	3	0	2	0	0	0	2	0	-	-
<i>Callipallene brevisrostris</i>	1	1	1	2	0	2	1	1	1	0	0	3	0	2	1	0	0	1	0	-	-
<i>Callipallene seychellensis</i>	1	1	1	2	0	2	1	1	1	0	0	3	0	2	1	0	0	1	0	-	-
<i>Cheilopallene clavigera</i>	1	1	2	1	1	2	1	1	2	0	0	3	0	2	0	0	0	2	0	-	-
<i>Cheilopallene bamberi</i>	1	1	2	1	1	2	1	1	2	0	0	3	0	2	0	0	0	2	0	-	-
<i>Cordylochele malleolata</i>	1	1	1	1	1	2	1	2	2	0	0	3	0	2	1	0	0	2	0	-	-
<i>Cordylochele longicollis</i>	1	1	1	1	1	2	1	2	2	0	0	3	0	2	1	0	0	1	0	-	-
<i>Meridionale laevis</i>	1	1	1	2	0	2	1	1	1	0	0	3	0	2	1	0	0	2	0	-	-
<i>Meridionale ambigua</i>	1	1	1	2	0	2	1	1	1	0	0	3	0	2	1	0	0	1	0	-	-
<i>Neopallene campanellae</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	2	0	0	3	0	2	0	0	0	2	0	-	-
<i>Neopallene antipoda</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	2	0	0	3	0	2	0	0	0	1	0	-	-
<i>Oropallene dimorpha</i>	1	1	1	1	0	2	1	1	1	0	0	3	0	2	1	0	0	2	0	-	-
<i>Oropallene minor</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	2	0	0	2	0	2	1	0	0	2	0	-	-
<i>Pallenoides spinulosum</i>	1	1	1	1	0	2	1	1	1	0	0	3	0	2	1	0	0	1	1	0	4
<i>Pallenoides amazonica</i>	1	1	1	1	0	2	1	1	1	0	0	3	0	2	1	0	0	1	0	-	-
<i>Parapallene australiensis</i>	1	1	1	1	0	2	1	1	1	0	0	3	0	2	1	0	0	1	0	-	-

<i>Parapallene avida</i>	1	1	1	1	0	2	1	1	1	0	0	3	0	2	1	0	0	0	0	-	-
<i>Propallene longiceps</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	2	0	0	3	0	2	1	0	0	2	0	-	-
<i>Propallene kemp</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	2	0	0	3	0	2	1	0	0	1	0	-	-
<i>Pseudopallene circularis</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	2	0	0	3	0	2	1	0	0	2	1	1	3
<i>Pseudopallene zamboangae</i>	1	1	1	2	1	2	1	0	2	0	0	3	0	2	0	0	0	1	0	-	-
<i>Safropallene longimana</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	2	0	0	3	0	2	0	0	0	1	0	-	-
<i>Seguapallene insignatus</i>	1	1	1	1	2	2	1	1	2	0	0	3	0	2	0	0	0	2	0	-	-
<i>Seguapallene crassa</i>	1	1	1	1	2	2	1	1	2	0	0	3	0	2	0	0	0	2	0	-	-
<i>Stylopallene cheilorhynchus</i>	1	1	2	1	1	2	1	1	2	0	0	3	0	2	0	0	0	2	0	-	-
<i>Stylopallene longicauda</i>	1	1	2	1	1	2	1	1	2	0	0	3	0	2	0	0	0	2	0	-	-
<i>Colossendeis borealis</i>	1	1	0	0	1	1	0	0	1	3	0	3	0	1	0	0	0	3	0	-	-
<i>Colossendeis colossea</i>	1	1	0	0	1	1	0	0	1	3	0	3	0	1	0	0	0	1	0	-	-
<i>Decolopoda australis</i>	1	1	0	0	1	1	0	0	1	3	0	3	0	1	0	0	1	3	0	-	-
<i>Decolopoda qasimi</i>	1	1	0	0	1	1	0	0	1	3	0	3	0	1	0	0	1	3	0	-	-
<i>Dodecolopoda mawsoni</i>	1	1	0	0	1	1	0	0	1	3	0	3	0	1	0	0	2	3	0	-	-
<i>Hedggpethia articulata</i>	1	1	0	1	1	0	1	1	1	3	0	2	0	1	0	0	0	1	0	-	-
<i>Hedgpethia calva</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	1	3	0	3	0	1	0	0	0	1	0	-	-
<i>Pentacolossendeis reticulata</i>	1	1	0	1	1	1	0	0	1	2	0	3	0	1	0	0	1	0	0	-	-
<i>Rhopalorhynchus kroeyeri</i>	1	1	0	1	2	0	1	1	1	1	0	3	0	1	0	0	0	0	0	-	-
<i>Rhopalorhynchus clavipes</i>	1	1	0	1	2	0	0	0	1	2	0	3	0	1	0	0	0	0	0	-	-
<i>Endeis spinosa</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	3	0	2	0	0	0	0	0	-	-
<i>Endeis mollis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	3	0	2	0	0	0	0	0	-	-
<i>Boreonymphon robustum</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	2	0	0	2	0	2	0	0	0	2	1	0	1
<i>Boreonymphon abyssorum</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	2	0	0	2	0	2	0	0	0	2	1	0	1
<i>Heteronymphon exiguum</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	2	0	0	3	0	2	0	0	0	2	0	-	-
<i>Heteronymphon krappi</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	2	0	0	3	0	2	0	0	0	1	0	-	-
<i>Neonymphon caecum</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	2	0	0	3	0	2	0	0	0	1	0	-	-

<i>Nymphon grossipes</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	2	0	0	3	0	2	0	0	0	1	0	-	-
<i>Nymphon vulcanellum</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	2	0	0	3	0	2	0	0	0	1	0	-	-
<i>Pentanympion antarcticum</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	2	0	0	3	0	2	0	0	1	1	0	-	-
<i>Sexanympion mirabilis</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	2	0	1	3	0	2	0	0	2	1	0	-	-
<i>Bathypallenopsis pararnollis</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	2	0	1	3	0	2	0	0	0	2	0	-	-
<i>Bathypallenopsis tritonis</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	2	1	0	3	0	2	0	0	0	1	0	-	-
<i>Pallenopsis fluminensis</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	2	0	2	3	0	2	0	0	0	1	0	-	-
<i>Pallenopsis macnelli</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	2	0	2	3	0	2	0	0	0	2	0	-	-
<i>Anoplodactylus lentus</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	2	1	2	2	0	2	0	0	0	1	0	-	-
<i>Anoplodactylus eroticus</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	2	0	2	3	0	2	0	0	0	2	0	-	-
<i>Phoxichilidium femoratum</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	2	0	2	3	0	2	0	0	0	2	0	-	-
<i>Phoxichilidium ungelatum</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	2	0	2	3	0	2	0	0	0	0	0	-	-
<i>Pycnosomia strongylocentroti</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	2	0	1	3	0	2	0	0	0	2	0	-	-
<i>Pycnosomia asterophila</i>	1	1	1	1	2	2	1	1	2	1	1	2	0	2	0	0	0	2	0	-	-
<i>Pentapycnon charcoti</i>	1	1	0	1	0	2	0	0	1	1	0	3	0	2	0	0	1	2	2	2	1
<i>Pentapycnon bouvieri</i>	1	1	0	1	2	1	0	0	1	1	0	3	0	2	0	0	1	2	2	2	1
<i>Pycnogonum littorale</i>	1	1	0	1	2	3	0	0	1	1	0	3	0	2	0	0	0	2	2	2	0
<i>Pycnogonum cessaci</i>	1	1	0	1	1	2	0	0	2	0	0	3	0	2	0	0	0	2	2	1	1
<i>Pycnopallene clauda</i>	1	1	0	0	1	3	0	0	1	2	0	2	0	2	0	0	0	0	2	2	1
<i>Rhynchothorax mediterraneus</i>	1	1	0	1	2	1	0	0	1	1	0	3	0	2	0	0	0	2	2	2	1
<i>Rhynchothorax architectus</i>	1	1	0	1	2	1	0	0	1	1	0	3	0	2	0	0	0	2	1	0	0
<i>Labrumoides vibrissa</i>	1	1	2	1	1	2	1	1	2	1	0	3	0	2	1	0	0	2	0	-	-

Tabela 11: Matriz de caracteres, parte 8. *Austrodecus fryi* a *Labrumoides vibrissa*, caracteres 22 a 42. Negrito: espécie-tipo; “+”: espécies fósseis; “-”: caráter não aplicável; “?”: caráter não observado; números de 0 a 9: diferentes estados de caráter.

	#22	#23	#24	#25	#26	#27	#28	#29	#30	#31	#32	#33	#34	#35	#36	#37	#38	#39	#40	#41	#42
<i>Austrodecus fryi</i>	0	0	0	0	1	1	3	0	0	0	3	1	1	0	1	4	-	-	-	-	-
<i>Pantopipetta capensi</i>	0	0	0	0	1	1	0	3	0	0	3	1	1	2	1	4	-	-	-	-	-
<i>Pantopipetta armoricana</i>	0	0	0	0	1	1	1	2	0	0	3	1	1	2	1	4	-	-	-	-	-
<i>Anoropallene palpida</i>	1	1	2	0	1	1	2	2	0	2	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1
<i>Anoropallene valida</i>	1	1	2	0	1	1	3	2	0	2	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1
<i>Austropallene cornigera</i>	1	1	2	0	1	1	3	2	0	2	0	0	0	0	1	0	1	2	2	0	2
<i>Austropallene tibicina</i>	1	1	2	0	1	1	2	2	0	2	0	0	0	0	1	0	1	2	1	1	0
<i>Bamberene dorsospina</i>	1	0	0	0	1	1	4	0	0	2	1	0	2	0	1	0	1	1	0	0	1
<i>Bradypallene espina</i>	0	0	1	0	1	1	4	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	2	0	2	1
<i>Callipallene brevisrostris</i>	1	1	2	0	1	1	2	1	0	2	0	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1
<i>Callipallene seychellensis</i>	1	1	2	0	1	1	3	2	0	2	0	0	0	0	1	0	1	2	1	0	0
<i>Cheilopallene clavigera</i>	1	1	2	0	1	1	3	1	0	2	1	0	1	0	1	0	1	2	2	0	0
<i>Cheilopallene bamberi</i>	0	0	2	0	1	1	3	1	0	2	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0
<i>Cordylochele malleolata</i>	1	1	2	0	1	1	3	1	1	2	0	0	0	0	1	0	1	2	1	0	1
<i>Cordylochele longicollis</i>	1	1	3	0	1	1	3	1	1	2	0	0	0	0	1	0	1	2	2	0	1
<i>Meridionale laevis</i>	1	1	2	0	1	1	3	1	0	2	1	0	0	0	1	0	1	2	2	0	0
<i>Meridionale ambigua</i>	1	0	2	0	1	1	3	1	0	2	0	0	0	0	1	0	1	2	2	0	0
<i>Neopallene campanellae</i>	1	1	2	0	1	1	2	1	0	2	1	0	0	0	1	0	1	2	1	0	0
<i>Neopallene antipoda</i>	1	1	2	0	1	1	3	1	0	2	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0
<i>Oropallene dimorpha</i>	1	1	2	0	1	1	2	2	0	2	1	0	0	0	1	0	1	2	2	0	0
<i>Oropallene minor</i>	1	1	2	0	1	1	3	1	0	2	0	0	0	0	1	0	1	2	2	0	0
<i>Pallenoides spinulosum</i>	1	1	2	0	1	1	2	2	0	2	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1
<i>Pallenoides amazonica</i>	1	1	2	0	1	1	2	1	0	2	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0
<i>Parapallene australiensis</i>	1	1	3	0	1	1	1	2	0	2	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0

<i>Parapallene avida</i>	1	1	2	0	1	1	0	1	0	2	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0
<i>Propallene longiceps</i>	1	1	2	0	1	1	2	2	0	2	0	0	0	0	1	0	1	2	1	0	0
<i>Propallene kemp</i>	1	1	2	0	1	1	2	2	0	2	0	0	0	0	1	0	1	2	1	0	0
<i>Pseudopallene circularis</i>	1	0	0	0	1	1	4	1	0	2	0	0	0	0	1	0	1	1	2	0	0
<i>Pseudopallene zamboangae</i>	1	1	3	0	1	1	1	2	0	2	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0
<i>Safropallene longimana</i>	0	0	3	0	1	1	1	2	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	2	0	0
<i>Seguapallene insignatus</i>	1	1	2	0	1	1	3	1	0	2	1	0	0	0	1	0	1	2	1	0	1
<i>Seguapallene crassa</i>	1	0	2	0	1	1	4	1	0	2	1	0	0	0	1	0	1	1	2	0	0
<i>Stylopallene cheilorhynchus</i>	0	0	2	0	1	1	4	1	0	2	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1
<i>Stylopallene longicauda</i>	0	0	2	0	1	1	3	2	0	2	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1
<i>Colossendeis borealis</i>	1	0	0	0	1	1	3	1	0	1	0	0	1	0	1	4	-	-	-	-	-
<i>Colossendeis colossea</i>	0	0	1	0	1	1	3	0	0	1	0	0	0	1	1	4	-	-	-	-	-
<i>Decolopoda australis</i>	0	0	0	0	1	1	4	2	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	2
<i>Decolopoda qasimi</i>	0	0	0	0	1	1	4	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	2
<i>Dodecolopoda mawsoni</i>	0	0	0	0	1	1	4	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	2
<i>Hedggpethia articulata</i>	0	0	1	0	1	1	3	1	0	1	0	0	0	0	1	4	-	-	-	-	-
<i>Hedgpethia calva</i>	0	0	1	0	1	1	2	1	0	1	1	1	1	0	1	4	-	-	-	-	-
<i>Pentacolossendeis reticulata</i>	0	0	1	0	1	1	2	1	1	1	0	0	0	0	1	4	-	-	-	-	-
<i>Rhopalorhynchus kroeyeri</i>	0	0	1	0	1	1	0	1	0	2	0	0	0	0	1	4	-	-	-	-	-
<i>Rhopalorhynchus clavipes</i>	0	0	1	0	1	1	0	1	0	2	1	0	1	0	1	4	-	-	-	-	-
<i>Endeis spinosa</i>	0	0	0	0	1	1	1	2	0	2	1	0	1	0	1	4	-	-	-	-	-
<i>Endeis mollis</i>	0	0	0	0	1	1	0	2	0	2	1	0	1	0	1	4	-	-	-	-	-
<i>Boreonymphon robustum</i>	1	1	2	0	1	1	3	1	1	2	0	0	0	2	1	0	1	0	0	0	1
<i>Boreonymphon abyssorum</i>	1	1	2	0	1	1	3	1	1	2	0	0	0	2	1	0	1	0	0	0	1
<i>Heteronymphon exiguum</i>	0	0	2	0	1	1	1	2	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0
<i>Heteronymphon krappi</i>	0	0	3	0	1	1	0	3	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0
<i>Neonymphon caecum</i>	1	0	3	0	1	1	0	2	1	1	0	0	0	2	1	0	1	0	0	0	0

<i>Nymphon grossipes</i>	1	1	2	0	1	1	3	2	0	2	1	0	1	0	1	0	1	2	1	0	0
<i>Nymphon vulcanellum</i>	1	1	2	0	1	1	2	2	0	2	1	0	2	0	1	0	1	2	2	0	0
<i>Pentanymphe antarcticum</i>	1	1	3	0	1	1	1	2	0	2	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0
<i>Sexanymphe mirabilis</i>	1	1	2	0	1	1	3	2	1	2	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0
<i>Bathypallenopsis pararnollis</i>	0	0	1	0	1	1	1	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1
<i>Bathypallenopsis tritonis</i>	0	0	2	0	1	1	2	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	1
<i>Pallenopsis fluminensis</i>	0	0	2	1	1	1	2	2	0	0	1	0	2	0	1	0	1	0	0	1	0
<i>Pallenopsis macnelli</i>	0	0	1	1	1	1	4	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0
<i>Anoplodactylus lentus</i>	0	0	1	1	1	1	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0
<i>Anoplodactylus eroticus</i>	0	0	2	1	1	1	3	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0
<i>Phoxichilidium femoratum</i>	0	0	1	1	1	1	2	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1
<i>Phoxichilidium ungelatum</i>	0	0	0	1	1	1	2	1	0	1	2	0	1	0	1	0	1	0	1	2	0
<i>Pycnosomia strongylocentroti</i>	0	0	0	0	1	1	3	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	2	0
<i>Pycnosomia asterophila</i>	0	0	0	1	1	1	3	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	2	0
<i>Pentapycnon charcoti</i>	0	0	0	0	1	1	3	1	0	0	0	0	0	0	1	4	-	-	-	-	-
<i>Pentapycnon bouvieri</i>	0	0	0	0	1	1	4	1	0	0	0	0	0	0	1	4	-	-	-	-	-
<i>Pycnogonum littorale</i>	0	0	0	0	1	1	3	0	0	1	0	0	0	0	1	4	-	-	-	-	-
<i>Pycnogonum cessaci</i>	0	0	0	0	1	1	3	0	0	1	0	0	0	0	1	4	-	-	-	-	-
<i>Pycnopallene clauda</i>	0	0	0	0	1	1	2	1	0	2	1	0	2	0	1	3	3	0	0	-	-
<i>Rhynchothorax mediterraneus</i>	0	0	0	0	1	1	3	0	0	0	2	1	1	0	1	4	-	-	-	-	-
<i>Rhynchothorax architectus</i>	0	0	0	0	1	1	3	0	1	0	0	1	0	2	1	4	-	-	-	-	-
<i>Labrumoides vibrissa</i>	1	1	1	0	1	1	3	2	0	2	1	0	0	0	1	0	1	1	2	0	0

Tabela 12: Matriz de caracteres, parte 9. *Austrodecus fryi* a *Labrumoides vibrissa*, caracteres 43 a 63. Negrito: espécie-tipo; “+”: espécies fósseis; “-”: caráter não aplicável; “?”: caráter não observado; números de 0 a 9: diferentes estados de caráter.

	#43	#44	#45	#46	#47	#48	#49	#50	#51	#52	#53	#54	#55	#56	#57	#58	#59	#60	#61	#62	#63
<i>Austrodecus fryi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0	4	0	4	1	6	0	7	0	0	0	1	-
<i>Pantopipetta capensi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0	2	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Pantopipetta armoricana</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0	3	0	3	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Anoropallene palpida</i>	2	0	1	0	3	1	0	0	0	6	0	6	0	0	0	0	1	0	1	0	2
<i>Anoropallene valida</i>	2	0	2	2	1	0	2	0	0	6	0	6	0	0	0	0	1	0	1	0	1
<i>Austropallene cornigera</i>	2	0	2	0	0	-	-	0	1	-	1	-	-	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Austropallene tibicina</i>	2	0	2	0	0	-	-	0	1	-	1	-	-	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Bamberene dorsospina</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	1	-	1	-	-	0	0	0	1	0	1	0	4
<i>Bradypallene espina</i>	0	0	1	0	0	-	-	0	0	7	0	7	1	0	0	0	0	0	1	0	4
<i>Callipallene brevirostris</i>	2	0	1	2	2	0	0	0	1	-	1	-	-	0	0	0	1	0	1	0	1
<i>Callipallene seychellensis</i>	2	0	2	2	2	0	0	0	1	-	1	-	-	0	0	0	1	0	1	0	1
<i>Cheilopallene clavigera</i>	2	3	3	-	0	-	-	0	1	-	?	?	-	?	?	?	?	?	1	?	?
<i>Cheilopallene bamberi</i>	2	3	3	-	0	-	-	0	?	?	1	-	-	?	0	0	?	?	1	0	3
<i>Cordylochele malleolata</i>	2	1	3	2	2	1	0	0	1	-	1	-	-	0	0	0	1	0	1	0	2
<i>Cordylochele longicollis</i>	2	1	3	2	2	1	0	0	1	-	1	-	-	0	0	0	1	0	1	0	2
<i>Meridionale laevis</i>	2	0	3	2	1	0	0	0	1	-	?	?	-	?	0	0	?	?	1	0	2
<i>Meridionale ambigua</i>	2	0	3	2	1	0	0	0	1	-	1	-	-	0	0	0	1	0	1	0	3
<i>Neopallene campanellae</i>	2	0	2	1	3	0	0	0	0	9	0	9	1	0	0	0	0	0	1	0	2
<i>Neopallene antipoda</i>	2	0	3	2	2	0	0	0	0	9	0	9	1	0	0	0	0	0	1	0	3
<i>Oropallene dimorpha</i>	2	0	1	2	2	0	0	0	0	6	1	-	0	0	0	0	1	0	1	0	2
<i>Oropallene minor</i>	2	0	1	2	2	0	0	0	0	6	1	-	1	0	0	0	1	0	1	0	1
<i>Pallenoides spinulosum</i>	2	0	2	2	1	0	0	0	1	-	1	-	-	0	0	0	1	0	1	0	1
<i>Pallenoides amazonica</i>	2	0	3	2	1	0	0	0	1	-	1	-	-	0	0	0	1	0	1	0	1
<i>Parapallene australiensis</i>	2	0	3	2	1	0	0	0	1	-	1	-	-	0	0	0	1	0	1	0	3

<i>Parapallene avida</i>	2	0	3	2	1	0	0	0	1	-	1	-	-	0	0	0	1	0	1	0	4
<i>Propallene longiceps</i>	2	0	1	0	3	1	0	0	0	8	1	-	1	0	0	0	1	0	1	0	3
<i>Propallene kemp</i>	2	0	1	0	3	1	0	0	0	8	1	-	1	0	0	0	1	0	1	0	3
<i>Pseudopallene circularis</i>	2	0	2	2	2	1	2	0	1	-	1	-	-	0	0	0	1	0	1	0	4
<i>Pseudopallene zamboangae</i>	2	0	3	2	0	-	-	0	1	-	1	-	-	0	0	0	1	0	1	0	0
<i>Safropallene longimana</i>	2	0	3	1	3	0	0	0	1	-	1	-	-	0	0	0	1	0	1	0	0
<i>Seguapallene insignatus</i>	2	0	1	2	2	0	0	0	1	-	1	-	-	0	0	0	1	0	1	0	2
<i>Seguapallene crassa</i>	2	0	2	2	2	0	0	0	1	-	1	-	-	0	0	0	1	0	1	0	3
<i>Stylopallene cheilorhynchus</i>	1	0	2	0	0	-	-	0	1	-	1	-	-	0	0	0	1	0	1	0	2
<i>Stylopallene longicauda</i>	1	0	3	0	0	-	-	0	1	-	1	-	-	0	0	0	1	0	1	0	2
<i>Colossendeis borealis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Colossendeis colossea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Decolopoda australis</i>	0	0	0	0	0	-	-	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Decolopoda qasimi</i>	0	0	0	0	0	-	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dodecolopoda mawsoni</i>	0	0	0	0	0	-	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hedggpethia articulata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	?	?	0	0	?	?	?	?	0	0	0
<i>Hedgpethia calva</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pentacolossendeis reticulata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhopalorhynchus kroeyeri</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhopalorhynchus clavipes</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Endeis spinosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	3	1	-	-	-	1	0	5
<i>Endeis mollis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	3	1	-	-	-	1	0	5
<i>Boreonymphon robustum</i>	1	0	1	0	0	-	-	0	0	5	0	5	0	0	0	0	0	0	1	0	3
<i>Boreonymphon abyssorum</i>	1	0	0	0	0	-	-	0	0	5	0	5	0	0	0	0	0	0	1	0	3
<i>Heteronymphon exiguum</i>	2	0	2	0	2	0	0	0	0	5	0	5	0	0	0	0	0	0	1	0	3
<i>Heteronymphon krappi</i>	2	0	1	2	3	0	0	0	0	5	0	5	0	0	0	0	0	0	1	0	3
<i>Neonymphon caecum</i>	2	0	0	1	3	0	0	0	0	6	0	6	0	0	0	0	0	0	1	0	3

<i>Nymphon grossipes</i>	2	0	3	2	2	0	0	0	0	5	0	5	0	0	0	0	1	0	1	0	3
<i>Nymphon vulcanellum</i>	2	0	1	2	3	0	0	0	0	5	0	5	0	0	0	0	1	0	1	0	3
<i>Pentanympion antarcticum</i>	2	0	2	0	3	0	0	0	0	5	0	5	0	0	0	0	1	0	1	0	3
<i>Sexanympion mirabilis</i>	2	0	2	0	3	0	0	0	0	5	0	5	0	0	0	0	1	0	1	0	3
<i>Bathypallenopsis pararnollis</i>	1	0	1	1	0	-	-	0	0	9	0	9	1	0	0	0	1	0	1	0	4
<i>Bathypallenopsis tritonis</i>	1	0	1	1	0	-	-	0	0	9	0	9	1	0	0	0	1	0	1	0	4
<i>Pallenopsis fluminensis</i>	1	0	3	2	1	0	2	0	0	9	0	9	1	0	0	2	1	1	1	0	5
<i>Pallenopsis macnelli</i>	1	0	3	2	1	0	2	0	0	9	0	9	1	0	0	1	1	1	1	0	5
<i>Anoplodactylus lentus</i>	1	0	1	1	0	-	-	0	1	-	1	-	-	4	1	-	-	-	1	0	5
<i>Anoplodactylus eroticus</i>	1	0	2	1	0	-	-	0	1	-	1	-	-	4	1	-	-	-	1	0	5
<i>Phoxichilidium femoratum</i>	1	0	1	1	0	-	-	0	1	-	1	-	-	3	1	-	-	-	1	0	5
<i>Phoxichilidium ungelatum</i>	1	0	1	1	0	-	-	0	1	-	1	-	-	5	1	-	-	-	1	0	5
<i>Pycnosomia strongylocentroti</i>	0	0	1	0	0	-	-	0	1	-	1	-	-	4	1	-	-	-	1	0	5
<i>Pycnosomia asterophila</i>	0	0	1	0	0	-	-	0	1	-	1	-	-	4	1	-	-	-	1	0	5
<i>Pentapycnon charcoti</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	2	1	-	-	-	0	1	5
<i>Pentapycnon bouvieri</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	1	1	-	-	-	0	1	5
<i>Pycnogonum littorale</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	1	1	-	-	-	0	0	5
<i>Pycnogonum cessaci</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	4	1	-	-	-	0	0	5
<i>Pycnopallene clauda</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	1	1	-	-	-	0	1	5
<i>Rhynchothorax mediterraneus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0	5	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Rhynchothorax architectus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0	6	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Labrumoides vibrissa</i>	0	0	2	0	2	2	2	0	1	-	1	-	-	?	0	0	?	?	1	0	2

Tabela 13: Matriz de caracteres, parte 10. *Austrodecus fryi* a *Labrumoides vibrissa*, caracteres 64 a 84. Negrito: espécie-tipo; “+”: espécies fósseis; “-”: caráter não aplicável; “? ”: caráter não observado; números de 0 a 9: diferentes estados de caráter.

	#64	#65	#66	#67	#68	#69	#70	#71	#72	#73	#74	#75	#76	#77	#78	#79	#80	#81	#82	#83	#84
<i>Austrodecus fryi</i>	-	-	1	-	0	2	-	-	-	-	-	-	1	1	1	1	2	0	1	0	3
<i>Pantopipetta capensi</i>	0	2	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	2
<i>Pantopipetta armoricana</i>	0	2	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	3
<i>Anoropallene palpida</i>	0	2	1	-	1	1	0	0	0	3	4	1	1	1	1	1	1	1	0	0	3
<i>Anoropallene valida</i>	0	2	1	-	1	1	1	0	1	3	4	1	1	1	1	1	1	1	0	0	3
<i>Austropallene cornigera</i>	0	2	1	-	1	0	1	0	3	3	4	1	1	1	1	1	1	0	0	0	3
<i>Austropallene tibicina</i>	0	2	1	-	1	1	0	0	3	3	4	1	1	1	1	1	0	2	0	0	3
<i>Bamberene dorsospina</i>	0	2	1	-	1	1	0	0	3	3	4	1	1	1	1	1	0	1	1	0	3
<i>Bradypallene espina</i>	1	-	1	-	0	0	1	0	0	2	3	2	1	1	1	1	1	1	1	0	3
<i>Callipallene brevisrostris</i>	0	2	1	-	1	1	1	0	3	3	4	2	1	1	1	1	1	2	0	0	3
<i>Callipallene seychellensis</i>	0	2	1	-	1	1	1	0	3	3	4	1	1	1	1	1	1	2	0	1	3
<i>Cheilopallene clavigera</i>	?	?	?	?	1	0	1	0	3	3	?	?	1	1	1	1	1	2	0	1	3
<i>Cheilopallene bamberi</i>	0	2	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	1	1	0	0	3
<i>Cordylochele malleolata</i>	0	2	0	0	1	1	1	0	3	3	4	1	1	1	1	1	1	1	0	0	3
<i>Cordylochele longicollis</i>	0	2	0	0	1	1	1	0	3	3	4	1	1	1	1	1	0	1	0	0	3
<i>Meridionale laevis</i>	0	2	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	0	2	0	0	3
<i>Meridionale ambigua</i>	0	2	0	0	1	1	1	0	2	3	4	1	1	1	1	1	1	2	0	0	3
<i>Neopallene campanellae</i>	0	2	0	0	1	0	1	0	2	3	4	1	1	1	1	1	1	1	0	0	3
<i>Neopallene antipoda</i>	0	2	1	0	0	0	0	0	0	2	4	1	1	1	1	1	1	1	0	0	3
<i>Oropallene dimorpha</i>	0	2	0	0	1	1	1	0	2	3	4	1	1	1	1	1	1	2	0	0	3
<i>Oropallene minor</i>	0	2	0	0	1	1	1	0	2	3	4	1	1	1	1	1	1	1	0	0	3
<i>Pallenoides spinulosum</i>	0	2	1	-	1	1	1	0	2	3	4	1	1	1	1	1	1	1	0	0	3
<i>Pallenoides amazonica</i>	0	2	1	-	1	0	1	0	2	3	3	1	1	1	1	1	1	1	0	0	3
<i>Parapallene australiensis</i>	0	2	0	1	1	1	1	0	2	3	3	1	1	1	1	1	1	2	0	0	3

<i>Parapallene avida</i>	-	-	0	1	1	1	1	0	2	3	3	1	1	1	1	1	0	1	0	0	3
<i>Propallene longiceps</i>	0	2	1	-	1	1	1	0	2	3	4	2	1	1	1	1	1	1	0	0	3
<i>Propallene kemp</i>	0	2	1	-	1	0	1	0	2	3	4	1	1	1	1	1	1	1	0	0	3
<i>Pseudopallene circularis</i>	0	2	0	0	1	1	1	0	2	3	3	1	1	1	1	1	1	0	0	0	3
<i>Pseudopallene zamboangae</i>	0	1	0	1	1	0	1	0	3	3	3	1	1	1	1	1	0	2	0	0	3
<i>Safropallene longimana</i>	0	2	0	1	0	1	0	0	0	3	4	1	1	1	1	1	1	2	0	0	2
<i>Seguapallene insignatus</i>	0	2	0	0	1	0	1	0	1	2	3	1	1	1	1	1	1	1	0	0	3
<i>Seguapallene crassa</i>	0	2	0	1	1	1	0	0	0	3	4	1	1	1	1	1	1	1	0	0	3
<i>Stylopallene cheilorhynchus</i>	0	2	0	0	1	0	1	0	1	3	4	1	1	1	1	1	1	1	0	0	3
<i>Stylopallene longicauda</i>	0	2	0	1	1	0	1	0	1	3	4	1	1	1	1	1	1	1	0	0	3
<i>Colossendeis borealis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Colossendeis colossea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Decolopoda australis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Decolopoda qasimi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Dodecolopoda mawsoni</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Hedggpethia articulata</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	2	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Hedgpethia calva</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	2	0	0	2	1	1	1	1	0	0	0	0	2
<i>Pentacolossendeis reticulata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Rhopalorhynchus kroeyeri</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1
<i>Rhopalorhynchus clavipes</i>	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1
<i>Endeis spinosa</i>	-	-	1	-	0	2	1	0	1	2	3	2	1	1	1	1	1	1	0	1	3
<i>Endeis mollis</i>	-	-	1	-	0	2	1	0	1	2	3	2	1	1	1	1	1	2	0	1	3
<i>Boreonymphon robustum</i>	0	2	0	0	0	1	0	0	0	2	3	1	1	1	1	1	1	0	0	0	2
<i>Boreonymphon abyssorum</i>	0	2	0	0	0	1	0	0	0	2	3	1	1	1	1	1	1	0	0	0	2
<i>Heteronymphon exiguum</i>	0	2	0	0	0	1	1	0	2	3	3	1	1	1	1	1	0	1	0	0	2
<i>Heteronymphon krappi</i>	0	2	0	0	0	0	1	0	2	3	4	1	1	1	1	1	0	2	0	0	1
<i>Neonymphon caecum</i>	0	2	0	0	0	0	1	0	2	3	4	0	1	1	1	1	0	2	0	0	2

<i>Nymphon grossipes</i>	0	2	0	0	1	1	0	0	0	3	4	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0
<i>Nymphon vulcanellum</i>	0	2	0	1	1	0	1	0	2	3	3	1	1	1	1	1	0	2	0	0	0
<i>Pentanymphe antarcticum</i>	0	2	0	1	1	1	1	0	2	3	3	1	1	1	1	1	0	2	1	1	0
<i>Sexanymphe mirabilis</i>	0	2	0	1	1	1	0	0	0	3	3	1	1	1	1	1	0	2	0	0	0
<i>Bathypallenopsis pararnollis</i>	1	-	1	-	0	0	2	0	1	2	3	1	1	1	1	1	0	2	0	0	3
<i>Bathypallenopsis tritonis</i>	1	-	1	-	0	1	1	0	1	3	3	1	1	1	1	1	0	2	0	0	3
<i>Pallenopsis fluminensis</i>	-	-	1	-	0	1	1	0	1	2	3	2	1	1	1	1	1	1	1	0	3
<i>Pallenopsis macnelli</i>	-	-	1	-	0	1	1	0	1	2	3	2	1	1	1	1	0	1	1	0	3
<i>Anoplodactylus lentus</i>	-	-	1	-	0	2	1	1	1	1	3	2	1	1	1	1	0	2	1	0	3
<i>Anoplodactylus eroticus</i>	-	-	1	-	0	1	1	1	1	1	3	2	1	1	1	1	1	2	2	0	3
<i>Phoxichilidium femoratum</i>	-	-	1	-	0	1	1	1	1	1	3	2	1	1	1	1	1	1	1	0	3
<i>Phoxichilidium ungelatum</i>	-	-	1	-	0	1	2	1	1	1	3	2	1	1	1	1	0	2	1	1	3
<i>Pycnosomia strongylocentroti</i>	-	-	1	-	0	1	2	1	1	1	3	2	1	1	1	1	2	?	?	?	3
<i>Pycnosomia asterophila</i>	-	-	1	-	0	1	2	1	1	1	3	2	1	1	1	1	1	1	0	1	3
<i>Pentapycnon charcoti</i>	-	-	0	0	0	1	1	0	2	2	2	0	1	1	1	1	2	0	0	0	3
<i>Pentapycnon bouvieri</i>	-	-	0	0	0	1	1	0	3	2	2	0	1	1	1	1	2	0	0	0	3
<i>Pycnogonum littorale</i>	-	-	0	0	0	1	0	0	0	2	1	0	1	1	1	1	2	0	0	0	3
<i>Pycnogonum cessaci</i>	-	-	0	0	0	1	1	0	1	2	2	1	1	1	1	1	1	0	0	0	3
<i>Pycnopallene clauda</i>	-	-	-	-	0	0	1	0	2	2	2	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1
<i>Rhynchothorax mediterraneus</i>	1	-	0	0	0	1	0	0	0	1	2	0	1	1	1	1	2	0	0	0	3
<i>Rhynchothorax architectus</i>	1	-	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	2	0	2	0	3
<i>Labrumoides vibrissa</i>	0	2	1	-	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	0	1	0	0	3

Tabela 14: Matriz de caracteres, parte 11. *Austrodecus fryi* a *Labrumoides vibrissa*, caracteres 85 a 105. Negrito: espécie-tipo; “+”: espécies fósseis; “-”: caráter não aplicável; “?”: caráter não observado; números de 0 a 9: diferentes estados de caráter.

	#85	#86	#87	#88	#89	#90	#91	#92	#93	#94	#95	#96	#97	#98	#99	#100	#101	#102	#103	#104	#105
<i>Austrodecus fryi</i>	2	1	1	0	0	0	1	2	1	1	1	1	0	?	?	1	3	1	1	0	1
<i>Pantopipetta capensi</i>	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	2	2	0	?	?	1	3	1	1	0	0
<i>Pantopipetta armoricana</i>	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	2	1	0	?	?	1	3	1	1	0	0
<i>Anoropallene palpida</i>	1	1	1	2	0	1	1	0	1	1	2	3	1	0	0	1	3	1	1	2	1
<i>Anoropallene valida</i>	1	3	1	1	0	1	1	2	1	1	2	3	1	0	0	1	3	1	1	3	1
<i>Austropallene cornigera</i>	2	2	1	1	0	0	1	0	0	-	-	-	-	0	2	1	3	1	1	2	1
<i>Austropallene tibicina</i>	0	2	1	2	1	1	1	0	0	-	-	-	-	0	2	1	3	1	1	3	1
<i>Bamberene dorsospina</i>	1	1	1	2	1	1	2	0	0	-	-	-	-	0	0	1	3	1	1	3	1
<i>Bradypallene espina</i>	1	0	2	0	0	0	1	4	1	1	0	2	0	0	0	1	3	1	1	0	0
<i>Callipallene brevirostris</i>	1	1	1	2	1	0	1	3	0	-	-	-	-	0	2	1	3	1	1	3	1
<i>Callipallene seychellensis</i>	0	1	1	2	1	0	1	3	1	1	2	3	1	0	2	1	3	1	1	2	1
<i>Cheilopallene clavigera</i>	0	0	1	2	2	1	1	0	0	-	-	-	-	?	?	1	3	1	1	1	1
<i>Cheilopallene bamberi</i>	0	0	1	2	2	1	1	0	?	?	?	?	?	0	?	1	3	1	1	1	1
<i>Cordylochele malleolata</i>	0	1	1	2	1	1	2	0	0	-	-	-	-	0	0	1	3	1	1	2	1
<i>Cordylochele longicollis</i>	0	1	1	2	1	1	2	0	0	-	-	-	-	0	0	1	3	1	1	2	1
<i>Meridionale laevis</i>	0	2	2	2	1	1	2	0	?	?	?	?	?	?	?	1	3	1	1	2	1
<i>Meridionale ambigua</i>	0	2	1	2	1	1	1	0	0	-	-	-	-	?	?	1	3	1	1	2	1
<i>Neopallene campanellae</i>	0	0	1	2	1	0	2	3	1	1	2	1	0	?	?	1	3	1	1	1	1
<i>Neopallene antipoda</i>	0	0	1	2	1	1	1	3	0	-	-	-	-	0	2	1	3	1	1	1	1
<i>Oropallene dimorpha</i>	0	1	1	2	1	1	1	3	0	-	-	-	-	0	?	1	3	1	1	1	1

<i>Oropallene minor</i>	1	1	1	2	1	1	1	3	1	1	2	3	1	?	?	1	3	1	1	2	1
<i>Pallenoides spinulosum</i>	1	3	1	2	1	1	2	0	0	-	-	-	-	?	?	?	3	1	1	3	1
<i>Pallenoides amazonica</i>	0	2	1	2	1	1	2	2	0	-	-	-	-	0	1	1	3	1	1	3	1
<i>Parapallene australiensis</i>	0	1	1	2	1	1	1	0	0	-	-	-	-	?	?	1	3	1	1	2	1
<i>Parapallene avida</i>	0	3	1	2	1	1	1	0	0	-	-	-	-	?	?	1	3	1	1	2	1
<i>Propallene longiceps</i>	1	1	1	2	1	1	1	0	1	1	2	3	2	?	?	1	3	1	1	2	1
<i>Propallene kemp</i>	1	1	1	2	1	1	1	0	1	1	2	3	1	?	?	1	3	1	1	2	1
<i>Pseudopallene circularis</i>	1	1	1	2	1	2	1	0	0	-	-	-	-	?	?	1	3	1	1	1	1
<i>Pseudopallene zamboangae</i>	0	0	2	2	2	1	1	0	0	-	-	-	-	?	?	1	3	1	1	3	1
<i>Safropallene longimana</i>	0	1	0	0	0	1	1	0	0	-	-	-	-	?	?	1	3	1	1	1	1
<i>Seguapallene insignatus</i>	0	1	1	2	1	1	1	3	0	-	-	-	-	?	?	1	3	1	1	1	1
<i>Seguapallene crassa</i>	0	1	1	2	1	1	1	3	0	-	-	-	-	?	?	1	3	1	1	1	1
<i>Stylopallene cheilorhynchus</i>	0	3	2	1	0	1	1	0	0	-	-	-	-	0	0	1	3	1	1	1	1
<i>Stylopallene longicauda</i>	0	3	2	1	0	1	1	0	0	-	-	-	-	0	0	1	3	1	1	1	1
<i>Colossendeis borealis</i>	0	0	0	0	0	2	0	0	0	-	-	-	-	0	0	1	3	1	1	0	0
<i>Colossendeis colossea</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	-	-	-	-	0	0	1	3	1	1	1	0
<i>Decolopoda australis</i>	0	0	0	0	0	2	0	0	0	-	-	-	-	0	0	1	3	1	1	0	0
<i>Decolopoda qasimi</i>	0	0	0	0	0	3	0	0	0	-	-	-	-	0	0	1	3	1	1	0	0
<i>Dodecolopoda mawsoni</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	-	0	0	1	3	1	1	0	0
<i>Hedggpethia articulata</i>	0	0	0	0	0	2	0	0	0	-	-	-	-	?	0	1	3	1	1	2	0
<i>Hedgpethia calva</i>	0	0	0	0	0	2	0	0	0	-	-	-	-	0	0	1	3	1	1	3	0
<i>Pentacolossendeis reticulata</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	-	-	-	0	0	1	3	1	1	2	0
<i>Rhopalorhynchus kroeyeri</i>	0	0	0	0	0	2	0	0	0	-	-	-	-	?	?	1	3	1	1	3	0

<i>Rhopalorhynchus clavipes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	-	0	?	1	3	1	1	3	0
<i>Endeis spinosa</i>	0	2	1	2	1	1	1	2	1	0	1	3	2	0	2	1	3	1	1	2	1
<i>Endeis mollis</i>	0	2	1	2	1	1	1	3	1	0	1	3	2	0	2	1	3	1	1	2	1
<i>Boreonymphon robustum</i>	1	0	1	0	0	1	1	1	0	-	-	-	-	0	0	1	3	1	1	2	0
<i>Boreonymphon abyssorum</i>	1	0	1	0	0	1	1	1	0	-	-	-	-	0	0	1	3	1	1	1	0
<i>Heteronymphon exiguum</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	-	-	-	-	?	?	1	3	1	1	1	0
<i>Heteronymphon krappi</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	-	-	-	-	?	?	1	3	1	1	2	1
<i>Neonymphon caecum</i>	0	1	0	0	0	2	2	0	0	-	-	-	-	0	2	1	3	1	1	2	1
<i>Nymphon grossipes</i>	0	0	1	2	2	1	1	2	?	?	?	?	?	?	?	1	3	1	1	2	1
<i>Nymphon vulcanellum</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	2	3	2	0	2	1	3	1	1	1	1
<i>Pentonymphon antarcticum</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	2	0	1	0	1	1	3	1	1	3	1
<i>Sexanymphon mirabilis</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	-	-	-	-	0	0	1	3	1	1	2	1
<i>Bathypallenopsis pararnollis</i>	0	1	1	2	1	1	1	1	1	1	2	1	0	?	?	1	3	1	1	1	0
<i>Bathypallenopsis tritonis</i>	0	0	1	2	1	1	1	1	1	1	2	1	0	?	?	1	3	1	1	1	1
<i>Pallenopsis fluminensis</i>	0	1	1	2	2	1	1	3	1	1	2	1	0	0	2	1	3	1	1	1	1
<i>Pallenopsis macnelli</i>	0	1	1	2	1	1	1	3	1	1	2	1	0	0	2	1	3	1	1	1	1
<i>Anoplodactylus lentus</i>	0	2	1	2	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	2	1	3	1	1	2	1
<i>Anoplodactylus eroticus</i>	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	2	1	3	1	1	2	1
<i>Phoxichilidium femoratum</i>	1	3	1	2	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	1	3	1	1	1	1
<i>Phoxichilidium ungelatum</i>	0	1	1	2	1	1	1	1	1	0	0	3	2	3	2	1	3	1	1	2	1
<i>Pycnosomia stronglylocentroti</i>	?	3	1	1	0	1	2	0	?	?	?	?	?	?	?	1	3	1	1	1	1
<i>Pycnosomia asterophila</i>	1	3	1	2	0	1	2	0	1	0	0	3	2	0	1	1	3	1	1	1	1
<i>Pentapycnon charcoti</i>	1	0	1	0	0	0	1	0	?	?	?	?	?	3	3	1	3	1	1	0	0

<i>Pentapycnon bouvieri</i>	1	1	1	0	0	0	2	0	1	0	1	0	0	0	1	1	3	1	1	0	0
<i>Pycnogonum littorale</i>	2	1	1	0	0	1	1	0	0	-	-	-	-	?	?	1	3	1	1	1	1
<i>Pycnogonum cessaci</i>	3	1	1	0	0	1	1	1	0	-	-	-	-	0	2	1	3	1	1	1	1
<i>Pycnopallene clauda</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	-	?	?	1	3	1	1	1	1
<i>Rhynchothorax mediterraneus</i>	1	1	1	0	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	1	3	1	1	1	1
<i>Rhynchothorax architectus</i>	2	1	1	0	0	0	1	3	1	1	2	1	0	0	2	1	3	1	1	1	1
<i>Labrumoides vibrissa</i>	0	2	1	2	1	1	1	0	?	?	?	?	?	0	?	1	3	1	1	1	1

Tabela 15: Matriz de caracteres, parte 12. *Austrodecus fryi* a *Labrumoides vibrissa*, caracteres 106 a 112. Negrito: espécie-tipo; “+”: espécies fósseis; “-”: caráter não aplicável; “?”: caráter não observado; números de 0 a 9: diferentes estados de caráter.

	#106	#107	#108	#109	#110	#111	#112
<i>Austrodecus fryi</i>	1	1	1	1	?	?	?
<i>Pantopipetta capensi</i>	1	1	1	1	?	?	?
<i>Pantopipetta armoricana</i>	1	1	1	1	?	?	?
<i>Anoropallene palpida</i>	2	2	1	1	?	?	?
<i>Anoropallene valida</i>	2	2	1	1	?	?	?
<i>Austropallene cornigera</i>	2	1	2	1	1	2	0
<i>Austropallene tibicina</i>	2	2	1	1	?	?	?
<i>Bamberene dorsospina</i>	2	2	1	1	?	?	?
<i>Bradypallene espina</i>	1	1	1	1	1	2	0
<i>Callipallene brevisrostris</i>	2	3	1	1	2	2	1
<i>Callipallene seychellensis</i>	2	3	1	1	2	2	1
<i>Cheilopallene clavigera</i>	2	2	1	1	?	?	?
<i>Cheilopallene bamberi</i>	2	2	1	1	?	?	?
<i>Cordylochele malleolata</i>	2	1	1	1	?	?	?
<i>Cordylochele longicollis</i>	2	2	1	1	1	2	0
<i>Meridionale laevis</i>	2	1	1	1	?	?	?
<i>Meridionale ambigua</i>	2	1	1	1	1	2	0
<i>Neopallene campanellae</i>	2	2	1	1	?	?	?
<i>Neopallene antipoda</i>	2	2	1	1	?	?	?
<i>Oropallene dimorpha</i>	2	2	1	1	2	2	?
<i>Oropallene minor</i>	2	2	1	1	?	?	?
<i>Pallenoides spinulosum</i>	3	3	1	1	?	?	?
<i>Pallenoides amazonica</i>	2	2	1	1	?	?	?
<i>Parapallene australiensis</i>	3	3	1	1	?	?	?

<i>Parapallene avida</i>	3	3	1	1	?	?	?
<i>Propallene longiceps</i>	0	1	1	1	2	2	1
<i>Propallene kemp</i>	0	1	1	1	2	2	1
<i>Pseudopallene circularis</i>	2	1	1	1	?	?	?
<i>Pseudopallene zamboangae</i>	3	2	1	1	?	?	?
<i>Safropallene longimana</i>	1	1	1	1	?	?	?
<i>Seguapallene insignatus</i>	2	2	1	1	?	?	?
<i>Seguapallene crassa</i>	2	2	1	1	?	?	?
<i>Stylopallene cheilorhynchus</i>	1	1	1	1	?	?	?
<i>Stylopallene longicauda</i>	1	1	1	1	?	?	?
<i>Colossendeis borealis</i>	1	1	1	1	?	?	?
<i>Colossendeis colossea</i>	1	1	1	1	?	?	?
<i>Decolopoda australis</i>	1	1	1	1	?	?	?
<i>Decolopoda qasimi</i>	1	1	1	1	?	?	?
<i>Dodecolopoda mawsoni</i>	1	1	1	1	?	?	?
<i>Hedggpethia articulata</i>	0	0	0	0	?	?	?
<i>Hedgpethia calva</i>	1	0	0	0	?	?	?
<i>Pentacolossendeis reticulata</i>	1	1	1	1	?	?	?
<i>Rhopalorhynchus kroeyeri</i>	0	0	0	1	?	?	?
<i>Rhopalorhynchus clavipes</i>	0	0	0	1	?	?	?
<i>Endeis spinosa</i>	2	3	1	1	0	1	0
<i>Endeis mollis</i>	2	3	1	1	0	1	0
<i>Boreonymphon robustum</i>	1	1	1	1	?	?	?
<i>Boreonymphon abyssorum</i>	1	1	1	1	0	2	0
<i>Heteronymphon exiguum</i>	2	1	1	1	?	?	?
<i>Heteronymphon krappi</i>	2	2	1	1	0	2	0
<i>Neonymphon caecum</i>	2	2	1	1	2	2	1

<i>Nymphon grossipes</i>	2	2	1	1	?	?	?
<i>Nymphon vulcanellum</i>	2	1	1	1	2	2	1
<i>Pentanymphe antarcticum</i>	2	3	1	1	0	2	0
<i>Sexanymphe mirabilis</i>	2	2	1	1	?	?	?
<i>Bathypallenopsis pararnollis</i>	2	2	1	1	?	?	?
<i>Bathypallenopsis tritonis</i>	2	2	1	1	?	?	?
<i>Pallenopsis fluminensis</i>	2	2	1	1	0	1	0
<i>Pallenopsis macnelli</i>	2	1	1	1	0	1	0
<i>Anoplodactylus lentus</i>	2	3	1	1	?	?	?
<i>Anoplodactylus eroticus</i>	3	3	1	1	1	2	0
<i>Phoxichilidium femoratum</i>	2	2	1	1	?	?	?
<i>Phoxichilidium ungelatum</i>	2	2	1	1	?	?	?
<i>Pycnosomia strongylocentroti</i>	2	1	1	1	?	?	?
<i>Pycnosomia asterophila</i>	1	1	2	1	1	?	0
<i>Pentapycnon charcoti</i>	0	1	1	1	?	?	?
<i>Pentapycnon bouvieri</i>	0	1	1	1	?	?	?
<i>Pycnogonum littorale</i>	1	1	1	1	?	?	?
<i>Pycnogonum cessaci</i>	1	1	1	1	0	0	0
<i>Pycnopallene clauda</i>	1	1	0	1	?	?	?
<i>Rhynchothorax mediterraneus</i>	1	1	1	1	?	?	?
<i>Rhynchothorax architectus</i>	1	1	1	1	0	0	0
<i>Labrumoides vibrissa</i>	2	2	1	1	?	?	?