

André Rinaldo Senna Garraffoni

Morfologia da região cefálica e dos uncini
parapodiais, análise cladística e biogeografia
da família Terebellidae (Annelida:
Polychaeta)

Tese apresentada como requisito parcial à
obtenção do grau de Doutor em Ciências
área de concentração Zoologia. Curso de
Pós-Graduação em Ciências Biológicas,
Zoologia, Setor de Ciências Biológicas da
Universidade Federal do Paraná.

Orientador: Prof. Dr. Paulo da Cunha Lana.

Curitiba

2006

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

André Rinaldo Senna Garraffoni

**Morfologia da região cefálica e dos uncini
parapodiais como base para a análise
cladística e biogeografia da família
Terebellidae (Annelida: Polychaeta)**

Tese apresentada como requisito parcial à
obtenção do grau de Doutor em Ciências
área de concentração Zoologia. Curso de
Pós-Graduação em Ciências Biológicas,
Zoologia, Setor de Ciências Biológicas da
Universidade Federal do Paraná.
Orientador: Prof. Dr. Paulo da Cunha Lana.

Curitiba

2006

“Em meio a tudo isso, porém, não se esquecera das palavras que, em certo dia distante, Takuan lhe dissera: “O verdadeiro bravo é aquele que ama a vida”.

Ainda agora podia sentir viva, no âmago do ser, a noção de que a vida era um bem inestimável, que precisava ser resguardada a todo custo.

Por outro lado, amar a vida não era o mesmo que satisfazer a fome sem nada fazer, ou viver longamente sem nenhum objetivo. Significava, isto sim, esforçar-se para dar sentido a essa inestimável vida no momento em que se via obrigado a dela se despedir, dar-lhe o devido valor, riscar no céu da humanidade, até o último suspiro, o luminoso traço de uma vida plena de significado”

Eiji Yoshikawa – Musashi

“Porque não estou nessa história pra curto prazo. Vou ser muito sincero: acho que a vida é administração de uma biografia. Acho que todos os dias a gente acorda para administrar e é a praia onde tento não fazer grandes besteiras, quero ter uma biografia digna e quero manter meus amigos.”

Washington Olivetto, Caros Amigos (Janeiro de 2005).

“Nada na biologia faz sentido exceto quando analisada sob o contexto da filogenia”

Sterelny and Griffiths (1999)

Momento que passa tão rápido quanto uma onda, momento que parece rastejar como um verme,
Momento de dor enalzeante, momentos de uma felicidade alucinante,
Momento de um beijo doce como mel, momento de repulsa tão amarga quanto o fel,
Momento de explosão do verdadeiro prazer corporal, momento de recusa do mais simples toque.

Momento para amar, lembrar e admirar,
Momento para odiar, esquecer e envergonhar-se.

Momento de solidão no ontem, de dúvida no hoje e da desilusão do amanhã,
Momento de tesão do ontem, da certeza do hoje e da empolgação do amanhã.

Momento para argumentar, perguntar e indagar,
Momento para calar, responder e escutar.

Momento agradavelmente etílico, momento agonizantemente abstêmico,
Momento ínfimo como um grão de areia, momento notório como um farol que ilumina o caminho,
Momento límpido como a água do alto-mar, momento negro como um céu noturno sem estrelas,
Momento de calma igual a superfície do mar liso, momento de tempestade igual ao vento sul,
Momento abraçado no mais puro calor humano, momento recoberto pela mais gélida solidão,
Momentos ruins, contudo, vários bons momentos.

A Anete por todos esses ótimos anos que passamos juntos e pelos muitos que virão!!

Agradecimentos

Com esse trabalho eu encero uma parte importantíssima da minha iniciação na vida acadêmica. Aqui eu não termino apenas os estudos realizados no doutorado, ou na pós graduação, mas concluo todas as etapas necessárias para tornar possível uma meta que venho almejando a mais de uma década, tornar-me um cientista. Sou ciente que para ter percorrido os tortuosos e complicados caminhos existentes na academia, ao longo de todo esse tempo, foi necessário muito esforço, dedicação, gana, e suor. Contudo, sei também que sem o auxílio de muita gente eu não teria as mínimas condições de estar escrevendo, agora, essas linhas. Dessa forma, é mais que necessário, e um imenso prazer, agradecer as pessoas que contribuíram diretamente para meu crescimento intelectual. Tentarei cometer o mínimo de injustiças, pois tenho consciência que algumas pessoas poderão ser esquecidas, mas isso acontecerá mais por minha distração do que por descrédito. Por último, mas não menos importante, como antes de ser um cientista, ou melhor, antes de tentar ser um cientista, não posso esquecer que também sou uma pessoa que vive, discute, compartilha emoções e/ou frustrações. Por isso também gostaria de dedicar algumas palavras de agradecimento as pessoas que me auxiliaram a construir os meus valores sociais e políticos. Para todos vocês o meu mais sincero obrigado!!!!!!

A Dalton Amorim e todo o pessoal do laboratório de Díptera (Jacke, Pinga, Mazza, mãe Bell, Gustavo, Léo, Tim) por ter me auxiliado a dar os primeiros passos no instigante mundo científico e por ter agüentado minha “choradeira” nas horas de incerteza quanto meu futuro profissional.

Ao amigo Paulo Lana por ter disponibilizado todos os recursos materiais disponíveis no laboratório, pelas dicas, sugestões, puxões de orelhas nesses quase 7 anos de contato, pela leitura mais que crítica dessa tese, além de ser um incentivo dia após dia para mim (e para qualquer estudante) que almeja um dia ser um professor e orientador de verdade.

A Maurício Camargo, co-autor dos capítulos 2 e 3, pela inestimável ajuda na parte da estatística multivariada e no desenvolvimento e construção da rede neural artificial. Sem a sua ajuda a viabilidade desses capítulos seria praticamente nula.

Ao amigo Silvio Nihei, co-autor do capítulo 5, pela inestimável ajuda na parte de biogeografia, além de prover-me de literatura apropriada.

Aos ex- e atuais colegas de laboratório de Bentos Luciano, Paulinho, Meire, Luciney, Ana Cláudia, Chico, Zeldon, Pedro, Lica, Wolinsk, Orlei, Michele, Maikon, Gustavo, Verônica, Kalina, Ricardo (não é bentônico, mas já é da casa), Sadrini, Morrissy, Vader, Igor, Daniel, Luciana, e Heliatrice pela amizade, pelas risadas, pelas discussões dos diversos temas, do famoso “Chute o Filo”, pelos inúmeros cafezinhos e chimas. Um agradecimento especial vai para Cinthya, a co-orientadora de todas as horas, pelas ótimas discussões metodológicas e poliquetológicas, correções e, principalmente, por ter sido uma das principais pessoas a me mostrar os verdadeiros meandros taxonomia (eu aprendi a lição com relação a olhar bichos!!!!!! :o).

Zum Herrn Pedro Martinez für das Empfangen und den Antrag auf allen vorhandenen wissenschaftlichen Betriebsmitteln in Forschungsinstitut Senckenberg (DZMB) in Wilhemshaven, für denn kostlichen Grill, als ich fast 3 Monate ohne Fleisch zu essen war, und zu meine deutschen Kollegen Marco, Annika (ich werde niemals das Spiel Werder Bremer x Wolfsburg und das Abendessen bei Annika’s Haus vergessen). Jutta, Christa, Burkhard, Viola, Gritta, Kai, Armin, vielen Dank für die Freundschaft, das Gespräch und die Hilfe.

Zum Herrn Dieter Fiege, der mir den niedergelegten Art material im Senckenberg’s Museum in Frankfurt dargestellt hat. Für die Hilfe, um eine zweite Gelehrsamkeit in Deutschland zu erreichen, wo ich die ungerade Wahrscheinlichkeit hatte, vieles auf Taxonomie zu erlernen (und persönlich die Möglichkeit in einen SEM arbeiten).

A todos os demais professores das várias disciplinas que cursei no mestrado e no doutorado, colegas e funcionários do CEM e do curso de pós-graduação em Zoologia que facilitaram meu trabalho graças às suas amizades e eficiência.

A Capes (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) por ter financiado parte dessa pesquisa através da bolsa que recebi durante parte do doutorado.

Ao DAAD-Capes por ter concedido uma bolsa de estudo na Alemanha na modalidade de visitas curtas.

Aos meus pais, Renato e Elizabeth, e minha irmã Renata pelo carinho, amizade e dedicação, e por me ensinar muita dos ótimos valores que hoje carrego. Também não posso deixar de ressaltar a ajuda financeiramente que eles me forneceram quando entrei no doutorado sem bolsa. São poucas pessoas que ajudariam um “marmanjo” de mais de 25 anos a morar na praia e estudar cladística de Polychaeta :o)

Aos meus colegas de Surfe Prego (lembrem-se o mar sempre tem ondas!!!! e retroceder nunca, render-se jamais!!!!), pelos ótimos momentos no mar e pelas vacas inesquecíveis; a todos os moradores e agregados do Mellrose Place, pelos churras, companhias e por ter me acordado algumas vezes de madrugada (hehehehe); ao Daniel e o Maurício pelas inúmeras horas de descontração jogando os animadíssimos jogos Elifoot e Brasfoot; a todos colegas (incluindo o chefe) do eterno Ictioplâncton (não adianta mudar o nome do laboratório, pois uma vez Ictioplâncton sempre Ictioplâncton) por me agüentarem nas minhas inúmeras visitas, principalmente, quando não agüentava mais olhar para a tese.

Ao Marcelo, César, Sílvio e Rodrigo pelas conversas, discussões científicas e companhia quando tive a honra de dividir a casa com eles em Curitiba e Pontal do Sul.

A minha querida Anete pelo carinho, amor, respeito, atenção, puxões de orelha, além de ter sido uma ótima revisora de várias partes que compõem essa tese :o)!!!!!!!

A Roberto Schwarz por me ajudar com os agradecimentos em alemão.

Agora, quando escrevo essas últimas linhas do agradecimento imaginando-o como o fecho desse 4 anos de dedicação, vem em minha mente um trecho de uma música executada pelos mestres Iommi, Ward, Weezer e Dio:

“O amante da vida não é um pecador, O fim é apenas o início e quanto mais perto
você chegar do significado, mais cedo você saberá que está sonhando,
então isto prossegue, sem parar, sem parar...”

Sumário

Epígrafe.....	iii
Agradecimentos.....	v
Lista de Tabelas.....	xi
Lista de figuras.....	xv
Prefácio.....	xxi
Capítulo 1. Ontogenia de Terebellidae (Polychaeta): o desenvolvimento larval, estruturas cefálicas, primeiros segmentos e fileiras de uncini.	
Resumo.....	01
Introdução.....	02
Larva.....	04
Definições e caracterizações do prostômio, peristômio e estruturas associadas.....	09
Definições e caracterização das cerdas neuropodiais (uncini).....	19
Conclusão.....	27
Referências.....	28
Capítulo 2. Análise morfométrica da variação dos uncini de Terebellidae (Polychaeta).	
Resumo.....	34
Introdução.....	34
Material e métodos.....	36
Resultados.....	40
Discussões.....	41
Referências.....	44
Capítulo 3. Aplicação da morfometria no estudo da variação da forma dos uncini em Terebellidae (Polychaeta): uma reavaliação.	
Resumo.....	47

Introdução.....	48
Material e métodos.....	50
Resultados.....	56
Discussões.....	63
Conclusão.....	66
Referências.....	66

Capítulo 4. Filogenia de Terebellidae (Polychaeta): o problema da ausência de suporte filogenético nas categorias lineanas supra-específicas.

Resumo.....	69
Introdução.....	69
Conhecimento taxonômico corrente dos Terebellidae.....	71
Material e métodos.....	78
Discussão dos caracteres.....	86
Resultados.....	104
Discussão.....	108
Considerações finais.....	121
Referências.....	122

Capítulo 5. Padrões de distribuição em Terebellidae (Annelida: Polychaeta): uma aplicação da análise de parcimônia de endemismo.

Resumo.....	134
Introdução.....	134
Material e Métodos.....	136
Resultados.....	139
Discussão.....	141
Referências.....	146

LISTA DE TABELAS

Capítulo 1. Ontogenia de Terebellidae (Polychaeta): uma revisão sobre o conhecimento do desenvolvimento larval, estruturas cefálicas, primeiros segmentos e fileiras de uncini.

Tabela 1. Presença e ausência de bandas ciliares em espécies de Terebellidae..... 04

Capítulo 2. Primeira aplicação da morfometria no estudo da variação da forma uncinal em espécies de Terebellidae (Polychaeta).

Tabela 1. Lista de espécies de Terebellidae utilizadas no presente estudo..... 37

Tabela 2. Distâncias utilizadas no presente trabalho..... 38

Tabela 2. Resultados da ANOSIM (R Global = 0,51; significância global = 0,2) usando as subfamílias de Terebellidae como grupos. Abreviação: Tere-Terebellinae, Tricho- Trichobanchinae, The- Thelepodinae, Poly- Polycirrinae..... 43

Capítulo 3. Aplicação da morfometria no estudo da variação da forma uncinal em Terebellidae (Polychaeta): uma reavaliação.

Tabela 1. Lista das espécies de Terebellidae utilizadas no presente trabalho..... 50

Tabela 2. . Distâncias utilizadas no presente trabalho..... 52

Tabela 3. Resultados da ANOSIM (R Global = 0,65, Significância global = 0,1%, número de permutações=999) dos uncini do sétimo segmento de diferentes subfamílias de Terebellidae. Abreviações: Tere- Terebellinae, Tricho-Trichobanchinae, The- Thelepodinae, Poly- Polycirrinae..... 59

Tabela 4. Resultados da ANOSIM (R Global = 0,62, Significância global = 0,1%, número de permutações=999) dos uncini do décimo sexto segmento de diferentes subfamílias de Terebellidae. Abreviações: Tere- Terebellinae, Tricho-Trichobanchinae, The- Thelepodinae, Poly- Polycirrinae. 59

Tabela 5. “Eigenvalues” e proporções de variância reportadas para os dois primeiros componentes das análises de ACP efetuadas em uncini do sétimo e décimo sexto segmentos. 61

Tabela 6. Coeficiente de variação dos dois principais componentes das 17 medidas efetuadas em uncini do sétimo segmento (Eixo 1, Seg 7; Eixo 2, Seg 7) e no

décimo sexto (Eixo 1, Seg 16; Eixo 2, Seg 16) segmentos de 30 espécies de Terebellidae.....	61
Tabela 7. Comparação da percentagem de acerto da classificação realizada pela Rede Neural Artificial dos uncini do sétimo segmento de 31 espécies nas 4 subfamílias de Terebellidae.....	62
Tabela 8. Comparação da percentagem de acerto da classificação realizada pela Rede Neural Artificial dos uncini do décimo sexto segmento de 31 espécies nas 4 subfamílias de Terebellidae.....	62
Tabela 9. Comparação da percentagem de acerto da classificação realizada pela Rede Neural Artificial dos uncini do sétimo segmento ao se retirar algumas medidas. O número entre parênteses representa a porcentagem de confiabilidade do teste. A: acerto, E: erro.....	62
Tabela 10. Comparação da percentagem de acerto da classificação realizada pela Rede Neural Artificial dos uncini do décimo sexto segmento ao se retirar algumas medidas. O número entre parênteses representa a porcentagem de confiabilidade do teste. A: acerto, E: erro.....	63

Capítulo 4. Filogenia na família Terebellidae (Polychaeta): o problema da ausência de suporte filogenético nas categorias lineanas supra-específicas.

Tabela 1. Mudanças taxonômicas da família Terebellidae ao longo do tempo. A discriminação dos autores dos gêneros só aparece na primeira vez em que estes são referidos na tabela.....	73
Tabela 2. Organização taxonômica corrente dos terebelídeos. A notação genérica somente possuirá seu autor discriminado nos gêneros que não foram listados na tabela 1.....	77
Tabela 3. Estados dos caracteres dos gêneros pertencentes a família Terebellidae. 1. Pap., papilas nefridiais: (A) ausente, (P) presente (?) sem informação; 2. Brânqu., número de pares brânquias; 3. Brânqu., tipos de brânquias: (D) dicotômicas, (F) filamentosas, (S) subquadradas, (L) lamelares, (A) arborescentes, (-) não aplicável; 4. Lam., lamelas laterais: (A) ausente (P) presente; 5. Noto., tipo de	

notopódios: (L) limbados, (S) serrilhado, (P) pinado, (?) sem informação (-) não aplicável; 6. Noto., primeiro e último segmento com notocerdas; 7. Uncini: Primeiro segmento com uncini: (?) sem informação (-) não aplicável; 8. 2º fileira uncini: Primeiro e último segmento com a fileira alternada de uncini: (?) sem informação (-) não aplicável (Baseado em Holthe, 1986a,b; Hutchings 1977; 1990; 1997a,b; Hutchings & Murray, 1984; Hutchings & Glasby, 1986a,b,c; 1987; 1988; 1990; Hutchings & Peart, 2000; Hutchings, 1977; Nogueira et al 2003; Londono-Mesa, 2003; Garraffoni & Lana, 2003). 79

Tabela 4. Espécies e número de espécimes examinados e organizados em ordem alfabética. Siglas das instituições, tal como adotadas neste trabalho: AM- Australian Museum, Sydney, Austrália; LACM-AHF- Los Angeles Country Museum, Alan Hancock Foundation, Los Angeles, Estados Unidos; MCEM - Museu do Centro de Estudos do Mar, Universidade Federal do Paraná, Pontal do Paraná, Brasil; IBUFRJ- Universidade Federal do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia, Rio de Janeiro, Brasil; SMF- Senckenberg Museum of Frankfurt, Frankfurt, Alemanha; NMWZ- Natural Museum of Wales, Cardiff, País de Gales; SSUC- Sala de Sistemática, Departamento de Ecologia, Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile; BMNH- The Natural History Museum [formalmente British Museum (Natural History)], Londres, Inglaterra,; USNM- Museu Nacional de História Natural, Instituto Smithsonian, Washington DC, Estados Unidos; HZM- Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität, Hamburgo, Alemanha; MHN- Museu de História Natural de Campinas, Campinas, Brasil; ECOSUR- Colección de Referencia, Chetumal, México..... 82

Tabela 5. Caracteres utilizados na presente análise..... 94

Tabela 6. Discrepâncias entre as informações da literatura e as observações da presente análise..... 103

Tabela 7. Relação das subfamílias dos Terebellidae com suas respectivas diagnoses e referências na literatura..... 111

Tabela 8. Relação dos gêneros dos Terebellidae com suas respectivas diagnose e referência na literatura..... 115

Capítulo 5. Padrões de distribuição em Terebellidae (Annelida: Polychaeta): uma aplicação da análise de parcimônia de endemismo.

Tabela 1. Nível de endemismo entre as espécies de terebelídeos distribuídas em 30 diferentes áreas de endemismo..... 139

Tabela 2. Endemismo das espécies nas 30 áreas de distribuição mundial mostrando o número de espécies endêmicas e sua porcentagem em relação ao total..... 140

LISTA DE FIGURAS

Capítulo 1. Ontogenia de Terebellidae (Polychaeta): o desenvolvimento da larva trocófora, estruturas cefálicas, primeiros segmentos e fileiras de uncini.

- Figura 1. Detalhe dos notopódios do quarto, quinto e sextos segmentos de uma larva com 8 segmentos de *Loimia* sp., com indicação das cerdas capilares, que permanecem, e as cerdas claviformes, que desaparecem no adulto. Escala: 9 μm 08
- Figura 2. Embriogênese e o início do desenvolvimento larval em Polychaeta (Anderson 1966). A Gastrulação em *Eupomatus* (corte parasagital), B Gastrulação em *Podarke* (visão esquemática da lateral direita), C Trocophora em estágio avançada em *Galeolaria* (visão frontal)..... 10
- Figura 3. Quatro esquemas para relacionar as diferentes partes da trocófora com o corpo de um Polychaeta adulto (Schroeder e Hermans 1975). O esquema D é proposto como alternativa para os demais. Os números representam os segmentos; pr: prostômio, p: peristômio, g: zona de crescimento. A trocófora-adulto segundo Goodrich (1897), B trocófora-adulto segundo Woltereck (1905), C trocófora-adulto segundo Anderson (1959), D trocófora-adulto segundo Schroeder e Hermans (1975) e Hatschek (1878)..... 11
- Figura 4. A. Diagrama esquemático do sistema nervoso de *Pista cristata* em vista dorsal; B. Região anterior, visão lateral esquerda, de *Pista cristata* (Modificado de Orrhage 2001). Abreviações: ntbd: nervo dos tentáculos bucais e da crista dorsal, cno: cerdas notopodiais, tu: tori uncinífero, cn: cordão nervoso, ctv: comissura transversal ventral, br1-br2: primeira e segunda brânquia, gse: gânglio subesofágico, cce: conexão círculo-esofágico, nsb: nervo do segmento bucal, tc: trato comum, nse: nervo do saco estomodal, ratc: raiz anterior do trato comum, rptc: raiz posterior do trato comum, nn: nervo nucal, neg: nervo estomogástrico..... 13
- Figura 5. Larva de *Loimia* sp. com 11 segmentos. Escala, 90 μm 16
- Figura 6. Vista ventral da larva-juvenil de *Loimia* sp. Escala: 22 μm 18
- Figura 7. Comparação das estruturas presentes nos lábios de duas espécies de Terebellidae. A e C mostram as interpretações segundo Dales (1955), e B e D mostram

as interpretações segundo o presente trabalho. A-B *Polycirrus aurantiacus*, C-D *Amphitrite johnstoni*. (Modificado de Dales 1955). Legendas: 1s: primeiro segmento, a-e: diferentes partes que compõem o lábio inferior (mais detalhes no texto)..... 20

Figura 8. Comparação das estruturas presentes nos lábios de duas espécies de Terebellidae. A e C mostram as interpretações segundo Dales (1955), e B e D mostram as interpretações segundo o presente trabalho. A-B *Lanice conchilega*, C-D *Terebellides stroemii* (Dales 1955). Legendas: 1s: primeiro segmento, a-e: diferentes partes que compõem o lábio inferior (mais detalhes no texto)..... 21

Figura 9. Esquema mostrando as diferentes interpretações das partes que compõem a região anterior dos Terebellidae (A-B Thelepodinae, C-D *Artacama*, E-F Polycirrinae). A, C, E mostram as interpretações segundo Zhadan e Tzetlin (2002). B, D, F mostram as interpretações segundo o presente trabalho. (Zhadan e Tzetlin 2002). Legendas: C: cérebro, E: esôfago, FSL: expansão livre do lábio superior, LS: lábio superior, LI: lábio inferior OB: órgão bucal, P: prostômio, 1S: primeiro segmento..... 22

Figura 10. Esquema ilustrando as modificações decorrentes do desenvolvimento da larva ao adulto nos primeiros segmentos de 8 espécies de Terebellidae, baseado em observações realizadas no presente trabalho e por Bhaud (1988a,b), Bhaud e Grémare (1988), Wilson (1928), Blake (1991), McHugh (1993), Heimler (1981), Eckelbarger (1974). Legendas: L: larva, A: adulto, P: prostômio. Numeração indica as posições dos segmentos..... 24

Figura 11. Hipótese sobre as diferentes origens do processo posterior nas espécies de Terebellinae e do manúbrio de cabo longo nas espécies de Trichobranchinae. A Quetogênese de *Nicola zostericola*, Terebellinae (Bartolomaeus 1998), B Uncini com processo posterior de *Lanicides lacuna*, Terebellinae (Hutchings e Glasby, 1988), C Uncini com manúbrio na forma de cabo longo de *Terebellides sepultura*, Trichobranchinae (Garraffoni e Lana 2003), D Quetogênese de *Capitela capitata*, Capitellidae (Bartolomaeus 1998)..... 25

Figura 12. Juvenil de *Lanice conchilega*. A parte anterior (A) da larva está à esquerda e a posterior (P) à direita. A numeração indica as posições do segmento.

Escala: 22µm.....	26
Figura 13. Esquema ilustrando a disposição da segunda fileira de uncini em <i>Nicolea zostericola</i> e <i>Paraeupolymnia uspiana</i> . Setas representam os uncini e a numeração indica as posições dos segmentos.....	26

Capítulo 2. Primeira aplicação da morfometria no estudo da variação da forma uncinal em espécies de Terebellidae (Polychaeta).

Figura 1. Medidas morfométricas realizadas em uncini de espécies de Terebellidae. A. <i>Steblosoma atos</i> , Thelepodidae (modificado de Hutchings e Glasby, 1987); B. <i>Reteterebella aloba</i> , Terebellinae (modificado de Hutchings e Glasby, 1988); C. <i>Polycirrus bicrinalis</i> , Polycirrinae (modificado de Hutchings e Glasby, 1986); D. <i>Octobranthus longipes</i> , Trichobranchinae (modificado de Blankensteyn, 1988) F. <i>Lanicides fascia</i> , Terebellinae (modificado de Hutchings e Glasby, 1988).....	39
--	----

Figura 2. Gráfico em duas dimensões do escalonamento multidimensional não-métrico aplicado às 17 distâncias medidas em uncini de 30 unidades taxonômicas operacionais.....	41
--	----

Figura 3. Dendrograma com 30 espécies de Terebellidae obtido através de uma análise de similaridade utilizando distância euclidiana. Para as abreviações, veja tabela 1. Ter: Terebellinae, The: Thelepodinae, Poly: Polycirrinar, Tri: Trichobranchinae.....	42
---	----

Capítulo 3. Aplicação da morfometria no estudo da variação da forma uncinal em Terebellidae (Polychaeta): uma reavaliação.

Figura 1. Medidas morfométricas realizadas em uncini de espécies de Terebellidae. A. <i>Polycirrus aurantiacus</i> , Polycirrinae; B. <i>Artacama benedeni</i> , Terebellinae; B. <i>Pista</i> sp.; C-D. <i>Terebellides anguicomus</i> , Trichobranchinae; E. <i>Thelepus</i> sp1, Thelepodinae; <i>Pista</i> sp., Terebellidae.....	53
---	----

Figura 2. Esquema mostrando o funcionamento de rede neural artificial de multi-camadas com 4 neurônios na camada de entrada, 4 neurônios na camada oculta e 2 neurônios de saída.....	56
---	----

Figura 3. Resultados da análise de proximidade sobre as médias das 17 medidas do sétimo segmento das 31 unidades taxonômicas operacionais utilizadas na presente análise.....	58
Figura 4. Resultados da análise de proximidade sobre as médias das 17 medidas do décimo sexto segmento das 31 unidades taxonômicas operacionais utilizadas na presente análise.....	58
Figura 5. Análise de componente principal do sétimo segmento de 31 espécies de Terebellidae.....	60
Figura 6. Análise de componente principal do décimo sexto segmento de 31 espécies de Terebellidae.....	60

Capítulo 4. Filogenia na família Terebellidae (Polychaeta): o problema da ausência de suporte filogenético nas categorias lineanas supra-específicas.

Figura 1. Região anterior de Terebellidae, em vista ventral: três dos principais padrões morfológicos relativos à forma do prostômio (Hutchings, 2000a). Legenda: LSE, lábio superior expandido; LSA, lábio superior alongado; LSC, lábio superior compacto. Escala: 1 mm.....	89
--	----

Figura 2. Padrões morfológicos das brânquias em Terebellidae (Malmgren, 1866). A. <i>Thelepus cincinnatus</i> (brânquias filiformes originadas de vários pontos), B. <i>Neoamphitrite grayi</i> (brânquia arborescente com dicotomias originadas apenas nas partes finais dos ramos brânquiais), C. <i>Amphitrite johnstoni</i> (brânquias arborescentes com os ramos secundários com diâmetros menores que os ramos primários), D. <i>Amphitrite cirrata</i> (brânquia com ramos distais filamentosos).....	91
--	----

Figura 3. Padrões morfológicos das brânquias em Terebellidae. A. Formato arborescente com as dicotomias originando-se apenas dos filamentos secundários (<i>Loimia medus</i>) B. Filamentos brânquias organizados em uma forma circular (<i>Pista</i> sp.) ou apresentar, mais parecendo uma bifurcação. C. Brânquia lamellar única (<i>Terebellides anuicomus</i>). Escalas: A, B: 0,1 mm; C: 0.4mm.....	93
--	----

Figura 4. Diferentes padrões morfológicos da área glandular ventral. A. <i>Terebellides stroemii</i> (Trichobranchinae), B. <i>Isolda pulchella</i> (Ampharetidae), C.	
--	--

<i>Alvinella pompejana</i> (Alvinellidae), D. <i>Thelepus</i> sp. (Thelepodinae), E. <i>Terebella lapidaria</i> (Terebellidae), F. <i>Polycirrus caliendrum</i> (Polycirrinae). Legenda: AGVL: área glandular ventral lisa; AGVU: área glandular ventral com almofada única; AVPM: almofadas ventrais pareadas do mesmo nível; AVPAb: almofadas ventrais pareadas abaixo da altura das almofadas laterais; AVPAC: almofadas ventrais pareadas acima da altura das almofadas laterais.....	95
Figura 5. Esquema demonstrando as várias posições das papilas nefridiais em espécies de Terebellidae.....	96
Figura 6. Notopódio ramificado da região anterior de <i>Enoplobranchus sanguinea</i> . Escala: 0,1 mm.....	98
Figura 7. Distribuição esquemática dos uncini da família Terebellidae. A. Espécies de Thelepodinae e algumas espécies de Polycirrinae (espécies que possuem uncini nos neuropódio); B. Parte das espécies da subfamília Terebellinae (p. ex. <i>Terebella</i> , <i>Pseudopista rostrata</i> , <i>Leaena abbranchiata</i>); C. Parte das espécies da subfamília Terebellinae (p. ex. <i>Nicolea</i> , <i>Eupolymnia</i> , <i>Pista</i>); D. Parte das espécies da subfamília Terebellinae (<i>Loimia</i> e <i>Lanice</i>); E. Parte das espécies da subfamília Trichobanchinae (<i>Octobanchus</i> , <i>Trichobanchus</i> e <i>Unobanchus</i>); F. Parte das espécies da subfamília Trichobanchinae (<i>Terebellides</i>).....	100
Figura 8. Expansão lateral do neuropódio abdominal (ELNA) visualizado numa espécie do gênero <i>Artacama</i> (Rozbaczylo & Méndez, 1996).....	101
Figura 9. Consenso estrito sumarizando as relações filogenéticas obtidas em 96543 cladogramas mais parcimoniosos, com 384 passos, índice de consistência igual a 0,2552, índice de retenção igual a 0,7617e índice reescalado de 0,1944.....	106
Figura 10. Continuação do consenso estrito da figura 9.....	107

**Capítulo 5. Padrões de distribuição em Terebellidae (Annelida: Polychaeta):
uma aplicação da análise de parcimônia de endemismo.**

Figura 1. Áreas de endemismo utilizadas no presente estudo e numeradas de 1-30 (van Soest e Hajdu, 1997; Glasby, 1999). 1, Ártico; 2, Boreal Atlântico Leste; 3, Boreal Atlântico Oeste; 4, Atlântico Nordeste; 5, Mediterrâneo Oeste; 6, Mediterrâneo Leste; 7, Californiano; 8, Pacífico Oeste; 9, Caribenho; 10, Brasileiro; 11, Oeste Da

África; 12, Mar Vermelho; 13, Oceano Índico Oeste; 14, Oceano Índico Central; 15, Indo Malasiano; 16, Pacífico Central; 17, Noroeste Australiano; 18, Nordeste Australiano; 19, África do Sul; 20, Sudoeste Africano; 21, Sudoeste Atlântico; 22, Chileno; 23, Nova Zelândia; 24, Sudoeste Australiano; 25, Sudeste Australiano; 26, Tasmânico; 27, Antártico; 28, Magelânico; 29, Mar do Japão-China; 30, Pacífico Boreal..... 137

Figura 2. Dois cladogramas igualmente parcimoniosos com a pressuposição de não dispersão (parcimônia de Dollo) para as 30 áreas de endemismo..... 142

Figura 3. Cladograma da figura 2A plotado sobre o mapa mundi..... 144

Apresentação

A biologia evolutiva é o estudo da história da vida e dos processos que levaram à sua diversidade. Baseada nos princípios da adaptação, no acaso e na história, a biologia evolutiva procura explicar todas as características dos organismos ocupando, por isso, uma posição central dentro das ciências biológicas (Futuyma, 2002).

A disciplina que hoje entendemos como biologia evolutiva contém uma infinidade de tópicos ocultos por de trás desse nome. Todavia, pode-se colocar que, de uma maneira geral, ela contém dois objetivos principais, segundo Futuyma (2002): a descoberta da história da vida na terra e a compreensão dos processos responsáveis por gerar toda a diversidade que nos deparamos hoje. Destrinchando cada um desses objetivos, nota-se que o primeiro está associado à inferência das relações de parentescos entre as espécies através da filogenia, à descoberta de quando uma determinada espécie apareceu ou desapareceu (extinção) e ao entendimento das modificações das diversas características (p.ex., morfológicas, fisiológicas, comportamentais, ecológicas) ao longo do tempo. Já o segundo objetivo está relacionado com a compreensão da origem da variabilidade hereditária, dos processos que promovem as alterações na natureza e do processo onde populações transformam-se em espécies. Assim, essa tese foi realizada com objetivo de fornecer informações para o entendimento da diversidade dos terebelídeos quanto a três fenômenos históricos: a forma, representada pela similaridade e diferenças nos atributos dos organismos, o tempo, representado pela genealogia do organismo no tempo, e o espaço, representado pela história do organismo no espaço que ele habita (Croizat, 1964; in Morrone & Crisci, 1995).

A tese foi desenvolvida com o intuito de prover o maior número de informações no sentido de melhorar a compreensão dos vários aspectos da biologia evolutiva dos terebelídeos. Assim, o primeiro capítulo versa sobre os aspectos do desenvolvimento ontogenético das espécies de Terebellidae, mais precisamente as mudanças nas características morfológicas ao longo do tempo, como do prostômio, peristômio, tentáculos bucais e cerdas notopodiais e neuropodiais. Nesse capítulo existe também uma discussão a respeito da conceituação de larva trocófora nos Polychaeta e em Terebellidae, além de comentários sobre a larva aulófora. No segundo e terceiro capítulos são discutidas as

melhores maneiras de se estudar, compreender e classificar as variações fenotípicas das cerdas neuropodiais e dos uninci, utilizando o método da morfometria e de marcos anatômicos, juntamente com análises multivariadas e dos modelos preditivos gerados pela implementação de um programa baseado em rede neural artificial. Já o quarto capítulo tem como tema principal a reconstrução das relações filogenéticas das espécies que compõem a família. Além disso, este capítulo possui um histórico das alterações taxonômicas da família e seus sub-grupos ao longo dos anos, uma discussão detalhada dos caracteres morfológicos, ecológicos e reprodutivos utilizados na análise e uma discussão sobre o *status* taxonômico da subfamília Trichobranchinae. Por último, o quinto capítulo encerra a tese discutindo o padrão de distribuição de um grande número de espécies de Terebellidae através de uma análise de biogeografia utilizando a metodologia de análise de parcimônia de endemismo.

Referências:

Futuyma, D. J. (2002). Evolução, ciência e sociedade. Sociedade Brasileira de Genética. 73p. <http://www.sbg.org.br>

Morrone, J. J. & Crisci, J. V. (1995). Historical biogeography: Introduction to Methods. Annual Review of Ecology and Systematics, 26, 373-401.

Capítulo 1. Ontogenia de Terebellidae (Polychaeta): uma revisão sobre o conhecimento do desenvolvimento larval, estruturas cefálicas, primeiros segmentos e fileiras de uncini¹

RESUMO

O presente trabalho teve como objetivo revisar as variações ontogenéticas da região anterior de espécies da família Terebellidae, incluindo o prostômio, peristômio e estruturas relacionadas, os primeiros segmentos e os uncini. Para a realização dos estudos comparativos e inferências de homologias, foram utilizados dados obtidos diretamente da literatura ou derivados da observação sistemática de séries de desenvolvimento de quatro espécies de Terebellidae (*Loimia* sp, *Lanice conchilega*, *Nicolea venustula* e *Paraeupolyminia uspiana*). As espécies estudadas não possuem larva trocophora, devido à ausência do metatroco, das cerdas orais e do canal ciliar alimentar, embora todas as outras bandas ciliares estejam presentes. A larva aulófora planctônica está restrita apenas aos gêneros *Lanice* e *Loimia*, ao contrário do reportado na literatura. A origem dos tentáculos bucais é prostomial, sendo o prostômio facilmente identificado como a região acima da banda do prototroco na larva. Já no adulto, o prostômio contém um conjunto de células nervosas denominadas de cérebro. O peristômio, região que contém o orifício bucal, é innervado pelo nervo estomogástrico e composto por duas partes distintas, o lábio superior e o lábio inferior que, internamente ao orifício bucal, contém o bulbo ventral. A perda dos primeiros notopódios e neuropódios ao longo do desenvolvimento é um padrão recorrente em espécies de terebelídeos. Neste caso, as cerdas notopodiais claviformes, típicas das fases iniciais de desenvolvimento, desaparecem em períodos subsequentes, podendo ser utilizadas para delimitar ou definir o período larval. A análise da quetogênese mostra que o desenvolvimento do manúbrio longo na forma de cabo e do processo posterior ocorre a partir de distintas partes do uncini. Por último, a distribuição dos uncini em fileira dupla foi re-interpretada redescrevendo as modificações que tais estruturas sofrem ao longo do desenvolvimento ontogenético.

Palavras Chaves: Terebellidae, larva aulófora, quetogênese, desenvolvimento ontogenético, prostômio, peristômio.

¹ Artigo formatado de acordo com as normas da revista Zoomorphology

INTRODUÇÃO

O desenvolvimento ontogenético pode ser entendido como um processo constante através do qual um determinado organismo sofre alterações graduais na forma de um ou mais elementos (morfológicos, fisiológicos, etc), desde a fertilização do ovo e embriogênese até a idade adulta ou reprodutiva (Qian 1999). Em geral este processo de desenvolvimento das formas larvais até adultas é muito evidente em organismos marinhos devido às sucessivas metamorfoses que ocorrem ao longo do tempo (Strathmann 1993). Contudo, apesar dessa facilidade na observação das modificações dos vários caracteres, diagnosticadas por Strathmann (1993), os estudos ou dados relativos às modificações ontogenéticas em vários grupos de Polychaeta ainda apresentam grandes lacunas. Um exemplo disso é a família Terebellidae, com mais de 550 espécies válidas agrupadas em 72 gêneros distintos e distribuídos mundialmente desde águas rasas até oceanos profundos. Este grupo possui muitos estudos sistemáticos, principalmente taxonômicos (veja Capítulo 5 desta tese para uma lista detalhada das referências), mas a biologia da reprodução e da ontogenia dos integrantes desse táxon foi ainda muito pouco estudada.

O estudo do desenvolvimento ontogenético nas espécies que compõem a família Terebellidae concentrou-se, principalmente, nas descrições das transformações estruturais de poucos caracteres em algumas espécies. Há pouquíssima informação sobre as primeiras fases larvais (Wilson 1928; Heimler 1981; Bhaud e Grémare 1988; Blake 1991). A maioria dessas descrições foi realizada a partir de estudos de espécies isoladas, sem o objetivo de detectar padrões de desenvolvimento comuns entre elas. Os trabalhos de McHugh (1993) e Bhaud (2000) são as poucas exceções encontradas na literatura, já que apresentam estudos comparativos do ciclo de vida de várias espécies de Terebellidae e da biologia de larvas e juvenis de alguns integrantes dessa família.

Portanto, é evidente a dificuldade na compreensão de questões básicas, tanto da função estrutural quanto do ciclo de vida e do desenvolvimento ontogenético nas espécies de Terebellidae, e, até mesmo, no reconhecimento de padrões comuns a todas elas. Este problema está relacionada com a tradicional dificuldade de caracterização do prostômio e peristômio e com a ausência de estudos comparativos da morfologia da larva e do adulto com o intuito de encontrar padrões comuns às diversas espécies. Outro grave problema gerado pelo desconhecimento das modificações ontogenéticas é a confusão em relação às homologias das várias estruturas da região anterior ou cefálica,

ocasionando uma terminologia taxonômica igualmente confusa. Por exemplo, Day (1967) mencionou que “o prostômio nos terebelídeos adultos não é distinto, e tal fato só contribui para aumentar as dúvidas em relação às homologias segmentais das estruturas anteriores”. Blankensteyn e Lana (1987) comentaram que "o pequeno tamanho das espécies do gênero e o grau de fusão do prostômio com os primeiros segmentos tornam difíceis as avaliações das homologias segmentares da região anterior”. Por sua vez, Rouse e Pleijel (2001) iniciaram o capítulo referente à morfologia e fisiologia dos terebelídeos com a frase: “A natureza da cabeça nos Terebellidae, especialmente no que se refere ao peristômio, ainda precisa ser totalmente resolvida”. Mais recentemente, Zhadan e Tzetlin (2002) afirmaram que o prostômio de Terebellidae e Trichobranchidae é reduzido e fundido ao peristômio, mas que a definição do limite entre ambos é muito difícil de ser estabelecido nos adultos.

Com relação aos problemas de terminologia, Garraffoni e Lana (2004a) analisaram a inconsistência dos diferentes termos empregados por diferentes autores na denominação das estruturas prostomiais e peristomiais localizadas na região anterior. Como exemplo, os termos *lóbulo tentacular* (Fauvel 1927; Kingston e Mackie 1980), *membrana tentacular* (Hutchings e Peart 2000) e *segmento bucal* (Fauvel 1927; Monro 1936; Holthe 1986b; Hutchings e Peart 2000) foram utilizados indistintamente para designar o lábio superior, o lábio inferior e até mesmo o primeiro segmento.

Nesse contexto, o presente trabalho tem como objetivo preencher as lacunas acima reportadas utilizando informações obtidas principalmente em dados existentes na literatura pretérita contribuindo, assim, para um melhor entendimento das modificações ontogenéticas da região anterior (incluindo prostômio, peristômio e estruturas relacionadas) e dos primeiros segmentos dos terebelídeos. O trabalho também fornece subsídios para o questionamento da definição da larva trocophora nas espécies de Terebellidae, do significado evolutivo da larva aulófora e das modificações morfológicas associadas com a presença de uma larva planctônica. Além disso, como enfatizado por Bhaud (1988a), o estudo do desenvolvimento nos representantes dessa família é importante no sentido de esclarecer o significado adaptativo dos diferentes modos de reprodução, além de produzir informações que poderão ser utilizadas como base para o estabelecimento das relações filogenéticas internas do táxon.

Larva

Caracterização das larvas das espécies de Terebellidae

O presente estudo possibilitou a atualização do trabalho de Rouse (1999) sobre a ausência e a presença das bandas ciliares em espécies de Terebellidae. Além disso, foram encontradas na literatura (Scott 1909, 1910; Thorson 1946; Eckelbarger 1974; Fauchald 1983; Blake 1991; McHugh 1993) pelo menos 5 espécies não utilizadas por Rouse (1999) para estabelecer os padrões das bandas ciliares nessa família, com base nos trabalhos de Willemoes-Sühm (1871), Bhaud e Grémare (1988), Heimler (1981), Mead (1897, 1899), Okuda (1946), Plate e Husemann (1994) e Wilson (1892) (Tabela 1).

Tabela 1. Presença e ausência de bandas ciliares em espécies de Terebellidae.

Espécies	Prototroco	Telotroco	Metatroco	Tufo apical	Neurotroco	Referência
<i>Eupolymnia crescentis</i>	Presente	Presente	Ausente	Presente	Presente	McHugh 1993
<i>Thelepus crispes</i>	Presente	Presente	Ausente	Ausente	Presente	McHugh 1993
<i>Ramex californiensis</i>	Presente	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente	Blake 1991
<i>Eupolymnia nebulosa</i>	Presente	Presente	Ausente	Presente	Presente	Bhaud e Grémare 1988, Rouse 1999
<i>Lanice conchilega</i>	Presente	Presente	Ausente	Presente	Ausente	Rouse 1999
<i>Nicolea zostericola</i>	Presente	Presente	Ausente	Ausente	Ausente	Eckelbarger 1974
<i>Amaena occidentalis</i>	Presente	Presente	Ausente	Ausente	Ausente	Fauchald 1983
<i>Terebellides stroemii</i>	Presente	Presente	Ausente	Presente	Presente	Rouse 1991

A partir da combinação dos dados de Rouse (1999) e dos dados gerados no presente trabalho foi possível observar que nenhuma das espécies analisadas possui o metatroco. Apenas as bandas ciliares do prototroco, telotroco, neurotroco, zona ciliar alimentar e tufo apical estão presentes, mas raramente de forma concomitante. As únicas exceções são as larvas das espécies *Eupolymnia crescentis*, *E. nebulosa* e *Terebellides stroemii* que, exceto pelo metatroco, apresentam todas as bandas ciliares concomitantemente. Desta forma, a afirmação de Rouse (1999) de que o prototroco, o telotroco, o tufo apical e o neurotroco estão presentes, enquanto o metatroco e o canal alimentar estão ausentes nas larvas dos terebéledeos está apenas parcialmente correta. Rouse (1999) afirmou que as espécies das famílias Terebellidae e Trichobranchidae não apresentam a larva trocófora, já que não possuem o metatroco, as cerdas orais e o canal ciliar alimentar, embora todas as outras bandas ciliares estejam presentes. Por outro lado, Bhaud (1988b) referiu-se à existência de trocófora nas espécies da família Terebellidae, salientando, ainda, que as larvas de duas espécies dessa família, *Lanice*

conchilega e *Eupolymnia nebulosa*, são mais parecidas entre si do que com outras larvas trocóforas presentes nas demais espécies de Polychaeta, como por exemplo, *Phyllodoce mucosa* (Pyllodocidae) e *Harmothoe imbricata* (Polynoidae). Neste contexto, a presente análise reforça o ponto de vista de Rouse (1999) sobre a inexistência da trocófora *strito sensu* nos terebelídeos, caracterizada pela presença de todas as bandas ciliares, e contesta Bhaud (1988b) que admitiu a existência desta larva na família.

Infelizmente, com a ausência de uma hipótese filogenética robusta para os integrantes da família Terebellidae não foi possível identificar se a ausência e/ou presença de cada uma das cinco bandas ciliares seria plesiomórfica ou apomórfica nos táxons internos da família analisada. Entretanto, a presença da banda ciliar prototroco, independentemente das relações de parentesco entre os grupos internos dos terebelídeos, pode ser interpretada como uma provável condição plesiomórfica presente no ancestral do táxon dos terebelídeos. Essa hipótese está baseada no fato de que em níveis hierárquicos menos inclusivos, como o táxon Terebellida, que contém alguns táxons filogeneticamente próximos aos terebelídeos, como a família Ampharetidae (Cazaux 1982; Zottoli 1974), esta banda ciliar está presente. Dessa forma, uma otimização do caráter banda ciliar do prototroco em uma filogenia dos terebelídeos, utilizando como espécies de Ampharetidae e grupos afins para o enraizamento, mostraria a presença do mesmo estado tanto no grupo interno quanto no grupo externo no cladograma final.

Apesar do presente trabalho fornecer novas informações sobre a caracterização das larvas das espécies de Terebellidae, é necessário salientar que dois fatores não permitiram um maior acúmulo de informações. Primeiro, as descrições disponíveis na literatura tendem a priorizar os estágios pós-larvais do desenvolvimento, existindo poucos estudos que abordam os estágios iniciais imediatamente após a embriogênese. Esta mesma situação se repetiu no presente estudo, visto que só foi possível obter espécimes que já possuíam alguns segmentos desenvolvidos, com parte das bandas ciliares já ausentes. Além disso, houve dificuldade na interpretação e comparação de algumas bandas ciliares existentes nas ilustrações da literatura, já que a distinção entre essas bandas nem sempre era clara. Exemplo deste problema de dificuldade de delimitação das bandas podem ser obitadas, por exemplo, nas figuras existentes em Fauchald (1983) ou Plate e Husemann (1984). Diferentemente da nítida separação das diversas bandas ciliares visualizadas nas ilustrações de Bhaud & Grémare (1986), as figuras de Fauchald (1983) ou Plate e Husemann (1984) apresentam as três bandas ciliares da região mediana (prototroco, canal ciliar e metatroco) sem uma clara

separação, impossibilitando uma definição objetiva da ausência e/ou presença de cada uma delas. Desta forma, as informações fornecidas na presente revisão (tabela 2) podem estar equivocadas devido a uma má interpretação da ausência e/ou presença das mesmas.

Outro fato interessante na organização e desenvolvimento das larvas dos terebelídeos é a regressão da notocerca do tipo claviforme, presente apenas nos estágios iniciais do desenvolvimento ontogenético, e posterior substituição, em definitivo, por cerdas capilares. Essa modificação, possivelmente restrita aos integrantes da subfamília Terebellinae (Bhaud, 1988a), foi considerada por Bhaud e Grémare (1988) e Bhaud (1988a, b) uma importante característica no sentido auxiliar a delimitação do estágio larval deste táxon, a partir de observações feitas em *Eupolymnia nebulosa*. Ao que parece, esse padrão de substituição pode ser mesmo recorrente em outras espécies dos terebelíneos indicando uma possível novidade evolutiva, pois a mesma modificação foi observada pelo autor em espécimes de *Loimia* sp. (Fig. 1) e *Loimia medusa* por Wilson (1928). Infelizmente, nas descrições do desenvolvimento de outras espécies (*Eupolymnia crescentis*, *Thelepus crispes*, *Ramex californiensis*, *Lanice conchilega*, *Nicolea zostericola*, *Amaena occidentalis*, *Terebellides stroemii*) os autores (Eckelbarger 1974, Blake 1991, McHugh 1993) não registraram qualquer informação sobre a presença ou ausência das cerdas claviformes dificultando, assim, a melhor compreensão dessa possível novidade evolutiva. No entanto, a substituição de notocerdas nos primeiros segmentos, ao longo do tempo, é comum em espécies de outras famílias, como por exemplo, Ampharetidae (ver seção *Primeiros segmentos*, a seguir).

Presença de larva aulófora em Terebellidae

A família Terebellidae é homogênea em termos de organização do corpo e ecologia alimentar, mas foi considerada por Bhaud (1988a,b) como heterogênea quanto aos padrões de desenvolvimento. Por outro lado, Garraffoni e Lana (2004b) consideram que os padrões de desenvolvimento são homogêneos quando comparados à quantidade existentes em outras famílias de Polychaeta, como Syllidae, Serpulidae, Sabellidae, Nereididae, Spirorbidae e Spionidae (Wilson 1991; Rouse e Fitzhugh 1994; Giangrande 1997; Macdonald 2003; Kupriyanova et al 2001; Kupriyanova 2003). Garraffoni e Lana (2004b) listaram dois modos de reprodução, um planctônico com larvas aulóforas, que secretam um tubo hialino mucoso e uma outra bentônica com larvas lecitotróficas ou de desenvolvimento direto (com incubação dos ovos no interior ou exterior do tubo).

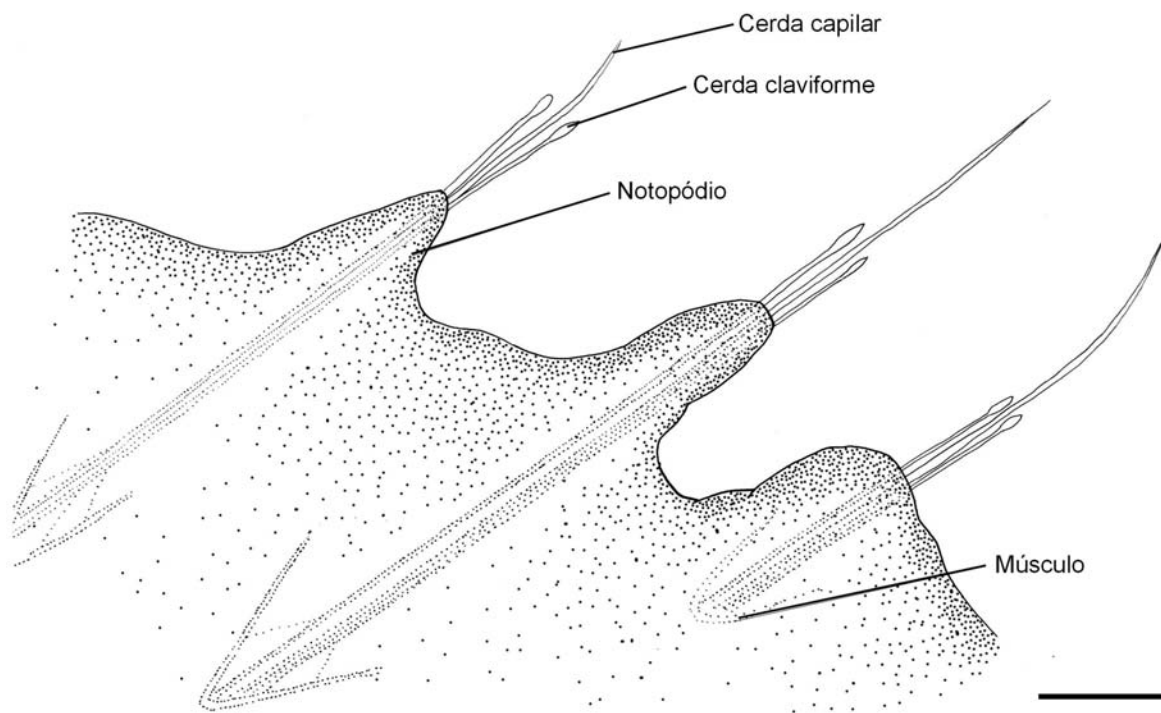


Fig. 1 Detalhe dos notopódios do quarto, quinto e sexto segmentos de uma larva com oito segmentos de *Loimia* sp., com indicação das cerdas capilares, que permanecem, e as cerdas claviformes, que desaparecem no adulto. Escala: 9 µm.

A partir da associação de informações obtidas na literatura específica (Marcano e Bhaud, 1995; Capítulo 4 desta tese), é possível inferir que a larva aulófora planctônica está presente a apenas dois gêneros da família Terebellidae, *Lanice* e *Loimia*, ao contrário do reportado por Strathmann (1993). Mesmo na ausência de uma proposta de relacionamento filogenético consistente para a família, os rearranjos morfológicos e fisiológicos associados à vida planctônica de uma larva tubícola podem ser considerados como novidades evolutivas modificadas a partir de características plesiomórficas de espécies com desenvolvimento direto.

As espécies de *Loimia* e *Lanice* são as únicas em toda a família a possuírem um par de estatocistos, bem evidente no segundo segmento e composto por uma série de diminutos grânulos imersos em um meio líquido circundado por uma camada de cílios sensitivos, nas fases larval-juvenil (Marcano e Bhaud 1995; Smith, 1989; observação pessoal), e a fileira alternada de uncini (ou fileira dupla de uncini - ver detalhes a seguir na seção *Fileira alternada dos uncini*) disposta de forma costa a costa.

Apesar da discussão prevalente na literatura a respeito da monofilia da família Terebellidae (Brown et al. 1999; Colgan et al. 2001; Rossuet et al. 2003; Glasby et al. 2004; Capítulo 4 desta tese), McHugh (1995) sugeriu que a presença da dupla fileira de uncini como uma possível sinapomorfia para a subfamília Terebellinae. A sinapomorfia compartilhada pelas espécies dos gêneros *Lanice* e *Loimia* seria a presença de uma fileira alternada de uncini arranjada costa a costa. Este tipo de arranjo de uncini está provavelmente relacionado com a história de vida existente nas espécies desses dois gêneros, já que todas as demais espécies da subfamília possuem a fileira alternada de uncini frente a frente.

Um fato interessante observado nas espécies de *Loimia* foi a mudança da forma geral dos uncini ao longo do desenvolvimento ontogenético (Wilson 1928; Hutchings e Glasby 1988; observação pessoal). Os poucos uncini presentes nas larvas possuem a forma avicular (quatro a cinco fileiras de inúmeros pequenos dentes secundários acima do dente principal), como na maioria dos demais integrantes da família (Holthe 1986; Hutchings 2000; Capítulo 4 desta tese). Entretanto, na transição de juvenis para adultos, os uncini assumem a forma pectinada (uma única fileira vertical com três a cinco dentes secundários acima do dente).

Em virtude da impossibilidade de acompanhar os estágios iniciais logo após a formação da trocófora, permanece a dúvida sobre a existência ou não de um curto período planctônico sem o tubo característico da larva aulófora em espécies de *Loimia* e *Lanice*. Bhaud (1986) e Marcano e Bhaud (1995) referiram-se à existência de um desenvolvimento planctônico caracterizado por duas fases de dispersão. Em uma primeira fase, as larvas formadas logo após a fecundação dos ovos permaneceriam por um curto período de tempo na coluna d'água, retornando logo em seguida ao sedimento. Ao retornarem ao sedimento, as larvas produziram um tubo formado pela secreção de muco mais partículas existentes nesse local. Posteriormente, após alguns dias, a larva, já com o tubo formado apenas pelo muco, retornaria à coluna d'água para continuar seu desenvolvimento.

Entretanto, cabe aqui uma especulação sobre a real existência desta primeira fase larval muito abreviada, como reportado por Bhaud (1986) e Marcano e Bhaud (1995). Nas observações feitas pelo autor, nunca foram observadas larvas de *Loimia* e *Lanice* sem a proteção do tubo mucoso, mesmo nos menores indivíduos encontrados, com apenas quatro ou cinco segmentos. Assim, a importância dos uncini para a locomoção

do animal no interior do tubo aumenta com o passar do tempo, como sugerido pelo aumento de seu número em cada segmento.

Definições e caracterização do prostômio, peristômio e estruturas associadas

A discussão sobre as origens das várias estruturas da região anterior (peristômio, prostômio e primeiros segmentos) em Polychaeta, em voga até os dias de hoje, iniciou-se há mais de 100 anos, com os trabalhos de Goodrich (1897). Este autor descreveu o peristômio como o primeiro segmento quetígero que supostamente contém a boca. Dales (1955) afirmou que o lábio superior é formado a partir do prostômio, possuindo fibras musculares em várias direções, o que, propiciaria movimentos variados. Holthe (1986) definiu o lábio superior como sendo uma aba muscular que circunda a boca e contém os tentáculos bucais na sua parte dorsal. Por outro lado, Fauchald e Rouse (1997) consideraram que o peristômio compreende toda a área ao redor da boca, incluindo, assim, o lábio superior e inferior. Também consideraram que o prostômio e o peristômio em terebelídeos e tricobranquídeos estão fundidos marginalmente e seus tentáculos inseridos ao longo da linha de fusão. Hilbig (2000), por outro lado, considerou que o prostômio era composto por uma pequena elevação na parte dorsal da região anterior mais o lábio superior, sendo o peristômio composto apenas pelo lábio inferior. Na mesma linha de pensamento, Orrhage (2001), estudando as inervações do sistema nervoso central, reportou que os tentáculos bucais e a crista dorsal, a mesma estrutura denominada por Hilbig (2000) de pequena elevação na parte dorsal da região anterior, eram ambos derivados do lábio superior. Rouse e Pleijel (2001) sugeriram uma possível origem composta para o lábio superior, em parte prostomial e em parte peristomial.

Todas as definições acima apresentadas foram fortemente influenciadas pela análise da morfologia de organismos adultos, o que naturalmente explica estas idéias conflitantes. Anderson (1959) propôs uma caracterização da região anterior a partir da morfologia larval, sugerindo que o prostômio e o peristômio seriam pré-segmentais em *Scoloplos* e nos demais Polychaeta. Em um trabalho subsequente, Anderson (1966) analisou comparativamente a clivagem e a embriogênese de mais espécies e demonstrou que o prostômio, os gânglios e as superfícies epiteliais da trocófora eram originados em

uma região acima da prototroco e que as células do estomodeu se originariam por subdivisão abaixo do prototroco (Fig. 2).

Schroeder e Hermans (1975), seguindo as idéias propostas por Anderson (1959; 1966), caracterizaram explicitamente a origem das estruturas do prostômio na região do corpo dos anelídeos situada anteriormente ao prototroco ou aos trocoblastos primários, enquanto o peristômio seria a região que contém a abertura bucal, originada antes do segmento e incluindo o prototroco e o metatroco. Essas delimitações, segundo Schroeder e Hermans (1975), já haviam sido estabelecidas por Hatschek (1878), que identificou o prostômio e o peristômio como estruturas não segmentares (Fig. 3).

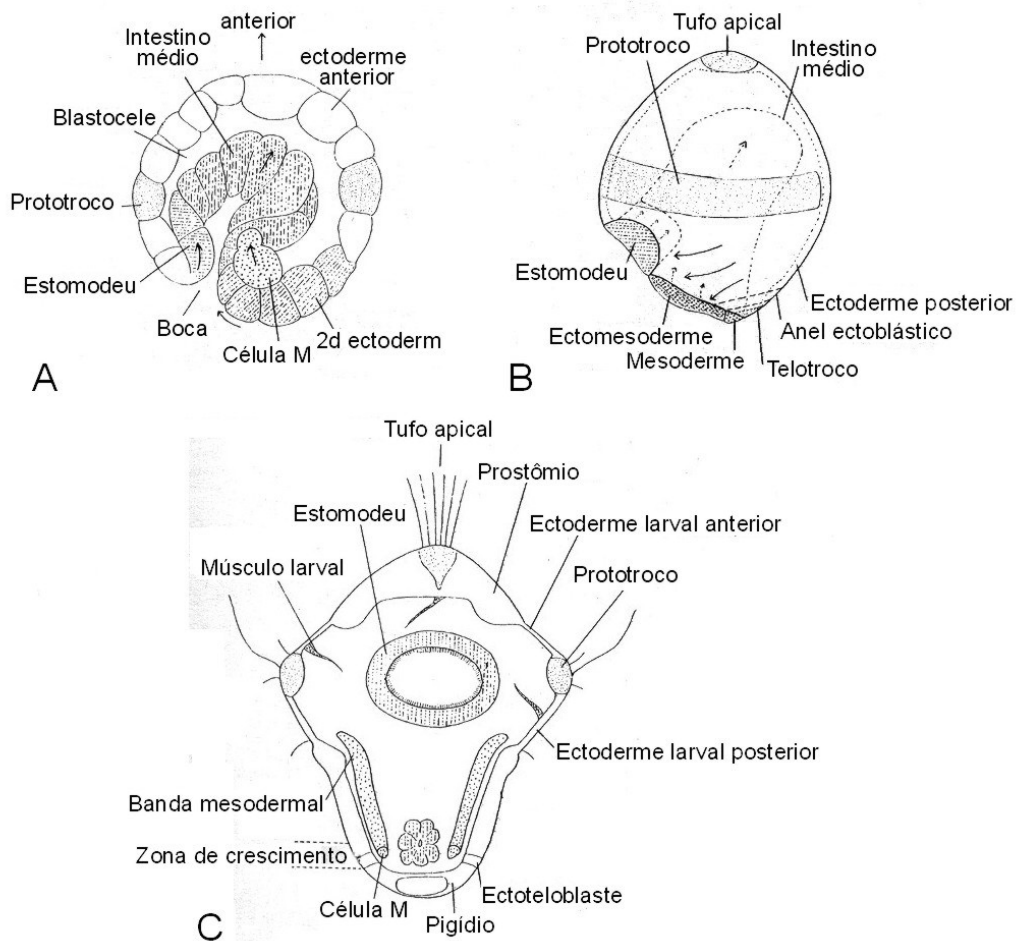


Fig. 2 Embriogênese e o início do desenvolvimento larval em Polychaeta (Anderson 1966). A Gastrulação em *Eupomatus* (corte parasagital), B Gastrulação em *Podarke* (visão esquemática da lateral direita), C Trocófora em estágio avançada em *Galeolaria* (visão frontal).

A definição que utiliza a prototroco como limite para definir as regiões prostomiais e peristomiais é amplamente utilizada, principalmente, pela facilidade de aplicação. Postwaild (1965, *in* Schroeder e Hermans 1975) mencionou que a prototroco é uma estrutura bastante conservativa e de fácil reconhecimento. Mais recentemente,

Rouse (1999, 2000a, 2000b, 2000c) codificou a prototroco como presente em quase todas as famílias de Polychaeta. Outro ponto favorável à utilização da prototroco como delimitadora das regiões é o fato de poder ser visualizada desde os estágios iniciais de clivagem do embrião (Fig 2).

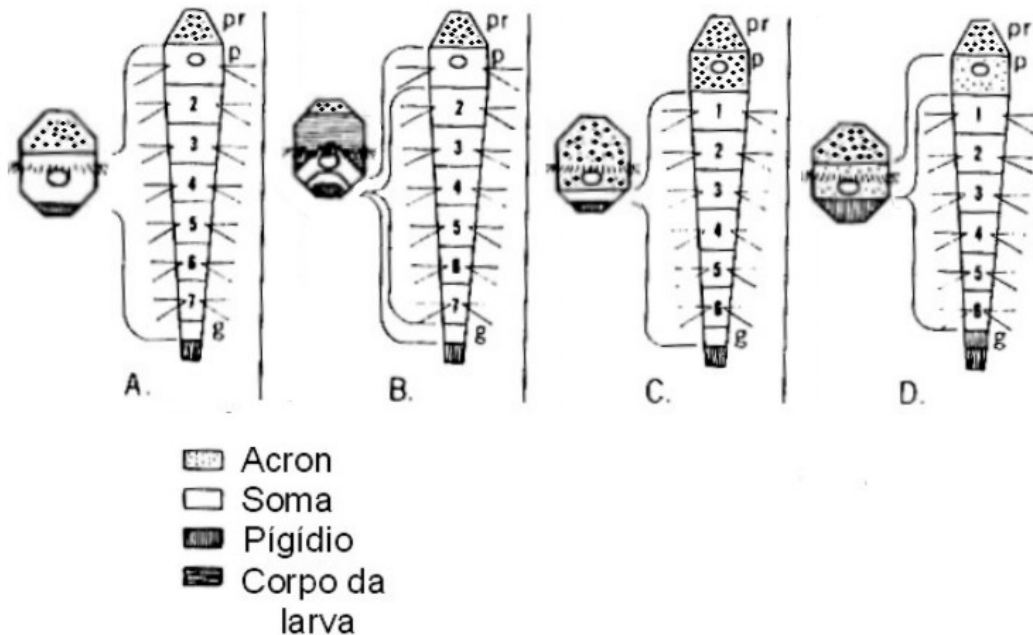


Fig. 3. Quatro esquemas para relacionar as diferentes partes da trocófora com o corpo de um Polychaeta adulto (Schroeder e Hermans 1975). O esquema D é proposto como alternativa para os demais. Os números representam os segmentos; pr: prostômio, p: peristômio, g: zona de crescimento. A trocófora-adulto segundo Goodrich (1897), B trocófora-adulto segundo Woltereck (1905), C trocófora-adulto segundo Anderson (1959), D trocófora-adulto segundo Schroeder e Hermans (1975) e Hatschek (1878).

Heimler (1981), ao analisar o desenvolvimento de *Lanice conchilega* e seguindo a divisão proposta por Schroeder e Hermans (1975), interpretou a intumescência localizada na parte dorsal da região anterior como sendo o prostômio, e os lábios superior e inferior como derivados do peristômio. Além disso, reportou que o primeiro segmento possuía uma origem embrionária distinta do prostômio e do peristômio. Apesar de Heimler (1981) embasar sua hipótese em características obtidas a partir de informações do desenvolvimento larval e de cortes histológicos, ainda hoje são muito grandes as dúvidas em relação à origem das estruturas da região anterior (Nogueira, 2003).

Numa tentativa de estabelecer uma proposta única e consistente em relação às origens do prostômio, peristômio e das estruturas que se originaram em cada uma dessas regiões, este trabalho apresenta uma nova interpretação a partir de observações tanto em

larvas como em adultos. A hipótese aqui proposta parece mais robusta, por não ignorar o fato de que todos os indivíduos passam parte de suas vidas como larva, seja ela planctônica ou bentônica, e parte da vida como adultos (Giangrande et al. 1994; Bhaud et al. 1995). Essa reinterpretação utilizou como base as informações ontogenéticas fornecidas por Heimler (1981), as definições propostas por Schroeder e Hermans (1975), a anatomia do sistema nervoso central de *Pista cristata* estudada por Orrhage (2001), os estudos comparativos do aparelho bucal discutidos por Dales (1955) e Zhadan e Tzetlin (2002), além de dados primários gerados pelo próprio trabalho. O correto entendimento da origem dos tentáculos bucais e das estruturas peristomiais é de suma importância para o esclarecimento das relações filogenéticas dentro e nos grupos próximos a Terebellidae e pode resultar na identificação de uma possível sinapomorfia.

A figura 4A mostra que o conjunto de nervos que inervam a região bucal é totalmente diferente do conjunto de nervos que inervam os tentáculos bucais e o prostômio. A primeira região é inervada pelo nervo estomogástrico e suas ramificações, enquanto a segunda região é inervada por uma série de nervos originados de um conjunto de células nervosas chamada de “cérebro” (Orrhage 2001). Isto reforça o comentário feito por Zhadan e Tzetlin (2002) de que os tentáculos bucais dos terebelídeos não possuem nenhuma conexão com a faringe ciliada. Além disso, como reportado por Anderson (1966) o prostômio, aqui denominado de crista dorsal apenas para facilitar a comparação com Orrhage (2001), é desenvolvido a partir da ectoderme anterior, sendo oriundo da porção superior da banda ciliar da prototroco.

É evidente nas larvas mais jovens que o aparecimento dos tentáculos bucais ocorre devido a expansões de partes do prostômio. Um fato que reforça essa idéia é a livre movimentação dos celomocistos, observados facilmente em larvas vivas na cavidade que compreende o interior dos tentáculos bucais, mais a região do prostômio e um pequeno espaço existente na porção anterior do animal que se estende até o diafragma (membrana gular) existente entre o terceiro e quatro segmentos. Por outro lado, esses mesmos celomocistos não foram visualizados movimentando-se da cavidade acima descrita para o interior da aba muscular constituinte do lábio superior, devido à falta de conexão entre estas estruturas.

Nos espécimes analisados nesse trabalho (figs. 5-6) e nos vários exemplos encontrados na literatura (Wilson 1928, p. 141, fig. 7; Thorson 1946, p. 130, figs. 74a-e; Eckelbarger 1974, p. 108, figs. 5d-i; Blake 1991, p. 454, figs. 4a-b) é evidente a origem prostomial dos tentáculos, não existindo, portanto, nenhuma possibilidade deles estarem

localizados na linha divisória entre o prostômio e o peristômio (Fauchald e Rouse 1997), ou estarem situados externamente ao lábio superior (Rossuet *et al* 2003) ou, ainda, de serem peristomiais (Hutchings e Glasby 1988). Desta maneira, o prostômio dos Terebellidae é reduzido a uma pequena intumescência ou crista dorsal fundida ao lábio superior, sendo de difícil detecção no adulto (Fauchald e Rouse 1997; Zhadan e Tzetlin 2002; Garraffoni e Lana 2004a).

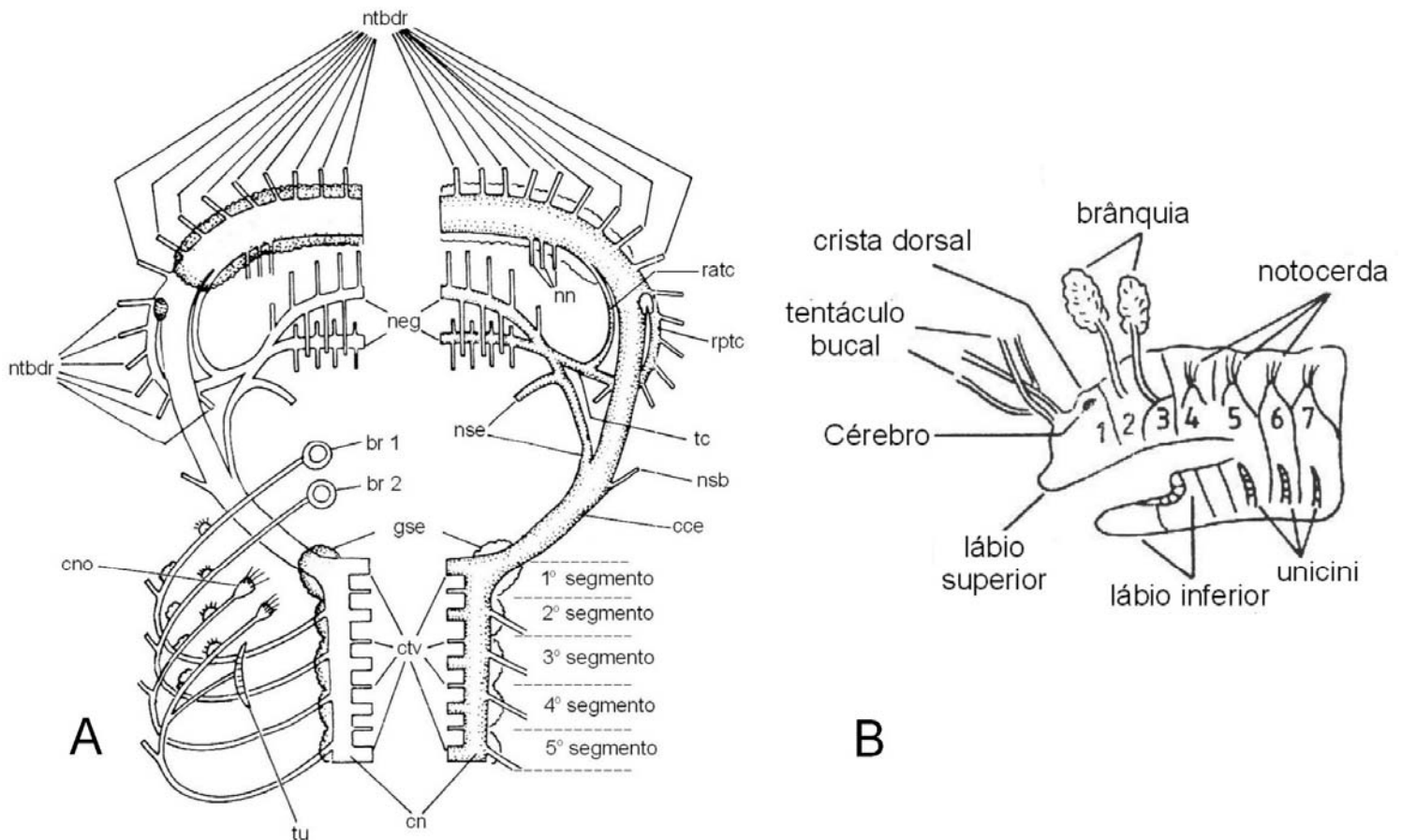


Fig. 4. A. Diagrama esquemático do sistema nervoso de *Pista cristata* em vista dorsal; B. Região anterior, visão lateral esquerda, de *Pista cristata* (Modificado de Orrhage 2001). Abreviações: **cce**: conexão círculo-esofágico, **cn**: cordão nervoso, **cno**: cerdas notopodiais, **ctv**: comissura transversal ventral, br1-br2: primeira e segunda brânquia, **gse**: gânglio subesofágico, **neg**: nervo estomogástrico, **nn**: nervo nucal, **nsb**: nervo do segmento, **nse**: nervo do saco estomodal, **ntbd**: nervo dos tentáculos bucais e da crista dorsal, **ratc**: raiz anterior do trato comum, **rptc**: raiz posterior do trato comum, bucal, **tc**: trato comum, **tu**: tori uncinífero.

Uma análise mais detalhada da porção anterior de *Pista cristata* (Figura 4B) e do seu sistema nervoso cefálico (Figura 4A) evidencia uma inconsistência na interpretação da posição do cérebro e dos primeiros segmentos. Na figura 4B, a região do prostômio (ou crista dorsal), que inclui o cérebro, está posicionada no primeiro segmento, sugerindo uma fusão de estruturas pré-segmentares com o primeiro segmento. No

entanto, ao analisar a figura 4A é observada uma nítida diferença na posição do primeiro segmento e do cérebro, com todas as suas inervações destinadas aos tentáculos bucais e ao prostômio. O primeiro segmento é evidenciado pela presença de um par de gânglios subesofágicos, que se repetem nos demais segmentos demonstrando um padrão típico de metamerismo. Já o cérebro está posicionado no início da conexão circumesofágica, muito distante da conexão desse último nervo com a comissura ventral transversal onde estão posicionados os pares de gânglios.

Blake (1991) afirmou que os padrões de crescimento dos tentáculos bucais são similares em todos os Terebellidae. Um tentáculo bucal médio sempre aparece nos primeiros estágios do desenvolvimento da larva. Posteriormente, tentáculos adicionais são formados aos pares nas laterais deste tentáculo inicial. O único complemento que pode ser feito à afirmação de Blake (1991) é a existência de uma variação intra-específica no surgimento do segundo tentáculo bucal, que pode se originar tanto à esquerda do tentáculo médio (dessa forma o próximo tentáculo a se desenvolver estará à direita do tentáculo médio), como à sua direita (dessa forma o próximo tentáculo a se desenvolver estará à esquerda do tentáculo médio). É interessante notar que tanto em *Loimia* sp. e *Paraeupolymnia uspiana* (observação pessoal; Vasily Radashevsk comunicação pessoal) quanto em *Eupolymnia nebulosa* (Bhaud 1988b) existe uma razão de praticamente 1:1 para o lado em que se desenvolve o segundo tentáculo.

A origem dos nervos que inervam os tentáculos bucais das espécies de Terebellidae é distinta da origem dos nervos que inervam os tentáculos bucais nos demais integrantes do táxon Terebellomorpha, sugerindo que as estruturas tratadas como tentáculos bucais nesses dois grupos não são homólogas. Os nervos dos tentáculos bucais de Ampharetidae e Pectiinaridae são originados dos nervos ligados à parte estomogástrica, conectados primariamente ao trato comum (ct), não sendo relacionados com os nervos originados do conjunto de células nervosas convencionalmente chamadas de “cérebro”. Portanto, esse fato contrapõe-se à hipótese apresentada por Holthe (1986) e Orrhage (2001) que concluíram que os tentáculos bucais presentes nas três famílias seriam homólogos, além de considerá-los constituintes do canal alimentar. Seguindo esta linha de raciocínio, Rouse e Fauchald (1997), apesar de codificarem os tentáculos bucais como palpos, codificaram corretamente a sua origem, definindo-os como prostomiais em Terebellidae e Trichobranchidae e peristomiais em Pectiinaridae e Ampharetidae. Orrhage (2001) considerou homólogos o nervo lateral da membrana tentacular (nlm) e o nervo da membrana tentacular (ntm). No entanto, o primeiro nervo

(nlm), presente apenas em Ampharetidae, está associado ao trato comum (ct) e ao nervo estomográstico (sgn), enquanto o segundo nervo (ntm) se origina diretamente do cérebro (b).

Os lábios peristomiais são estruturas que têm recebido pouca atenção na maioria dos estudos sistemáticos. Os dados obtidos neste trabalho reafirmam a posição de Zhadan e Tzetlin (2002) e contradizem as afirmações de Dales (1952) no que diz respeito a composição da região peristomial das espécies de terebelídeos. O peristômio, que contém a faringe ventral (também chamada de bulbo ventral ou órgão bucal), é composto por duas partes distintas, os lábios superior e inferior, ou seja, o lábio inferior não tem origem no prostômio como indicado por Dales (1952). Zhadan e Tzetlin (2002) também sugeriram que o lábio superior poderia ser uma evaginação da parede do corpo na porção antero-dorsal localizada no início da cavidade bucal, na qual os epitélios ciliados seriam paulatinamente substituídos por paredes não ciliadas. Ainda segundo esses autores, o desenvolvimento do lábio superior é importante para a expansão da área de contato com os tentáculos bucais. Contudo, essa relação entre o tamanho do lábio superior e maior contato com os tentáculos bucais está incorreta, visto que tais estruturas possuem origens diferentes, além dos tentáculos bucais praticamente não tocarem o lábio (figs. 5-6).

Dales (1955) realizou um estudo detalhado de anatomia interna do lábio inferior, dividindo-o em duas regiões com cinco áreas ao todo, em função das inserções musculares: lábio externo (2 áreas) e lábio interno (3 áreas). O lábio externo seria formado pelas áreas denominadas de “a” e “b”, e o lábio interno pelas áreas denominadas de “c”, “d” e “e” (em algumas espécies a área “e” não está presente) (Figs. 7-8).

Para suas inferências sobre as diversas áreas que compõem o lábio inferior Dales (1955) provavelmente utilizou a definição de Goodrich (1897) e interpretou o primeiro segmento como sendo parte da região externa do lábio inferior, designando-o sempre como região “a”. Contudo, utilizando-se a projeção das diferentes partes da larva no adulto, tal como proposta por Schroeder e Hermans (1975) na figura 3, o peristômio é uma estrutura pré-segmentar e deve ser distinguido do primeiro segmento. Sendo assim, no presente trabalho foram reposicionadas as cinco áreas propostas por Dales (1955), já que agora todas as áreas originais estão restritas apenas às áreas efetivamente pertencentes ao lábio inferior (interna e externa). Na maioria das vezes, o lábio inferior, composto pelas áreas “a” e “b” (Figs. 7-8), estará encoberto sob o primeiro segmento

deslocado ventralmente nas espécies de Terebellidae. Dessa forma, os lábios superior e inferior (peristômio) são considerados distintos e independentes da estrutura do primeiro segmento, também denominado de segmento bucal ou segmento peristomial em diferentes trabalhos (Fauvel 1927; Dales 1952; Hutchings e Glasby 1988). Além disso, o presente trabalho também reinterpreto algumas das áreas estabelecidas por Dales (1952) nas quatro espécies estudadas por esse autor (Figs. 7b, 7d, 7b, 7d) e identificou o primeiro segmento para distingui-lo da região peristomial. Esta reinterpretação foi necessária para corrigir o posicionamento de algumas das áreas estudadas comparativamente por Dales (1952), pois algumas delas foram estabelecidas de forma equivocada e não faziam referências as mesmas estruturas nas diferentes espécies analisadas. Como exemplo pode-se citar as reinterpretações das área “a” em *Polycirrus aurantiacus* ou das áreas “a” e “e” em *Amphitrite johnstoni* (Figs, 7a, 7b, 7c, 7d), além das áreas “a”, “b”, “c”, “d” e “e” em *Lanice conchilega* e da área “a” e “e” em *Terebellides stroemii* (Figs. 8a, 8b, 8c, 8d). Com a presente reinterpretação, são considerados homólogos cada conjunto de músculos com suas respectivas dobras existentes em cada uma das quatro espécies analisadas por Dales (1952).

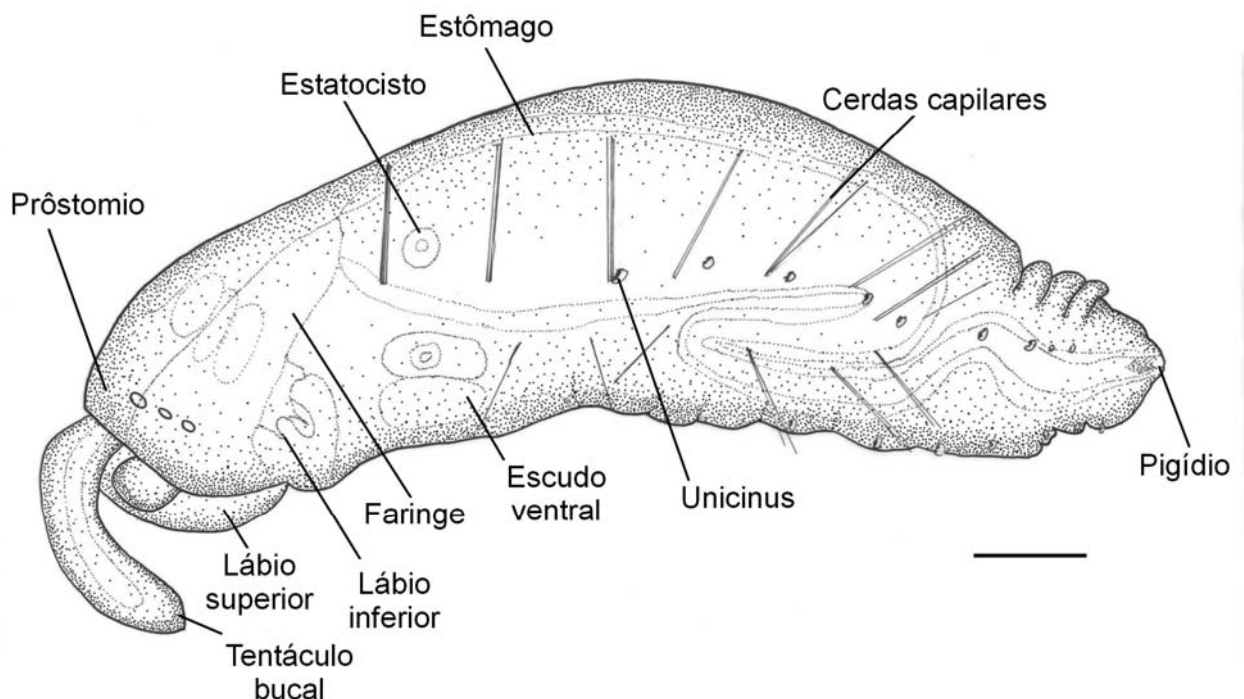


Fig. 5 Larva de *Loimia* sp. com 11 segmentos. Escala, 90 μ m.

Além das reinterpretações realizadas no trabalho de Dales (1952), é possível reavaliar também as hipóteses propostas por Zhadan e Tzetlin (2002) para a região anterior (Fig. 9), das quais discordo no que diz respeito às posições do lábio superior e prostômio. Zhadan e Tzetlin (2002) não diferenciaram essas duas estruturas, mas as consideraram com sendo duas partes distintas da mesma estrutura, respectivamente, lábio superior e expansão livre do lábio superior (Fig. 9). Além disso, o primeiro segmento foi também representado no esquema (Figs. 9b, 9d, 9f), para uma melhor diferenciação dessa estrutura com as demais estruturas prostomiais e peristomiais existente na região anterior.

Primeiros segmentos

É possível observar nas espécies de terebelídeos um padrão de perda dos primeiros notopódios e neuropódios ao longo do desenvolvimento. As cerdas notopodiais típicas da fase larval desaparecem em períodos subseqüentes (Fig. 1 e Bhaud e Grémare 1988: 355, fig. 2i). A perda de notocerdas do tipo claviforme é utilizada para definir o fim do estágio larval e começo do estágio juvenil (Bhaud 1988b, 1988b). Contudo, concomitantemente a perda das notocerdas ocorre também a perda de neurocerdas nos primeiros segmentos (Fig. 10). Assim, é possível observar três padrões distintos de perdas dos notopódios e dos neuropódios ao longo do desenvolvimento: 1 - perda de dois segmentos tanto para as notocerdas quando as neurocerdas: o primeiro notopódio está presente no segundo segmento na larva e no quarto segmento no adulto, e o primeiro neuropódio está presente no terceiro segmento na larva e no quinto segmento no adulto (*Loimia medusa*, *L. sp.*, *Paraeupolymnia uspiana*, *Nicolea zostericola*, *Lanice conchilega*, *Eupolymnia crescente*); 2 - perda de dois segmentos com notopódios e um segmento com neuropódio: o primeiro notopódio está presente no segundo segmento na larva e no quarto segmento no adulto, e o primeiro neuropódio está presente no quarto segmento na larva e no quinto segmento no adulto (*Ramex californiensis*); 3- perda de um segmento com notopódios e um segmento com neuropódio: o primeiro notopódio está presente no terceiro segmento na larva e no quarto segmento no adulto, e o primeiro neuropódio está presente no quarto segmento na larva e no quinto segmento no adulto (*Eupolymnia nebulosa*).

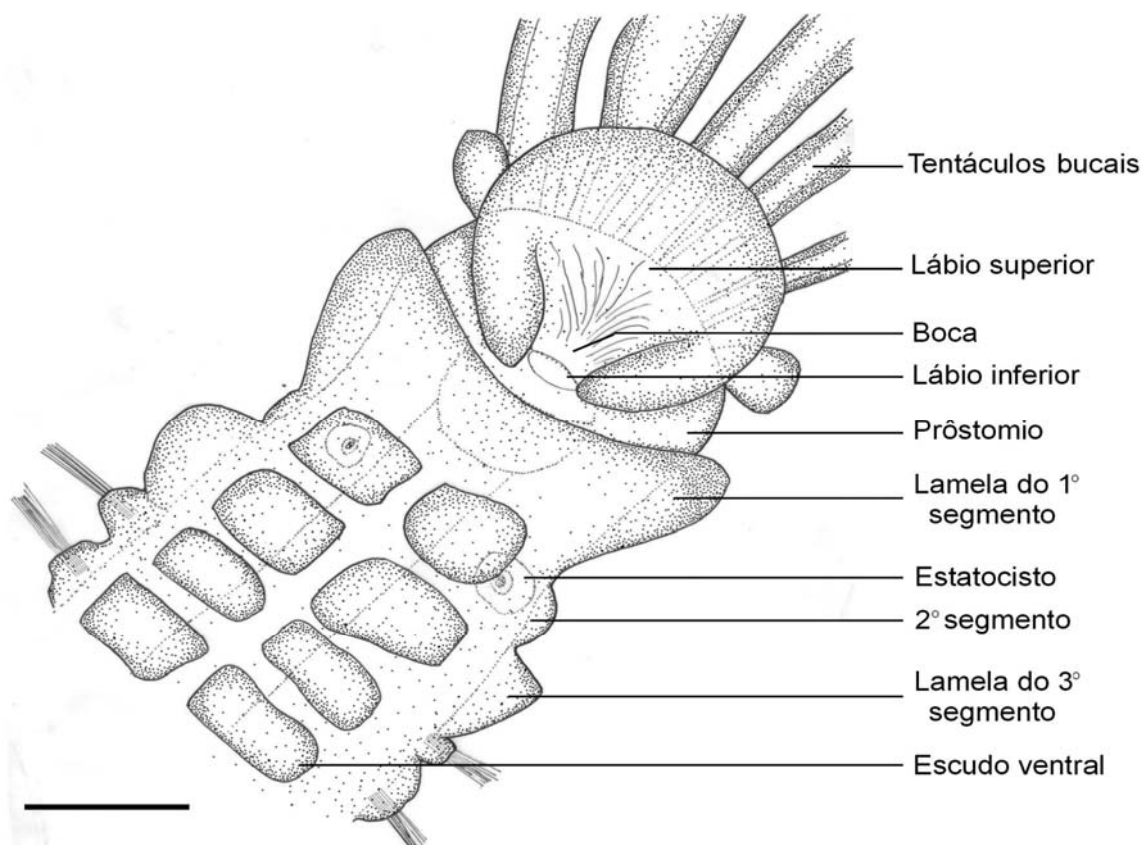


Fig. 6 Vista ventral da larva de *Loimia* sp. Escala: 22 µm.

É importante ressaltar que os dois trabalhos que descrevem as perdas de notopódios e neuropódios em *Eupolymnia nebulosa* são inconsistentes no que diz respeito à distribuição dos parapódios na larva e no adulto (Bhaud 1988a; Bhaud e Grémare 1988). No presente estudo, foi utilizado o padrão de perda de parapódios apresentado por Bhaud (1988a).

Bhaud (1988a) sugeriu que o padrão de perda de segmentos poderia estar restrito apenas à subfamília Terebellinae. Contudo, é provável que esse padrão também se repita nas demais subfamílias, visto que a perda de notopódios e neuropódios nos primeiros segmentos ocorre em espécies da família Ampharetidae ao longo do desenvolvimento embrionário, contestando a idéia de Bhaud (1988a). Estudos realizados por Grehan et al. (1991) e Zottoli (1974) descreveram, respectivamente, em *Melinna palmata* e em *Amphicteis floridus* o mesmo padrão de mudança nos segmentos que contêm o primeiro notopódio e o neuropódio na larva e no adulto. Além disso, Zottoli (1974: 84, fig. 6) observou uma cerda claviforme muito parecida com aquelas descritas por Bhaud e Grémare (1988: 350, fig. 2) e apresentadas na figura 1. Assim, a perda de alguns dos notopódios localizados nos primeiros segmentos durante o desenvolvimento devido à

redução do mesmo tipo de cerda claviforme pode caracterizar uma possível novidade evolutiva presente no ancestral dos Terebellomorpha (*sensu* Pleijel e Rouse 2001) e não apenas em algumas espécies de Terebellidae.

O entendimento dos padrões de redução dos primeiros notopódios e neuropódios é de suma importância para a taxonomia do grupo, já que a presença dos primeiros notopódios e dos primeiros neuropódios são caracteres utilizados para a diferenciação de gêneros. Assim, larvas e adultos de uma mesma espécie coletados separadamente podem ser identificados como espécies diferentes, justamente por não possuírem o primeiro notopódio e o primeiro neuropódio nos mesmos segmentos.

Definições e caracterização das cerdas neuropodiais (uncini)

Formação dos uncini

As cerdas dos anelídeos, incluindo Echiura e Siboglinidae (Pogonophora), são compostas por um complexo protéico de quitina formado por algumas polimerases, glicoproteínas e por uma proteína enzimática esclerotinizante (Bartolomaeus 1998; Hausen 2005). Hausen (2005) também afirmou que a célula mais basal no folículo cerdal é o quetoblasto que, por sua vez, origina um grupo distinto de estruturas chamadas de microvilos. Assim, a morfologia final da cerda dependerá do número, diâmetro, arranjo e da mudança desses parâmetros ao longo do tempo no conjunto de microvilos da cerda em questão.

Uma das dúvidas mais intrigantes relativas à formação dos uncini nas espécies de Terebellidae é a origem do manúbrio de cabo longo e do processo posterior observados, respectivamente, em espécies de Trichobranchinae e em algumas espécies de *Pista*, *Longicarpus*, *Eupistella* ou *Pseudopista*.

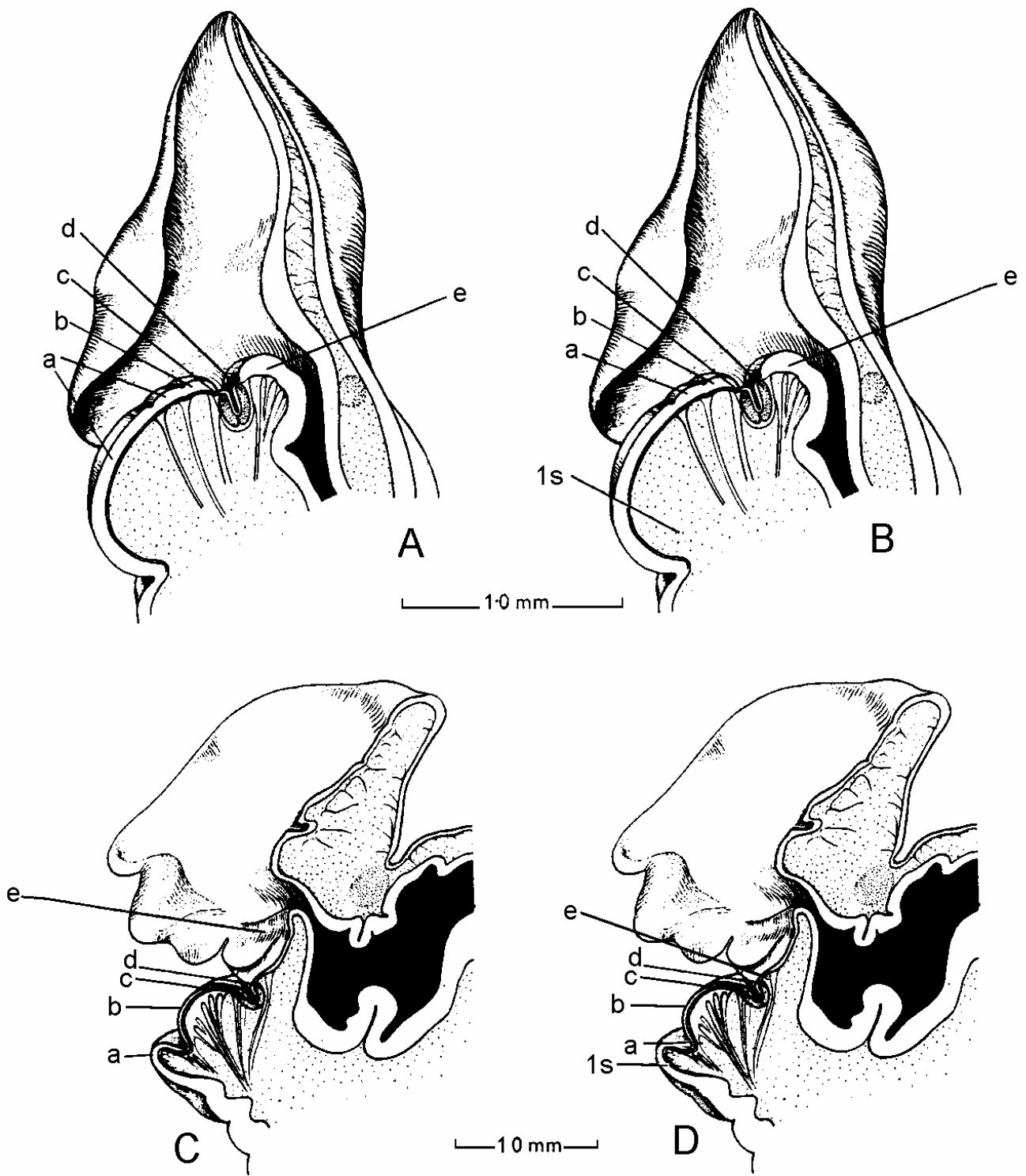


Fig. 7. Comparação das estruturas presentes nos lábios de duas espécies de Terebellidae. A e C mostram as interpretações segundo Dales (1955), e B e D mostram as interpretações segundo o presente trabalho. A-B *Polycirrus aurantiacus*, C-D *Amphitrite johnstoni*. (Modificado de Dales 1955). Legendas: 1s: primeiro segmento, a-e: diferentes partes que compõem o lábio inferior (mais detalhes no texto).

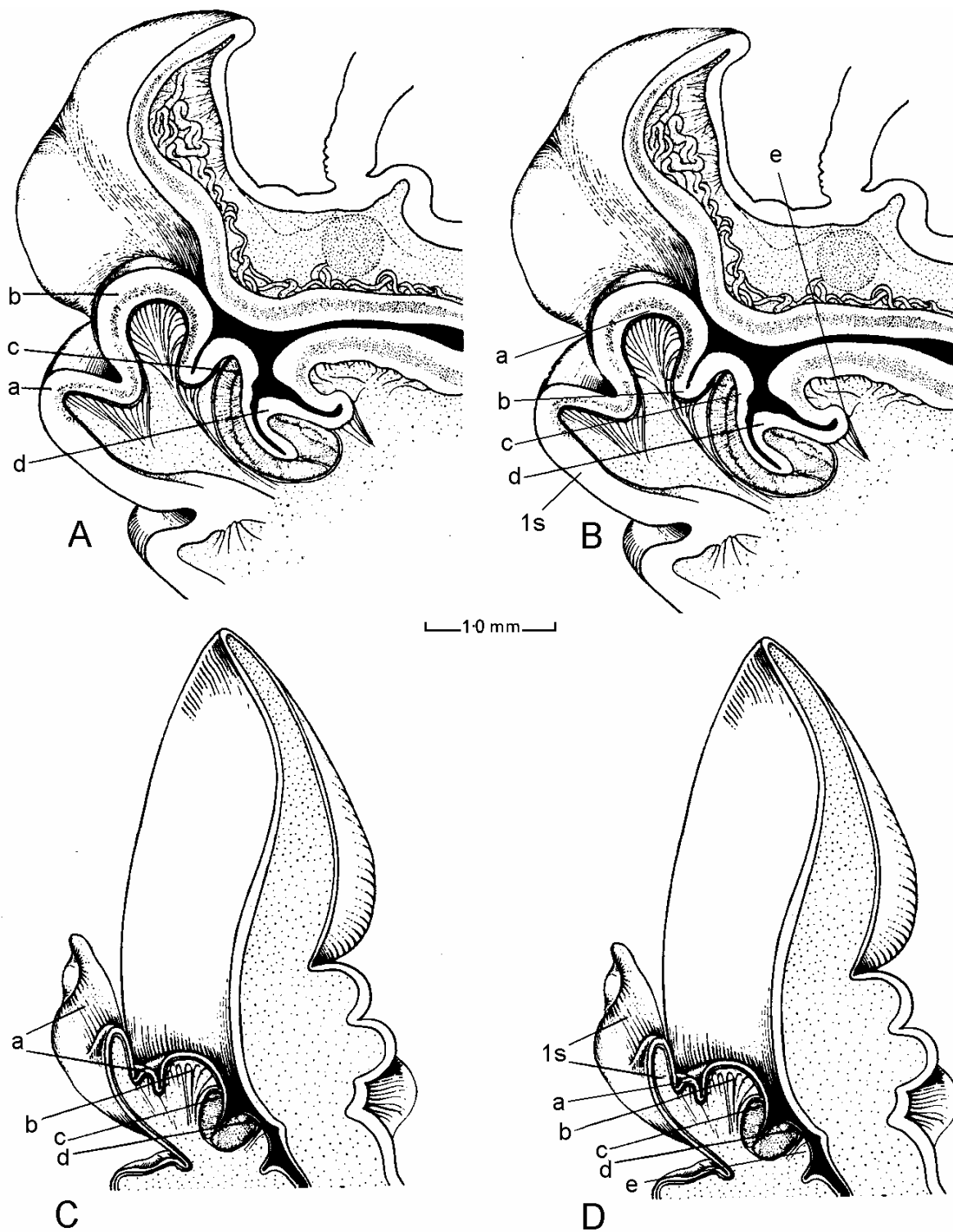


Fig. 8 Comparação das estruturas presentes nos lábios de duas espécies de Terebellidae. A e C mostram as interpretações segundo Dales (1955), e B e D mostram as interpretações segundo o presente trabalho. A-B *Lanice conchilega*, C-D *Terebellides stroemii* (Modificado de Dales 1955). Legendas: 1s: primeiro segmento, a-e: diferentes partes que compõem o lábio inferior (mais detalhes no texto).

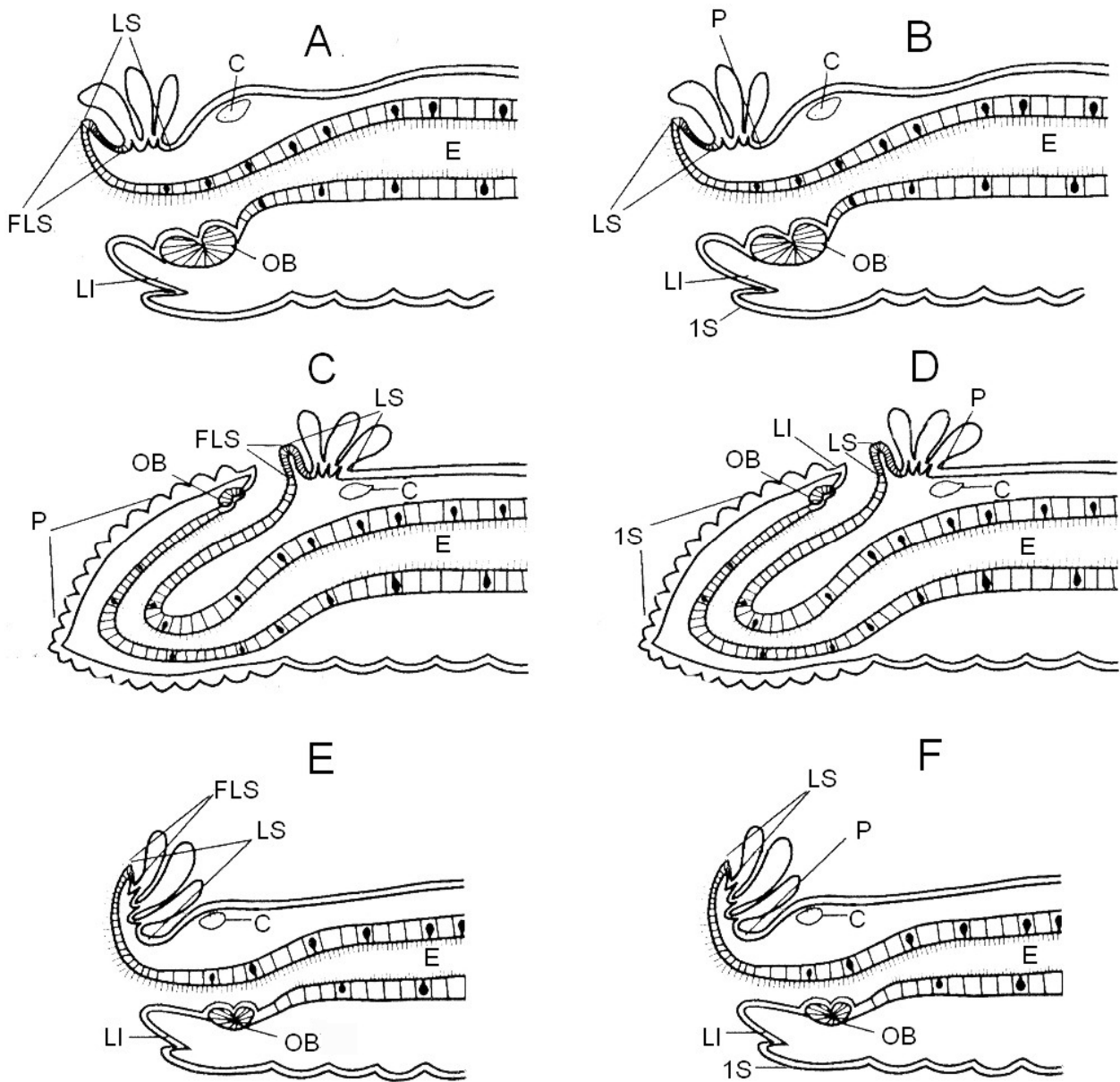


Fig. 9. Esquema mostrando as diferentes interpretações das partes que compõem a região anterior dos Terebellidae (A-B Thelepodinae, C-D *Artacama*, E-F Polycirrinae). A, C, E mostram as interpretações segundo Zhadan e Tzetlin (2002). B, D, F mostram as interpretações segundo o presente trabalho. (Modificado de Zhadan e Tzetlin 2002). Legendas: C: cérebro, E: esôfago, FLS: expansão livre do lábio superior, LS: lábio superior, LI: lábio inferior, OB: órgão bucal, P: prostômio, 1S: primeiro segmento.

Apesar da dúvida quanto à possível homologia entre essas duas estruturas, não há estudos sobre as modificações dessas partes durante a quetogênese para elucidar sua origem. Dessa forma, para detectar ou não a homologia entre o manúbrio longo na forma de cabo e o processo posterior, este trabalho apresenta uma hipótese de desenvolvimento dessas estruturas, a partir dos estudos das espécies *Nicolea zostericola* (Terebellidae) e *Capitella capitata* (Capitellidae) originalmente realizados por Bartolomeus (1998) e Hausen (2005), já que ambos reportam a existência de homologia entre ganchos e os uncini. Ao observar a quetogênese das neurocerdas nas duas espécies é possível notar duas zonas de crescimento distintas. A primeira zona é representada pelo conjunto de microvilos longitudinais existente em toda a base da cerda e a segunda pela zona de microvilos restrita apenas a parte posterior da mesma. O desenvolvimento dos microvilos presentes na primeira zona de crescimento dá origem ao manúbrio (Fig. 11a). O manúbrio de todas as espécies das subfamílias Polycirrinae, Thelepodinae e Terebellinae (como no caso de *Nicolea zostericola*) é curto, mas nas espécies dos Trichobranchinae os microvilos prolongam-se formando uma espécie de cabo (Fig. 11c). Provavelmente, o desenvolvimento da primeira zona de crescimento nas espécies dos tricobranquídeos apresenta um processo muito parecido ao observado em *Capitella capitata* (Fig. 11d), já que essa última espécie também apresenta o manúbrio longo na forma de cabo e está filogeneticamente próxima da família Terebellidae (Bartolomeus 1998; Almeida et al. 2003). Já o processo posterior é formado a partir do desenvolvimento de uma segunda zona detentora de uns poucos microvilos localizados apenas na base do manúbrio (lado oposto ao dente principal) na porção posterior da cerda. (Fig. 11b).

Dessa forma, as evidências obtidas através da análise do desenvolvimento das cerdas complementam as informações geradas pelos estudos morfométricos quanto à inexistência de homologia entre o processo posterior e o manúbrio de cabo longo (Capítulos 2 e 3 desta tese).

É interessante notar que Bartolomeus (1998) e Bartolomeus et al. (2005: 351, fig. 4) apresentaram análises filogenéticas utilizando alguns representantes dos poliquetas que possuem ganchos. Esses autores afirmaram que o uncini de manúbrio curto (ou redução no comprimento do manúbrio) seria uma apomorfia compartilhada pelos diversos táxons que compõem o clado Uncinifera (Terebellida, Sabellida e Pogonophora). Dessa forma, o reaparecimento do manúbrio de cabo longo nas espécies de Trichobranchinae é um claro caso de reversão, já que esse mesmo caráter já estava

presente na base das filogenias de Bartolomaeus (1998) e Bartolomaeus et al. (2005) em táxons como Spionida, Arenicolidae, Maldanidae. Esta possível reversão observada na formação do manúbrio de cabo é mais um forte argumento para reforçar a idéia de sua condição apomórfica, sustentando, assim, a hipótese de monofilia dos Trichobranchinae (Garraffoni e Lana 2004a).

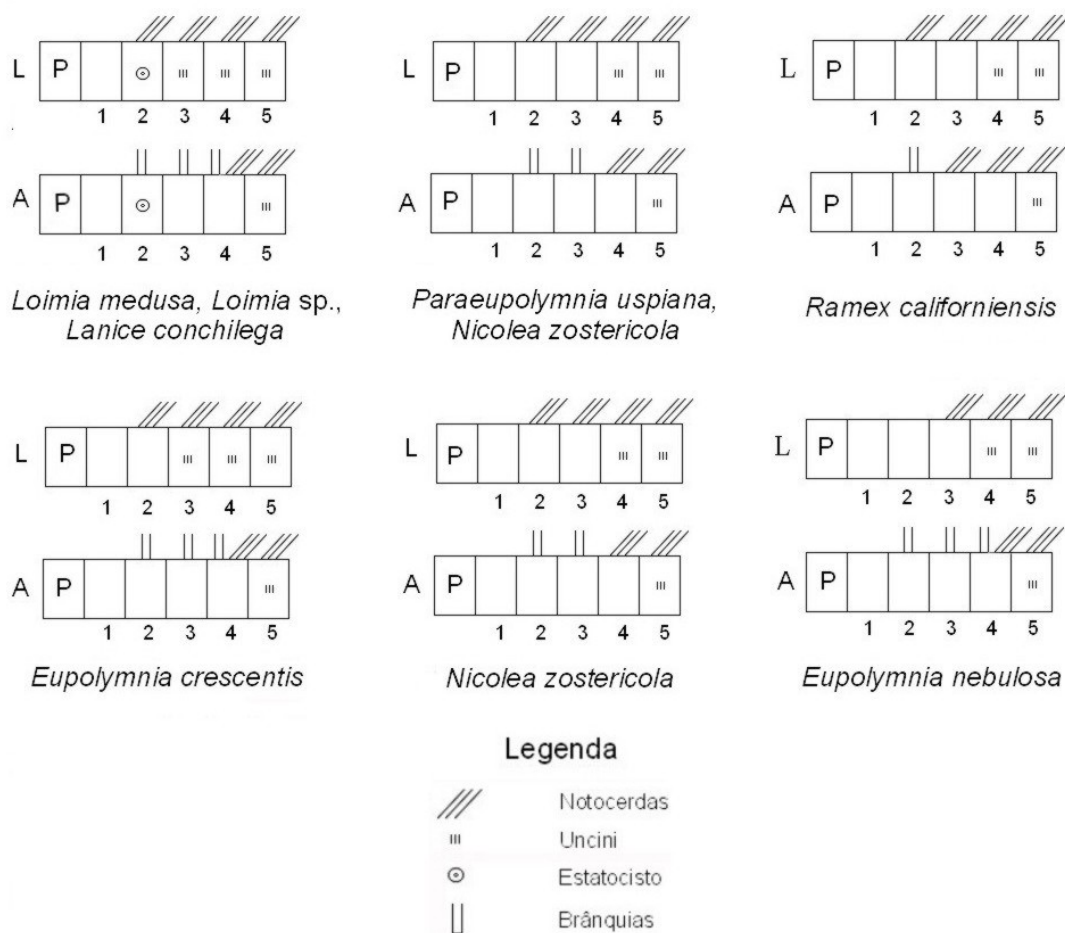


Fig. 10. Esquema ilustrando as modificações de correntes do desenvolvimento da larva ao adulto nos primeiros segmentos de 8 espécies de Terebellidae, baseado em observações realizadas no presente trabalho e por Bhaud (1988a,b), Bhaud e Grémare (1988), Wilson (1928), Blake (1991), McHugh (1993), Heimler (1981), Eckelbarger (1974). Legendas: L: larva, A: adulto, P: prostômio. Numeração indica as posições dos segmentos.

Fileira alternada de uncini

McHugh (1995) sugeriu que a presença de uncini em fileiras duplas seria uma possível sinapomorfia de Terebellinae. Outros trabalhos também utilizaram a presença ou ausência de fileira dupla de uncini como caráter em análises filogenéticas (caráter 45 em Rossuet et al. 2003; caráter 30 em Glasby et al. 2004) que incluíam espécies de Terebellidae, mas sem encontrar o mesmo resultado de McHugh (1995). Contudo, em

nenhum destes estudos foi abordado o motivo que causou o padrão observado ou, até mesmo, os demais caracteres existentes subjacentes ao nome de “fileira dupla de uncini” (para uma discussão mais aprofundada veja Capítulo 4 desta tese). A única consideração de McHugh (1995) dizia respeito à disposição antagônica da “fileira dupla de uncini” (frente a frente ou costa a costa) nos vários segmentos ao longo do animal (caráter 19 em McHugh 1995). Entretanto, esse antagonismo só é visualizado em espécimes com adiantado grau de desenvolvimento (juvenil e adulto), pois em estágios larvais iniciais só há uma fileira igualmente encontrada nos demais integrantes da família (e até mesmo nos demais integrantes dos Terebellomorpha). Assim, a novidade evolutiva presente nas espécies dos terebelíneos não é a presença de uma fileira dupla de uncini no adulto, mas sim a inversão de algumas cerdas distribuídas originalmente em fileira única originadas a partir dos quetoblastos posicionados na parte inferior do segmento.

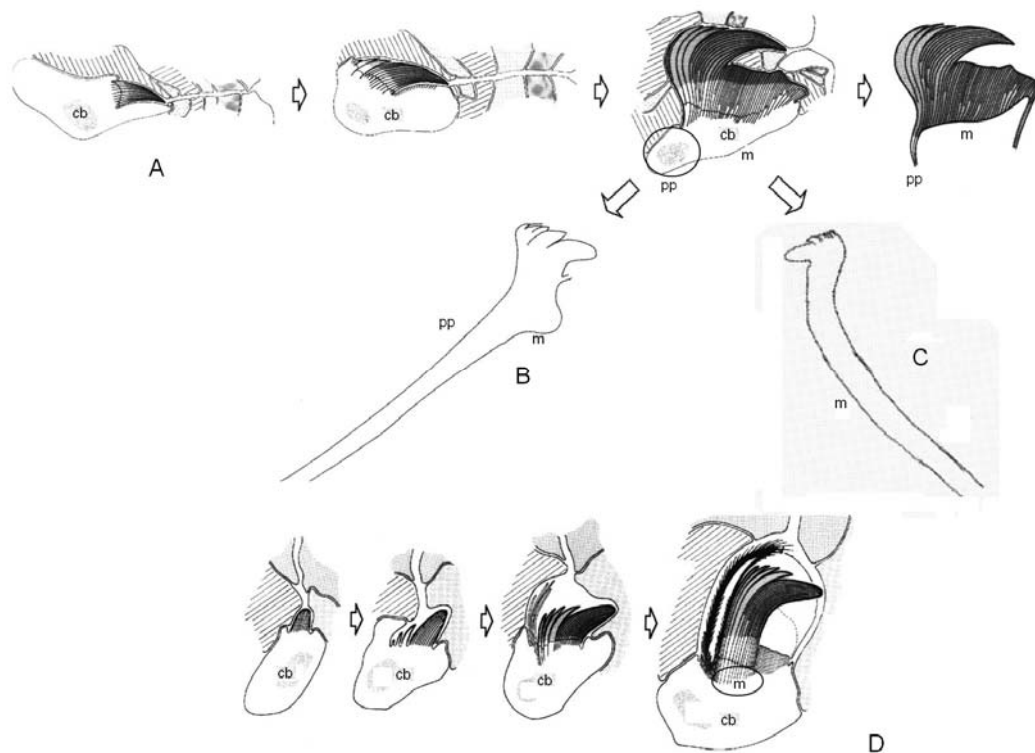


Fig. 11. Hipótese sobre as diferentes origens do processo posterior nas espécies de Terebellinae e do manúbrio de cabo longo nas espécies de Trichobranchinae. A Quetogênese de *Nicola zostericola*, Terebellinae (modificado de Bartolomaeus 1998), B Uncini com processo posterior de *Lanicides lacuna*, Terebellinae (modificado de Hutchings e Glasby, 1988), C Uncini com manúbrio na forma de cabo longo de *Terebellides sepultura*, Trichobranchinae (modificado de Garraffoni e Lana 2003), D Quetogênese de *Capitela capitata*, Capitellidae (modificado de Bartolomaeus 1998).

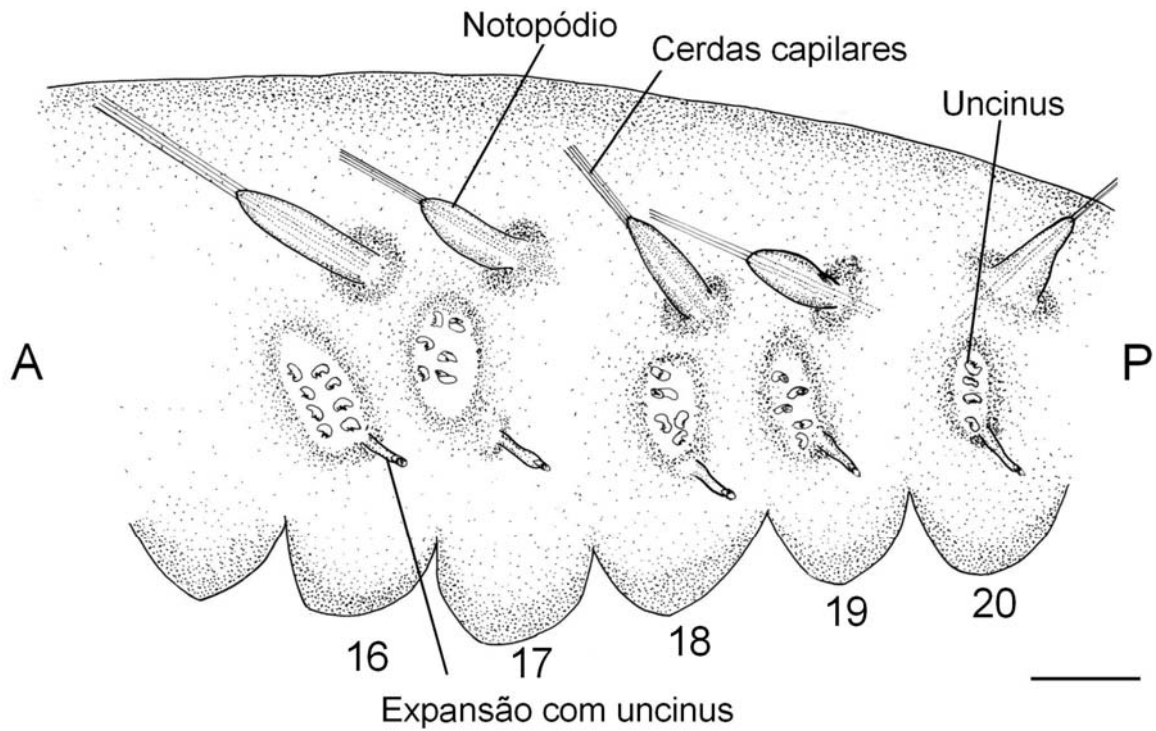


Fig. 12 Juvenil de *Lanice conchilega*. A parte anterior (A) da larva está à esquerda e a posterior (P) à direita e a numeração indica as posições dos segmentos. Escala: 22µm.

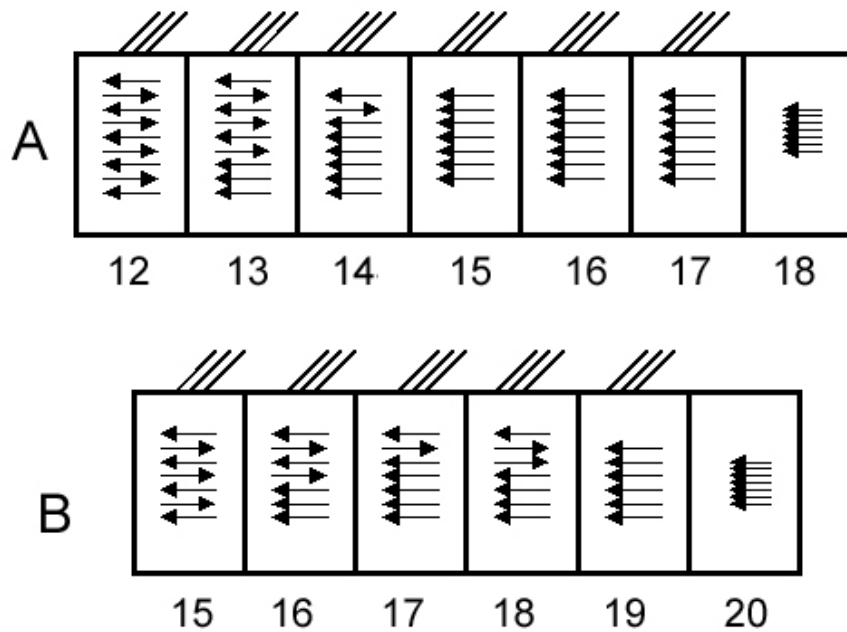


Fig. 13 Esquema ilustrando a disposição da segunda fileira de uncini de juvenis em *Nicolea zostericola* e *Paraeupolytmia uspiana*. Setas representam os uncini e a numeração indica as posições dos segmentos.

É interessante notar que a inversão ocorre gradativamente a partir de segmentos posicionados na região anterior, mais antigos, e estendendo-se para regiões mais posteriores, com segmentos mais novos (Figs. 12, 13). Infelizmente até o momento não foi possível detectar quais os fatores que influenciam o início da inversão de algumas cerdas originalmente dispostas na mesma direção, mas provavelmente há fatores genéticos em jogo.

A alteração na posição dos uncini ao longo do desenvolvimento pode acontecer de duas formas, ocasionando, no adulto, dois padrões morfológicos bem distintos (Figs. 12, 13). No primeiro padrão (Fig. 13) a inversão forma efetivamente duas fileiras de uncini estando eles posicionados frente a frente ou costa a costa (no caso da Fig. 13, costa a costa). Já no segundo padrão (Fig. 13), a inversão dos uncini não forma uma segunda fileira, mas apenas inverte alternadamente a posição dos uncini (nesse caso os uncini estão sempre frente a frente). Dessa forma, é mais apropriada a utilização do termo fileira alternada de uncini em oposição à antiga denominação fileira dupla de uncini. A nova denominação tem a grande vantagem de levar em consideração acontecimentos existentes em todas as fases de vida de um espécime, e não somente o padrão final observado nos adultos.

Conclusão

Esse trabalho buscou oferecer novas idéias, a partir de reinterpretações da literatura pretérita ou de dados inéditos, a respeito da utilização de estudos comparativos do desenvolvimento ontogenéticos em diferentes espécies da família Terebellidae. A partir desta reavaliação foi possível reforçar algumas hipóteses existentes e revelar novos caracteres potencialmente informativos em futuras análises cladísticas.

Afirmações anteriores sobre a inexistência da larva trocófora nas espécies estudadas foram reforçadas, já que as larvas examinadas não apresentam o metatroco, as cerdas orais e o canal ciliar alimentar, que caracterizam a chamada larva trocófora. Ainda com relação a larva, até o presente momento todas as informações disponíveis indicam que a larva aulófora planctônica está restrita aos gêneros *Lanice* e *Loimia*, ao contrário do reportado na literatura.

Entre os dados inéditos, é importante mencionar a perda dos primeiros notopódios e neuropódios ao longo do desenvolvimento, que se revelou um padrão

recorrente em espécies de terebelídeos. Neste caso, as cerdas notopodiais típicas das fases iniciais de desenvolvimento desaparecem em períodos subseqüentes, podendo ser utilizadas para delimitar ou definir o período larval. Por outro lado, entre as reinterpretações mais importantes pode-se comentar que o prostômio contém uma série de nervos originados a partir do cérebro e é facilmente identificado como sendo a área existente acima da banda ciliar do prototroco larval, além de ser a região de origem dos tentáculos bucais. Já o peristômio, região que contém o orifício bucal, é innervado pelo nervo estomogástrico e composto por duas partes distintas, o lábio superior e um lábio inferior que contém a faringe ventral.

Por último, a chamada fileira dupla de uncini e a possível homologia entre o processo posterior e o manúbrio de cabo longo foram reavaliadas. No primeiro caso, o antigo termo foi substituído por “fileira alternada de uncini” que reflete melhor a inversão que ocorre ao longo do desenvolvimento ontogenético. A fileira única disposta no mesmo sentido é reorganizada em duas fileiras de uncini dispostos alternadamente. Com relação ao manúbrio, foi sugerido que o processo posterior é formado a partir do desenvolvimento de alguns microvilos localizados apenas na parte posterior da cerda (lado oposto ao dente principal), diferente do que observado na formação do manúbrio longo, que se dá a partir de vários microvilos localizados por toda a base do manúbrio.

Referências bibliográficas

- Almeida WO, Christoffersen ML, Amorim DS, Garraffoni ARS, Silva GS (2003) Polychaeta, Annelida, and Articulata are not monophyletic: articulating the Metameria (Metazoa, Coelomata). *Rev Bras Zool*, 20:23-57
- Anderson DT (1959) The embryology of the polychaete *Scoloplos armiger*. *Quart J Microsc Sci* 100:89-166
- Anderson DT (1966) The comparative embryology of the Polychaeta. *Acta Zool* 47:1-42
- Bartolomaeus T (1998) Chaetogenesis in polychaetous Annelida- Significance for annelid systematic and the position of the Pogonophora. *Zoomorphology*, 100:348-368
- Bartolomaeus T, Purschke G, Hausen, H (2005) Polychaeta phylogeny based on morphological data- a comparison of current attempts. *Hydrobiologia* 535/536:341-356

- Bhaud M (1986) Preliminary data on the meroplanktonic larvae of Polychaeta in the Noumea lagoon, south-western New Caledonia. *J Coast Res* 2:297-309
- Bhaud M (1988a) Change in setal pattern during early development of *Eupolymnia nebulosa* (Polychaeta: Terebellidae) grown in simulated natural conditions. *J Mar Biol Ass UK* 68:677-687
- Bhaud M (1988b) The two planktonic larval periods of *Lanice conchilega* (Pallas, 1766) Annelida Polychaeta, a peculiar example of the irreversibility of evolution. *Ophelia* 29:141-152
- Bhaud M (2000) Some examples of the contribution of planktonic larval stages to the biology and ecology of Polychaeta. *Bull mar Sci* 67:345-358
- Bhaud M, Grémare A (1988) Larval development of the terebellid polychaete *Eupolymnia nebulosa* (Montagu) in the Mediterranean Sea. *Zool Scr* 17:347-356
- Bhaud M, Jae-Hoon C, Duchêne JC, Martin D, Nozais C, (1995) Larval biology and benthic recruitment: New ideas on the role of egg-masses and modelling life-cycle regulation. *Sci Mar* 59:103-107
- Blake JA (1991) Larval development of Polychaeta from the Northern California coast v. *Ramex californiensis* Hartman (Polychaeta: Terebellidae). *Bull mar Sci* 48:448-460
- Blankensteyn A (1986) Terebellidae e Trichobranchidae (Annelida: Polychaeta) da costa sudeste do Brasil (24° - 27° S). Dissertação de Mestrado não publicada. Universidade Federal do Paraná
- Blankensteyn A, Lana PC (1987) *Octobranchus longipes* sp. n. (Trichobranchidae; Polychaeta) da costa sudeste do Brasil. *Arq Biol Technol* 30: 671-676
- Brown S, Rouse GW, Hutchings PA, Colgan D (1999) Assessing the usefulness of histone H3, U2snRNA and 28S rDNA in the analysis of polychaete relationships. *Aust J Zool* 47: 499-516
- Capítulo 2 desta tese. Análise morfométrica da variação dos uncini de Terebellidae (Polychaeta). In: Garraffoni, A. R. S. *Morfologia da região cefálica e dos uncini parapodiais, análise cladística e biogeografia da família Terebellidae (Annelida: Polychaeta)*, Tese de Doutorado não publicada, Universidade Federal do Paraná, pp 34-46.
- Capítulo 3 desta tese. Aplicação da morfometria no estudo da variação da forma dos uncini em Terebellidae (Polychaeta): uma reavaliação. In: Garraffoni, A. R. S. *Morfologia da região cefálica e dos uncini parapodiais, análise cladística e*

- biogeografia da família Terebellidae (Annelida: Polychaeta)*, Tese de Doutorado não publicada, Universidade Federal do Paraná, pp 44-68.
- Capítulo 4 desta tese. Análise cladística da família Terebellidae Grube, 1850 (Polychaeta) e teste da validade das categorias supra-específicas. In: Garraffoni, A. R. S. *Morfologia da região cefálica e dos uncini parapodiais, análise cladística e biogeografia da família Terebellidae (Annelida: Polychaeta)*, Tese de Doutorado não publicada, Universidade Federal do Paraná, pp 69-134.
- Cazaux C (1982) Développement larvaire de l'Ampharetidae lagunaire *Alkmaria romijini* Horst 1919. Cah Bio Mar 23: 143-157
- Colgan D, Hutchings PA, Brown S (2001) Phylogenetic relationships within the Terebellomorpha. J Mar Biol Ass UK 81:765-773
- Dales RP (1955) Feeding and digestion in terebellid Polychaetes. J Mar Biol Ass UK 24:55-79
- Day JH (1967) A monograph on the Polychaeta of Southern Africa. Part. 2 Sedentaria. British Museum of Natural History, Trustees of the British Museum (Natural History), London
- Eckelbarger KJ (1974) Population biology and larval development of the terebellid polychaete *Nicolea zostericola*. Mar Biol 27:101-113
- Fauchald K, Rouse GW (1997) Polychaete systematics: Past and present. Zool Scri 26: 71-138
- Fauvel P (1927) *Faune de France vol. 16. Polychètes sédentaires. Addenda aux Errantes, Archiannelides, Myzostomaires*. Paris, Librairie de la Faculté des Sciences Paul Lechevalier
- Garraffoni ARS, Lana PC (2004a) Life histories of Terebellidae (Polychaeta: Annelida) as a basis for phylogenetic analyses. Abstract of the 10th International Congress on Invertebrate Reproduction and Development, Newcastle, 75 pp
- Garraffoni ARS, Lana PC (2004b) Cladistic analysis of the subfamily Trichobranchinae (Polychaeta, Terebellidae). J Mar Biol Ass UK 84: 973-982
- Giangrande A (1997) Polychaeta reproductive patterns, life cycles and life histories: an overview. Oceanogr Mar Biol Ann Rev 35:323-386
- Giangrande A, Gambi MC (1998) Metamerism and life-style within polychaetes: morpho-functional aspects and evolutionary implications. Ital J Zool 65:39-50

- Giangrande A, Geraci S, Belmonte G (1994) Life-cycle and life-history diversity in marine invertebrates and the implication in community dynamics. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* 32:305-333
- Glasby CJ, Hutchings PA, Hall K (2004) Assessment of monophily and taxon affinities within the polychaete clade Terebelliformia (Terebellidae). *J Mar Biol Ass UK* 84:961-971
- Goodrich ES (1897) On the relation of the arthropod head to the annelid prostomium. *Quart J Microsc Sci* 40:439-457
- Grehan A, Retiere C, Keegan B, (1991) Larval development in the ampharetid *Mellina palmata* Grube (Polychaeta). *Ophelia* 5:321-332
- Hatschek B (1878) Studien über die Entwicklungsgeschichte der Anneliden. *Arb Zool Inst Wien* 1:277-404
- Hausen H (2005) Chaetae and chaetogenesis in polychaetes (Annelida). *Hydrobiologia* 535/536:37-52
- Heimler W (1981) Untersuchungen zur Larvalentwicklung von *Lanice conchilega* (Pallas) 1766 (Polychaeta, Terebellomorpha). Teil II: Bau und Ultrastruktur der Trochophora-Larve. *Zool Jb Abt Anat Ont Tiere* 106: 236-277
- Hilbig B (2000) Family Terebellidae. In: Blake JA, Hilbig B, Scott PV (eds) *Taxonomic Atlas of the Benthic Fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel*, pp. 231- 293
- Holthe T (1986) Evolution, systematics, and distribution of the Polychaeta Terebellomorpha, with a catalogue of the taxa and bibliography. *Gunneria* 55:1-236
- Hutchings PA, Glasby CJ (1988) The Amphitritinae (Polychaeta: Terebellidae) from Australia. *Rec Aus Mus* 40: 1-60
- Hutchings PA, Peart R (2000) A revision of the Australian Trichobranchidae (Polychaeta). *Invertebr Taxon* 14: 225-272
- Kupriyanova EK (2003) Live history evolution in Serpulimorph polychaetes: a Phylogenetic analysis. *Hydrobiologia*, 496:105-114
- Kupriyanova EK, Nishi E, ten Hove HA, Rzhavsky AV (2001) Life history patterns in serpulimorph polychaetes: ecological and evolutionary perspectives. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* 39:1-101
- Macdonald TA (2003) Phylogenetic relations among spirorbid subgenera and evolution of opercular brooding. *Hydrobiologia* 496:125-143

- Marconi G, Bhaud M (1995) New observation on the terebellid (Polychaeta) aulophore larvae on the French coast. *Ophelia* 43:229-244
- McEdward LR, Janies DA (1993) Life cycle evolution in asteroids: What is a larva? *Biol Bull* 184:255-268
- McHugh D (1993) A comparative study of reproduction and development in the polychaete family Terebellidae. *Biol Bull* 185:153-167
- McHugh D (1995) Phylogenetic analysis of the Amphitritinae (Polychaeta: Terebellidae). *Zool J Linn Soc* 11:405- 429
- Mead AD (1897) The early development of marine annelids. *J Morph* 13:227-326
- Mead AD (1899) The cell origin of the prototroch. *Biol. Lec. M. B. L* 1898:113-138
- Nielsen C (1995) *Animal evolution: Interrelationships of the Living phyla*. Oxford University Press, Oxford.
- Nogueira JMM (2003) A new species of *Paraeupolymnia* Young and Kritzler, 1986 (Polychaeta: Terebellidae: Terebellinae). *Sci Mar* 67:403-411
- Orrhage L (2001) On the anatomy of the central nervous system and the morphological value of the anterior end appendages of Ampharetidae, Pectinariidae and Terebellidae. *Acta Zool* 82:57-71
- Qian PY (1999) Larval settlement of polychaetes. *Hydrobiologia* 402:230-253
- Rouse GW (1999) Trochophore concepts: ciliary bands and the evolution of larvae in spiralian Metazoa. *Biol J Linn Soc* 66:411-464
- Rouse GW (2000a) Bias? What bias? The evolution of downstream larval-feeding in animals. *Zool Scri* 29:213-236
- Rouse GW (2000b) Polychaeta have evolved feeding larvae numerous times. *Bull mar Sci* 67: 391-409
- Rouse, GW (2000c) The epitome of hand waving? Larval feeding and hypotheses of metazoan phylogeny. *Evol Dev* 2:222-233
- Rouse GW, Fauchald K (1997) Cladistics and polychaetes. *Zool Scri* 26:269-301
- Rouse GW, Fitzhugh JK (1994) Broadcasting fables: is external fertilization really primitive? Sex, size, and larvae in sabellid polychaetes. *Zool Scr* 23:271-312
- Rouse GW, Pleijel P (2001). *Polychaetes*. London: Oxford
- Rousset V, Rouse GW, Feral JP, Desbruyères D, Pleijel F (2003) Molecular and morphological evidence of Alvinellidae relationships (Terebelliformia, Polychaeta, Annelida). *Zool Scri* 32:185-197

- Schroeder PC, Hermans CO (1975) Annelida: Polychaeta. In: Giese AC, Pearse JR (Eds) Reproduction of marine invertebrate, Academic Press, Nova York, pp 1-123.
- Smith RI (1989) Observation on spawning behavior of *Eupolymnia nebulosa*, and comparisons with *Lanice conchilega* (Annelida, Polychaeta, Terebellidae). Bull mar Sci 45:406-414
- Strathmann RR (1993) Hypotheses on the origins of marine larvae. Ann Rev Ecol Syst 24:89-117
- Thorson G (1946) Reproduction and Larval Development of Danish Marine Bottom Invertebrates, with Special Reference to the Planktonic Larvae in the Sound (Oresund). Medd Komm Havunders Kbh Ser Plankton 4:1-523
- Willemoes-Sühm R. von (1871) Biologische Beobachtungen über niedere Meeresthiere. Zeits wiss Zool 21:380-396
- Wilson DP (1928) Post-larval Development of *Loimia medusa* Sav. J Mar Biol Ass UK 15:129-149
- Wilson EB (1892) The cell lineage of *Neris*. A contribution to the cytogeny of the annelid body. J Morph 6:129-149
- Wilson WH (1991) Sexual reproductive modes in polychaetes: classification and diversity. Bull mar Sci 48: 500-516
- Zhadan AE, Tzetlin B (2002) Comparative morphology of the feeding apparatus in the Terebellida (Annelida: Polychaeta). Cah Biol Mar 43:149-164
- Zottoli RA (1974) Reproduction and larval development of the ampharetid polychaete *Amphicteis floridus*. Trans Am Microsc Soc 93:78-89

Capítulo 2. Análise morfométrica da variação dos uncini de Terebellidae (Polychaeta)¹

RESUMO

O presente trabalho teve como objetivo utilizar a ferramenta da morfometria para reconhecimento e separação de padrões morfológicos nas espécies da família Terebellidae (Polychaeta), com base na variabilidade das neurocerdas modificadas na forma de gancho (uncini). A análise foi aplicada a 30 espécies da família Terebellidae, sendo três da subfamília Trichobranchinae, quatro de Polycirrinae, cinco de Thelepodinae e 18 de Terebellinae. Foram medidas 16 distâncias a partir das ilustrações das descrições originais utilizando sete marcos anatômicos reais e seis marcos extrapolados. A variabilidade dos dados foi analisada por três métodos de estatística multivariada, análise de agrupamentos, escalonamento multidimensional não-métrico (análise de proximidade) e análise de similaridade. Os resultados obtidos pela análise de agrupamentos e escalonamento multidimensional não-métrico são muito similares e demonstram claramente a existência de dois grupos morfológicos quanto à forma do manúbrio (um grupo incluindo as espécies de Trichobranchinae e outro incluindo as demais subfamílias), e três grupos morfológicos quanto à forma geral dos uncini (um para Terebellinae e Thelepodinae, outro para Polycirrinae e um terceiro para Trichobranchinae). Os dois padrões morfológicos reconhecidos, forma do manúbrio e forma geral do uncini, podem ser tratados como caracteres em futuras análises cladísticas.

Palavras chave: codificação, Terebelliformia, Terebellida, sistemática, neurocerda, cladística

INTRODUÇÃO

A morfometria permite uma análise quantitativa rigorosa da variação da forma de uma determinada estrutura em organismos de tamanhos variados, principalmente quando utiliza métodos de estatística multivariada. A aplicação mais comum da morfometria consiste na identificação das configurações dos marcos anatômicos nos diversos caracteres morfológicos presentes (Kligenberg 2002). Os marcos anatômicos são interpretados como um meio de reduzir a forma de uma estrutura, ou do organismo

¹ Artigo formatado, submetido e no prelo na revista Zoological Studies.

como um todo, em um conjunto de pontos que expressam seus traços gerais. Por esta razão, é de suma importância que os marcos anatômicos utilizados no estudo sejam assumidos como homólogos entre os indivíduos e população (Rolf & Marcus 1993, David & Laurin 1998, Costa et al. 2004). Apesar do interesse da técnica, estudos morfométricos têm sido pouco utilizados para definir espécies ou populações de Polychaeta. As poucas exceções (Ben-Eliahu 1987, Fauchald 1991) limitaram-se a aplicações muito genéricas da ferramenta.

Os Terebelliformia (*sensu* Rouse & Pleijel 2001) são um grupo de poliquetas sedentários constituídos pelas famílias Terebellidae, Ampharetidae, Alvinellidae e Pectinariidae. Os indivíduos pertencentes a esse táxon são caracterizados, de uma forma geral, por apresentarem tentáculos bucais anteriores sulcados e ciliados, utilizados para o transporte de partículas até a região bucal (Fauchald & Jumars 1979, Hutchings 2000, Rouse & Pleijel 2001) ou para a confecção do tubo, além das típicas neurocerdas modificadas em ganchos, também chamados de uncinus (plural “uncini”). Os uncini são utilizados para “ancorar” os poliquetas, auxiliando a fixação dos seus frágeis corpos aos tubos e diminuindo o risco de predação (Holthe 1986, Woodin & Merz 1987, Hutchings 2000, Rouse & Pleijel 2001). As únicas exceções são as espécies dos gêneros de Polycirrinae *Hauchiella* Hartman, 1959, *Enoplobranchus* Webster, 1879 e *Lysilla* Malmgren, 1866, que não possuem neurocerdas, e do gênero *Amaeana* Levinsen, 1893, que possui neurocerdas modificadas em espinhos e não em forma de ganchos.

Analisando os uncini neuropodiais presentes nas espécies das famílias Terebellidae, Ampharetidae, Alvinellidae e Pectinariidae, é fácil notar que a maioria das variações morfológicas já se torna evidente nos níveis supra-genéricos (Holthe 1986). Apesar da existência de diferenças morfológicas nas neurocerdas dos integrantes das famílias supra-citadas, é possível encontrar padrões comuns a todas elas. Todos os uncini possuem um dente principal, uma parte superior ou capitium (com numerosos dentes secundários dispostos em diferentes formas) e uma parte inferior, na qual o processo subrostral pode estar presente ou ausente, além de uma base chamada de manúbrio (Holthe 1986, Bartolomaeus 1995, Garraffoni & Lana 2004).

A família Terebellidae possui mais de 550 espécies descritas em mais de 70 gêneros, distribuídos nas subfamílias Polycirrinae, Thelepodinae, Trichobranchinae e Terebellinae (Capítulos 4 e 5 desta tese, Rouse & Pleijel 2001, mas veja Hutchings 2000, Colgan et al. 2001, Glasby et al. 2004 para uma classificação alternativa). Devido ao grande número de espécies, não é difícil imaginar variabilidade nas formas uncinais em cada subfamília.

O objetivo do presente trabalho é utilizar as técnicas de análise morfométrica para reconhecer e delimitar as diferentes classes ou padrões morfológicos de uncini observados em espécimes de Terebellidae. O trabalho, que é a primeira aplicação da técnica aos Terebelliformia, contribui para a consolidação das análises morfométricas em estudos de Polychaeta, dando continuidade a uma tendência recente (Maltagliati et al. 2001, Costa & Paiva submetido, Glasby & Glasby submetido, Omena & Amaral, 2002). Por fim, a presente análise da variabilidade dos uncini é uma base consistente para uma melhor definição do caráter ou dos seus possíveis estados e para análises cladísticas subsequentes (Guerrero et al. 2003, Capítulo 4 desta tese).

MATERIAL E MÉTODO

Espécies de Terebellidae

Trinta espécies foram selecionadas dentro dos Terebellidae, das quais três de Trichobranchinae, quatro de Polycirrinae, cinco de Thelepodinae e 18 de Terebellinae (Tabela 1).

Coleta dos dados

As distâncias utilizadas no presente trabalho foram medidas diretamente a partir de um uncinus torácico, tal como ilustrados nas descrições originais de cada uma das espécies analisadas, levando sempre em consideração as escalas originais. Apenas os uncini das espécies *Polycirrus abrolhensis*, *Paraeupolymnia uspiana*, *Terebellides sepultura* e *T. totae* foram medidos de ilustrações feitas diretamente dos animais. Só foram medidos os uncini de cerdas retiradas da região que contém segmentos com notopódios. A matriz de dados originais está disponível na internet em <http://www.cem.ufpr.br/garraffoni/planuncgenero.xls>.

Medidas utilizadas

Bookstein (1991) sugeriu a existência de três tipos de marcos anatômicos: justaposição, máxima curvatura e a construção de pontos externos, além de caso intermediário entre o segundo e terceiro tipos.

Nesse estudo foi utilizado o caso intermediário, já que, foram medidas distâncias entre distintos marcos anatômicos distribuídos em uma estrutura de forma e arquitetura irregular. Após a escolha do caso intermediário, foram distribuídos pela periferia do uncinus sete marcos anatômicos com o objetivo de mostrar as diferenças observadas na morfologia da cerda (Fig.1). Além disso, também foram utilizados seis outros marcos (1, 4, 6, 8, 10, 11) que não representam de fato uma região localizada na superfície da

cerda, mas sim projeções não alocadas diretamente na estrutura analisada. Estas projeções contribuem para uma melhor representação da variabilidade morfológica, não apresentando nenhuma correlação entre si. Em outras palavras, nenhuma redundância foi encontrada entre essas projeções e os demais marcos anatômicos.

Tabela 1. Lista de espécies de Terebellidae utilizadas no presente estudo.

Espécies	Subfamília	Abreviação	Bibliografia
<i>Polycirrus bohollensis</i> Grube, 1878	Polycirrinae	Po_bo	Hutchings & Glasby (1986)
<i>Polycirrus disjunctus</i> Hutchings & Glasby, 1986	Polycirrinae	Po_di	Hutchings & Glasby (1986)
<i>Polycirrus medius</i> Hessle, 1917	Polycirrinae	Po_me	Hessle (1917)
<i>Polycirrus abrolhenis</i> Garraffoni & Costa, 2003	Polycirrinae	Po_abro	Presente trabalho
<i>Amphitrite pachyderma</i> Hutchings & Glasby, 1988	Terebellinae	Am_pa	Hutchings & Glasby (1988)
<i>Arranooba booromia</i> Hutchings & Glasby, 1988	Terebellinae	Arr_bo	Hutchings & Glasby (1988)
<i>Baffinia biseriata</i> Hutchings & Glasby, 1988	Terebellinae	Ba_bi	Hutchings & Glasby (1988)
<i>Lanassa ocellata</i> Hutchings & Glasby, 1988	Terebellinae	Lan_oc	Hutchings & Glasby (1988)
<i>Lanice sinata</i> Hutchings & Glasby, 1990	Terebellinae	Lani_si	Hutchings & Glasby (1990)
<i>Lanicides fascia</i> Hutchings & Glasby, 1988	Terebellinae	La_fa	Hutchings & Glasby (1988)
<i>Lanicides tribranchiata</i> Hutchings & Glasby, 1988	Terebellinae	La_tr	Hutchings & Glasby (1988)
<i>Loimia triloba</i> Hutchings & Glasby, 1988	Terebellinae	Lo_tr	Hutchings & Glasby (1988)
<i>Longicarpus nodus</i> Hutchings, 1990	Terebellinae	Lon_no	Hutchings (1990)
<i>Neolepra macrocercus</i> Hutchings & Glasby, 1988	Terebellinae	Ne_ma	Hutchings & Glasby (1988)
<i>Paraeupolymnia uspiana</i> Nogueira, 2003	Terebellinae	Ni_sp1	Presente trabalho
<i>Phisidia echuca</i> Hutchings & Glasby, 1988	Terebellinae	Ph_ec	Hutchings & Glasby (1988)
<i>Pista sinusa</i> Hutchings & Glasby, 1988	Terebellinae	Pi_si	Hutchings & Glasby (1988)
<i>Pseudoproclea australis</i> Hutchings & Glasby, 1990	Terebellinae	Ps_au	Hutchings & Glasby (1990)
<i>Reteterebella aloba</i> Hutchings & Glasby, 1988	Terebellinae	Re_al	Hutchings & Glasby (1988)
<i>Hutchingsiella cowarrie</i> (Hutchings, 1997)	Terebellinae	Sp_co	Hutchings (1997)
<i>Terebella muliarrus</i> Hutchings, 1993	Terebellinae	Te_mu	Hutchings (1993)
<i>Tyra owensi</i> Hutchings, 1997	Terebellinae	Ty_ow	Hutchings (1997)
<i>Euthelepus setubalensis</i> McIntosh, 1885	Thelepodinae	Eu_st	Glasby & Hutchings (1986b)
<i>Streblosoma comatus</i> (Grube, 1859)	Thelepodinae	St_co	Glasby & Hutchings (1987)
<i>Thelepus ambitus</i> Glasby & Hutchings, 1987	Thelepodinae	Th_am	Glasby & Hutchings (1987)
<i>Pseudothelepus binara</i> Hutchings, 1997	Thelepodinae	Pst_bi	Hutchings (1997)
<i>Pseudostreblosoma serratum</i> Hutchings & Murray, 1984	Thelepodinae	Pss_se	Hutchings & Murray (1984)
<i>Octobranthus antarcticus</i> Monro, 1936	Trichobranchinae	Oc_na	Monro (1936)
<i>Terebellides sepultura</i> Garraffoni & Lana, 2003	Trichobranchinae	Tere_sep	Presente trabalho
<i>Terebellides totae</i> Elias & Bremec, 1999	Trichobranchinae	Tere_to	Elias & Bremec (1999)

A partir dos 13 marcos anatômicos foram traçadas 16 distâncias, escolhidas de forma a evitar erros comuns nestas aplicações, responsáveis por uma má cobertura ou representatividade espacial das estruturas analisadas (Tabela 2, Fig. 1). Strauss & Bookstein (1982) listaram três problemas principais referentes à má cobertura: 1) medições efetuadas preferencialmente em poucos eixos de variação dos caracteres; 2) muitas distâncias originadas a partir de apenas um único ponto e 3) distâncias

alongando-se por toda a superfície da estrutura, abrangendo distintas unidades de crescimento.

Tabela 2. Distâncias utilizadas no presente trabalho.

Distância	Ponto inicial	Ponto final
1 (e)	12	2
2 (q)	15	5
3 (l)	9	10
4 (k)	9	11
5 (g)	13	9
6 (h)	9	2
7 (i)	9	5
8 (j)	9	7
9 (a)	1	13
10 (o)	5	4
11 (n)	7	3
12 (p)	7	6
13 (m)	8	7
14 (b)	13	2
15 (c)	2	5
16 (d)	5	12
17 (f)	12	13

Para descrever as diferentes regiões do uncini (manúbrio curto, manúbrio longo na forma de cabo e processo posterior) foi utilizada a mesma terminologia proposta por Holthe (1986: 31, fig. 6).

Análises estatísticas

As análises de agrupamentos (análise de Cluster), escalonamento multidimensional não-métrico (n-MDS) ou análise de proximidade e análise de similaridade (ANOSIM) do pacote Primer (Primer-E Ltd, UK) foram feitas a partir de uma matriz transformada e logaritimizada das medidas brutas (espécies x medidas). As medidas utilizadas nas análises de agrupamento e de n-MDS foram padronizadas e a distância euclidiana foi aplicada entre as espécies, já que esse algoritmo mede distâncias naturais entre dois pontos no espaço (Clarke & Warwick 1994).

O n-MDS é utilizado para o melhor entendimento das relações entre as espécies ou amostras analisadas, por meio da sua maior ou menor “proximidade” espacial em duas ou mais dimensões. Além disso, também constrói mapas ou configurações dos objetos a partir dos caracteres analisados (Clarke & Warwick 1994). A análise de agrupamentos tem como objetivo reconhecer grupos discretos nas amostras analisadas classificando seus valores a partir do maior ou menor compartilhamento de atributos específicos.

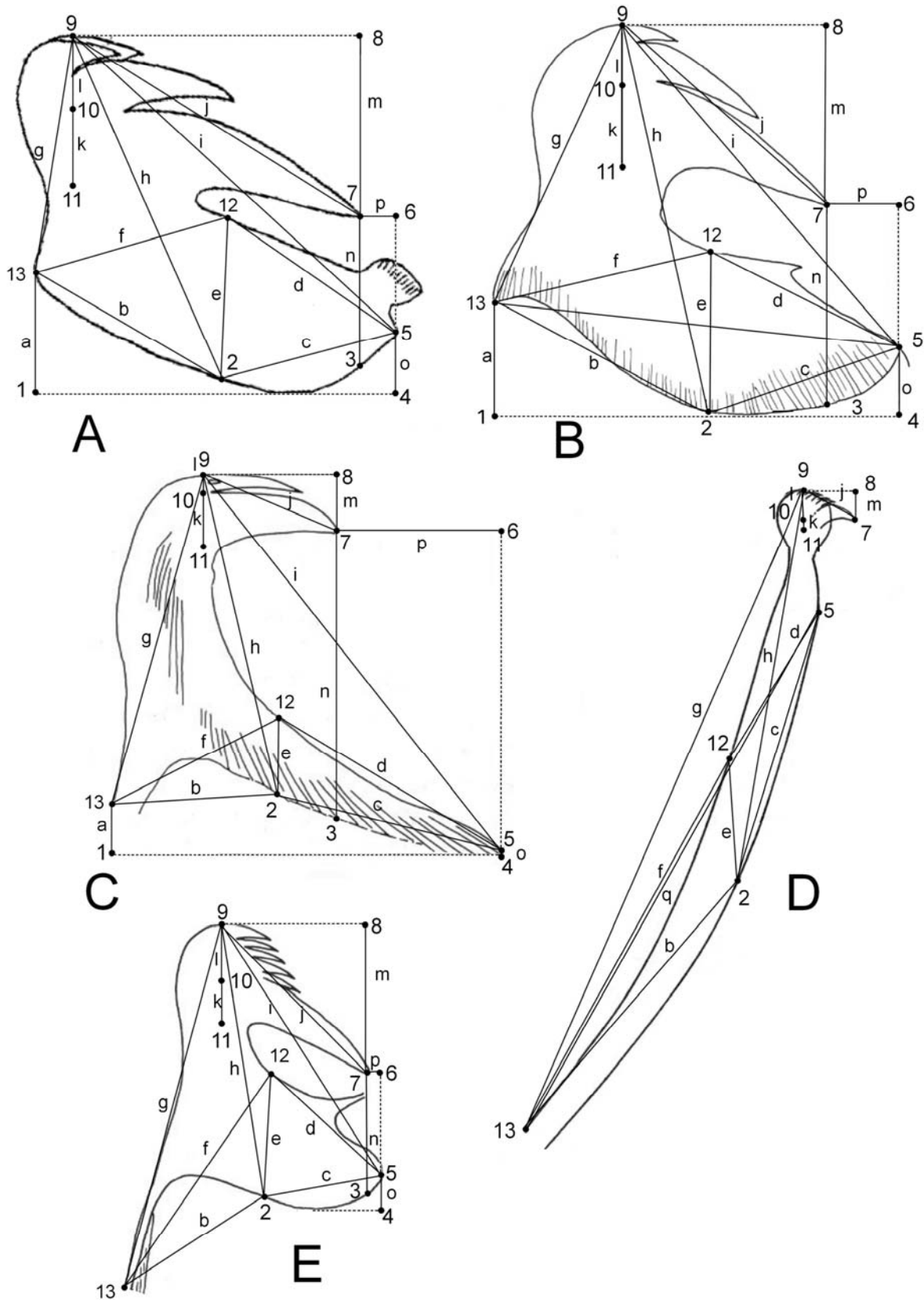


Figura 1. Medidas morfométricas realizadas em uncini de espécies de Terebellidae. A. *Steblosoma atos*, Telepodiae (modificado de Hutchings e Glasby, 1987); B. *Reteterebella aloba*, Terebellinae (modificado de Hutchings e Glasby, 1988); C. *Polycirrus bicrinalis*, Polycirrinae (modificado de Hutchings e Glasby, 1986); D. *Octobranchus longipes*, Trichobranchinae (modificado de Blankensteyn, 1988) F. *Lanicides fascia*, Terebellinae (modificado de Hutchings e Glasby, 1988).

Assim, as amostras analisadas pertencentes a um determinado grupo serão mais similares entre si do que com amostras de fora desse grupo. Por sua vez, a ANOSIM é uma análise de similaridade usada para detectar as diferenças entre os grupos estabelecidos *a priori* no n-MDS (Clarke & Warwick 1994). Dessa forma, essa análise simplesmente calcula a probabilidade de ocorrência dos grupos delimitados anteriormente pelo n-MDS de forma aleatória. No presente trabalho a ANOSIM foi utilizada para testar os possíveis grupos morfológicos existentes nos uncini das diversas espécies pertencentes as quatro subfamílias, Terebellidae, Trichobanchinae, Polycirrinae e Thelepodinae. Este pacote de análises, disponível no programa Primer, é comumente usado em análises ecológicas e muito pouco utilizado em estudos de morfometria, tendência que vem sendo alterada mais recentemente (Maltagliati et al. 2001, Chui et al. 2002, Noireau et al. 2002, Costa et al. 2004).

RESULTADOS

O resultado do n-MDS das 30 espécies de Terebellidae (Fig. 2) apresentou um baixo valor de estresse (2-d: estresse mínimo de 0,04), o que implica um alto valor de resolução (Clarke & Warwick 1994, Chui et al. 2002). A análise do n-MDS usando os 16 caracteres permitiu a inferência de 5 grupos distintos (Fig. 2). Um primeiro grupo contém as espécies de Trichobanchinae, um segundo grupo contém as espécies de Polycirrinae, um terceiro grupo contém algumas espécies de Thelepodinae-Terebellinae e um quarto e quinto as demais espécies de Terebellinae. A permutação do teste ANOSIM (Tabela 3) confirmou essa tendência, sendo que todos os grupos (subfamílias) foram significativamente separados no nível de 5%, exceto Terebellidae e Thelepodinae. Agrupamentos bem similares às expostas acima também foram definidas a partir de pontos específicos do dendrograma, sendo que espécies de uma mesma subfamília não foram necessariamente agrupadas (Fig. 3).

O n-MDS e a análise de agrupamento revelaram dois padrões morfológicos muito distintos dentro das quatro subfamílias. Esses dois distintos padrões morfológicos (ou dois agrupamentos distintos no dendrograma da figura 3) estão relacionados com as diferenças morfológicas no tamanho do manúbrio. As espécies de Trichobanchinae possuem o manúbrio do tipo longo com a forma de cabo, e as espécies das demais subfamílias (Polycirrinae, Thelepodinae e Terebellinae) possuem uncini com manúbrio curto.



Figura 2. Gráfico em duas dimensões do escalonamento multidimensional não-métrico aplicado às 17 distâncias medidas em uncini de 30 unidades taxonômicas operacionais.

O dendrograma mostra também que a maioria das espécies de Terebellinae possui a forma uncinal mais próxima àquela de Thelepodinae do que de Terebellinae (*Lanicides fascia*, *Pista sinusa* e *Lanicides tribranchiata*). Esse fato ocorreu devido à presença de um cabo quitinizado na parte posterior do uncini, chamado de processo posterior (Holthe, 1986: 31, fig. 60) nas espécies *Lanicides fascia*, *Pista sinusa* e *Lanicides tribranchiata*. A presença de tal estrutura fez com que as três espécies se agrupassem de forma distinta àquela de outras espécies das subfamílias Terebellinae e Thelepodinae que não possuem o processo posterior.

DISCUSSÃO

A diversidade na variabilidade morfológica de diferentes formas estruturais é causada por componentes multidimensionais que, por sua vez, refletem processos evolutivos (Atchley & Hall 1991, Costa et al. 2004). O principal propósito da análise morfométrica é estabelecer e delimitar a variação morfológica existente nas distintas partes de uma estrutura como um primeiro passo para a inferência de homologias. De posse de informações consistentes sobre a homologia primária de uma determinada característica, o próximo passo é a utilização dessas informações para aumentar o nível do conhecimento das relações filogenéticas entre os táxons estudados (Reis 1988). Além disso, Guerrero et al. (2003) reportaram que o teste de similaridade entre os estados de caráter identificado pela morfometria pode ajudar a sistemática no julgamento de quanto uma variação nesse caráter é suficiente para o reconhecimento de um novo caráter ou de mais um estado desse mesmo caráter. Desta maneira,

observando os grupos morfológicos estabelecidos no n-MDS e na análise de agrupamentos, é possível avaliar as diferenças existentes entre o processo posterior e o manúbrio de cabo longo dos uncini, bem como a forma geral observada nessas cerdas nas várias espécies da família.

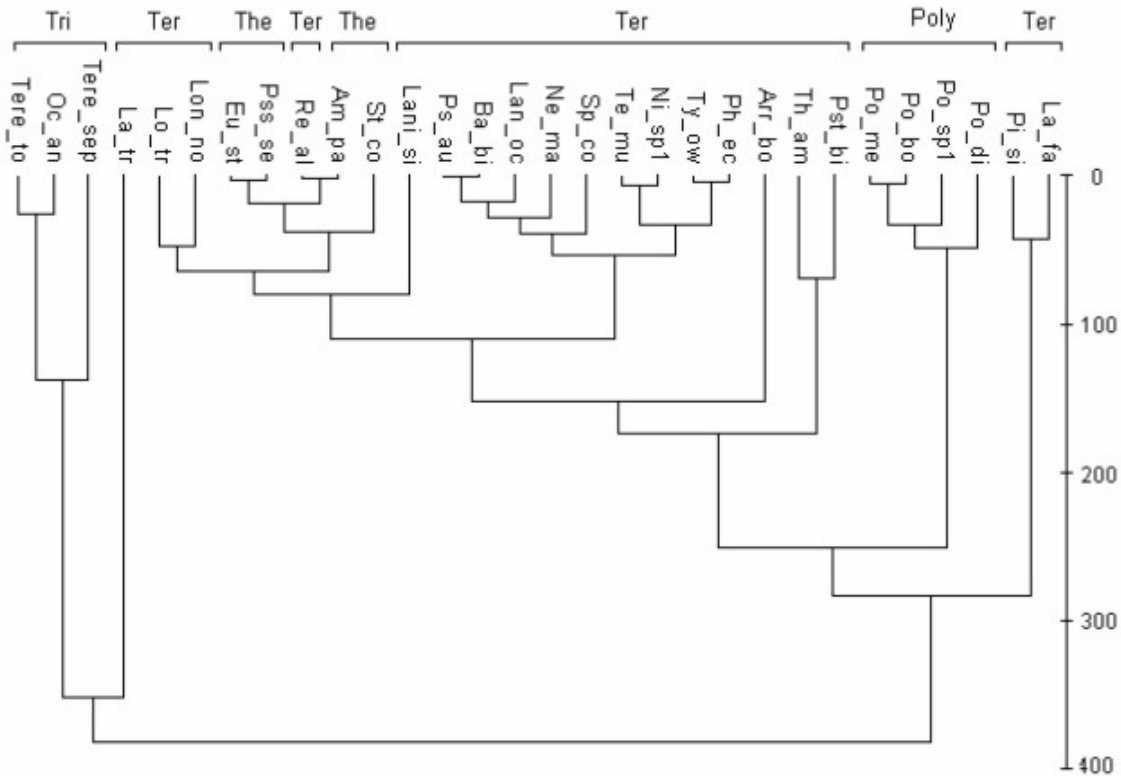


Figura 3. Dendrograma com 30 espécies de Terebellidae obtido através de uma análise de similaridade utilizando distância euclidiana. Para as abreviações, veja tabela 1. Ter: Terebellinae, The: Thelepodinae, Poly: Polycirrinae, Tri: Trichobranchinae.

Os dois primeiros padrões morfológicos identificados, que permitem a separação da subfamília Trichobranchinae das subfamílias Polycirrinae, Terebellinae e Thelepodinae (no n-MDS o primeiro quadrante contra o segundo e terceiro quadrantes; e na análise de agrupamentos os dois grupos formados pela primeira dicotomia, perto da base), são definidos pela presença ou ausência de manúbrio de cabo. Um padrão adicional, definido pela presença do processo posterior, permitiu a separação das espécies *Lanicides fascia*, *Pista sinusa* e *Lanicides tribranchiata*. Infelizmente, a análise filogenética realizada no Capítulo 4 desta tese resultou em um cladograma com baixa resolução (grande quantidade de politomias), não sendo possível averiguar se a presença do processo posterior foi novidade evolutiva compartilhada entre as espécies dos gêneros que possuem este estado do caráter.

O desenvolvimento de um cabo quitinizado na parte posterior do uncini, formando o processo posterior em algumas espécies de Terebellinae, foi considerado

como potencialmente homólogo com o manúbrio de cabo longo (Chris Glasby, comunicação pessoal). No entanto, o presente trabalho mostrou que estas duas estruturas não são homólogas e devem ser tratadas como caracteres independentes. Assim, a separação desses dois padrões morfológicos pode ser interpretada na forma de dois caracteres distintos: 1- em relação ao tamanho do manúbrio (manúbrio curto ou de cabo longo), e 2- em relação ao desenvolvimento do processo posterior (ausente ou presente). Independente dos resultados aqui obtidos, Garraffoni (Capítulo 1) demonstrou, utilizando dados da literatura, que através da quetogênese é possível distinguir a região de origem do processo posterior da região de origem do manúbrio de cabo longo. Desta forma, o processo posterior seria uma estrutura desenvolvida a partir da região restrita à parte posterior do uncinus. Por outro lado, o manúbrio de cabo longo seria originado a partir do desenvolvimento de toda a base da cerda.

Tabela 3. Resultados da ANOSIM (R Global = 0,51; significância global = 0,2) usando as subfamílias de Terebellidae como grupos. Abreviação: Tere- Terebellinae, Tricho- Trichobranchinae, The- Thelepodinae, Poly- Polycirrinae.

Grupos	R estatístico	Nível de significância (p)	Permutações possíveis
Tere, Trico	0,9	0,2	1540
Tere, Poly	0,57	0,5	8855
Tere, The	-0,038	54,5	8855
Trico, Poly	1,0	2,9	35
Trico, The	1,0	2,9	35
Poly, The	1,0	2,9	35

Outro importante resultado obtido na presente análise é a identificação de três formas morfológicas no que se refere à forma geral dos uncini estudados. Este fato demonstra a existência de uma significativa diferença entre a morfologia das neurocerdas nas subfamílias de Terebellidae. Contudo, ao invés de cada uma das quatro subfamílias estudadas apresentarem uma morfologia uncinal própria (Figs. 2 e 3), apenas as subfamílias Trichobranchinae e Polycirrinae tiveram suas espécies agrupadas distintamente. As subfamílias Terebellinae e Thelepodinae apresentaram as distâncias medidas nos uncini, de suas respectivas espécies, muito similares, sendo difícil a divisão desse padrão morfológico em dois grupos distintos. A identificação desses três padrões morfológicos pode ser importante para a melhoria do entendimento tanto filogenético quanto taxonômico no sub-grupos de Terebellidae. No primeiro caso, estes três diferentes padrões morfológicos podem ser interpretados como três distintos estados de um caráter denominado forma geral dos uncini e utilizado em uma análise cladística. Já no segundo caso, cada um dos três padrões morfológicos poderia ser inserido na

diagnose da sua respectiva subfamília e até mesmo utilizado em chaves dicotômicas destinadas à identificação das subfamílias do táxon Terebellidae.

Em resumo, a morfometria é uma poderosa ferramenta que permite uma separação objetiva dos caracteres quantitativos em diferentes estados do caráter, ou em diferentes caracteres (diferentes padrões morfológicos no nível específico). Todas essas características contribuem para um melhor entendimento das modificações microevolutivas e na identificação de distintos padrões morfológicos. O presente trabalho fornece bases sólidas para o entendimento da variação geral da forma dos uncini nas espécies de Terebellidae, contribuindo para uma melhor definição da família como um todo. Os uncini dos terebelídeos são uma rica fonte de informação taxonômica e, como tal, podem ajudar efetivamente na avaliação das relações evolutivas dos integrantes dos terebelídeos.

REFERÊNCIAS

- Atchley WR, BK Hall. 1991. A model for development and evolution of complex morphological structures. *Biol. Rev.* **66**: 101-157.
- Bartolomaeus T. 1995. Structure and formation of the uncini in *Pectinaria koreni*, *Pectinaria auricoma* (Terebellida) and *Spirorbis spirobis* (Sabellida): implications for annelid phylogeny and the position of the Pogonophora. *Zoomorphology.* **115**: 161-177.
- Ben-Eliahu MN. 1987. An approach to Nereidid morphometry. *Biol. Soc. Wash. Bull.* **7**: 169-173.
- Bookstein FL. 1991. Morphometric tools for landmark data. *Geometry and biology.* Cambridge Univ. Press.
- Capítulo 4 desta tese. Análise cladística da família Terebellidae Grube, 1850 (Polychaeta) e teste da validade das categorias supra-específicas. In: Garraffoni, A. R. S. *Morfologia da região cefálica e dos uncini parapodiais, análise cladística e biogeografia da família Terebellidae (Annelida: Polychaeta)*, Tese de Doutorado não publicada, Universidade Federal do Paraná, pp 69-134.
- Capítulo 5. Padrões de distribuição em Terebellidae (Annelida: Polychaeta): uma aplicação da análise de parcimônia de endemismo (PAE). In: Garraffoni, A. R. S. *Morfologia da região cefálica e dos uncini parapodiais, análise cladística e biogeografia da família Terebellidae (Annelida: Polychaeta)*, Tese de Doutorado não publicada, Universidade Federal do Paraná, pp 135-154.

- Chui YW, HC Chen, SC Lee, CA Chen. 2002. Morphometric analysis of shell and operculum variations in the viviparid snail *Chipangopaludina chinensis* (Mollusca: Gastropoda) in Taiwan. *Zool. Stud.* **41**: 321-331.
- Clarke KD, RM Warwick. 1994. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Plymouth Marine Laboratory.
- Colgan D, PA Hutchings, S Brown. 2001. Phylogenetic relationships within the Terebellomorpha. *J. Mar. Biol. Ass. UK.* **81**: 765-773.
- Costa EM, PC Paiva. (submitted). A morphometric analysis of six populations of different species of *Eunice* (Annelida: Polychaeta). *Zool. J. Linnean Soc.*
- Costa LF, SF Reis, RAT Arantes, ACR Alves, G Mutinari. 2004. Biological shape analysis by digital curvature. *Patterns Recognition.* **37**: 515-524.
- David B, B Laurin. 1998. Geometric morphometrics approaches to biodiversity. *Océanis.* **24**: 287-303.
- Bremec CS, R Elias 1999. Species of *Terebellides* from south atlantic waters off Argentina and Brazil (Polychaeta: Trichobranchidae). *Ophelia* **51**: 177-186.
- Fauchald K. 1991. A morphometric study of eunicid polychaetes from Belize, Western Caribbean Sea. *Ophelia.* **5**: 47-53.
- Fauchald K, PA Jumars. 1979. The diet of worms: A study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **17**: 193-284.
- Garraffoni ARS, PC Lana. 2004. Cladistic analysis of the subfamily Trichobranchinae (Polychaeta: Terebellidae). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **87**: 973-983.
- Glasby, CJ, PA Hutchings, K Hall. 2004. Assessment of monophily and taxon affinities within the polychaete clade Terebelliformia (Terebellidae). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **84**: 961-971.
- Guerrero JA, E Luna, C Sánchez-Hernández. 2003. Morphometrics in the quantification of character state identity for the assessment of primary homology: an analysis of character variation of the genus *Artibeus* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Biol. J. Linn. Soc.* **80**: 45-55.
- Hessle C 1917. Zur Kenntnis der terebellomorphen Polychaeten. *Zool. Bidr. Upps.* **5**: 39-258.
- Holthe T. 1986. Evolution, systematics and distribution of the Polychaeta Terebellomorpha, with a catalogue of the taxa and a bibliography. *Gunneria.* **55**: 1-236.
- Hutchings PA 1993. New species of the family Terebellidae (Polychaeta) from Rottneest Island, Western Australia. In: FE Wells, DI Walker, H Kirkman, R Lethbridge (eds.),

- Proceedings of the 5th International Marine Biological Workshop. *The Marine Flora and Fauna of Rottnest Island, Western Australia*, pp. 321-330.
- Hutchings PA 1997. New species of the family Terebellidae (Polychaeta) from Darwin Harbour Australia. In: Ed. R Hanley (ed.) Proceedings of the 6th International Marine Biological Workshop, pp. 133-161.
- Hutchings P. 2000. Family Trichobranchidae. In PL Beesley, GLB Ross, CJ Glasby, eds. *Polychaeta & Allies: The Southern Synthesis. Fauna of Australia. Vol. 4a Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula.* CSIRO, pp. 226-232.
- Hutchings PA, CJ Glasby 1986. The Polycirrinae (Polychaeta: Terebellidae) from Australia. *Rec. Austr. Mus.* **38**: 319-350.
- Hutchings PA, CJ Glasby 1987. The Thelepinae from Australia, with a discussion of the generic and specific characters of the family. *Bull. Biol. Soc. Wash.* **7**: 217-250.
- Hutchings PA, CJ Glasby. 1988. The Amphitritinae (Polychaeta: terebellidae) from Australia. *Rec. Aus. Mus.* **40**: 1-60.
- Kligenberg CP. 2002. Morphometrics and the role of the phenotype in studies of the evolution of developmental mechanisms. *Gene.* **287**: 3-10.
- Maltagliati F, L Camilli, C Lardicci, A Castelli. 2001. Evidence for morphological and genetic divergence in *Perinereis cultrifera* (Polychaeta: Nereididae) from two habitat types at Elba Island. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **81**: 411-414.
- Monro, C.C.A. - 1936. Polychaete worms. II. *Discovery Rep.* **12**: 59-198.
- Noireau F, SM Santos, M Gumiel, JP Dujardin, MS Soares, RU Carcavall, C Galvão, J Jurberg. 2002. Phylogenetic relationships with the *oliveirai* complex (Hemiptera: Reduviidae: Tritatominae). *Inf. Gen. Evo.* **2**: 11-17
- Reis SF. 1988. Morfometria e estatística multivariada em biologia evolutiva. *Rev. Bra. Zool.* **5**: 571-580.
- Rolf FJ, LF Marcus. 1993. A revolution in morphometrics. *Trend. Ecol. Evol.* **8**: 129-132.
- Rouse GW, P Pleijel. 2001. *Polychaetes.* Oxford Press.
- Strauss RE, FL Bookstein. 1982. The Truss: Body form reconstructions in morphometrics. *Syst. Zool.* **31**: 113-135.
- Woodin SA, RA Merz. 1987. Holding on by their hooks: Anchors for worms. *Evolution* **41**: 427-432.

Capítulo 3. Aplicação da morfometria no estudo da variação da forma dos uncini em Terebellidae (Polychaeta): uma reavaliação¹

RESUMO

Esse trabalho teve como objetivo utilizar a morfometria para delimitar as diferentes classes morfológicas dos uncini (cerdas modificadas em ganchos) de Terebellidae (Polychaeta). Para isso foram analisadas 31 espécies, das quais 2 de Trichobranchinae, 2 de Polycirrinae, 6 de Thelepodinae e 22 de Terebellinae. Foram utilizados três uncini pertencentes ao sétimo e ao décimo sexto segmentos torácicos, posteriormente fotografados e medidos com o auxílio do programa SigmaScan® Pro 2.0. As medidas foram feitas sobre 17 distâncias utilizando-se 7 marcos anatômicos reais e 6 extrapolações de marcos anatômicos, além das medidas da área, perímetro, maior comprimento, menor comprimento, perímetro diagonal, perímetro horizontal e perímetro vertical. A avaliação das semelhanças e diferenças entre os padrões de uncini foi feita por meio de análises multivariadas (n-MDS, ANOSIM e PCA). Adicionalmente foi desenvolvido um modelo para predições na identificação de subfamílias, a partir dos padrões morfológicos, com base em uma rede neural artificial. A análise de proximidade (n-MDS) sobre as 31 espécies de Terebellidae evidenciou a separação de três grupos, com as sub-famílias Trichobranchinae e Polycirrinae aparecendo separadas em dois grupos distintos e as espécies de Thelepodinae-Terebellinae formando um terceiro. As permutações do teste de ANOSIM confirmaram as tendências demonstradas pelo n-MDS. A ordenação dos dois principais eixos na análise de componentes principais explicou, respectivamente, 64,20% e 65,05% da variância observada. A PCA sugeriu que a grande maioria das distâncias medidas é de fundamental importância para uma melhor classificação dos dados. Em consequência, os três padrões morfológicos definidos pela maior ou menor similaridade na forma geral dos uncini podem ser utilizados como estados de um caráter, com importantes derivações para futuras análises filogenéticas. Por último, o programa baseado em rede neural apresentou um bom poder classificatório para as quatro subfamílias analisadas.

Palavras Chaves: Codificação, marcos anatômicos, Terebellida, Terebelliformia,

¹ Artigo formatado de acordo com as normas da revista Zoological Studies.

INTRODUÇÃO

Diversos estudos taxonômicos têm utilizado, com êxito, análises morfométricas para detectar, caracterizar e avaliar possíveis novos caracteres que auxiliem na descrição de espécies filogeneticamente próximas (Chimimba et al. 1999; Roth & Mercer 2000; Jordaens et al. 2002, Capítulo 2 desta tese). Esse tipo de abordagem é muito interessante, já que permite uma análise quantitativa rigorosa na variação da forma do organismo a partir de estudos morfométricos baseados em métodos estatísticos multivariados (Kligenberg 2002). Além disso, o refinamento na descrição das variações quantitativas facilita o reconhecimento de formas intermediárias, o julgamento dos graus de proximidade e similaridade, e a extrapolação ou predição, hipotética e experimental, dos extremos facilmente negligenciados (Roth & Mercer 2000). Assim, a forma geral de um organismo ou de uma estrutura e a sua variabilidade entre os grupos relacionados encontram-se no âmago do entendimento da evolução e das interações entre fenótipo, genótipo e ambiente (Monteiro et al. 2002).

Os marcos anatômicos são uma das ferramentas auxiliares mais utilizadas para a interpretação das diversas configurações de feições morfológicas (Kligenberg 2002). Os marcos anatômicos podem ser interpretados como uma maneira de reduzir a forma do organismo a um conjunto de pontos que define sua composição geral. Podem ser definidos operacionalmente como posições com coordenadas relocáveis em um objeto de duas ou três dimensões em um espaço de medidas euclidianas (McLeod, 2001). Esse conjunto de pontos é assumido como homólogo entre os indivíduos ou entre as populações estudadas (Rolf & Marcus 1993, David & Laurin 1998, Costa et al. 2004) e dependendo de como for estruturado, o conjunto pode carregar marcas exclusivas das espécies, potencialmente utilizáveis para o reconhecimento de grupos ou padrões (Becerra & Valdecasa 2004).

A utilização da morfometria como ferramenta para definir espécies ou caracteres em Polychaeta é praticamente inexistente. Ben-Eliahu (1987) e Fauchald (1991) realizaram estudos morfométricos básicos comparando apenas algumas medidas realizadas, respectivamente, nos parapódios de alguns nereidídeos e no comprimento total de algumas espécies de eunicídeos. Orrhage & Sundberg (1990) foram os primeiros a utilizar análise de componentes principais e análise canônica mostrando a existência de diferenças morfológicas entre três morfotipos de *Laonice*. Mais recentemente, Maltagliati et al.

(2001), Costa & Paiva (submetido) e o Capítulo 2 desta tese realizaram os primeiros estudos utilizando efetivamente a morfometria com o auxílio da análise de cluster e m-MDS (análise de escalonamento multidimensional não-métrico ou análise de proximidade).

O Capítulo 2 desta tese utilizou pela primeira vez a metodologia do marco anatômico nos uncini dos terebelídeos com o intuito de extrair uma série de distâncias e medidas diretamente dos desenhos dos uncini na tentativa de encontrar padrões morfológicos diferenciados. Nesse trabalho, o autor demonstrou a existência de alguns grupos morfológicos, referentes às formas gerais dos uncini, não necessariamente relacionados com as categorias lineanas de subfamília. O formato dos uncini das espécies pertencentes à subfamília Terebellinae apresentou alta similaridade com aquelas de Thelepodinae, formando um único grupo indistinto. Por outro lado, as espécies das demais subfamílias, Polycirrinae e Trichobranchinae, formaram grupos morfológicos distintos entre si e entre o grupo formando pelas espécies de Thelepodinae-Terebellinae. Além disso, foi igualmente sugerido que o cabo longo dos uncini encontrados nas espécies de Trichobranchinae e o processo posterior encontrado em algumas espécies do gênero *Pista* e *Lanicides* não são estruturas homólogas.

Este capítulo tem como objetivo complementar os estudos iniciados no Capítulo 2 desta tese, visando obter resultados mais fidedignos com a utilização de réplicas, de medidas tomadas diretamente das cerdas e de novas ferramentas multivariadas para uma melhor definição, identificação das melhores variáveis e classificação mais robusta dos grupos morfológicos. Outro objetivo do presente estudo é o desenvolvimento de um programa baseado em redes neurais artificiais que permita a predição, e, conseqüentemente, a identificação de subfamílias de Terebellidae através de medidas realizadas nos uncini.

Na medida em que a morfometria é uma arma poderosa para o estudo da variação morfológica, principalmente no nível específico, facilitando os estudos microevolutivos e de separação de morfotipos, este estudo contribui para refinar a sistemática dos Terebellidae. Por sua natureza descritiva, este tipo de análise, prioriza informações fenéticas a respeito dos padrões morfológicos mais do que investiga as relações de parentesco entre as espécies analisadas.

MATERIAL E MÉTODOS

Espécies de Terebellidae

Foram analisados 62 espécimes referidos a 31 espécies de Terebellidae, sendo duas espécies de Trichobranchinae (6 espécimes), duas de Polycirrinae (2 espécimes), seis de Thelepodinae (7 espécimes) e 22 de Terebellinae (47 espécimes) (Tabela 1). O maior número de espécies de Terebellinae, apenas reflete a maior diversidade deste sub-grupo, que apresenta correspondentemente uma maior variabilidade na morfologia dos uncini. Um procedimento similar já havia sido anteriormente adotado no Capítulo 2 desta tese. Apenas indivíduos adultos foram utilizados para a análise.

Tabela 1. Lista das espécies de Terebellidae utilizadas no presente trabalho.

Nome da espécie	Subfamília	Sigla
<i>Polycirrus aurantiacus</i>	Polycirrinae	Po_au
<i>Polycirrus paivai</i>	Polycirrinae	Po_pa
<i>Amphitrite cirrata</i>	Terebellinae	Amp_ci
<i>Amphitritides gracilis</i>	Terebellinae	Amph_gr
<i>Artacama benedeni</i>	Terebellinae	Art_be
<i>Axionice maculata</i>	Terebellinae	Ax_ma
<i>Eupolymnia congruens</i>	Terebellinae	Eu_con
<i>Eupolymnia</i> sp.	Terebellinae	Eu_eu
<i>Lanice conchilega</i>	Terebellinae	La_co
<i>Laphania boeckii</i>	Terebellinae	Lap_bo
<i>Loimia</i> sp. 1	Terebellinae	Lo_jp
<i>Loimia</i> sp. 2	Terebellinae	Lo_pgua
<i>Neamphitrite variabilis</i>	Terebellinae	Ne_va
<i>Neoamphitrite figulus</i>	Terebellinae	Neo_fi
<i>Nicolea gracilibranchus</i>	Terebellinae	Ni_gra
<i>Nicolea venustula</i>	Terebellinae	Ni_ve
<i>Paraeupolymnia uspiana</i>	Terebellinae	Pa_usp
<i>Pista corrientis</i>	Terebellinae	Pi_co
<i>Pista elongata</i>	Terebellinae	Pi_elo
<i>Pista</i> sp. 1	Terebellinae	Pi_jp
<i>Pista</i> sp. 2	Terebellinae	Pi_pgua
<i>Proclea malmgreni</i>	Terebellinae	Pro_mal
<i>Terebella lapidaria</i>	Terebellinae	Te_lap
<i>Parathelepus collaris</i>	Thelepodinae	Para_co
<i>Streblosoma hartmanae</i>	Thelepodinae	Ste_ha
<i>Streblosoma</i> sp. 1	Thelepodinae	Ste_seb
<i>Thelepus cincinnatus</i>	Thelepodinae	The_ci
<i>Thelepus</i> sp. 1	Thelepodinae	The_chi
<i>Thelepus</i> sp. 2	Thelepodinae	The_pgua
<i>Terebellides anguicomus</i>	Trichobranchinae	Tere_an
<i>Terebellides kobei</i>	Trichobranchinae	Tere_ko

Devido à dificuldade de obtenção de material para dissecção e de retirada dos uncini, não foi possível analisar no presente trabalho as mesmas espécies utilizadas no Capítulo 2 desta tese. Contudo, na medida do possível, foram utilizados os mesmos gêneros e praticamente a mesma quantidade de espécies de cada uma das subfamílias analisadas previamente.

Obtenção dos dados e montagem da matriz para análises

As medidas empregadas no presente trabalho expressam alterações em estruturas consideradas homólogas (Reis 1988). Assim, foram retirados três uncini pertencentes ao sétimo e mais três pertencentes ao décimo sexto segmentos torácicos. Esses dois segmentos foram escolhidos aleatoriamente para exemplificar as regiões anterior e posterior dos segmentos com notocerdas (segmentos torácicos) com o intuito de mapear possíveis modificações na morfologia do uncini em cada um das regiões, bem como ao longo do conjunto de segmentos com notocerdas. *Laphania boeckii*, *Polycirrus aurantiacus* e *P. paivai* foram as únicas espécies em que foram medidos os uncini de segmentos distintos do sétimo e décimo sexto. A primeira apresenta o primeiro uncini no nono segmento, utilizado em vez do sétimo segmento. Como na segunda e a terceira espécies, os uncini aparecem apenas no décimo segundo e no décimo primeiro segmentos, foram retirados para estudo aqueles do décimo quarto e vigésimo quarto segmentos. Posteriormente, esses três uncini foram fotografados e medidos com o auxílio do programa Jandel SigmaScan® Pro 2.0.

A maioria das análises morfométricas utiliza variáveis que representam tamanhos de partes homólogas, sendo esta uma utilização primitiva das noções de distância (Bookstein 1991). Bookstein (1991) sugeriu a existência de três tipos de marcos anatômicos: justaposição, máxima curvatura e a construção de pontos externos, além de caso intermediário entre o segundo e terceiro tipos. No presente estudo foi utilizado o caso intermediário entre máxima curvatura e a construção de pontos externos, já que, foram medidas distâncias entre distintos marcos anatômicos distribuídos em uma estrutura de forma e arquitetura irregular (David & Laurin, 1998).

Na presente análise foram tomadas 17 medidas obtidas através da delimitação de sete marcos anatômicos reais e seis extrapolações de marcos anatômicos (Tabela 2, Figura 1), representativos das diferenças morfológicas notadas nos uncini torácicos das espécies de Terebellidae. Com a utilização de um programa específico para medir as distâncias, foi possível também utilizar outras sete medidas não utilizadas no Capítulo 2 desta tese (área,

distância 17; perímetro, distância 18; maior comprimento, distância 19; menor comprimento, distância 20; perímetro diagonal, distância 21; perímetro horizontal, distância 22; perímetro vertical, distância 23).

Tabela 2. Distâncias utilizadas no presente trabalho.

Distância	Ponto inicial	Ponto final
1 (e)	12	2
2 (q)	15	5
3 (l)	9	10
4 (k)	9	11
5 (g)	13	9
6 (h)	9	2
7 (i)	9	5
8 (j)	9	7
9 (a)	1	13
10 (o)	5	4
11 (n)	7	3
12 (p)	7	6
13 (m)	8	7
14 (b)	13	2
15 (c)	2	5
16 (d)	5	12
17 (f)	12	13

Análises estatísticas

A utilização de estatísticas multivariadas é essencial para análises consistentes de mensurações tomadas de variáveis, características ou descritores (Monteiro & Reis 1999). No presente trabalho foram utilizadas as análises multivariadas de proximidade (escalonamento multidimensional não-métrico, n-MDS), ANOSIM e análise de componentes principais (PCA), além da rede neural artificial (RNA).

Enquanto as análises multivariadas clássicas (n-MDS, ANOSIM e PCA) trabalham apenas com relações lineares entre os grupos estudados (apesar do n-MDS ser capaz de mostrar de maneira não-métrica os agrupamentos formados a partir de uma matriz de similaridade), as redes neurais artificiais permitem distinguir grupos não-lineares devido à sua capacidade de auto-aprendizagem por meio de exemplos e generalizações de informações previamente processadas.

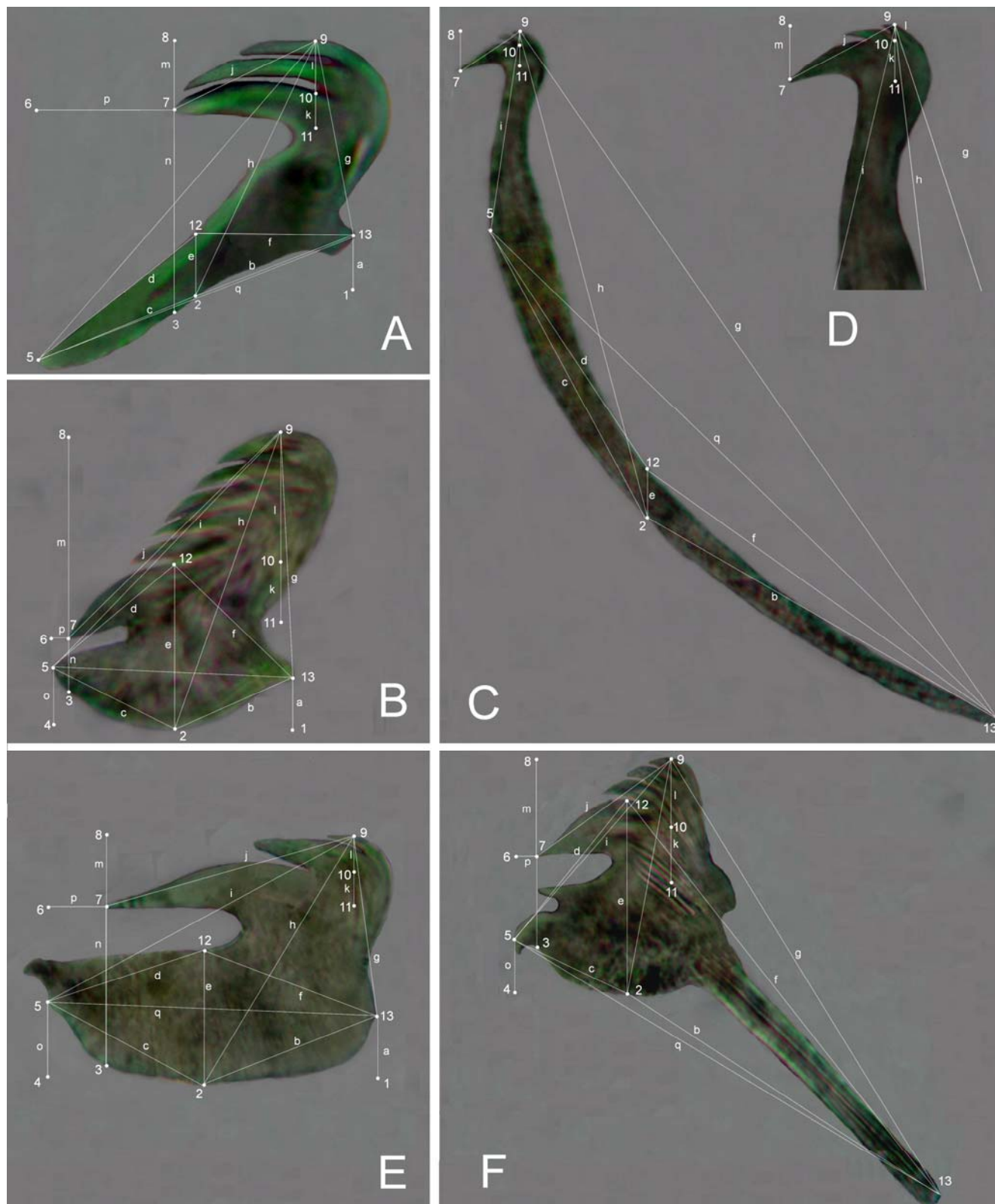


Figura 1. Medidas morfométricas realizadas em uncini de espécies de Terebellidae. A. *Polycirrus aurantiacus*, Polycirrinae; B. *Artacama benedeni*, Terebellinae; B. *Pista* sp.; C-D. *Terebellides anguicomus*, Trichobranchinae; E. *Thelepus* sp1, Thelepodinae; *Pista* sp., Terebellidae.

Análises de proximidade e de similaridade

Os procedimentos analíticos utilizados no presente trabalho foram os mesmos adotados no Capítulo 2 desta tese. O índice de semelhança utilizado foi a distância euclidiana, aplicada a uma matriz de dados padronizados e transformados por $\log(X+1)$. O pacote Primer versão 5.2.4 (Primer-E Ltd, UK) foi utilizado para realizar a análise de escalonamento multidimensional não-métrico (MDS). Essa análise possibilita a visualização da matriz de similaridade como um mapa, no qual as distâncias entre os pontos plotados têm o mesmo valor representativo das dissimilaridades entre as medidas (Clarke & Warwick 1994). A distorção gráfica gerada pela necessidade de ajustar as distâncias é representada por um fator de estresse que indica a fidelidade da representação plotada no gráfico em relação à matriz de similaridade original. Quanto menor for esse estresse mais fiel é a representação do gráfico (Clarke & Warwick 1994). Por outro lado, a ANOSIM é uma análise de similaridade usada para detectar as diferenças entre os grupos estabelecidos *a priori* no n-MDS (Clarke & Warwick 1994). Dessa forma, essa análise simplesmente calcula a probabilidade de ocorrência dos grupos delimitados anteriormente pelo n-MDS de forma aleatória. No presente trabalho a ANOSIM foi utilizada para testar os possíveis grupos morfológicos existentes nos uncini das diversas espécies pertencentes as quatro subfamílias, Terebellidae, Trichobranchinae, Polycirrinae e Thelepodinae.

Análise de Componentes Principais

A análise de componentes principais (PCA) foi utilizada no presente trabalho por não depender da classificação dos espécimes *a priori* e por quantificar diferentes formas independentes do tamanho. O PCA é um método exploratório, uma vez que auxilia na elaboração de hipóteses gerais a partir de dados coletados, contrastando com estudos direcionados nos quais as hipóteses prévias são testadas. Em uma análise de componentes principais, o agrupamento das amostras define a estrutura dos dados através de gráficos, cujos eixos são as componentes principais nos quais os dados são projetados. A análise de PCA foi realizada utilizando o programa STATISTICA versão 6.0.

Rede Neural Artificial

As redes neurais artificiais são técnicas computacionais que representam modelos capazes de adquirir conhecimento através da experiência. Esses modelos foram inspirados nas estruturas neurais dos organismos biológicos, detentores de um sistema nervoso

constituído de conexões de bilhões de neurônios. A rede neural não é baseada em regras pré-existentes, mas sim em padrões de aprendizado e treinamento nela presentes.

O comportamento inteligente de uma Rede Neural Artificial é originado a partir das interações entre as unidades de processamento da rede. No presente trabalho foi utilizado o modelo de aprendizado do tipo retropropagação (*backpropagation* de Rumelhart et al. 1986). Esse modelo treina a rede por ajustamento iterativo de todos os pesos de todas as conexões entre os neurônios. A meta é encontrar um conjunto de conexões que minimize o erro de predição da rede (Olden 2000).

As redes neurais podem ser divididas ou classificadas em três unidades distintas, também chamadas de camadas (Figura 2): a camada de entrada, as camadas intermediárias ou ocultas e a camada de saída (Olden 2000, Medeiros 2003, Tatibana & Kaetsu 2005, Dedecker et al. 2004). O primeiro tipo de camada fornece os valores correspondentes aos padrões que serão classificados (no presente trabalho são ao todo 17 neurônios de entrada que representam os valores das 17 distâncias realizadas nos uncini). Quanto maior for o número de entradas, mais complexa é a rede neural. A segunda camada realiza a maior parte do processamento dos dados através das conexões ponderadas. Nesta camada são processados os padrões não-lineares e quanto maior o número de neurônios nesta camada maior será o número de conexões, tornando assim a rede mais eficiente (e lenta). O número máximo de neurônios nesta camada é o mesmo do número de neurônios existentes na camada de entrada (no presente trabalho foram utilizadas 17 camadas ocultas). Já a terceira e última camada é responsável pela conclusão e apresentação do resultado final (no presente trabalho são ao todo 4 neurônios de saída representando as quatro subfamílias existentes em Terebellidae).

O primeiro passo para a construção da rede neural é a coleta de dados relativos ao problema (no presente estudo são as medidas realizadas nos uncini das espécies de Terebellidae) e a sua separação em um conjunto de treinamento (matriz de dados gerados pelas medidas) e um conjunto de testes (Medeiros 2003, Tatibana & Kaetsu 2005, Carvalho 2005). Esta tarefa requer uma análise cuidadosa sobre o problema para minimizar ambigüidades e erro na coleta de dados. Além disso, os dados coletados devem ser relevantes e cobrir amplamente o domínio do problema, abrangendo não somente as operações normais ou rotineiras, mas também as exceções e as condições existentes nos limites do domínio do problema. A maioria dos modelos de redes neurais possui um modo

de treinamento (na presente análise foi utilizada uma taxa de aprendizado de 90% e uma taxa de inércia igual a 90%), onde os pesos de suas conexões são ajustados de acordo com os padrões apresentados (Carvalho 2005). A rede neural passa por um processo de treinamento a partir dos casos reais conhecidos, adquirindo, a partir daí, a sistemática necessária para executar adequadamente o processo desejado dos dados fornecidos. Após o treinamento ocorre a fase de teste. Essa nova fase é utilizada para determinar a performance da rede com dados que não foram previamente utilizados na fase anterior, sendo essa fase uma boa indicação de sua performance real (Medeiros 2003, Tatibana & Kaetsu 2005, Carvalho 2005). Finalmente, com a rede treinada e avaliada, ela pode ser integrada em um sistema do ambiente operacional da aplicação.

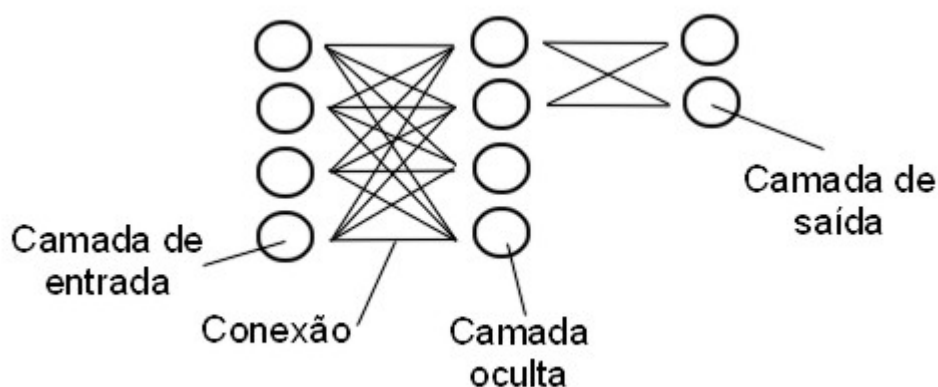


Figura 2. Esquema mostrando o funcionamento de rede neural artificial de multi-camadas com 4 neurônios na camada de entrada, 4 neurônios na camada oculta e 2 neurônios de saída.

Para a construção e implementação da rede neural utilizada no presente trabalho foi utilizado o programa Delphi 6 com o componente TMLP desenvolvido por Medeiros (2003). A matriz de dados, bem como o programa gerado no presente trabalho, estão disponíveis em <http://www.cem.ufpr.br/garraffoni/redeneural>.

RESULTADOS

Antes de realizar efetivamente as análise multivariadas e a rede neural artificial foi realizado um teste de colinearidade entre as medidas presentes nos dados originais, já que tal teste previne o emprego de dados redundantes devido a auto-correlação das medidas

utilizadas. Dessa forma foi necessária a retirada das distâncias 3, 11, 12, 21, 22, 23 e 24 das matrizes de dados do sétimo e décimo sexto segmentos.

O resultado da análise de proximidade aplicada ao sétimo e do décimo sexto segmento das 31 espécies de Terebellidae (Figuras 3 e 4) apresentou baixos valores de estresse (estresse mínimo: 0,1 no sétimo segmento; 0,11 no décimo sexto segmento) indicando uma alta resolução (Clarke & Warwick 1994, Chui et al. 2002). A análise claramente separou as espécies em 3 agrupamentos em distintos quadrantes (Fig. 2). Trichobranchinae foi representado no primeiro quadrante, Polycirrinae no segundo quadrante, e Thelepodinae-Terebellinae no terceiro quadrante. A espécie *Parathelepus colaris*, representante da subfamília Thelepodinae, apareceu muito deslocada do grupo formado pelas demais espécies da subfamília mais as espécies de Terebellinae.

As permutações do teste de ANOSIM (Tabelas 3 e 4) confirmaram as tendências demonstradas pela análise anterior demonstrando a baixa proximidade entre a maioria das subfamílias. Neste teste o valor da estatística R é muito importante para auxiliar na visualização de quais pares de agrupamentos estão efetivamente separados ou unidos, sendo que seus valores variam de 0 (baixa capacidade de separação) a 1 (alta capacidade de separação). Valores negativos são também possíveis, porém não são interpretáveis e devem ser tratados como zero. No presente estudo, a separação de quase todos os possíveis agrupamentos formados entre os grupos Terebellinae, Trichobranchinae, Thelepodinae e Polycirrinae (Tri-The, Tri-Poly, Thel-Poly, Tri-Tere, Tere-Poly) foi bastante evidente devido à grande quantidade de pares com valores próximos a 1 (Tabelas 3 e 4). Entretanto, o par Thelepodinae-Terebellinae foi o único a possuir um valor próximo a 0, demonstrando uma baixa capacidade de separação entre os dois grupos (Tabelas 3 e 4).

Os dois primeiros eixos da PCA sobre as distâncias medidas nos uncini do sétimo segmento explicaram 64,20% da variabilidade dos dados (Tabela 5). No eixo 1, todas as distâncias apresentam uma correlação positiva, exceto as distâncias 17, 18 e 19, que apresentam correlações negativas (Tabela 6, Figura 5). Já no eixo 2, as distâncias 4, 9, 10, 15, 16, 17, 18, 19, 20 apresentaram correlações positivas, enquanto 1, 2, 5, 6, 7, 13, 14 apresentaram correlações negativas (Tabela 6, Figura 5).

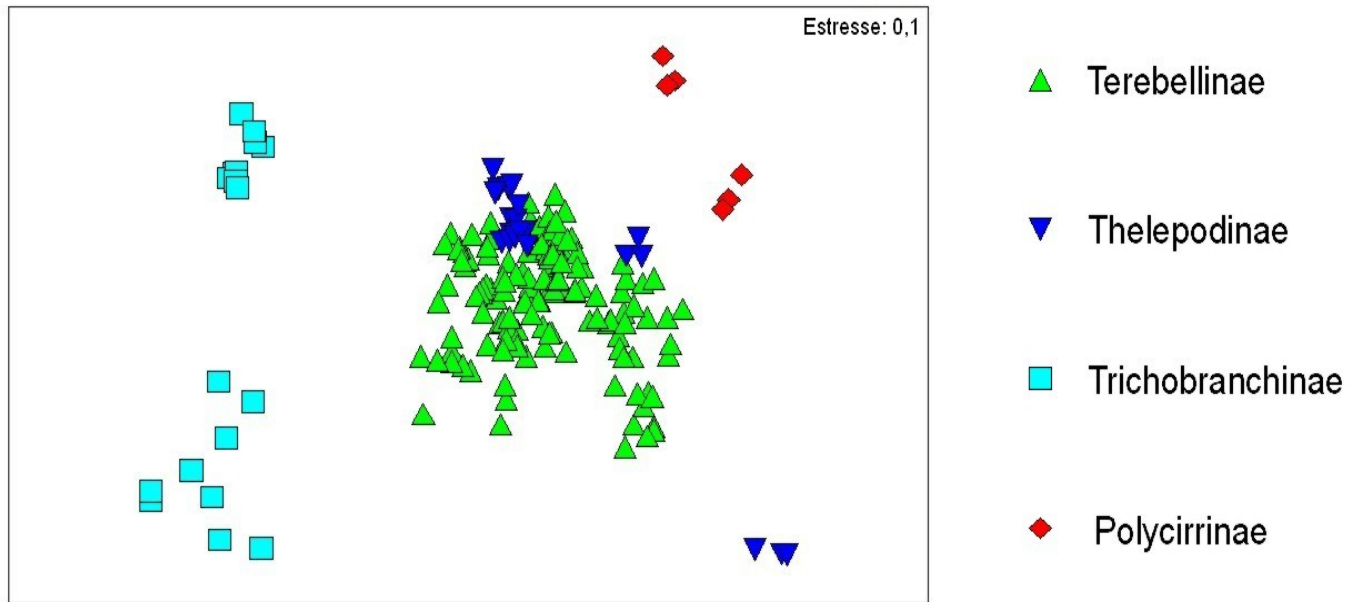


Figura 3. Resultados da análise de proximidade sobre as médias das 17 medidas do sétimo segmento das 31 unidades taxonômicas operacionais utilizadas na presente análise.

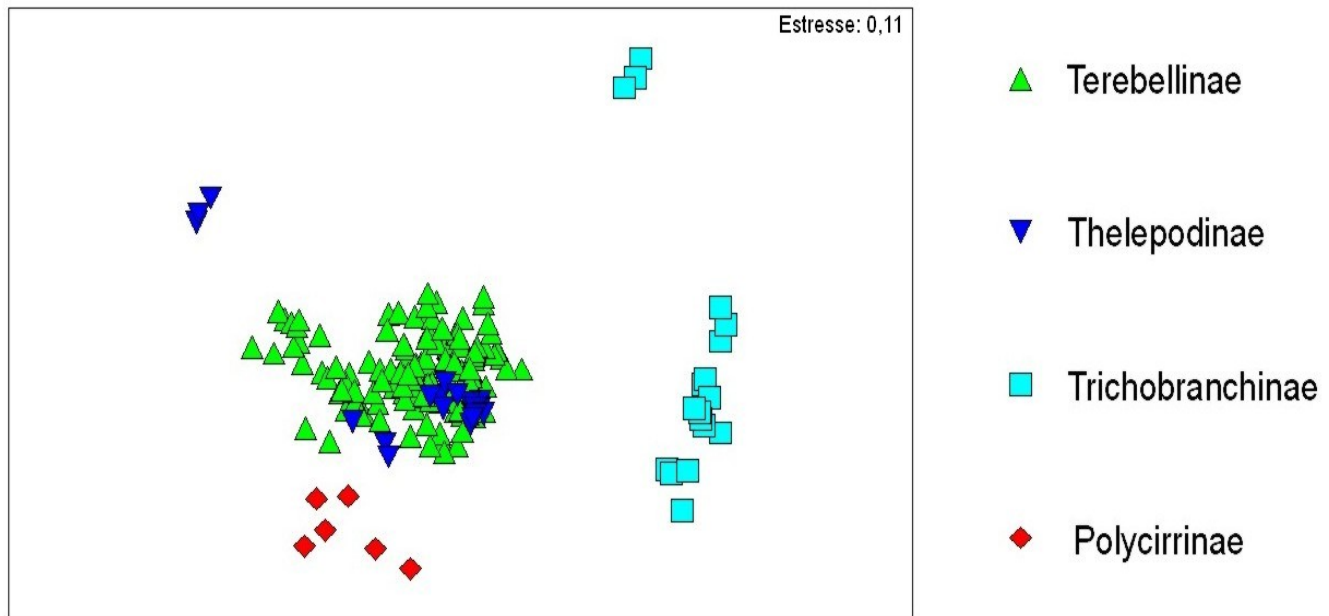


Figura 4. Resultados da análise de proximidade sobre as médias das 17 medidas do décimo sexto segmento das 31 unidades taxonômicas operacionais utilizadas na presente análise.

Os dois primeiros eixos da PCA sobre as distâncias medidas nos uncini do décimo sexto segmento explicaram 65,06% (Tabela 5). No eixo 1 todas as distâncias apresentaram

correlações positivas exceto 9, 17, 18, 19, 20 (Tabela 6, Figura 6). Já no eixo 2, as distâncias todas as distâncias apresentaram correlações positivas, exceto 7, 13, 14 que apresentaram correlações negativas (Tabela 6, Figura 6).

Tabela 3. Resultados da ANOSIM (R Global = 0,65, Significância global = 0,1%, número de permutações=999) dos uncini do sétimo segmento de diferentes subfamílias de Terebellidae. Abreviações: Tere- Terebellinae, Tricho- Trichobrachinae, The- Thelepodinae, Poly- Polycirrinae.

Táxons	R estatístico	Nível de significância (p)	Permutações possíveis
Tere, Thel	0,206	0,3	Muitas
Tere, Tri	0,991	0,1	Muitas
Tere, Poly	0,894	0,1	Muitas
Thel, Tri	0,699	0,1	Muitas
Thel, Poly	0,524	0,2	296010
Tri, Poly	0,999	0,1	134596

Tabela 4. Resultados da ANOSIM (R Global = 0,62, Significância global = 0,1%, número de permutações=999) dos uncini do décimo sexto segmento de diferentes subfamílias de Terebellidae. Abreviações: Tere- Terebellinae, Tricho- Trichobrachinae, The- Thelepodinae, Poly- Polycirrinae.

<i>Táxons</i>	<i>R estatístico</i>	<i>Nível de significância (p)</i>	<i>Permutações possíveis</i>
Tere, Thel	0,166	1,5	Muitas
Tere, Tri	0,990	0,1	Muitas
Tere, Poly	0,862	0,1	Muitas
Thel, Tri	0,688	0,1	Muitas
Thel, Poly	0,507	0,3	296010
Tri, Poly	0,938	0,1	134596

A análise do gráfico do PCA do sétimo segmento (Figura 5) evidenciou a presença de dois grupos bem distintos, sendo o primeiro grupo formado pelas espécies das subfamílias Polycirrinae, Thelepodinae e Terebellinae (quase não existe separação entre os três grupos) e o segundo pelas espécies da subfamília Trichobrachinae. Essa distribuição foi influenciada igualmente pelos dois eixos, já que o primeiro eixo explicou 34,65% e o segundo eixo explicou 29,55% (Tabela 6, Figura 5). Já a análise do gráfico do PCA do décimo sexto segmento não demonstrou uma divisão tão evidente para aqueles grupos visualizados no sétimo segmento (Figura 6).

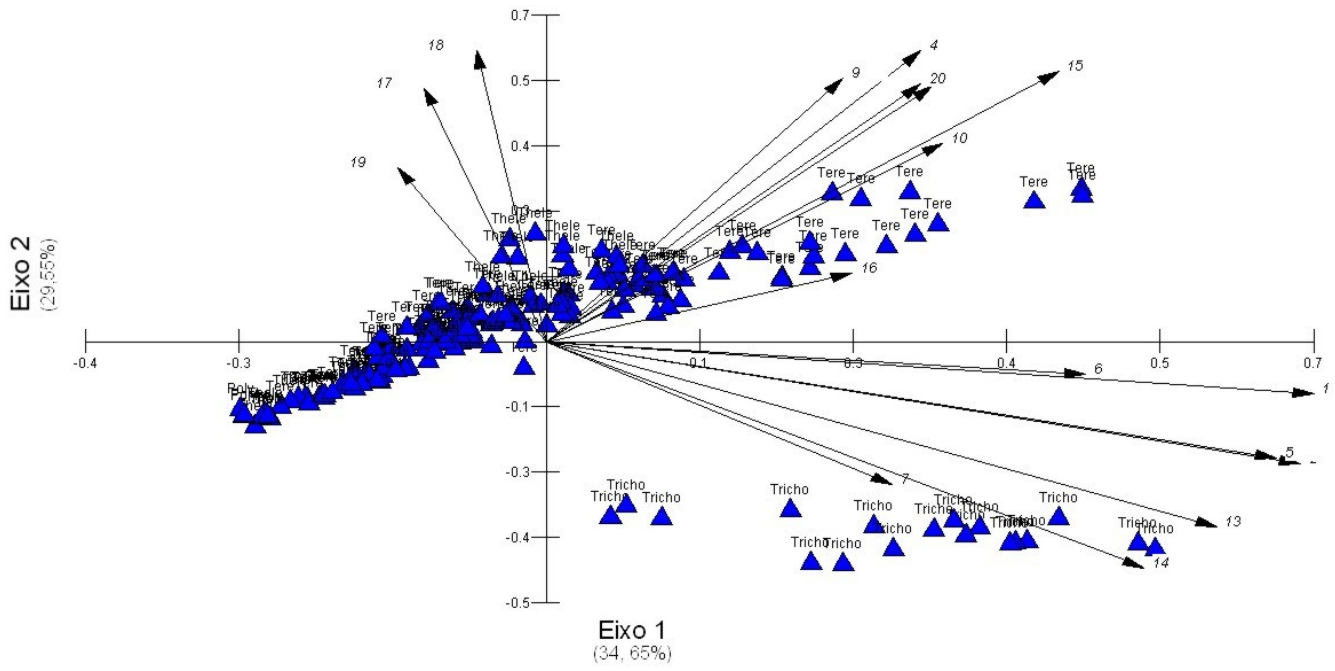
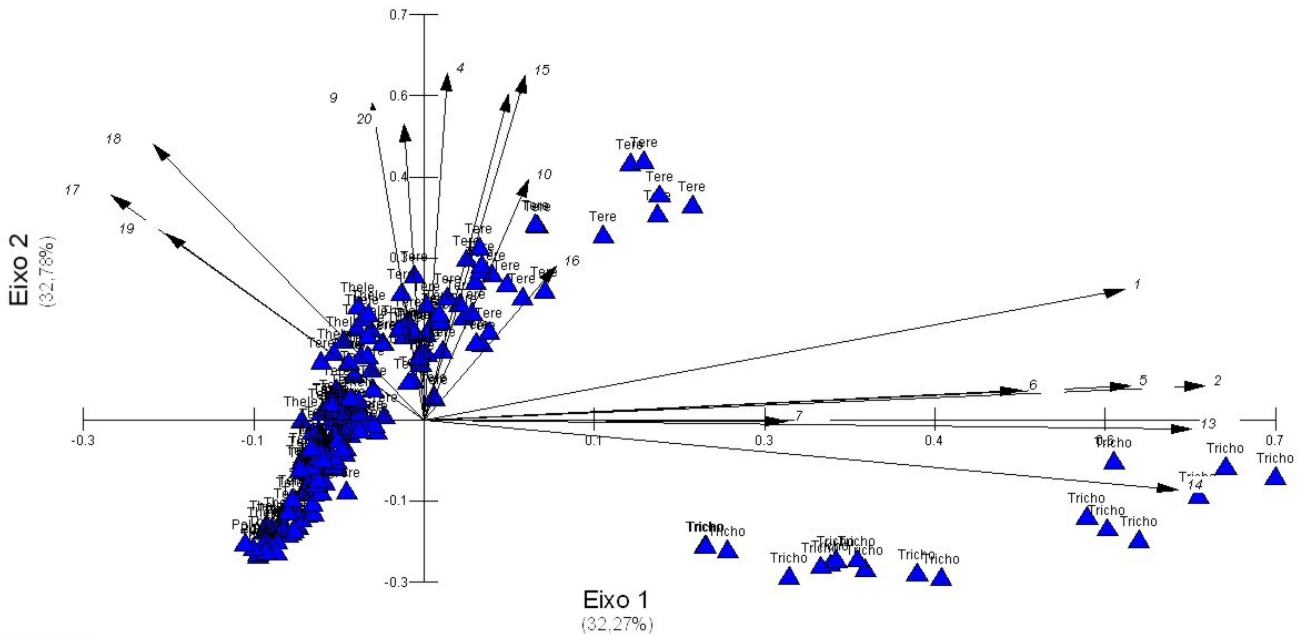


Figura 5. Análise de componente principal do sétimo segmento de 31 espécies de Terebellidae.



Vector scaling: 1,64

Figura 6. Análise de componente principal do décimo sexto segmento de 31 espécies de Terebellidae.

Outra diferença em relação ao sétimo segmento foi o fato da distribuição das subfamílias aparecer igualmente influenciada pelos dois eixos (32,78% no primeiro eixo e 32,27% no segundo eixo. Dessa forma, a análise de componentes principais não evidenciou de forma tão clara a separação das subfamílias como sugerido pela análise de proximidade.

Tabela 5. “Eigenvalues” e proporções de variância reportadas para os dois primeiros componentes das análises de PCA efetuadas em uncini do sétimo e décimo sexto segmentos.

	“Eigenvalue”	Proporção (%)	Proporção acumulativa (%)
Sétimo segmento (eixo 1)	5,890	34,649	-
Sétimo segmento (eixo 2)	5,024	29,555	64,205
Décimo sexto segmento (eixo 1)	5,573	32,782	-
Décimo sexto segmento (eixo 2)	5,587	32,277	65,059

Tabela 6. Coeficiente de variação dos dois principais componentes das 17 medidas efetuadas em uncini do sétimo segmento (Eixo 1, Seg 7; Eixo 2, Seg 7) e no décimo sexto (Eixo 1, Seg 16; Eixo 2, Seg 16) segmentos de 30 espécies de Terebellidae.

	Eixo 1 Seg 7	Eixo 2, Seg 7	Eixo 1, Seg 16	Eixo 2, Seg 16
1	0,385	-0,062	0,373	0,145
2	0,378	-0,144	0,416	0,039
4	0,188	0,343	0,013	0,387
5	0,366	-0,137	0,376	0,038
6	0,27	-0,039	0,318	0,033
7	0,173	-0,169	0,193	-0,002
8	0,193	0,301	0,045	0,365
9	0,149	0,31	-0,028	0,354
10	0,199	0,234	0,055	0,269
13	0,336	-0,218	0,408	-0,01
14	0,3	-0,267	0,401	-0,078
15	0,257	0,319	0,054	0,386
16	0,153	0,081	0,07	0,172
17	-0,061	0,299	-0,166	0,251
18	-0,035	0,343	-0,144	0,308
19	-0,074	0,205	-0,137	0,208
20	0,188	0,304	-0,011	0,33

A PCA apontou que a grande maioria das distâncias é de fundamental importância para uma melhor classificação dos dados (Figuras 5 e 6; Tabelas 5-7). Assim, infelizmente, poucas das distâncias poderiam ser retiradas da análise com o intuito de agilizar o processo de mensuração dos uncini. Na análise de componentes principais do sétimo segmento apenas as distâncias 17, 18 e 19 poderiam ser retiradas da análise, enquanto no décimo sexto segmento apenas as distâncias 9, 17, 18, 19, 20 poderiam ser retiradas do modelo de predição, já que o efeito dessas quatro medidas no modelo é baixo (Figuras 5 e 6). Contudo

quando o modelo é testado sem estas medidas (Tabelas 9 e 10) notou-se que a acuidade da análise varia muito e vários erros na classificação foram observados.

Tabela 7. Comparação da percentagem de acerto da classificação realizada pela Rede Neural Artificial dos uncini do sétimo segmento de 31 espécies nas 4 subfamílias de Terebellidae.

Número de espécimes analisados	Subfamília	Número de espécimes classificados erroneamente	Porcentagem de acerto
140	Terebellinae	0	100,00
20	Thelepodinae	0	100,00
17	Trichobranchinae	0	100,00
5	Polycirrinae	0	100,00

Tabela 8. Comparação da percentagem de acerto da classificação realizada pela Rede Neural Artificial dos uncini do décimo sexto segmento de 31 espécies nas 4 subfamílias de Terebellidae.

Número de espécimes analisados	Subfamília	Número de espécimes classificados erroneamente	Porcentagem de acerto
140	Terebellinae	0	100,00
20	Thelepodinae	0	100,00
17	Trichobranchinae	0	100,00
5	Polycirrinae	0	100,00

Tabela 9. Comparação da percentagem de acerto da classificação realizada pela Rede Neural Artificial dos uncini do sétimo segmento ao se retirar algumas medidas. O número entre parênteses representa a porcentagem de confiabilidade do teste. A: acerto, E: erro.

Medidas retiradas	Terebellinae	Trichobranchinae	Thelepodinae	Polycirrinae
17	A (100)	A (100)	A (100)	E (00)
17, 18	A (100)	A (100)	A (99)	A (62)
17, 18, 19	A (89)	A (100)	A (99)	A (99)
18	E (18)	A (100)	A (100)	A (96)
18, 19	A (100)	A (99)	E (02)	E (00)
19	A (100)	A (99)	A (96)	A (99)
19, 17	E (00)	A (100)	E (01)	E (00)

Tabela 10. Comparação da percentagem de acerto da classificação realizada pela Rede Neural Artificial dos uncini do décimo sexto segmento ao se retirar algumas medidas. O número entre parênteses representa a percentagem de confiabilidade do teste. A: acerto, E: erro.

Medidas retiradas	Terebellinae	Trichobranchinae	Thelepodinae	Polycirrinae
9	E (06)	E (00)	A (54)	E (00)
9, 17	A (100)	E (00)	E (06)	E (00)
9, 17, 18	A (100)	E (00)	A (100)	E (00)
9, 17, 18, 19	E (00)	E (00)	A (100)	E (00)
9, 17, 18, 19, 20	A (100)	E (03)	E (03)	A (96)
9, 17, 19	A (100)	E (00)	E (41)	A (97)
9, 17, 19, 20	A (100)	E (03)	A (99)	A (73)
9, 17, 20	A (67)	A (79)	E (00)	A (99)
9, 18	E (00)	A (99)	A (100)	A (99)
9, 18, 19	E (00)	A (100)	A (100)	A (99)
9, 18, 19, 20	A (64)	A (95)	E (00)	E (36)
9, 18, 20	E (23)	A (98)	E (30)	A (74)
9, 19	A (83)	A (100)	A (55)	A (87)
9, 19, 20	A (100)	A (99)	A (95)	A (100)
9, 20	A (100)	A (100)	A (70)	A (99)

DISCUSSÃO

O presente estudo, apesar de analisar variações de uma estrutura morfológica presente em indivíduos agrupados em uma categoria taxonômica considerada de nível hierárquico elevado (subfamília), obteve sucesso no mapeamento, agrupamento e classificação dos diversos padrões de similaridade. Esse fato é interessante para a melhoria do entendimento da sistemática dos terebelídeos, já que a tarefa primária do sistemata é estimar a variação morfológica, tanto no interior dos grupos taxonômicos como entre eles, para avaliar as diferenças entre populações e espécies (Orrhage & Sundberg 1990).

Esse sucesso se deve à utilização de diferentes análises estatísticas associadas à ferramenta da morfometria, baseada em marcos anatômicos, que contribuiu diretamente para o melhor entendimento das modificações dos uncini nas espécies de Terebellidae. A utilização da estatística possibilitou abordar temas relacionados com a delimitação de padrões de relações lineares e não-lineares e a morfometria, por sua vez, possibilitou a descrição e o agrupamento dos diversos padrões morfológicos, além de formular alternativas que facilitam a classificação de novos espécimes nos padrões morfológicos observados nas categorias pré-existentes. Por último, a seleção das cerdas também foi de fundamental importância para a obtenção de bons resultados, já que podem ser facilmente retiradas dos neuropódios dos terebelídeos e por se tratarem de estruturas quitinosas elas

não sofrem alterações na forma decorrentes de contrações musculares ocorridas durante a fixação dos organismos.

É importante salientar que apesar destes resultados serem semelhantes aos do Capítulo 2 desta tese, os uncini medidos em ambos os trabalhos pertenciam a diferentes espécies. Esta constatação somente confirma os resultados já apresentados naquela primeira análise, na medida em que os dois trabalhos utilizaram fontes de dados distintas. Estes resultados apenas reforçam o poder das análises morfométricas em delimitar as fronteiras dos estados dos caracteres. De fato, estas análises demonstraram a existência de distintos agrupamentos a partir de variações que em um primeiro momento foram interpretadas como contínuas.

Distintos padrões morfológicos

Os presentes resultados apenas reforçam as idéias propostas no Capítulo 2 desta tese com relação à existência de três padrões gerais quanto à forma dos uncini e ausência de homologia entre o manúbrio de cabo longo presente nas espécies de Trichobranchinae e o processo posterior de algumas espécies da subfamília Terebellidae. Além disso, os resultados reforçam também as idéias sobre a codificação da variabilidade morfológica dos uncini em três caracteres distintos (1- caráter relacionado com o tamanho do manúbrio: manúbrio curto ou de cabo longo; 2 - caráter relacionado com o desenvolvimento do processo posterior: ausente ou presente; 3 - caráter apresentando os três padrões morfológicos referentes à forma geral dos uncini: Trichobranchinae, Polycirrinae, Thelepodinae-Terebellinae) que podem ser utilizados em uma futura análise cladística da família, visto que agregam informações de valores e formas que são atribuídos aos indivíduos de um determinado táxon.

Medidas utilizadas

Outro ponto a ser ressaltado na discussão da acuidade da classificação dos grupos pré-existentes é a quantidade de medidas utilizadas no modelo de predição.

A análise de PCA demonstrou que quase todos os componentes (distâncias) utilizados no presente estudo foram importantes para a precisão dos resultados aqui obtidos e que poucas distâncias poderiam ser retiradas, na tentativa de agilizar o processo de mensuração diminuindo a morosidade da análise, sem comprometimento do resultado.

Entretanto, ao realizar os testes para averiguar a acuidade do programa após a retirada de algumas das distâncias apontadas pelo PCA como menos importante, notou-se que a retirada das mesmas causou efeito negativo ao modelo diminuindo seu poder de predição. Dessa forma, apesar do PCA atribuir uma menor importância para algumas distâncias é aconselhado a utilização de todas as 17 medidas no presente modelo. Tal fato pode estar relacionado com o cuidado na seleção das distâncias, que procuraram ser de fato representativas da variação da morfologia dos uncini.

Rede neural artificial

Entre as várias técnicas utilizadas para a identificação de um determinado espécime em uma dada categoria taxonômica já existente a rede neural vêm sendo cada vez mais utilizada (Weeks & Gaston, 1997). Uma das grandes vantagens deste método é que ele não parte de pressupostos iniciais, aumentando seu poder de predição e oferecendo maior flexibilidade na modelagem estatística (Olden & Jackson, 2002). Entretanto, apesar de ser uma técnica moderna e eficiente com elevado potencial de utilização, essa ferramenta vêm sendo subutilizada no auxílio da taxonomia e da identificação das espécies (Dobigny et al. 2002; Morgan et al. 1998).

Os resultados do programa baseado nas redes neurais demonstraram que se trata de uma ferramenta interessante para a identificação de grupos taxonômicos, já que os teste realizados demonstraram a existência de uma excelente acurácia na predição das quatro subfamílias analisadas. Entretanto, o resultado final ainda é um pouco incipientes por ter trabalhado em um nível hierarquicamente alto (subfamília). Por outro lado, é interessante resaltar que a quantidade de espécimes que compõem o banco de dados é de fundamental importância para determinar o grau de refinamento dos táxons a serem classificados. Dependendo da quantidade e da amplitude dos dados acrescidos, o atual modelo poderá ser utilizado para predição de níveis taxonômicos inferiores, como gêneros ou mesmo espécies, além de auxiliar no aumento da precisão e acurácia na identificação dos terebelídeos (ou de qualquer outro organismo) mesmo por pesquisadores não especialistas em taxonomia de Polychaeta.

CONCLUSÃO

O modelo aqui proposto para a classificação dos padrões morfológicos e predição das categorias de subfamília existentes dentro do táxon Terebellidae se mostrou eficiente para prever os diferentes tipos morfológicos. Este ótimo resultado pode estar diretamente relacionado com três fatores principais: 1) número razoável de espécimes medidos em cada uma das quatro subfamílias, representando uma seleção dos padrões morfológicos existentes em cada um dos táxons; 2) bom número de medidas; 3) uma boa quantidade de réplicas por segmento.

Além disso, atualmente existe uma grande discussão a respeito da possível condição não monofilética de pelo menos duas subfamílias (Terebellinae e Thelepodinae) aqui analisadas (Brown et al. 1999, Glasby et al. 2004, Colgan et al. 2001, Garraffoni & Lana 2004, Capítulo 4 desta tese) que poderá afetar o modelo de predição aqui realizado. O principal problema reside no fato da predição utilizar as categorias taxonômicas estabelecidas *a priori* e é importante que elas não sejam alteradas. Assim, se utilizada em um estudo filogenético futuro uma categoria taxonômica supraespecífica que não possua nenhuma apomorfia de suporte, o táxon pode ser considerada um grupo não natural e ser sinonimizado. Entretanto, deve ficar claro que os diferentes estados dos caracteres delimitados no Capítulo 2 desta tese e no presente trabalho não serão alterados, já que, em realidade, somente a categoria taxonômica deixará de existir, sendo que a forma geral dos uncini e os componentes principais para discriminação das diferentes morfologias são independentes da classificação lineana.

REFERÊNCIAS

- Bartolomaeus T. 1995. Structure and formation of the uncini in *Pectinaria koreni*, *Pectinaria auricoma* (Terebellida) and *Spirorbis spirorbis* (Sabellida): implications for annelid phylogeny and the position of the Pogonophora. *Zoomorphology* **115**: 161-177.
- Ben-Eliahu MN. 1987. An approach to Nereidid morphometry. *Biol. Soc. Wash. Bull.* **7**: 169-173.
- Bookstein FL. 1991. *Morphometric tools for landmark data*. Cambridge, Cambridge University Press.

- Manly BFJ. 1986. *Multivariate Statistical Methods: a Primer*. Chapman and Hall, New York.
- Bedeian AG, KW Mossholder. 2000. On the use of the coefficient of variation as a measure of diversity. *Org. Res. Meth.* **3**: 285-297.
- Capítulo 2 desta tese. Análise morfométrica da variação dos uncini de Terebellidae (Polychaeta). In: Garraffoni, A. R. S. *Morfologia da região cefálica e dos uncini parapodiais, análise cladística e biogeografia da família Terebellidae (Annelida: Polychaeta)*, Tese de Doutorado não publicada, Universidade Federal do Paraná, pp 34-46.
- Capítulo 4 desta tese. Análise cladística da família Terebellidae Grube, 1850 (Polychaeta) e teste da validade das categorias supra-específicas. In: Garraffoni, A. R. S. *Morfologia da região cefálica e dos uncini parapodiais, análise cladística e biogeografia da família Terebellidae (Annelida: Polychaeta)*, Tese de Doutorado não publicada, Universidade Federal do Paraná, pp 69-134.
- Carvalho APLF. 2005. Redes neurais artificiais. (<http://www.icmc.usp.br/~andre/research/neural/desenv.htm>).
- Crowed TM. 1994. Morphometrics, phylogenetic models and cladistics: means to an end or much to do about nothing? *Cladistics* **10**: 77-84.
- Fauchald K, PA. Jumars. 1979. The diet of worms: A study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **17**: 193-284.
- Fauchald K. 1991. A morphometric study of eunicid polychaetes from Belize, Western Caribbean Sea. *Ophelia* **5**: 47-53.
- Garraffoni ARS, PC Lana 2004. Cladistic analysis of the subfamily Trichobranchinae (Polychaeta, Terebellidae). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **87**: 973-983.
- Holthe T. 1986. Evolution, systematics and distribution of the Polychaeta Terebellomorpha, with a catalogue of the taxa and a bibliography. *Gunneria* **55**: 1-236.
- Hutchings P. 2000. Family Trichobranchidae. In PL Beesley, GLB Ross, CJ Glasby, eds. *Polychaeta & Allies: The Southern Synthesis. Fauna of Australia. Vol. 4a Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula*. Melbourne, CSIRO, pp. 226-232.
- Kligenberg CP. 2002. Morphometrics and the role of the phenotype in studies of the evolution of developmental mechanisms. *Gene* **287**: 3-10.

- Morgan A, L Boddy, EM Mordeu, CW Morris. 1998. Evaluation of artificial neural networks for fungal identification, employing morphometric data from spores of *Pestalotiopsis* species. *Mycol. Res.* **102**: 975-984.
- Medeiros LF. 2002. Redes Neurais em Delphi. Florianópolis, Visual Books Editora.
- Monteiro LR, SF Reis. 1999. Princípios de morfometria geométrica. Ribeirão Preto, Holos Editora.
- Monteiro LR, AF Diniz-Filho, SF Reis, ED Araújo. 2002. Geometric estimates of heritability in biological shape. *Evolution* **56**: 563–572.
- Olden JD. 2000. An artificial network approach for studying phytoplankton succession. *Hydrobiologia* **436**: 131-143.
- Omena EL, ACZ Amaral. 2001. Morphometric study of the nereidid *Laeonereis acuta* (Treadwell, 1923): methodological approach. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **81**: 423-426.
- Orrhage L, P Sundberg. 1990. Multivariate analysis of morphometric differentiation within the *Laonice cirrata*-group (Polychaeta: Spionidae). *Zool. Scr.* **19**: 173-178.
- Reis S.F. 1988. Morfometria e estatística multivariada em biologia evolutiva. *Rev. Bras. Zôo.* **5**: 571-580.
- Rouse GW, P. Pleijel. 2001. Polychaetes. London: Oxford.
- Strauss RE, FL Bookstein. 1982. The Truss: Body form reconstructions in morphometrics. *Syst. Zool.* **31**: 113-135.
- Tatibana CY, DY Kaetsu. 2005. Uma introdução a rede neural (<http://www.din.uem.br/ia/neurais>).
- Thiele, K. 1993. The holy grail of the perfect character: the cladistic treatment of morphometric data. *Cladistics* **9**: 275-304.
- Woodin SA, RA Merz. 1987. Holding on by their hooks: Anchors for worms. *Evolution* **41**: 427-432.

Capítulo 4. Filogenia de Terebellidae (Polychaeta): o problema da ausência de suporte filogenético nas categorias lineanas supra-específicas¹

RESUMO

No intuito de avaliar as relações de parentesco dos integrantes da família Terebellidae, discutir detalhadamente a morfologia externa, interna e caracteres ecológicos e avaliar a validade do *status* taxonômico da família Terebellidae foi realizada uma análise cladística baseada em 79 caracteres de morfologia externa e interna de larvas e adultos codificados de forma contingente. O grupo interno foi composto por 96 espécies pertencentes a 56 gêneros, representando as 4 subfamílias dos terebelídeos (Polycirrinae, Thelepodinae, Terebellinae e Trichobranchinae). O grupo externo foi formado por 5 espécies pertencentes às famílias Ampharetidae e Alvinellidae. A monofilia da família Terebellidae foi claramente suportada pelo compartilhamento de caracteres apomórficos, mas das 4 subfamílias presentes na análise apenas Polycirrinae e Trichobranchinae apresentaram caracteres sinapomórficos após teste de parcimônia. A não monofilia de Thelepodinae foi mais uma vez demonstrada reforçando a idéia de que este grupo não é natural. A parafilia Terebellinae pode estar relacionado com problemas intrínsecos da codificação adotada. A análise também revelou que se os tricobranquíneos forem considerados como família, os terebelídeos passam a formar um grupo parafilético. São ainda apresentados argumentos adicionais, com base na própria taxonomia lineana, para justificar o status de subfamília para os Trichobranchinae. A falta de suporte filogenético para a maioria dos gêneros de terebelídeos é bastante clara e apenas 5 gêneros formaram grupos naturais devido ao compartilhamento de apomorfias, todas elas paradoxalmente ausentes nas diagnoses correntes. Isso mostra que a maioria dos gêneros está baseada em caracteres homoplásticos ou plesiomórficos. Uma reclassificação dos gêneros com base em caracteres autapomórficos torna-se urgentemente necessária.

INTRODUÇÃO

Os terebelídeos são encontrados em todos os habitats marinhos, particularmente em águas rasas (McHugh, 1995; Hutchings, 2000a,b; Capítulo 5 desta tese). A família está correntemente dividida nas subfamílias Polycirrinae, Thelepodinae, Trichobranchinae e Terebellinae, com 72 gêneros e mais de 550 espécies descritas. O elevado número de

¹ Artigo formatado de acordo com as normas da revista Zoologica Scripta.

espécies é proporcional à grande variabilidade da morfologia externa, como o formato das brânquias, o número e formas de noto- e neurocerdas e as diferentes posições e número de papilas nefridiais.

Os terebelídeos são comedores de depósito seletivos (Fauchald & Jumars, 1979), utilizando seus longos tentáculos bucais ciliados e sulcados, de origem prostomial, para coletar sedimento com bactérias e filmes de algas (Hutchings, 2000a,b). Fauchald & Rouse (1997) sugeriram que a presença de múltiplos palpos sulcados de origem prostomial (múltiplos tentáculos de origem prostomial segundo Orrhage, 2001; Capítulo 1 desta tese) seria evidência da possível monofilia para o grupo.

Os terebelídeos são dióicos, com fecundação externa, não havendo qualquer registro de reprodução assexuada na literatura pertinente (Hutchings, 2000a,b). Os representantes do grupo apresentam dois modos de desenvolvimento distintos: indireto com larva aulófora: direto ou lecitrotófico, com a larva bentônica desenvolvendo-se no interior do tubo ou em massas gelatinosas ao seu redor (Bhaud, 1998a,b; Giangrande, 1997; McHugh, 1993; Hutchings 2000a,b; Wilson, 1991; Garraffoni & Lana 2004a; Capítulo 1 desta tese). As informações disponíveis sobre a ontogenia tratam principalmente das modificações na região anterior e do desenvolvimento das notocerdas e uncini de umas poucas espécies (Wilson, 1928; Thorson, 1946, Eckelbarger, 1974; Bhaud & Gremaré, 1988; Bhaud, 1988a,b; Blake, 1991; McHugh, 1993, Westheide, 2003; Capítulo 1 desta tese). No Capítulo 1 desta tese, pela primeira vez foram comparados e avaliados os diversos arranjos existentes nas diversas bandas ciliares larvais e a origem das diferentes estruturas existentes na região cefálica, além de descritos os padrões nas mudanças ontogenéticas da região anterior e ao longo do corpo.

O posicionamento filogenético dos Terebellidae dentro dos Terebellomorpha, bem como sua validade como grupo natural, ainda é um tema muito debatido. McHugh (1995) foi a primeira a tratar do assunto, ao realizar uma análise cladística da subfamília Amphitritinae (atual Terebellinae), indicando que o escudo ventral seria a apomorfia compartilhada pelas espécies da família. Posteriormente, vários outros trabalhos questionaram tanto a validade da sinapomorfia identificada quanto o posicionamento filogenético da família e dos táxons (subfamílias) nela incluídos (Rouse & Fauchald, 1997; Brown *et al.* 1999; Colgan *et al.* 2001; Rouse & Pleijel, 2001; Rousset *et al.* 2003; Glasby *et al.* 2004; Garraffoni & Lana 2004b; Garraffoni *et al.* 2005). Além disso, o *status*

taxonômico da subfamília Trichobranchinae não é aceito por todos os pesquisadores, estando sua validade em debate, como discutido mais adiante.

Este trabalho teve como objetivo principal a formulação de uma hipótese filogenética para os Terebellidae, juntamente com a discussão detalhada de vários caracteres de morfologia externa, interna e ecológicos. A validade das subfamílias como grupos naturais, incluindo o *status* da subfamília Trichobranchinae como um grupo interno ao táxon Terebellidae, também foi testada. Por fim, foram analisadas as condições monofiléticas dos diversos gêneros analisados no presente estudo e suas relações de parentesco.

CONHECIMENTO TAXONÔMICO CORRENTE DOS TEREPELLIDAE

Terebella lapidaria Linnaeus, 1767 foi o primeiro terebelídeo descrito. Posteriormente, Müller (1771) descreveu duas novas espécies (*Amphitrite cirrata* e *Amphitrite reniformis*) integrantes do novo gênero *Amphitrite* e as agrupou sob o nome de Amphitritae. Grube (1850), por sua vez, foi o primeiro autor a conferir o status de família aos terebelídeos, chamando-os de Terebellacea, com os gêneros *Terebella*, *Terebellides*, *Sabellides*, *Polycirrus*, *Pectinaria*, *Amphicteis* e *Scalis*. Contudo, parte da literatura continua considerando a data da monografia mais extensa de Grube (1851), como o ano válido para a descrição do táxon. Isto se deve ao fato do artigo de 1850, publicado no “Archiv für Naturgeschichte Vol. 16, Bd. I: 249-364”, conter apenas as descrições das espécies. Por outro lado, o livro publicado em 1851 continha as mesmas descrições além de uma lista da literatura citada e de uma chave para todas as espécies mencionadas no texto. Ao que tudo indica, Grube possuía um artigo completo, mas, por alguma razão, apenas uma parte foi publicada em 1850, sendo posteriormente republicado em 1851 com todas as informações de que o autor dispunha. Desta forma, o correto é referir a delimitação do táxon Terebellacea a 1850.

A primeira grande revisão da família Terebellacea foi realizada por Malmgren (1866) que reconheceu cinco novas subfamílias, além de descrever 18 novos gêneros e 19 novas espécies (Tabela 1). Londoño-Mesa (2003) cometeu um equívoco ao reportar a Malmgren (1866) o crédito de ter corrigido a grafia da terminação de Terebellacea para Terebellidae, já que Malmgren (1866: 372) adotou a mesma grafia antes utilizada por Grube (1850). A adoção da nova terminologia deve ser creditada a Hesse (1917), que também alterou todas as terminações das subfamílias já propostas para “inae”. Hesse

(1917) ainda criou quatro novos gêneros, uma nova subfamília (Thelepinae), sinonimizou os gêneros *Eureutho* e *Leucariste* com *Polycirrus*, a subfamília Artacamacea com Amphitritinae, e por último a subfamília Canephoridea com Trichobranchea, conferindo-lhe status de família (Trichobranchidae). Hessle (1917) também acrescentou vários outros gêneros previamente descritos e não referidos até então à família, realocando o gênero *Octobranchus* Marion & Bobretzky, 1875 na nova família Trichobranchidae (Tabela 1), classificação seguida integralmente apenas por Uschakov (1955). Fauvel (1927) dividiu novamente a família Trichobranchidae em duas subfamílias de Terebellidae, Trichobranchinae e Canephorinae, além de revalidar a subfamília Artacaminae. Por sua vez, Caullery (1944: 189) reportou apenas a subfamília Polycirridae (sic) e descreveu uma nova espécie de *Terebellides* na seção dos Terebellidae sem indicar a que subfamília essa nova espécie de *Terebellides* pertenceria (gênero integrante da subfamília Canephorinae, segundo a classificação de Fauvel, 1927). Além do mais, descreveu 40 novas espécies e dois novos gêneros, *Paralanice* e *Opisthopista*, além de designar *Leucariste* e *Ereutho* como subgêneros de *Polycirrus*.

Hartman (1959), ao publicar o primeiro catálogo taxonômico dos Polychaeta, listou como válidos 46 gêneros e 318 espécies, alterou o nome dos gêneros *Amaea* (pré-ocupado por um gênero de molusco) para *Amaeana* e *Polymnia* para *Eupolymnia* e mais uma vez considerou Trichobranchidae como família Trichobranchinae (Tabela 1). Contudo, esta nova proposta de classificação do novo sistema não vigorou por muito tempo. Day (1967) realocou todos os gêneros abranquiados presentes em Amphitritinae para Polycirrinae (*Leaena*, *Spinospaera*, *Lanassa*, *Phisidia*, *Proclea* e *Laphania*), alterou o nome de Amphitritinae para Terebellinae, rebaixou os tricobranquídeos novamente para o status de subfamília sinonimizando as subfamílias Canephorinae com Trichobranchinae e Artacaminae com Terebellinae, além do gênero *Pseudothelepus* com *Streblosoma*. Desta forma, após Day (1967), os Terebellidae novamente passaram a conter as subfamílias Trichobranchinae, Terebellinae, Thelepinae e Polycirrinae. Hartmann-Schröder (1971) revalidou a subfamília Artacaminae retirando o gênero *Artacama* de Amphitritinae, além de mais uma vez mudar o status taxonômico dos tricobranquídeos para família. Holthe (1976), ao descrever o gênero *Paramphitrite*, corrigiu a grafia da subfamília Thelepinae para a forma correta Thelepodinae.

Tabela 1. Mudanças taxonômicas da família Terebellidae ao longo do tempo. A discriminação dos autores dos gêneros só aparece na primeira vez em que estes são referidos na tabela.

Malmgren (1866)		Hessle (1917)		Hartman (1959)		Day (1967)	
Gêneros	Subfamílias	Gêneros	Gêneros	Gêneros	Subfamílias	Gêneros	Subfamílias
<i>Amphitrite</i> Muller (1771) <i>Axionice</i> gen. nov. <i>Grymae</i> gen. nov. <i>Lanassa</i> gen. nov. <i>Lanice</i> gen. nov. <i>Laphania</i> gen. nov. <i>Leaena</i> gen. nov. <i>Leprea</i> gen. nov. <i>Loimia</i> gen. nov. <i>Neottis</i> gen. nov. <i>Nicolea</i> gen. nov. <i>Pista</i> gen. nov. <i>Scione</i> gen. nov. <i>Terebella</i> Linnaeus, 1767 <i>Thelepus</i> Leuckart, 1849	Amphitritea subfam. nov.	<i>Pista</i> <i>Amphitrite</i> <i>Artacama</i> <i>Axionice</i> <i>Eupista</i> McIntosh, 1885 <i>Lanassa</i> <i>Lanice</i> <i>Lanicides</i> gen. nov. <i>Laphania</i> <i>Leaena</i> <i>Loimia</i> <i>Neoamphitrite</i> gen. nov. <i>Neoleprea</i> gen. nov. <i>Nicolea</i> <i>Phisidia</i> de Saint-Joseph, 1894 <i>Polymnia</i> <i>Proclea</i> de Saint-Joseph, 1894 <i>Spinospaera</i> gen. nov. <i>Terebella</i> <i>Scionella</i> Moore, 1903	Amphitritinae	<i>Amphitrite</i> <i>Amphitritides</i> Augener, 1922 <i>Artacama</i> <i>Axionice</i> <i>Baffinia</i> Wensenberg-Lung, 1950 <i>Bathya</i> Saint-Joseph, 1894 <i>Colymmatops</i> Peters, 1854 <i>Eupista</i> <i>Eupistella</i> Chamberlin, 1919 <i>Eupolymnia</i> (Verril, 1900) <i>Lanassa</i> <i>Lanice</i> <i>Lanicides</i> <i>Laphania</i> <i>Leaena</i> <i>Loimia</i> <i>Naneva</i> Chamberlin, 1919 <i>Neoamphitrite</i> <i>Neoleprea</i> <i>Nicolea</i> <i>Opisthopista</i> <i>Paralanice</i> Caullery, 1944 <i>Phisidia</i> <i>Pista</i>	Amphitritinae	<i>Amphitrite</i> <i>Artacama</i> <i>Colymmatops</i> <i>Eupolymnia</i> <i>Lanice</i> <i>Loimia</i> <i>Nicolea</i> <i>Pista</i> <i>Terebella</i> <i>Terebellobranchia</i> <i>Lanicides</i> <i>Neoleprea</i>	Terebellinae

				<i>Polymniella</i> Verrill, 1900 <i>Proclea</i> <i>Ramex</i> Hartman, 1944 <i>Scione</i> <i>Sconella</i> <i>Scionides</i> Chamberlin, 1919 <i>Spinosphaera</i> <i>Stschapovella</i> Levinstein, 1957 <i>Terebella</i> <i>Terebellobranhia</i> Day, 1951			
<i>Amaea</i> gen nov <i>Eureutho</i> gen nov <i>Leucariste</i> gen nov <i>Lysilla</i> gen nov <i>Polycirrus</i> Grube 1851	Polycirridea subfam. nov.	<i>Amaea</i> <i>Enoplobranchus</i> (Verrill, 1873) <i>Hauchiella</i> Levinson, 1893 <i>Lysilla</i> <i>Polycirrus</i>	Polycirrinae	<i>Amaeana</i> <i>Enoplobranchus</i> <i>Hauchiella</i> <i>Lysilla</i> <i>Polycirrus</i>	Polycirrinae	<i>Amaeana</i> <i>Hauchiella</i> <i>Polycirrus</i> <i>Lanassa</i> <i>Leana</i> <i>Lysilla</i> <i>Spinosphaera</i> <i>Phisidia</i> <i>Proclea</i> <i>Laphania</i>	Polycirrinae
<i>Artacama</i> gen nov	Artacamacea subfam. nov.			<i>Artacama</i> <i>Artacamella</i> Hartman, 1955	Artacaminae		
<i>Trichobranhus</i> gen nov	Trichobranhidea subfam. nov.					<i>Terebellides</i> <i>Trichobranhus</i>	Trichobranchinae
<i>Terebellides</i> Sars, 1835	Canephoridea subfam. nov.						
		<i>Euthelepus</i> McInthosh, 1885 <i>Heterophenacia</i>		<i>Euthelepus</i> <i>Parathelepus</i> <i>Pseudothlepus</i>		<i>Euthelepus</i> <i>Streblosoma</i> <i>Telothelepus</i>	

	Quatrefages, 1865 <i>Parathelepus</i> Caullery, 1915 <i>Phenacia</i> Grube, 1878 <i>Streblosoma</i> Sars, 1871 <i>Thelepus</i>	Thelepinae subfam. nov.	Augener, 1918 <i>Streblosoma</i> <i>Telothelepus</i> Day, 1955 <i>Thelepides</i> Gravier, 1911 <i>Thelepus</i>	Thelepinae	<i>Thelepus</i> <i>Parathelepus</i>	Thelepinae
--	---	----------------------------	--	------------	--	------------

Fauchald (1977) aceitou, praticamente na íntegra, a classificação proposta por Hartman (1959), apenas acrescentando os gêneros *Pseudoampharete* Hartmann-Schröder, 1960, *Spiroverma* Uchida, 1968, *Terebellanice* Hartmann-Schröder, 1962, *Paraxionice* Fauchald, 1972, *Melinella* McIntosh, 1914 e *Reteterebella* Hartman, 1963. Neste mesmo ano, Holthe (1977) e Hutchings (1977) sugeriram, independentemente, que o gênero *Artacamella* fosse considerado como um tricobranquídeo e não como um terebelídeo.

Com base em sua análise filogenética, McHugh (1995) sinonimizou a subfamília Artacaminae com Amphitritinae. Para ela, o reconhecimento da subfamília Artacaminae implicaria a não monofilia de Amphitritinae. Também corrigiu o nome da subfamília Amphitritinae para Terebellinae, já que quando um táxon do grupo-família for dividido o táxon subordinado que contenha o gênero tipo do táxon superior é grafado com o mesmo nome (exceto o sufixo), autor e data (ICZN, 1985, artigo 36a, 37b). Assim, a subfamília que contem o gênero tipo, *Terebella*, deve ser nominada Terebellinae Grube, 1850. A designação correta para essa subfamília já havia sido utilizada por Day (1967), apesar de não ter sido adotada em qualquer trabalho posterior.

No começo da década de 1980 foram feitos vários levantamentos da fauna de Terebellidae pelo mundo, como no norte da Europa (Holthe, 1986a), na costa oeste do Canadá e Estados Unidos (Banse, 1980), no Golfo do México (Kritzler, 1984a; b; Londoño-Mesa & Carrera-Parra, 2005), na costa sudeste do Brasil (Blankensteyn, 1988) e mais recentemente Nogueira (2000), o que muito contribuiu para o atual conhecimento do grupo e de sua distribuição. Pat Hutchings e colaboradores iniciaram um imenso esforço no intuito de conhecer melhor a fauna de Terebellidae da Austrália e regiões adjacentes (Hutchings 1974; 1977; 1990; 1993; 1997a,b; Hutchings & Murray, 1984; Hutchings & Glasby, 1986a,b,c; 1987; 1988; 1990; 1991; Hutchings & Peart, 2000; Hutchings & Rainer, 1979; Hutchings & Smith, 1997). Este esforço gerou um aumento significativo no número de gêneros e espécies novas (Tabela 2).

Nos últimos anos foram publicadas várias descrições de espécies com comentários a respeito de diversos gêneros pertencentes à família (*Scionella*: Pearson, 1969; Tourtellotte & Kritzler, 1984; Saphronova, 1991; *Amphitrite*: Hsieh, 1994; *Amphitritides*: Arvanitidis & Koukouras, 1995; *Artacama*: Rozbaczylo & Mendez, 1996; *Terebellides*: Williams, 1984; Imajima & Williams, 1985, Solis-Weiss *et al*, 1991, Bremec & Elias, 1999, Hutchings & Peart, 2000; Garraffoni & Lana, 2003; *Lanice*: Hissmann, 2000; *Paraupolyminia*: Nogueira, 2003; *Spinospaera*: Londoño-Mesa, 2003), além da descrição de vários outros gêneros monoespecíficos (*Tyira*: Hutchings, 1997; *Morgana*: Nogueira & Amaral, 2001; *Articulatia*: Nogueira *et al.*, 2003; *Hutchingsiella*: Londoño-Mesa, 2003).

Tabela 2. Organização taxonômica corrente dos terebelídeos. A notação genérica somente possuirá seu autor discriminado nos gêneros que não foram listados na tabela 1.

Gênero	Subfamília	Número total de espécies válidas
<i>Enoplobranchus</i>	Polycirrinae	1
<i>Biremis</i> Polloni, Rowe & Teal, 1973	Polycirrinae	1
<i>Hauchiella</i>	Polycirrinae	2
<i>Amaena</i>	Polycirrinae	7
<i>Lysilla</i>	Polycirrinae	11
<i>Polycirrus</i>	Polycirrinae	54
<i>Arranooba</i> Hutchings & Glasby, 1988	Terebellinae	1
<i>Articulatia</i> Nogueira, Amaral & Hutchings, 2003	Terebellinae	1
<i>Betapista</i> Banse, 1980	Terebellinae	1
<i>Colymmatops</i>	Terebellinae	1
<i>Hachachaeta</i> Hutchings, 1977	Terebellinae	1
<i>Hutchingsiella</i> Londoño-Mesa, 2003	Terebellinae	1
<i>Laphania</i>	Terebellinae	1
<i>Naneva</i>	Terebellinae	1
<i>Opisthopista</i>	Terebellinae	1
<i>Paralanice</i>	Terebellinae	1
<i>Laphania</i>	Terebellinae	1
<i>Lanicola</i>	Terebellinae	1
<i>Paraxionice</i> Fauchald, 1972	Terebellinae	1
<i>Pistella</i> Hartmann-Schröder, 1996	Terebellinae	1
<i>Polymniella</i>	Terebellinae	1
<i>Pseudopista</i>	Terebellinae	1
<i>Pseudoproclea</i> Hutchings & Glasby, 1990	Terebellinae	1
<i>Ramex</i>	Terebellinae	1
<i>Scionides</i>	Terebellinae	1
<i>Spioverma</i>	Terebellinae	1
<i>Stschapovella</i>	Terebellinae	1
<i>Tyira</i> Hutchings, 1997	Terebellinae	1
<i>Morgana</i> Nogueira & Amaral, 2000	Terebellinae	1
<i>Terebellobranchia</i>	Terebellinae	2
<i>Paraeupolymnia</i> Young & Kritzler, 1986	Terebellinae	2
<i>Longicarpus</i> Hutchings & Murray, 1984	Terebellinae	2
<i>Baffinia</i>	Terebellinae	2
<i>Reteterebella</i> Hartman, 1963	Terebellinae	2
<i>Scionella</i>	Terebellinae	2
<i>Bathya</i>	Terebellinae	3
<i>Paramphitrite</i> Holthe, 1976	Terebellinae	3
<i>Thelepides</i>	Terebellinae	3
<i>Eupistella</i>	Terebellinae	4
<i>Proclea</i>	Terebellinae	5
<i>Spinosphaera</i>	Terebellinae	5
<i>Amphitritides</i>	Terebellinae	6
<i>Phisidia</i>	Terebellinae	7
<i>Axionice</i>	Terebellinae	7
<i>Lanassa</i>	Terebellinae	8
<i>Lanicides</i>	Terebellinae	8
<i>Neoleprea</i>	Terebellinae	9
<i>Artacama</i>	Terebellinae	9
<i>Neoamphitrite</i>	Terebellinae	10
<i>Lanice</i>	Terebellinae	11
<i>Leaena</i>	Terebellinae	12
<i>Loimia</i>	Terebellinae	18
<i>Eupolymnia</i>	Terebellinae	19
<i>Amphitrite</i>	Terebellinae	20
<i>Nicolea</i>	Terebellinae	24
<i>Terebella</i>	Terebellinae	24
<i>Pista</i>	Terebellinae	61
<i>Decathelepus</i> Hutchings, 1977	Thelepodinae	1
<i>Glossothelepus</i> Hutchings & Glasby, 1986	Thelepodinae	1

Tabela 2 (cont.)		
<i>Parathelepus</i>	Thelepodinae	1
<i>Pseudothelepus</i> Augener, 1918	Thelepodinae	2
<i>Telothelepus</i> Day, 1955	Thelepodinae	2
<i>Pseudostreblosoma</i> Hutchings & Murray, 1984	Thelepodinae	3
<i>Euthelepus</i>	Thelepodinae	4
<i>Rinothelepus</i> Hutchings, 1974	Thelepodinae	4
<i>Streblosoma</i>	Thelepodinae	32
<i>Thelepus</i>	Thelepodinae	40
<i>Unobbranchus</i>	Trichobanchinae	1
<i>Octobbranchus</i>	Trichobanchinae	9
<i>Trichobbranchus</i>	Trichobanchinae	13
<i>Terebellides</i>	Trichobanchinae	34

Como mostrado nesta sinopse taxonômica, apesar de mais de 100 anos de debate, a posição dos tricobranquíneos em relação aos Terebellidae e Terebellomorpha ainda é alvo de grande discordância. Mais recentemente, Hutchings & Peart (2000), Hilbig (2000), Rousset *et al* (2003) e Glasby *et al* (2004) argumentaram a favor do status taxonômico de família para o grupo. Por outro lado, Rouse & Pleijel (2001) e Garraffoni & Lana (2004b), na primeira análise cladística do táxon como um todo, apresentaram justificativas para o rebaixamento dos tricobranquíneos para subfamília dos Terebellidae. O presente estudo aceita como válidas as subfamílias Polycirrinae, Thelepodinae e Terebellinae e Trichobanchinae, apontando argumentos filogenéticos e taxonômicos para tal.

MATERIAIS E MÉTODOS

Grupos externos

A utilização de múltiplos grupos externos auxilia no teste de monofilia do grupo interno (Barriel e Tassy, 1998). Para a polarização dos caracteres (Nixon e Carpenter, 1993), foram escolhidas cinco espécies de duas famílias distintas: *Glyphanostomum* sp, *Isolda pulchella* Müller, 1858, *Amphicteis gunneri* (Sars, 1835) pertencentes à família Ampharetidae, e *Alvinella pompejana* Desbruyères & Laubier, 1979 e *Paralvinella grasslei* Desbruyères & Laubier, 1982 pertencentes à família Alvinellidae. Estas espécies foram escolhidas por manterem relações filogenéticas muito próximas com o grupo interno (Rouse & Fauchald, 1997; Colgan *et al.*, 2001; Almeida *et al.*, 2003; Rousset *et al.*, 2003; Glasby *et al.*, 2004) e por não apresentarem uma morfologia externa muita distinta das espécies observadas, como acontece com as espécies de Pectinariidae. Este procedimento facilita a inferência de homologias entre as estruturas analisadas e reduz a quantidade de dados inaplicáveis (“?” na tabela de codificação) que dificultam uma polarização mais adequada dos caracteres (Tabela 3).

Tabela 3. Estados dos caracteres dos gêneros pertencentes à família Terebellidae.

1. Pap., papilas nefridiais: (A) ausente, (P) presente (?) sem informação; 2. Brânqu., número de pares brânquias; 3. Brânqu., tipos de brânquias: (D) dicotômicas, (F) filamentosas, (S) subquadradas, (L) lamelares, (A) arborescentes, (-) não aplicável; 4. Lam., lamelas laterais: (A) ausente (P) presente; 5. Noto., tipo de notopódios: (L) limbados, (S) serrilhado, (P) pinado, (?) sem informação (-) não aplicável; 6. Noto., primeiro e último segmento com notocerdas; 7. Uncini: Primeiro segmento com uncini: (?) sem informação (-) não aplicável; 8. 2° fileira uncini: Primeiro e último segmento com a fileira invertida de uncini: (?) sem informação (-) não aplicável (Baseado em Holthe, 1986a,b; Hutchings 1977; 1990; 1997a,b; Hutchings & Murray, 1984; Hutchings & Glasby, 1986a,b,c; 1987; 1988; 1990; Hutchings & Peart, 2000; Hutchings, 1977; Nogueira *et al* 2003; Londono-Mesa, 2003; Garraffoni & Lana, 2003).

Gêneros	1. Pap.	2. Brânqu.	3. Brânqu.	4. Lam.	5. Noto.	6. Noto.	7. Uncini	8. 2° fileira uncini
<i>Amaeana</i>	A	0	-	A	L-L	3/12-16	15-20	-
<i>Amphitrite</i>	P	2-3	D-F	P	S-L	4/20, 25	5	10-11/20, 44
<i>Amphitritides</i>	P	1	D	A	T-S	4/variável	5	11/ próximo ao pigídio
<i>Arranooba</i>	A	0	-	P	L-L	4/21	5	/11-21
<i>Artacama</i>	P	3	F	A	L-L	4/21	5	11/21
<i>Axionice</i>	P	1	D	P	L-L	4/18-19	5	11/23-24
<i>Baffinia</i>	A	0	-	A	T-L	4/ próximo ao pigídio	5	11/ próximo ao pigídio
<i>Bathya</i>	?	0	-	P	L-L	?	?	?
<i>Betapista</i>	P	3	A	P	L-L	4/20	5	11-20
<i>Biremis</i>	?	0	-	A	-	-	-	-
<i>Collymatops</i>	?	3	?	P	S-L	4/16,17	?	?
<i>Decathelepus</i>	P	2	F	A	L-L	3/17	12	-
<i>Enoplobranchus</i>	?	0	-	?	?	?	?	-
<i>Eupistella</i>	?	1-2	D	P	L-L	4/20	5	?
<i>Eupolymnia</i>	P	3	D	P	L-L	4/20	5	10-11/20
<i>Euthelepus</i>	A	3	F	P	L(S)-L	3/	5	-
<i>Glossothelepus</i>	?	2	F	P	L-L	3/25	9	-
<i>Hachachaeta</i>	P	3	F	A	S-L	4/18	5	10/20
<i>Hauchiella</i>	P	0	-	A	-	-	-	-
<i>Lanassa</i>	P	0	-	P	S-S	4/19	5	11/18
<i>Lanice</i>	P	3	D	P	L-L	4/20	5	11/19-20
<i>Lanicides</i>	P	2	D	P	L-L	4/21-34	5	11-20/22-23
<i>Lanicola</i>	P	2	?	P	L-L	4/20	5	?
<i>Laphania</i>	P	0	-	P	L-L	3/19	5	11/19
<i>Leaena</i>	P	0	-	P	L-L	4/10-16,17	5	11-20,23
<i>Loimia</i>	P	3	D	P	L-L	4/20	5	11-20
<i>Longicarpus</i>	P	3	D	P	S-L	4/27	5	11-26
<i>Lysilla</i>	P	0	-	A	P-L	3/12-13	-	-
<i>Morgana</i>	A	0	-	A	S-L	4/21, 28	6	11/39, 48
<i>Naneva</i>		2	D	A	L-L	4/31	?	?
<i>Neoamphitrite</i>	P	3	D	A	S-L	4/17, 19, 21, 24-25	5	11/20,22, 24, 29
<i>Neoleprea</i>	P	2	D	A	L-S	4/ próximo ao pigídio	5	9-11/ próximo ao pigídio
<i>Nicolea</i>	P	2	D	A	L-L	4/19-44	5	11-20
<i>Octobranchus</i>	P	4	S	P	L-L	7/19	7	-
<i>Opisthopista</i>	?	2	?	P	L-L	5/?	6	?
<i>Paraeupolymnia</i>	P	2	D	P	L-L	4/20	5	11-20
<i>Paralanice</i>	?	3	D	P	L-L	4/20	?	?
<i>Paramphitrite</i>	?	2	D-F	P	S-L	4/17	5	11-20
<i>Parathelepus</i>	?	2	F	A	L-L	4/18	11	-
<i>Paraxionice</i>	P	1	D	P	L-L	4/19	5	11/19

Tabela 3 (cont.)								
<i>Phisidia</i>	A	0	-	A	S-S	4/16-14	5	10-11/16-17
<i>Pista</i>	P	2-3	D-A	P	L(S)-L	4/21	5	11-20
<i>Polycirrus</i>	P	0	-	A	P-L	2-3/14-17	10-16	-
<i>Polymniella</i>	?	3	D	A	S-L	?/?	?	?
<i>Proclea</i>	A	0	-	P	S-L	4//19	6	11/19
<i>Pseudopista</i>	P	3	D	P	S-L	4/24	5	11/35
<i>Pseudoproclea</i>	A	0	-	A	S-L	4/19	5	10/ próximo ao pigídio
<i>Pseudostreblosoma</i>	A	3	F	A	S-L	2/27	5	-
<i>Pseudothelepus</i>	P	3	F	A	L-L	3/	6	-
<i>Ramex</i>		1	D	A	L-L	4	5	
<i>Reteterebella</i>	P	3	D	A	L-L	5/21	5	10/20
<i>Rinothelepus</i>	A	2	F	A	L-L	3/17	8	-
<i>Scionella</i>	P	1	A	P	L-L	4/20	5	11/20
<i>Scionides</i>	?	3	D	A	S-L	4/20	5	?
<i>Spinospaera</i>	P	0	-	A	S-S	4/26	5	?
<i>Spioverma</i>	?	1	F	P	L-L	4/19	5	?
<i>Streblosoma</i>	P	3	F	A	L-L	2/ próximo ao pigídio	5	-
<i>Stschapovella</i>	P	3	?	P	L-L	4/19	5	?
<i>Telothelepus</i>	P	2	F	A	L-L	3/17	17	-
<i>Terebella</i>	P	2-3	D	A	S-L	4/ próximo ao pigídio	4	11/25-40
<i>Terebellides</i>	P	1	L	P	L-L	8/20	8	-
<i>Terebellobranchia</i>	?	3	D	A	S-L	4/	5	-
<i>Thelepides</i>		3	F	P	L-L			
<i>Thelepus</i>	A	2-3	F	A	L-L	3/ próximo ao pigídio	5	-
<i>Trichobranchus</i>	P	2-3	F	A	L-L	6/20	6	-
<i>Tyira</i>	P	2	D	A	S-L	2/ 20	5	7/metade do abdômen
<i>Unobranchus</i>		1	F	A	L-L	3/19	6	-

Grupo interno utilizado na análise

Devido à grande quantidade de espécies descritas na família, os táxons terminais utilizados na presente análise foram escolhidos seguindo a metodologia dos exemplares (Yeates, 1995; Prendini, 2002). Esse tipo de abordagem é ideal para a análise de agrupamentos supra-específicos, por evitar o chamado polimorfismo taxonômico, ou seja, a existência de mais de um estado do mesmo caráter em um agrupamento, dificultando o entendimento do seu estado plesiomórfico (Nixon e Davis, 1991). Yeates (1995) e Prendini (2002) apontaram as vantagens da escolha de alguns exemplares que conteriam os diversos padrões morfológicos observados em uma categoria taxonômica supra-específica. Com isto, seria possível representar a diversidade morfológica deste grupo e evitar que um táxon supra-específico não tivesse sua variabilidade morfológica adequadamente tratada ou incluída. Seguindo esta lógica, quanto maior o número de táxons terminais escolhidos para representar cada um dos táxons supra-específicos na análise, melhor será a reconstrução filogenética para o grupo estudado (Yeates, 1995; Prendini, 2002). A partir dessa argumentação, foram escolhidas as espécies-tipo dos gêneros monotípicos, duas espécies de gêneros com 2 a 20 espécies descritas, três espécies

nos gêneros com 20 e 40 espécies descritas e quatro espécies nos gêneros com mais de 40 espécies descritas. No total foram utilizadas 96 espécies pertencentes às quatro subfamílias de Terebellidae.

Foram excluídos seis dos oito gêneros monotípicos (*Bathya*, *Scionides*, *Opisthophista*, *Colymmatops*, *Stschapovella*, *Spiroverma*), igualmente não utilizados por McHugh (1995) devido ao péssimo estado do material-tipo e à inexistência de material de referência adequado. O gênero *Eupistella* possui uma única espécie conhecida, *Eupistella darwini*, representada por dois exemplares incompletos e danificados. Contudo, mesmo como o mau estado de conservação do material existente, foi possível a visualização e a codificação de vários caracteres. *Spinospaera*, outro gênero não utilizado por McHugh (1995), foi incluído no presente trabalho. A espécie-tipo do gênero, *Spinospaera pacifica*, pode ser considerada indeterminada, já que o único sítipo existente está em péssimo estado de conservação, impossibilitando a observação da maioria dos caracteres (Londoño-Mesa, 2003; observação pessoal). Apesar disso, Londoño-Mesa (2003) realizou uma revisão do gênero, descrevendo três novas espécies, o que possibilitou sua inclusão na presente análise. Por outro lado, duas espécies de gêneros monotípicos utilizadas por McHugh (1995), *Betapista dekkeriae* Banse, 1980, *Terebellobranchia natalensis* Day, 1951, não foram incluídas, bem como *Articulatia aberrans* Nogueira, Amaral & Hutchings 2003, devido à dificuldade para obtenção do material.

Fauvel (1927) e Hutchings & Glasby (1986) consideraram o gênero *Neoamphitrite* como sinônimo de *Amphitrite*. Esses autores não consideraram suficientes as diferenças observadas nas brânquias e na posição dos nefrídeos para diferenciá-los em dois gêneros distintos (contra veja Uschakov, 1955; Hartmann-Schröder, 1971; Fauchald, 1977; Holthe, 1986a,b). Em função disto, os dois gêneros foram considerados válidos *a priori* e qualquer decisão sobre a validade ou da sinonimização de *Neoamphitrite* será tomada somente após o teste de parcimônia.

Obtenção dos dados para a análise cladística

Na presente análise foram utilizadas apenas as espécies com material-tipo depositado em museus ou espécimes coletados nas localidades-tipo ou em áreas próximas (Tabela 4). Informações da literatura taxonômica foram utilizadas de modo a complementar as observações, principalmente no caso de espécies cujo material examinado não estava em bom estado.

Tabela 4. Espécies e número de espécimes examinados, em ordem alfabética. Siglas das instituições: AM- Australian Museum, Sydney, Austrália; LACM-AHF- Los Angeles County Museum, Alan Hancock Foundation, Los Angeles, Estados Unidos; MCEM - Museu do Centro de Estudos do Mar, Universidade Federal do Paraná, Pontal do Paraná, Brasil; IBUFRJ- Universidade Federal do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia, Rio de Janeiro, Brasil; SMF- Senckenberg Museum of Frankfurt, Frankfurt, Alemanha; NMWZ- Natural Museum of Wales, Cardiff, País de Gales; SSUC- Sala de Sistemática, Departamento de Ecologia, Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile; BMNH- The Natural History Museum [previamente British Museum (Natural History)], Londres, Inglaterra.; USNM- Museu Nacional de História Natural, Instituto Smithsonian, Washington DC, Estados Unidos; HZM- Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität, Hamburgo, Alemanha; MHN- Museu de História Natural de Campinas, Campinas, Brasil; ECOSUR- Colección de Referencia, Chetumal, México.

Espécies	Subfamília	Material examinado
Grupo externo		
<i>Isolda pulchella</i> F. Muller, 1858	Melinninae	MCEM-BPO.....
<i>Glyphanostomum</i> sp	Ampharetinae	MCEM-BPO.....
<i>Amphicteis gunneri</i> (Sars, 1835)	Ampharetinae	MCEM-BPO.....
<i>Alvinella pompejana</i> Desbruyères & Laubier, 1979	-	MCEM-BPO 1438
<i>Paralvinella grasslei</i> Desbruyères & Laubier, 1982	-	MCEM-BPO 1439
Grupo interno		
<i>Amaena apheles</i> (Hutchings, 1974)	Polycirrinae	AM W199448
<i>Amaena trilobata</i> (Sars, 1863)	Polycirrinae	NMWZ.1987.067.1407
<i>Enoplobranchus sanguinus</i> (Verrill, 1873)	Polycirrinae	SMF 11854
<i>Biremis blandi</i> Polloni, Rowe & Teal, 1973	Polycirrinae	USNM 47977 (Parátipo)
<i>Hauchiella renilla</i> Hutchings & Glasby, 1986	Polycirrinae	AM W199610 (Parátipo), AM W199611 (Parátipo)
<i>Hauchiella tribullata</i> McInthosh, 1869	Polycirrinae	BMNH ZK 1921.5-1-4120 (Holótipo)
<i>Lysilla bilobata</i> Hutchings & Glasby, 1986	Polycirrinae	AM W18947 (Parátipo)
<i>Lysilla jennacubinae</i> Hutchings & Glasby, 1986	Polycirrinae	AM W199644 (Parátipo)
<i>Polycirrus abrothensis</i> Garraffoni & Costas, 2003	Polycirrinae	IBUFRJ-0481 (Holótipo)
<i>Polycirrus broomensis</i> Hartmann-Schröder, 1979	Polycirrinae	HZM P-15532 (Holótipo)
<i>Polycirrus caliendrum</i> Claparède, 1868	Polycirrinae	SMF- 4646
<i>Amphitrite cirrata</i> O. F. Muller	Terebellinae	NMWZ.2000.002.0002
<i>Amphitrite rubra</i> (Risso, 1828)	Terebellinae	SMF- 2561/2
<i>Amphitrite variabilis</i> (Risso, 1826)	Terebellinae	SMF- 103481
<i>Amphitritides gracilis</i> (Grube, 1860)	Terebellinae	NMWZ.1991.075.2218, NMWZ.1991.075.2219
<i>Amphitritides ithya</i> Hutchings & Glasby, 1988	Terebellinae	AM W200339 (Parátipo)
<i>Arranooba booromia</i> Hutchings & Glasby, 1986	Terebellinae	AM W203448
<i>Artacama benedeni</i> Kinberg, 1866	Terebellinae	MCEM-BPO 252, 253, 254
<i>Artacama valparaisiensis</i> Rozbaczyló & Méndez, 1996	Terebellinae	SSUC-6719 (Parátipo).
<i>Axonice maculata</i> (Dallyell, 1853)	Terebellinae	NMWZ.1991.075.2296
<i>Baffinia biseriata</i> Hutchings & Glasby, 1986	Terebellinae	AM W200438 (Parátipo)
<i>Eupistella darwini</i> (McInthosh, 1885)	Terebellinae	BMNH ZB 1885.12.1.349 (tipo)
<i>Eupolymnia congruens</i> (Marenzeller, 1884)	Terebellinae	MCEM-BPO 1430
<i>Eupolymnia nebulosa</i> (Montagu, 1818)	Terebellinae	NMWZ.1982.067.0057
<i>Eupolymnia nesidensis</i> (Delle Chiaje, 1828)	Terebellinae	NMWZ.1989.104.1534
<i>Hachachaeta aspeta</i> Hutchings, 1977	Terebellinae	AM W6855 (Parátipo)
<i>Hutchingsiella cowarrie</i> (Hutchings, 1997)	Terebellinae	AM W22545
<i>Lanassa venustula</i> (Malm, 1874)	Terebellinae	NMWZ.1991.075.2337
<i>Lanassa exelysis</i> Hutchings & Glasby, 1986	Terebellinae	AM W200604 (Parátipo)
<i>Lanice arakani</i> Hissmann, 2000	Terebellinae	SMF- 9800 (Holótipo), SMF- 9801 (Parátipo)
<i>Lanice conchilega</i> (Pallas, 1766)	Terebellinae	NMWZ.1991.075.2277

Tabela 4 (cont.)

<i>Lanicides attenuata</i> Hutchings & Glasby, 1990	Terebellinae	AM W22495
<i>Lanicides bilobata</i> (Grube, 1877)	Terebellinae	SMF- 671
<i>Lanicola lobata</i> Hartmann-Schröder, 1986	Terebellinae	AM W22517, AM W22517
<i>Laphania boeckii</i> Malmgren, 1866	Terebellinae	SMF- 5119
<i>Leaena ebranchiata</i> (Sars, 1865)	Terebellinae	SMF- 5118
<i>Leaena minuta</i> Hartman, 1965	Terebellinae	USNM 24722 (Holótipo)
<i>Loimia contorta</i> (Ehlers, 1912)	Terebellinae	SMF- 3476 (Síntipo)
<i>Loimia ingens</i> (Grube, 1878)	Terebellinae	NMWZ.1986.079.0072
<i>Loimia</i> sp.	Terebellinae	MCEM- BPO 288
<i>Longicarpus modestus</i> (Quatrefages, 1865)	Terebellinae	AM W200155
<i>Longicarpus nodus</i> Hutchings, 1986	Terebellinae	AM W201935 (Parátipo)
<i>Morgana bisetosa</i> Nogueira & Amaral, 2002	Terebellinae	MHN-BPO 20/2 (Parátipo)
<i>Neoamphitrite affinis</i> (Malmgren, 1866)	Terebellinae	NMWZ.1989.104.1526
<i>Neoamphitrite figulus</i> (Dalyell, 1853)	Terebellinae	NMWZ.1981.075.0025
<i>Neoleprea booligal</i> Hutchings, 1997	Terebellinae	AM W21978 (Holótipo)
<i>Neoleprea macrocerus</i> Hutchings & Glasby, 1986	Terebellinae	AM W200342 (Parátipo)
<i>Nicolea amnis</i> Hutchings & Glasby, 1986	Terebellinae	AM W200361
<i>Nicolea gracilibranchis</i> (Grube, 1878)	Terebellinae	MCEM-BPO 1431
<i>Nicolea venustula</i> (Montagu, 1818)	Terebellinae	NMWZ.1989.104.1584
<i>Paraeupolymnia carus</i> Young & Kritzler, 1987	Terebellinae	USNM 98909 (Parátipo)
<i>Paraeupolymnia uspiana</i> Nogueira, 2003	Terebellinae	MCEM-1622 (Parátipo)
<i>Paramphitrite tetrabranchia</i> Holthe, 1976	Terebellinae	NMWZ.2000.116.0120
<i>Paraxionice artifex</i> Fauchald, 1972	Terebellinae	LACM-AHF Poly 0972 (Holótipo)
<i>Phisidia aurea</i> Southward, 1956	Terebellinae	NMWZ.1987.067.1353
<i>Phisidia rubrolineata</i> Hartmann-Schröder & Rosenfeldt, 1989	Terebellinae	HZM P- 19639 (Parátipo)
<i>Pista corrientis</i> McIntosh, 1885	Terebellinae	MCEM-BPO 279, 280, 281
<i>Pista</i> sp.	Terebellinae	MCEM-BPO 1432
<i>Pista elongata</i> Moore, 1909	Terebellinae	MCEM-BPO 1433
<i>Pista lornensis</i> (Pearson, 1968)	Terebellinae	BMNH ZB 1968.15 (Holótipo)
<i>Proclea graffii</i> (Langerhans, 1884)	Terebellinae	SMF- 4511
<i>Proclea malmgreni</i> (Ssolowiew, 1899)	Terebellinae	MCEM-BPO 1433
<i>Pseudopista rostrata</i> Hutchings & Smith, 1997	Terebellinae	USNM 170021 (Parátipo)
<i>Pseudoproclea australis</i> Hutchings & Glasby, 1990	Terebellinae	AM W203542 (Parátipo)
<i>Ramex californiensis</i> Hartman, 1944	Terebellinae	LACM-AHF Poly 0220 (Holótipo)
<i>Reteterebella aloba</i> Hutchings & Glasby, 1986	Terebellinae	AM W200134 (Parátipo)
<i>Reteterebella queenslandia</i> Hartman, 1963	Terebellinae	AM W12421
<i>Scionella japonica</i> Moore, 1903	Terebellinae	USNM 15723
<i>Spinospaera hutchingsae</i> Londoño-Mesa, 2003	Terebellinae	ECOSUR 0045 (Parátipo)
<i>Terebella lapidaria</i> Linnaeus, 1767	Terebellinae	MCEM-BPO 1434
<i>Terebella pappus</i> Hutchings & Murray, 1984	Terebellinae	AM W199979
<i>Terebella tantabiddycreekensis</i> Hartmann-Schröder, 1980	Terebellinae	AM W200064
<i>Tyira owensis</i> Hutchings, 1997	Terebellinae	AM W22566
<i>Decathelepus ocellatus</i> Hutchings, 1977	Thelepodinae	AM W6782 (Holótipo)
<i>Euthelepus marchinbar</i> Hutchings 1997	Thelepodinae	AM W21889 (Parátipo)
<i>Euthelepus serratus</i> Hutchings & Glasby, 1986	Thelepodinae	AM W5443 (Parátipo)
<i>Glossothelepus mexicanus</i> Hutchings & Glasby, 1986	Thelepodinae	AM W199659 (Parátipo)
<i>Parathelepus collaris</i> (Southern, 1914)	Thelepodinae	NMWZ.1991.075.2215
<i>Pseudostreblosoma longum</i> (Mohammed, 1973)	Thelepodinae	BMNH ZB 1971.55 (Holótipo)
<i>Pseudostreblosoma serratum</i> Hutchings & Murray, 1984	Thelepodinae	AM W195617
<i>Pseudothelepus binara</i> Hutchings, 1997	Thelepodinae	AM W22506 (Parátipo)
<i>Rhinothelepus lobatus</i> Hutchings, 1974	Thelepodinae	AM W12618
<i>Rhinothelepus macer</i> Hutchings, 1977	Thelepodinae	AM W8128, AM W17107
<i>Streblosoma acymatum</i> Hutchings & Rainer, 1979	Thelepodinae	AM W8530, AM W10327
<i>Streblosoma maligirrima</i> Hutchings, 1997	Thelepodinae	AM W21891, AM W21892
<i>Streblosoma hartmanae</i> Kritzler, 1971	Thelepodinae	NMWZ.1992.034.0005
<i>Thelepus pulvinus</i> Hutchings, 1986	Thelepodinae	NMWZ.1986.079
<i>Thelepus cincinnatus</i> (Fabricius, 1780)	Thelepodinae	NMWZ.1991.075.2173

Tabela 4 (cont.)

<i>Thelepus setosus</i> (Quatrefages, 1865)	Thelepodinae	SMF- 4607
<i>Octobranthus floriceps</i> Kingston & Mackie, 1980	Trichobanchinae	NMWZ 1988.143
<i>Octobranthus longipes</i> Blankensteyn & Lana, 1987	Trichobanchinae	MCEM-BPO 247 (Holótipo)
<i>Terebellides anguicomus</i> F. Muller, 1858	Trichobanchinae	MCEM-BPO 654, 655
<i>Terebellides kowinka</i> Hutchings & Peart, 2000	Trichobanchinae	AM-W 11070, AM-W 11098 (Parátipos)
<i>Terebellides stroemii</i> Sars, 1835	Trichobanchinae	NMWZ 1986.112.89
<i>Trichobranthus glacialis</i> Mamlgren, 1886	Trichobanchinae	NMWZ 1986.112.86
<i>Trichobranthus lobiungens</i> Hessle, 1917	Trichobanchinae	MCEM- BPO 326

Codificação e análise

Foram utilizados 79 caracteres (Tabela 5) codificados como estados múltiplos ou binários e tratados como não ordenados e com pesos semelhantes (1). Os caracteres referentes às lamelas laterais (caracteres 25-27) tiveram as ausências e os estados dos caracteres codificados em um mesmo caráter. Além disso, alguns caracteres (caráter 9: brânquias; caráter 29: forma da área glandular ventral; caráter 38: notopódio; caráter 52: neurocerdas; caráter 76: tubo) foram codificados conforme o método contingente. Na codificação tipo contingente, um determinado caráter geral é codificado como ausente e presente numa coluna da matriz, sendo, quando necessário, seus diferentes estados codificados em outras colunas. Assim, as espécies que possuem esse caráter geral terão valores alfa numéricos atribuídos a cada um dos seus diferentes estados (Pleijel, 1995; Forey & Kitching, 2000). Por outro lado, caso o táxon não possua o caráter geral, os diferentes estados serão codificados como inaplicáveis (com o símbolo “?”) nas colunas correspondentes. Esta mesma notação (“?”) foi utilizada para representar caracteres desconhecidos ou incertos (Pleijel, 1995; Forey & Kitching, 2000).

Algumas espécies apresentaram caracteres ambíguos ou polimórficos, ou seja, diferentes membros do táxon terminal podem conter alguns ou todos os estados alternativos do caráter (Kitching *et al.*, 1998). Neste caso foram codificados todos os estados observados nos espécimes analisados.

A matriz de dados foi construída com auxílio do programa NDE Nexus 0.5.0 (Page, 2001) e a análise de parcimônia foi realizada utilizando o programa PAUP 4.0b10 (Swofford, 2001). A opção de busca escolhida foi a heurística, adição aleatória, com 50 réplicas. Os ramos com comprimento zero foram colapsados, MULPARS ativado e os caracteres otimizados sob o procedimento ACCTRAN. Para sumarizar as informações obtidas foi utilizado o consenso estrito. Os cladogramas obtidos foram visualizados e analisados com a ajuda dos programas WinClada (Nixon, 1999) e TreeView (Page, 1996).

Devido ao grande número de espécies codificadas e de caracteres inaplicáveis “?” na matriz, a quantidade possível de diagramas não enraizados era muito elevada. Dessa forma, foi necessário estabelecer um número máximo de rearranjos de 300000000 de diagramas não enraizados. A matriz de dados gerada na presente análise está disponível em <http://www.cem.ufpr.br/garaffoni/semliteratura.nex>.

Tabela 5. Caracteres utilizados na presente análise.

1.	Forma do prostômio: (0) distinto do lábio superior formando lóbulos; (1) fundido à parte dorsal do lábio superior na forma de uma crista dorsal.
2.	Prostômio fundido ao lábio superior na forma de crista dorsal: (0) sem expansão lateral; (1) com expansão lateral.
3.	Origem dos tentáculos bucais: (0) peristomiais; (1) prostomiais.
4.	Lóbulo superior do peristômio: (0) alongado; (1) expandido; (2) compacto.
5.	Primeiro segmento: (0) não eversível; (1) eversível.
6.	Primeiro segmento eversível: (0) papiloso; (1) sulcado.
7.	Forma do primeiro segmento não eversível: (0) expandido nas laterais formando lóbulos; (1) contínuo; (2) bulboso.
8.	Primeiro segmento expandido nas laterais formando lóbulos: (0) sem fenda na região mediana, banda conectiva na região médio-ventral; (1) com fenda na região mediana, lóbulos encontrando apenas na base ventral.
9.	Brânquias: (0) ausentes; (1) presentes.
10.	Superfície branquial: (0) lisa; (1) anelada.
11.	Posição das brânquias: (0) originando a partir de um único ponto no segmento; (1) originando de vários pontos distintos no segmento.
12.	Brânquias originadas de um único ponto: (0) pareadas; (1) única.
13.	Posição das brânquias nos segmentos: (0) mediana; (1) anterior; (2) posterior.
14.	Ramo branquial: (0) presente, conectando o dorso com as dicotomias; (1) ausente, dicotomias originando diretamente no segmento.
15.	Presença do ramo branquial: (0) em todos os pares branquiais; (1) apenas no segundo segmento.
16.	Disposição das brânquias pareadas: (0) todas dispostas em linha; (1) pares posteriores deslocadas dorsalmente em relação ao primeiro par; (2) segundo par deslocado dorsalmente em relação ao primeiro e terceiro segmento.
17.	Origem das dicotomias: (0) originadas de qualquer lugar dos filamentos branquiais secundários; (1) originadas apenas nas partes finais dos filamentos branquiais secundários.
18.	Disposição dos filamentos: (0) dispostos em círculo formando um tufo apical; (1) dispostos de forma arborescente.
19.	Dicotomias de forma arborescente: (0) ramos secundários com os mesmos diâmetros dos ramos primários; (1) ramos secundários com diâmetros menores que os ramos primários.
20.	Disposição das brânquias filamentosas: (0) dois grupos localizados ao lado de cada par de notopódios; (1) ao longo de toda a parte dorsal do segmento nos primeiros segmentos.
21.	Brânquias filamentosas do segundo segmento: (0) indo além dos notopódios; (1) indo até os notopódios.
22.	Brânquias do segundo segmento: (0) dicotômicas; (1) filiformes; (2) subquadradas; (3) penadas.
23.	Brânquias do terceiro segmento: (0) dicotômicas; (1) filiformes; (2) subquadradas; (3) lamelares; (4) penadas.
24.	Brânquias do quarto segmento: (0) dicotômicas; (1) filiformes; (2) subquadradas; (3) penadas.
25.	Lamelas no segundo segmento: (0) ausente; (1) laterais; (2) ventro-laterais; (3) ventrais.
26.	Lamelas no terceiro segmento: (0) ausente; (1) laterais; (2) ventro-laterais; (3) ventrais.
27.	Lamelas no quarto segmento: (0) ausente; (1) laterais; (2) ventro-laterais.
28.	Área glandular ventral: (0) lisa sem distinção da área glandular; (1) saliente com distinção da área glandular.
29.	Forma da área glandular ventral: (0) com almofada única; (1) com almofada pareada.
30.	Altura das almofadas ventrais pareadas: (0) abaixo da altura das almofadas laterais; (1) acima da altura das almofadas laterais; (2) do mesmo nível.
31.	Papilas nefridiais: (0) ausente; (1) presente.
32.	Distribuição das papilas nefridiais ao longo do corpo: (0) sempre na mesma posição; (1) em posições diferentes.
33.	Posição das papilas nefridiais em relação a notopódio: (0) superiores; (1) anteriores; (2) posteriores; (3) inferiores.

Tabela 5 (cont.)

34. Papilas nefridiais do terceiro segmento: (0) ausente; (1) presente.
35. Papilas nefridiais do quarto segmento: (0) ausente; (1) presente.
36. Papilas nefridiais do quinto segmento: (0) ausente; (1) presente.
37. Papilas nefridiais do sexto segmento: (0) ausente; (1) presente.
38. Notopódios: (0) ausente; (1) presente.
39. Forma dos notopódios: (0) em expansão única; (1) várias expansões filamentosas conectadas na base.
40. Notocerdas: (0) capilares; (1) pilosas.
41. Forma das notocerdas nos diferentes segmentos: (0) uma única forma; (1) mais de uma forma.
42. Notocerdas: (0) presentes no máximo até metade do corpo; (1) presentes até próximo do pigídio.
43. Notocerdas do segundo segmento: (0) ausente; (1) presente.
44. Notocerdas do terceiro segmento: (0) ausente; (1) presente.
45. Notocerdas do quarto segmento: (0) ausente; (1) presente.
46. Notocerdas do vigésimo segmento: (0) ausente; (1) presente.
47. Notocerdas do vigésimo primeiro segmento: (0) ausente; (1) presente.
48. Limbo nas notocerdas: (0) ausente; (1) presente.
49. Posição dos limbos nas cerdas: (0) nas extremidades; (1) nas bases.
50. Forma das cerdas notopodiais da fileira secundária: (0) idêntica a fileira primária; (1) diferente da fileira primária.
51. Serrilhamento nas notocerdas: (0) ausente; (1) presente.
52. Neurocerdas: (0) ausente; (1) presente.
53. Forma das neurocerdas: (0) gancho; (1) espinho.
54. Ocorrência das neurocerdas: (0) ao longo de todo corpo; (1) apenas nos segmentos sem notopódios.
55. Proa nos uncini aviculares: (0) ausente; (1) presente.
56. Neurocerdas do quinto segmento: (0) ausente; (1) presente.
57. Neurocerdas do sexto segmento: (0) ausente; (1) presente.
58. Neurocerdas do sétimo segmento: (0) ausente; (1) presente.
59. Neurocerdas do oitavo segmento: (0) ausente; (1) presente.
60. Neurocerdas do nono segmento: (0) ausente; (1) presente
61. Processos posteriores: (0) ausente; (1) presente.
62. Forma dos uncini: (0) a mesma durante todo o desenvolvimento ontogenético; (1) mudança da forma avicular para a forma pectinada.
63. Forma dos uncini no adulto: (0) avicular; (1) pectinado; (2) occipitium fino; (3) bipectinado.
64. Manúbrio dos uncini: (0) curto; (1) longo (na forma de cabo).
65. Distribuição dos uncini no adulto: (0) todos posicionados na mesma direção; (1) inversão da posição de alguns uncini.
66. Posição dos uncini invertidos: (0) face a face; (1) costa a costa.
67. Término da fileira de uncini invertido: (0) no mesmo segmento do último notopódio; (1) além do segmento com o último notopódio.
68. Disposição da fileira invertida de uncini: (0) como se fosse uma única fileira; (1) em duas fileiras distintas.
69. Fileira invertida de uncini do décimo segmento: (0) ausente; (1) presente.
70. Fileira invertida de uncini do décimo primeiro segmento: (0) ausente; (1) presente.
71. Fileira invertida de uncini do décimo nono segmento: (0) ausente; (1) presente.
72. Fileira invertida de uncini do vigésimo segmento: (0) ausente; (1) presente.
73. Fileira invertida de uncini do vigésimo primeiro segmento: (0) ausente; (1) presente.
74. Neuropódios abdominais: (0) liso sem nenhuma expansão; (1) expansão na forma de lamela na parte dorsal.
75. Forma do diafragma: (0) funil; (1) reto.
76. Tubo: (0) ausente; (1) presente.
77. Porção distal do tubo: (0) lisa; (1) com ramificações.
78. Retração do tentáculo bucal: (0) inexistente; (1) para o interior da boca.
79. Larva: (0) não planctotrófica; (1) planctotrófica (larva aulófora).

Discussão dos caracteres

Nessa seção serão apresentadas detalhadamente todas as interpretações e inferências de homologias efetuadas nos caracteres utilizados no presente trabalho. O

esclarecimento das informações contidas na matriz é de grande valia, já que a análise de parcimônia refutará ou não as hipóteses de homologias primárias previamente estabelecidas na matriz. Desta forma, quanto mais fundamentadas as hipóteses de homologias primárias, maiores serão as chances delas, após a análise, serem confirmadas em homologias secundárias - sinapomorfias (Patterson, 1982; de Pinna, 1991).

Os números entre parênteses representam os números dos caracteres listados na Tabela 5 e são indicados como tal. Devido à grande quantidade de táxons analisados no presente estudo, a discussão omite referências nominais às espécies e gêneros analisados. Para maiores detalhes sobre a codificação dos caracteres, a matriz primária de dados está disponível em <http://www.cem.ufpr.br/garraffoni/terebellidae.zip>.

Prostômio, peristômio, primeiros segmentos (1-8)

Observações detalhadas a respeito do desenvolvimento das diversas estruturas cefálicas, bem como as origens do prostômio e do peristômio, foram feitas no Capítulo 1 desta tese. Dessa forma, no presente estudo serão comentados apenas os padrões visualizados na morfologia externa dos adultos das diferentes espécies examinadas.

Apesar da inexistência de estudos que discutam de maneira detalhada os caracteres ligados à forma e posição do prostômio, é inegável a variabilidade desta estrutura nas espécies de *Terebellomorpha* (Holthe, 1986b). Apenas duas análises filogenéticas incluíram os representantes desse táxon (Rousset *et al.*, 2003; Glasby *et al.*, 2004), codificando dois diferentes estados para esse caráter, sendo o estado “lobado” aplicado às espécies de *Ampharetidae*, *Pectinariidae* e *Alvinellidae* e o estado “forma de crista” a *Terebellidae* e *Trichobranchidae*.

Na presente análise foram codificados dois distintos caracteres referentes à posição e à forma do prostômio, cuja posição foi interpretada de maneira similar à de Rousset *et al.* (2003) e Glasby *et al.* (2004), sendo apenas acrescentada a posição do prostômio em relação ao lábio superior (caráter 1). Como a presente análise está focada nas relações internas da família *Terebellidae*, diferentemente de Rousset *et al.* (2003) e Glasby *et al.* (2004), foi codificada também uma variação na forma do prostômio fundido ao lábio superior. Essa variação está relacionada com a presença de expansões laterais, conferindo uma forma trilobada ao prostômio, em todas as espécies da subfamília *Polycirrinae* (caráter 2).

A discussão a respeito do peristômio levou em consideração a sua origem pré-segmentar e a presença dos lábios superior e inferior (Rouse & Pleijel, 2001; Rousset *et*

al.. 2003; Garraffoni & Lana, 2004b; Capítulo 1 desta tese), ao contrário de Glasby *et al.* (2004), que consideraram o peristômio ou segmento bucal (caráter 14) como sendo o primeiro segmento. Apesar da utilização de três estados distintos no caráter lábio superior (“compacto”, “alongado” e “expandido”; figura 1), algumas espécies (por exemplo, *Hadrachaeta aspeta*, *Axionice maculata*, *Thelepus cincinnatus*, *Amphitritides gracilis*, *Terebella pappus*) parecem possuir padrões intermediários entre os estados “compacto” e “expandido”. Esta forma intermediária apresenta pequenas saliências provenientes de lóbulos localizados ao longo de sua margem. Contudo, nitidamente, estes pequenos lóbulos são menos desenvolvidos do que as expansões observadas nos estados “expandido” ou “alongado” (figura 1), mas são mais salientes do que a tênue membrana observada no estado “compacto”. Nesse exemplo é evidente o quão difícil é delimitar os estados dos caracteres, visto que muitas das diferenças são mínimas a ponto de dificultar a compreensão do número correto de padrões morfológicos. O padrão intermediário foi codificado como “compacto”. Entretanto, é importante ressaltar a existência de uma variabilidade morfológica maior do que se imaginava quanto à forma do lábio superior em Terebellidae.

A interpretação da posição e da forma do primeiro segmento foi a mesma adotada por Garraffoni & Lana (2004b). Entretanto, no presente estudo foi necessária a inclusão de novos caracteres que expressassem as variações observadas nas espécies das outras subfamílias de Terebellidae, já que Garraffoni & Lana (2004b) haviam analisado apenas as espécies de Trichobranchinae. Um dos novos caracteres adotados diz respeito à superfície do primeiro segmento eversível, já que a presente análise também inclui o gênero *Artacama*. Este possui o primeiro segmento eversível, como as espécies de *Trichobranchus*, mas contém papilas conspícuas dispostas em fileiras longitudinais. Assim, a superfície do segmento eversível das espécies de *Trichobranchus* apresenta o estado “sulcado” e as espécies de *Artacama* possuem o estado “papiloso”. Foi detectada também a presença de três diferentes padrões morfológicos na forma do primeiro segmento que está deslocado ventralmente encobrendo parte da região bucal. A primeira forma apresenta “lóbulos expandidos nas laterais” com a presença de “banda mediana na região médio-ventral conectando os lóbulos” ou a “presença de fenda entre os lóbulos”. Parte dessa nova interpretação foi discutida minuciosamente por Garraffoni *et al.* (em preparação). O segundo padrão encontrado, forma “contínua”, é formado, na verdade, pelo próprio segmento como uma estrutura contínua, sem lóbulos ou fenda. Este estado do caráter também apresenta uma grande variação no grau de desenvolvimento da estrutura contínua do primeiro segmento, já que ela pode ser uma

larga banda continua ao longo de todo o segmento, chegando a encobrir parte da região bucal, ou apenas uma pequena cicatriz na base deixando toda a região bucal à vista. O terceiro e último padrão foi a forma bulbosa. Essa estrutura já foi visualizada em outras espécies de *Polycirrus* não examinadas no presente trabalho (p. ex. *P. paivai* Garraffoni & Costa, 2003, *P. boholensis* Hutchings & Glasby, 1986, *P. parvus* Hutchings & Glasby, 1986) e *Lysilla* (*L. pacifica* Hesse, 1917; Hutchings & Glasby, 1986).

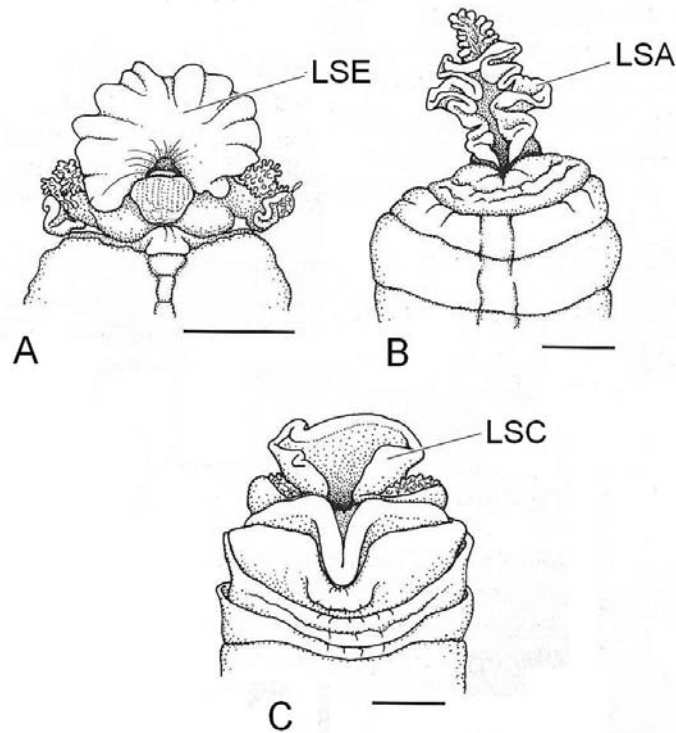


Figura 1. Região anterior de Terebellidae, em vista ventral: três dos principais padrões morfológicos relativos à forma do prostômio (modificado de Hutchings, 2000a). Legenda: LSE, lábio superior expandido; LSA, lábio superior alongado; LSC, lábio superior compacto. Escala: 1 mm.

Brânquias (9-24)

Há uma grande diversidade nas formas e distribuição das brânquias dos Terebellomorpha (Glasby *et al*, 2004), o que é igualmente válido para o sub-grupo dos Terebellidae (Figura 2).

Holthe (1986b) discutiu a provável evolução dos diferentes padrões branquiais nos terebelídeos. Contudo, apesar desse esforço inicial, continua comum, na literatura, a utilização de termos genéricos e muitas vezes vagos, para descrever a variabilidade morfológica destas estruturas. Estes fatos, aliado à falta de estudos que interpretem e comparem as diferenças morfológicas observadas nas brânquias, ocasionaram perda de informações que poderiam contribuir concretamente para a melhoria da sistemática do grupo. Para tentar reverter este quadro e melhor expressar a variabilidade branquial

observada, o presente trabalho codificou os vários caracteres branquiais utilizados no presente estudo levando em consideração: 1) formato, número, tamanho e posição, 2) forma, posição, tamanho e inserção do pedúnculo branquial, 3) forma, diâmetro e inserção dos filamentos branquiais.

De uma maneira geral, três distintos arranjos podem ser reconhecidos, com base no formato e número das brânquias (Figura 2): brânquias filiformes não ramificadas originadas em distintos pontos no segmento (Figura 2a), brânquias pareadas, que apresentam várias formas distintas (Figuras 2b, c, d) e brânquia lamelar única (3a).

As brânquias filiformes não ramificadas originadas em distintos pontos podem estar presentes no segundo e terceiro segmentos, ou do segundo ao quarto segmento. Estão distribuídas de forma a “ocupar ininterruptamente toda parte dorsal do segmento”, ou apresentar um “espaço no centro do conjunto de brânquias dispostas ao lado de cada par de notopódios”. Os indivíduos que possuem as brânquias filiformes distribuídas ininterruptamente na parte dorsal podem apresentá-las “até próximo a inserção do notopódio” ou “estendendo-se além dessa inserção”. Um caráter não utilizado no presente estudo, mas que poderá ser útil no futuro, é a disposição das brânquias filiformes no dorso, que podem formar uma linha horizontal única ou estar dispersas em várias fileiras ao longo de todo o segmento.

Brânquias pareadas, quando presentes, localizam-se a partir do segundo segmento, com exceção de *Scionella japonica*, na qual se apresentam no quarto segmento. Como descrito para as brânquias filiformes não ramificadas, as brânquias pareadas estão presentes no segundo e terceiro segmentos ou do segundo ao quarto segmento. Assim, como indicado pelo Capítulo 1 desta tese, o surgimento e desenvolvimento gradual das brânquias ao longo do tempo ocasionarão, em alguns casos, “diferenças no tamanho dos distintos pares branquiais”, já que o segundo par de brânquias somente se desenvolverá quando o primeiro par tiver iniciado o seu crescimento, sendo o mesmo válido para o crescimento do terceiro par. Além da possível variação no tamanho foi também observada uma variação na posição da origem das brânquias no segmento, que podem estar na parte “anterior”, “mediana” ou “posterior” do segmento. Os pares branquiais existentes nos primeiros segmentos também podem variar sua disposição ao longo do corpo, estando “dispostas em linha”, ou “com os pares posteriores deslocados dorsalmente em relação ao primeiro par” ou ainda “com o segundo par deslocado dorsalmente em relação aos pares do primeiro e terceiro segmentos”.

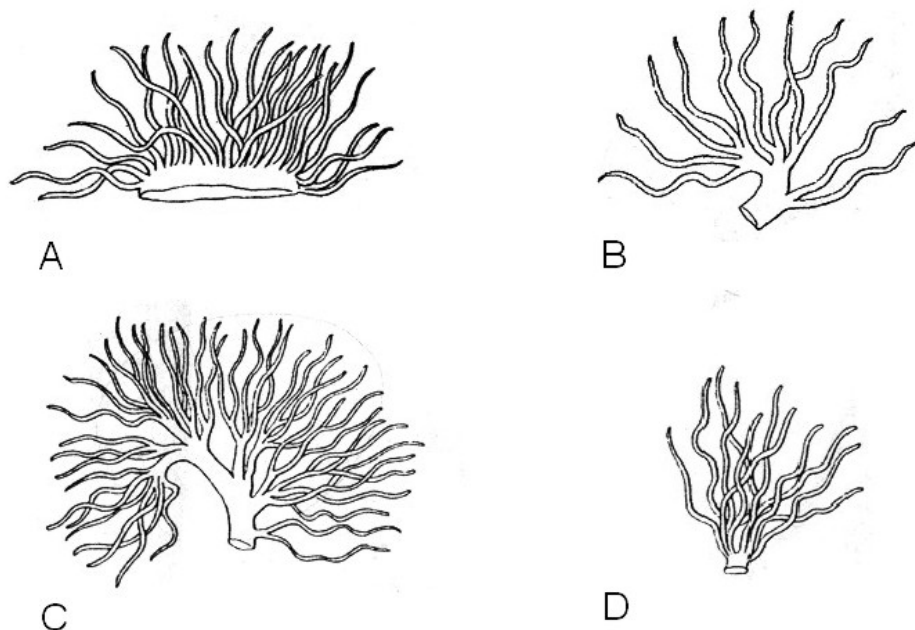


Figura 2. Padrões morfológicos das brânquias em Terebellidae (modificado de Malmgren, 1866). A. *Thelepus cincinnatus* (brânquias filiformes originadas de vários pontos), B. *Neoamphitrite grayi* (brânquia arborescente com dicotomias originadas apenas nas partes finais dos ramos brânquiais), C. *Amphitrite johnstoni* (brânquias arborescentes com os ramos secundários com diâmetros menores que os ramos primários), D. *Amphitrite cirrata* (brânquia com ramos distais filamentosos).

As chamadas “brânquias dicotômicas” apresentam, na verdade, vários padrões morfológicos distintos. Assim, preferiu-se codificar, inicialmente, um caráter geral, denominado brânquias dicotômicas, apenas para distinguir esse padrão dos demais tipos de brânquias presentes no segundo, terceiro e quarto segmentos. Para facilitar as novas interpretações, cabe aqui especificar algumas terminologias adotadas no intuito de obter maior refinamento nas comparações. A brânquia pareada possui duas partes distintas: 1) um pedúnculo, ramo ou tronco branquial que conecta a parte dorsal do segmento aos filamentos branquiais, 2) os filamentos branquiais, que são as estruturas propriamente vascularizadas. Os filamentos branquiais, por sua vez, estão divididos em filamentos primários, originados diretamente do pedúnculo branquial, e em filamentos secundários, originados dos filamentos primários.

O tronco branquial pode estar “parcial ou totalmente ausente” em algumas espécies, sendo os filamentos branquiais originados a “partir de uma pequena base”. Em raros casos, o ramo branquial está presente no primeiro segmento com brânquia (segundo segmento) e ausente no segundo segmento com brânquia (terceiro segmento). Rousset *et al.* (2003) sugeriram que uma das possíveis sinapomorfias para a família Terebellidae seria a presença de um pedúnculo branquial liso. Contudo, várias espécies

analisadas no presente trabalho apresentam anelações não só no tronco branquial, mas também nos filamentos branquiais.

Foram codificados diversos caracteres associados aos chamados filamentos branquiais. Eles podem ser de fato “filiformes” (figura 2d) ou “apresentar dicotomias sucessivas” (Figura 3c), porém, em ambos os casos os filamentos partem de um pedúnculo branquial. Fica evidente na literatura o recorrente erro de interpretação das brânquias nos integrantes do gênero *Artacama*. Em algumas descrições (p. ex Holthe, 1986b), estas brânquias foram consideradas do tipo filiforme sem pedúnculo aparente, ou seja, uma forma de brânquia morfologicamente idêntica à encontrada nos integrantes da subfamília Thelepodinae. Contudo, o procedimento aqui adotado trata este tipo de brânquia como filiforme (ou não ramificada), com origem a partir de um pedúnculo branquial, como já aventado por Glasby *et al* (2004).

Nas várias espécies dos terebelídeos, é possível encontrar também variações de diâmetros, origens e disposições dos filamentos branquiais. Assim, os filamentos primários podem ser “mais espessos do que os secundários” ou “ambos os filamentos podem ser do mesmo diâmetro”, as dicotomias podem originar-se em “qualquer lugar dos filamentos primários” ou apenas “nas partes finais dos filamentos branquiais secundários”. Os filamentos branquiais estão organizados em uma “forma circular, formando um tufo” (Figura 3b) ou apresentam “formato arborescente” com as dicotomias originando-se apenas dos filamentos secundários formando bifurcação (Fig. 3c).

Lamelas laterais (25-27)

Projeções laterais, quando presentes, estão aparentes no segundo, terceiro ou quarto segmentos. Estão, provavelmente, relacionadas com o aumento da superfície para realização de trocas gasosas, já que os animais vivos apresentam o tegumento fino e altamente irrigado. Para facilitar o entendimento dos três diferentes padrões de lamelas laterais, cada um dos segmentos com ou sem lamelas (segundo, terceiro e quarto segmentos) foi codificado separadamente. O primeiro padrão foi “lamelas laterais” (lóbulo localizado na área que corresponde ao espaço entre o notopódio e o neuropódio). O segundo padrão foi “lamelas ventro-laterais” ou lamelas semicirculares e triangulares (lóbulos localizados na área correspondem ao espaço entre o notopódio e o início do escudo ventral, segundo McHugh (1995). Por último, o padrão “lamelas dorso-ventrais”, corresponde a um verdadeiro colar presente em toda a circunferência do terceiro segmento.

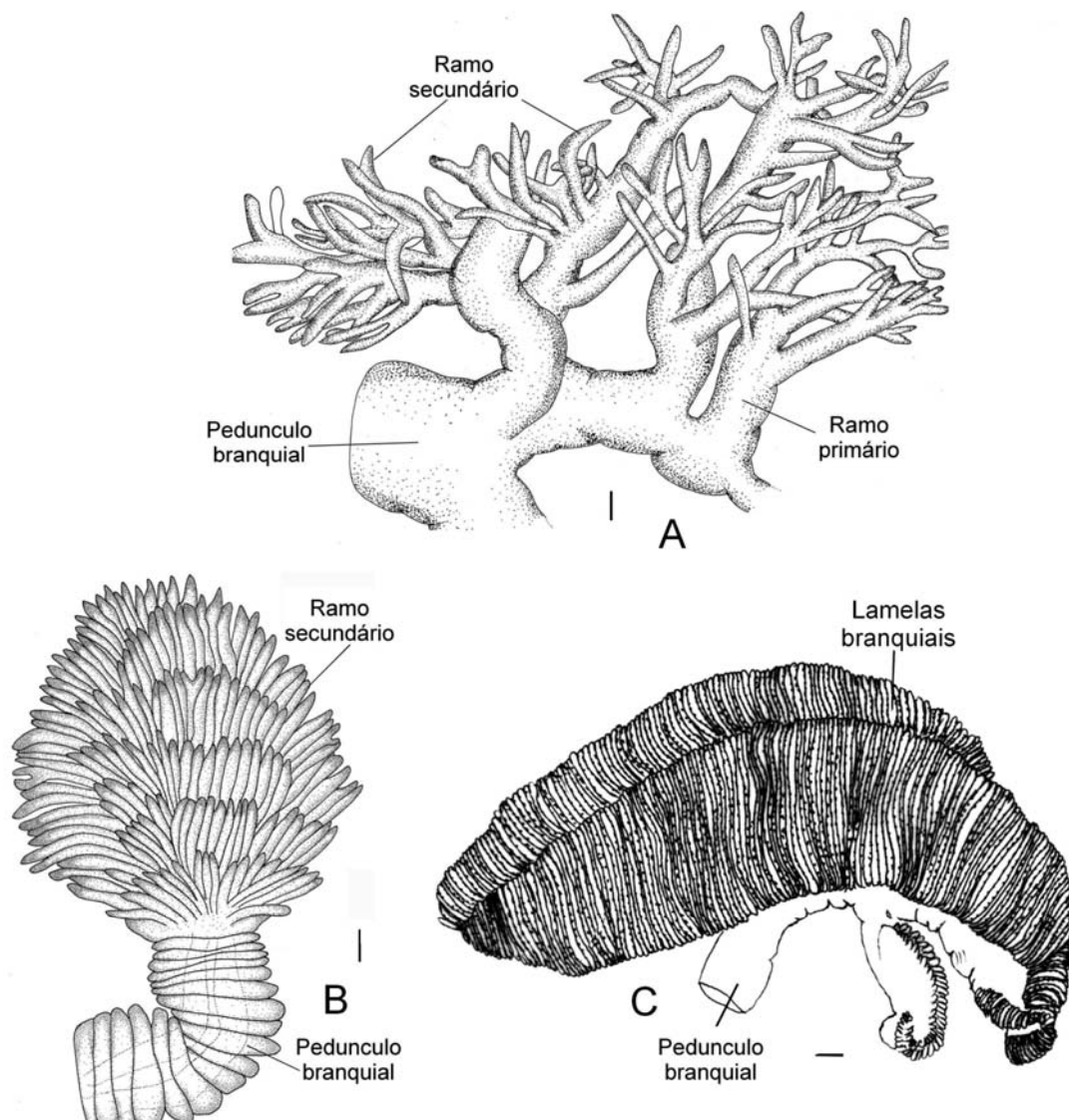


Figura 3. Padrões morfológicos das brânquias em Terebellidae. A. Formato arborescente com as dicotomias originando-se apenas dos filamentos secundários (*Loimia medus*) B. Filamentos brânquiais organizados em uma forma circular (*Pista* sp.). C. Brânquia lamelar única (*Terebellides anuicomus*). Escalas: A, B: 0,1 mm; C: 0.4mm.

Área glandular ventral (28-30)

McHugh (1995) definiu o escudo ventral, também chamado de áreas glandulares, como almofadas segmentares compostas de tecidos glandulares pareados ao longo da superfície ventral dos terebelídeos (ausente nos tricobranquídeos). O escudo é a área produtora de muco para a aglutinação das partículas que formam os tubos. Por sua vez, Rousset *et al.* (2003) codificaram as áreas glandulares torácicas como presentes também em Ampharetidae e Trichobranchidae, e as denominaram “anelações ventrais estendendo transversalmente ao longo do segmento” (por eles codificadas como

“almofada ventral central” presente para as espécies de Terebellidae e Pectinariidae). Glasby *et al.* (2004), por outro lado, interpretaram esse caráter diferentemente de McHugh (1995) e Rousset *et al.* (2003) e o codificaram em quatro estados distintos: “ausente ou pobremente desenvolvido”, “escudo ventral em forma de “V” bem desenvolvido” em *Pectinaria*, e na grande maioria dos terebelídeos analisados, “almofadas laterais com estrito e fundo sulco médio ventral” nas espécies de Polycirrinae, “glandular estendendo-se através de toda a superfície antero-ventral” na grande maioria dos telepodíneos analisados. Colgan *et al.* (2001) consideraram a sua presença em Pectinariidae e Terebellidae como homoplástica.

Com base nas propostas existentes, é aqui adotada uma nova maneira de descrever a região que contém as áreas glandulares (Figura 4). Com isto, a definição dos caracteres se torna mais objetiva, evitando termos como “ausente ou pobremente desenvolvido” ou “bem desenvolvido”. Nos tricobranquíneos foi observada apenas uma prolongação ventral do tecido muscular presente nas lamelas, sem a presença de uma região glandular distinta (Figura 4a). Já nos demais Terebellomorpha, esta região glandular pode estar restrita a apenas uma “banda contínua na parte ventral do organismo” (Figuras 4b e 4c), “bandas pareadas sem distinção entre almofadas ventrais e laterais” (Figura 4d), ou “disposta em duas bandas ou almofadas distintas”, sendo uma ventral e outra lateral (Figuras 4e e 4f). As almofadas ventrais não possuem o mesmo grau de desenvolvimento nas diversas espécies ou gêneros, podendo ser bem desenvolvidas e “estender-se acima das almofadas laterais” ou, quando menos desenvolvidas, “localizadas abaixo das almofadas laterais”. É interessante notar que mesmo as espécies da subfamília Polycirrinae, que são organismos vágeis, possuem áreas glandulares desenvolvidas (Hutchings 2000a; Glasby & Glasby submetido).

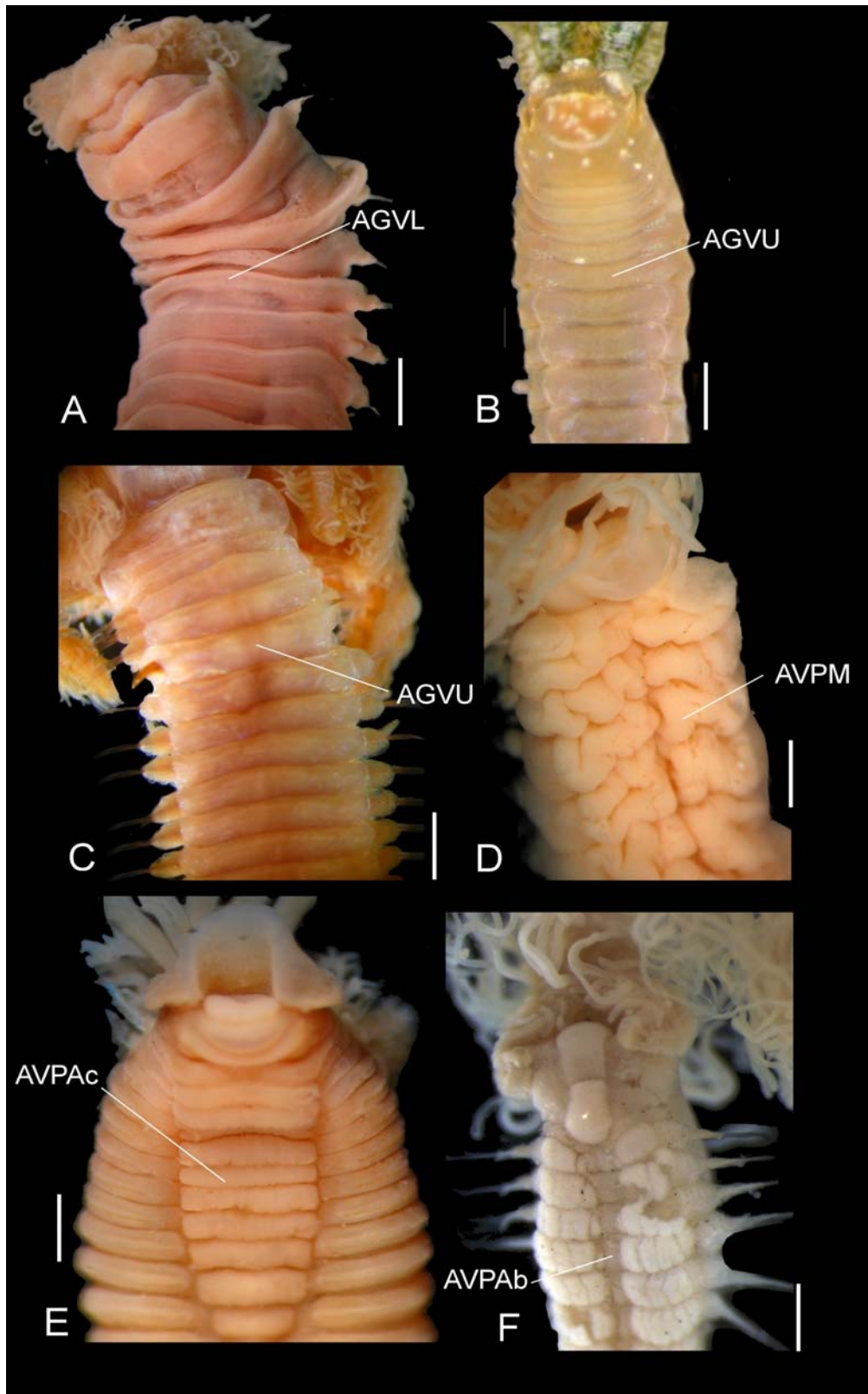


Figura 4. Diferentes padrões morfológicos da área glandular ventral. A. *Terebellides stroemii* (Trichobranchinae), B. *Isolda pulchella* (Anpharetidae), C. *Alvinella pompejana* (Alvinellidae), D. *Thelepus* sp. (Thelepodinae), E. *Terebella lapidaria* (Terebellidae), F. *Polycirrus caliendrum* (Polycirrinae). Legenda: AGVL: área glandular ventral lisa; AGVU: área glandular ventral com almofada única; AVPM: almofadas ventrais pareadas do mesmo nível; AVPAb: almofadas ventrais pareadas abaixo da altura das almofadas laterais; AVPAC: almofadas ventrais pareadas acima da altura das almofadas laterais.

NefrÍdeos (31-37)

Hessle (1917) comentou que a utilização de caracteres do sistema excretor seria de fundamental importância para a compreensão das relações filogenéticas dos Terebellidae. Apesar desta correta advertência, poucos trabalhos posteriores acrescentaram novas informações a esse respeito. O único caráter relativo ao sistema excretor que aparece com alguma frequência nas descrições são as papilas nefridiais localizados nos primeiros segmentos, próximos aos notopódios (Figura 5). Essas papilas, estruturas visíveis e de fácil identificação, podem estar “ausentes” (Figura 5a), localizadas anteriormente ao notopódio (“anterior”, Figura 5b), posteriormente ao notopódio (“posterior”, Figura 5c), entre o notopódio e o neuropódio (“inferior”, Figura 5d) ou dorsal ao notopódio (“superior”, Figura 5e).

Em todas as espécies examinadas, menos naquelas do gênero *Terebella*, todas as papilas nefridiais ocorrem na mesma posição ao longo dos primeiros segmentos. As espécies deste gênero possuem a papila nefridial superior no terceiro segmento e inferior nos demais.

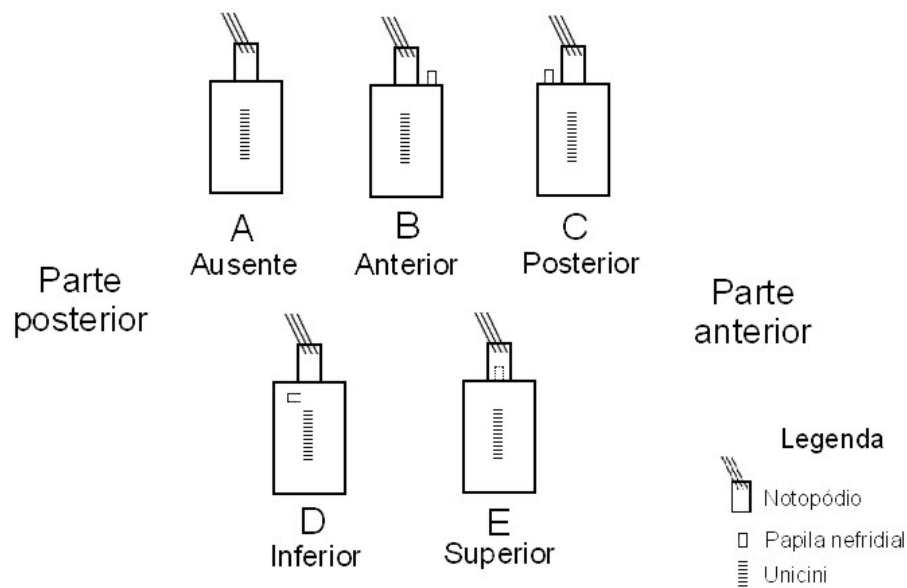


Figura 5. Esquema demonstrando as várias posições das papilas nefridiais em espécies de Terebellidae.

As papilas também fornecem indícios da existência de dimorfismo sexual nos terebelídeos, pelo menos durante o período reprodutivo. Benham (1927) comentou que, apesar de ocorrerem em número idêntico em ambos os sexos, as papilas dos machos são mais conspícuas e cilíndricas, enquanto as das fêmeas são mais discretas, reduzidas a pequenas protuberâncias. McHugh (1995: 411, caráter 21: Papilas nefridiais do macho: 0; semelhantes às da fêmea, 1; maiores que as da fêmea) codificou apenas os machos

das espécies de *Nicolea* e *Ramex* como detentores de papilas nefridiais maiores que as papilas das fêmeas. Porém, Benham (1927) comparou e identificou o dimorfismo sexual entre os machos e as fêmeas em várias outras espécies, como por exemplo, *Terebella ehlersi*, *Amphitrite kerguelensis*, *Lanicides vayssierei*, *Pista godfroyi* e *Leaena wandelensis*. Devido à dificuldade de interpretação das duas formas distintas de papilas nefridiais, as distinções devidas a dimorfismo sexual não foram consideradas no presente estudo.

Notopódio e notocerdas (38-51)

Os notopódios estão “presentes” em quase todas as espécies dos terebelídeos como uma “única expansão” carnosa projetada dorso-lateralmente. Contudo, em algumas espécies da subfamília Polycirrinae, os notopódios estão completamente “ausentes” e na espécie *Enoplobranchus sanguinus* aparecem como “várias expansões filamentosas conectadas na base” lembrando uma brânquia (Figura 6).

Nos Terebellidae, bem como nos demais Terebellomorpha, a presença de notopódios delimita uma porção anterior chamada de tórax, e uma porção posterior chamada de abdômen, independentemente do número de segmentos com notopódios. Assim, a delimitação ou reconhecimento de um “tórax” não se deve à existência de uma divisão ou septo, mais sim à presença ou distribuição de notopódios, estruturas muito variáveis nos Terebellidae. Levando em conta a subjetividade desta divisão, foi evitada a utilização do termo tórax preferindo-se codificar apenas os padrões de ocorrência dos notopódios como presentes até a “metade do corpo” ou “presentes até próximo do pigídio”. Para detectar a existência dos pequenos subgrupos existentes nas espécies que possuem notopódios presentes até a metade do corpo (vários gêneros tem os números fixos de segmentos torácicos como características diagnósticas correntes) foram codificados também os segmentos iniciais e os medianos.

As variações morfológicas existentes nas diferentes estruturas presentes nas notocerdas foram interpretadas e codificadas independentemente, diferindo de McHugh (1995) e Glasby *et al.* (2004). Estes autores codificaram todas as variações morfológicas das notocerdas, como limbo e serrilhamento, em um único caráter². Desta forma, em um primeiro caráter foi analisada apenas a “ausência” ou a “presença” do limbo, pois esta

² McHugh (1995): 441, caráter 12, notocerda: 0. Lisa, 1. serrilhada e sem limbo, 2. serrilhada e com um pequeno limbo, 3. serrilhada com limbo na ponta, 4. na forma de saco; Glasby *et al.* (2004): 964, caráter 20, notocerdas primárias: 0. ponta lisa, 1. capilar de ponta serrilhada (“flail tipped”), 2. pinada com pelos arranjados em fileiras, 3. lisa de ponta serrilhada, 4. fortemente serrilhada (não “flail tipped”); caráter 21-notocerdas secundárias: 0. lisa; 1. delicadamente denticulada; 2. pinada com pêlos arranjados em fileiras, 3. ponta serrilhada, 4. delicadamente denticulada e de ponta serrilhada, 5. fortemente serrilhada (não “flail tipped”).

estrutura está presente apenas nas notocerdas “capilares”, estando completamente ausente nas notocerdas “pilosas”. Posteriormente foi codificada a posição do limbo na cerda capilar, já que essa estrutura está presente na “base” ou no “ápice” das cerdas. As notocerdas que possuem limbo na base têm a região superior modificada na forma de uma “lâmina com serrilhas” em um dos lados. Como observado na matriz de dados e por Glasby *et al.* (2004), as espécies consideradas detentoras de cerdas serrilhadas diferiram da codificação apresentada por McHugh (1995). McHugh (1995), ao realizar uma análise prévia para descobrir possíveis grupos externos para a posterior análise de Terebellinae, considerou notocerdas serradas como presentes nos Polycirrinae e Ampharetidae e ausentes em Trichobranchidae e Thelepodinae.

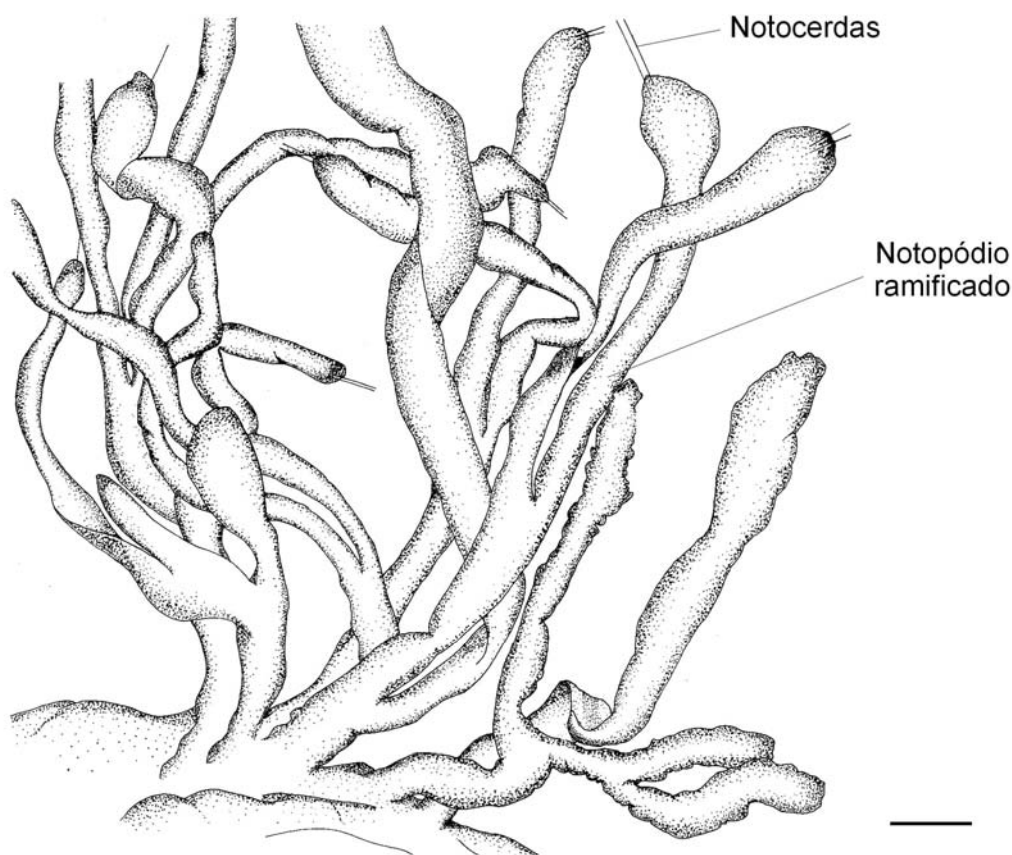


Figura 6. Notopódio ramificado da região anterior de *Enoplobranchus sanguinea*. Escala: 0,1 mm.

A codificação dos diferentes feixes de notocerdas seguiu o padrão estabelecido por Glasby *et al.* (2004), já que cada fileira presente no notopódio foi codificada separadamente. No presente trabalho foi considerada primária a fileira com cerdas maiores, e, correspondentemente, como secundária a fileira com as cerdas menores. Com esse tipo de divisão foi possível detectar certos padrões referentes às mudanças na forma das cerdas entre as duas fileiras no mesmo notopódio, ou as mudanças na forma das cerdas ao longo do conjunto de segmento com notocerdas. Assim, foram detectados três padrões

distintos: 1) um tipo de cerda na fileira primária e segundo tipo de cerda na fileira secundária ao longo de todos os segmentos com notopódios, 2) um mesmo tipo de cerda em ambas as fileiras ao longo de todos os segmentos com notopódios, e 3) um tipo de cerda em ambas as fileiras na parte anterior dos segmentos com notopódios e um segundo tipo de cerda em ambas as fileiras na parte posterior dos segmentos com notopódios.

Uncini (52-74)

As cerdas neuropodiais estão “presentes” em quase todos os terebelídeos sob a forma de espinhos ou ganchos. Além disso, os uncini podem estar distribuídos apenas nos segmentos sem notopódios ou ao longo de todo o corpo. Para facilitar o entendimento dos diferentes padrões existentes, assim como no caso das lamelas laterais, cada um dos primeiros segmentos com ou sem neurocerdas (quinto, sexto, sétimo e oitavo segmentos) foi codificado separadamente.

As variações morfológicas mais drásticas dos uncini ocorrem nos níveis genéricos e subfamiliares (Holthe, 1986b; Garraffoni & Lana, 2004b). Contudo, apesar das diferenças encontradas, não é difícil observar um padrão comum a todas as formas. Nesse sentido, os Capítulos 2 e 3 desta tese utilizaram a morfometria e diferentes tipos de análises multivariadas para estabelecer classes morfológicas que refletissem diferentes estados quanto à forma geral das neurocerdas. Como resultado, três padrões morfológicos gerais foram reconhecidos para a forma dos uncini: padrão 1- “avicular”, presente nas espécies das subfamílias Terebellinae-Thelepodinae; padrão 2 - “occipitum fino” presente nas espécies da subfamília Polycirrinae; padrão 3 - “manúbrio longo na forma de cabo”, presente na subfamília Trichobranchinae. Foram também identificados dois grupos morfológicos dependendo do grau de desenvolvimento do manúbrio, um primeiro com manúbrio longo na forma de cabo, e um segundo com manúbrio curto. Por último, os Capítulos 2 e 3 também demonstraram a inexistência de homologia entre o manúbrio longo na forma de cabo e o processo posterior, sendo este último caráter codificado distintamente da forma do manúbrio. Essa ausência de homologia foi observada, de forma independente, tanto no Capítulo 1 desta tese como por Hausen (2005), ao analisar a quetogênese de espécies de Terebellidae e constatar que cada uma das duas estruturas possui origem em regiões distintas da cerda.

Análises cladísticas anteriores (McHugh, 1995; Rousset *et al*, 2003; Glasby *et al*, 2004) e descrições das espécies de Terebellinae sempre se referiram à existência de uma dupla fileira de uncini nos neuropódios. McHugh (1995) até sugeriu que a

característica seria uma apomorfia compartilhada pelas espécies dessa subfamília. Entretanto, estudos ontogenéticos fornecem informações sobre a existência de apenas uma fileira, com o deslocamento dos uncini, ao longo do desenvolvimento, para outras regiões do segmento (Capítulo 1 desta tese). Desta forma, a presente análise, seguindo a interpretação proposta no Capítulo 1 desta tese, registrou a inversão na posição de alguns uncini (todas as espécies de Terebellinae, Figuras 7b, c, d) ou a permanência de todos os uncini numa mesma direção (demais espécies analisadas, Figuras 7a, e, f). Nos animais em que a fileira invertida está presente, os uncini estão posicionados de forma a ficarem uns de frente para os outros (face a face, Figuras 7b, c), ou um de costa para o outro (costa a costa, Figura 7d), estado observado apenas nas espécies de *Lanice* e *Loimia*. Além da variação da posição do uncini na fileira invertida, também pode ocorrer a variação no deslocamento dos mesmos. A fileira invertida pode estar alocada junto com a primeira fileira estando apenas a posição dos uncini invertida dando a impressão de existir apenas uma fileira (Figura 7c) ou a fileira invertida pode efetivamente estar alocada em uma fileira separada da primeira (Figura 7b).

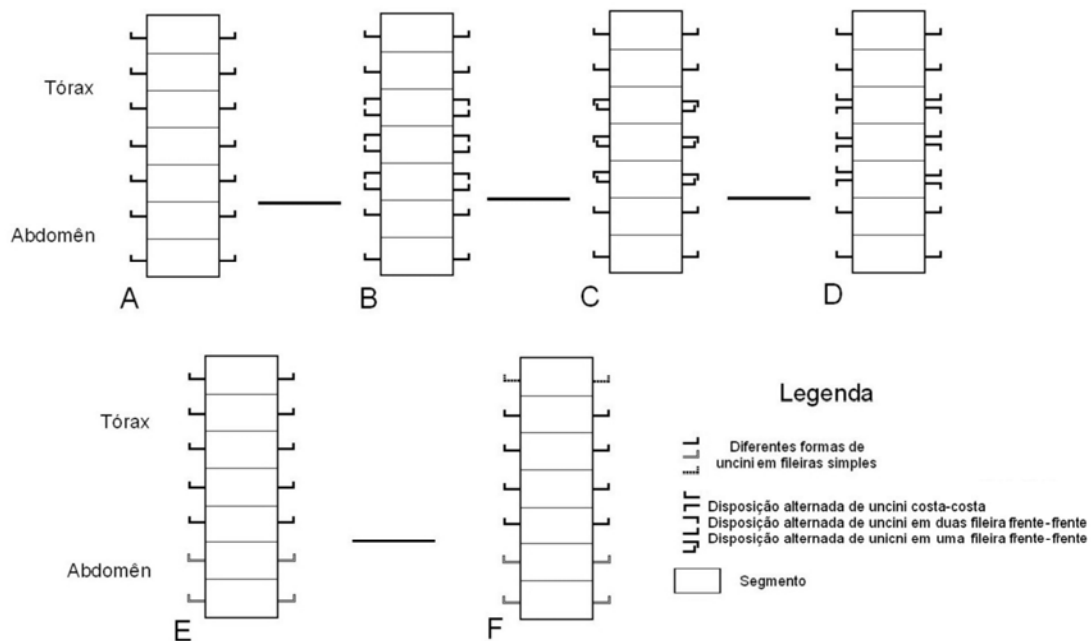


Figura 7. Distribuição esquemática dos uncini da família Terebellidae. A. Espécies de Thelepodinae e algumas espécies de Polycirrinae (espécies que possuem uncini nos neuropódio); B. Parte das espécies da subfamília Terebellinae (p. ex. *Terebella*, *Pseudopista rostrata*, *Leaena abranchiata*); C. Parte das espécies da subfamília Terebellinae (p. ex. *Nicolea*, *Eupolymnia*, *Pista*); D. Parte das espécies da subfamília Terebellinae (*Loimia* e *Lanice*); E. Parte das espécies da subfamília Trichobranchinae (*Octobranchus*, *Trichobranchus* e *Unobranchus*); F. Parte das espécies da subfamília Trichobranchinae (*Terebellides*).

Expansão lamelar no neuropódio (74)

Pequena expansão posicionada entre a parte lateral do corpo e a parte superior do neuropódio abdominal (Figura 8). Este caráter foi visualizado apenas nas espécies *Artacama valparaisiensis* e *A. benedeni*.

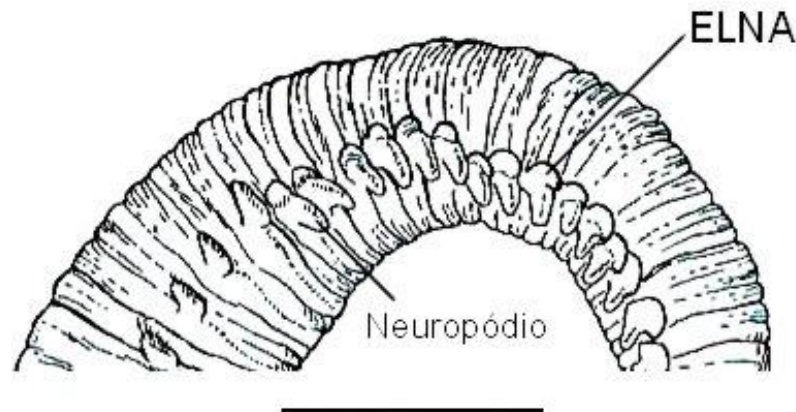


Figura 8. Expansão lateral do neuropódio abdominal (ELNA) visualizado numa espécie do gênero *Artacama* (modificado de Rozbaczylo & Méndez, 1996).

Diafragma (75)

A codificação desse caráter foi inteiramente baseada no trabalho de Zhadan & Tzetlin (2003), que realizaram estudos anatômicos em diversas espécies de Terebellidae e descreveram a presença de diafragma na forma de funil ou reto. Apesar de se referirem à posição do diafragma, o caráter não foi utilizado devido a incongruências nas informações. Zhadan & Tzetlin (2003) afirmaram que *Terebellides stroemii* possui o diafragma entre o quarto e quinto segmentos. Contudo, nos espécimes analisados no presente trabalho e na figura do trabalho original (Zhadan & Tzetlin, 2003: 272, fig. 6) observa-se claramente que o diafragma está localizado entre o terceiro e quarto segmentos ou entre o primeiro e segundo quetígero.

Caracteres ecológicos (76-78)

Quase todos os Terebellidae, com exceção dos Polycirrinae que não constroem tubos, posicionam seus tubos parcialmente enterrados no sedimento, com os tentáculos bucais se protraindo da região anterior. A única exceção é o gênero *Lanice* que possui a abertura na parte inferior, enterrada no sedimento, estando a parte superior fechada por

várias ramificações do tubo. Estas ramificações podem alterar o próprio padrão das correntes em áreas densamente povoadas por estes animais (Callaway, 2003).

Reprodução (79)

A utilização de caracteres larvais e dos modos de reprodução não é novidade nos estudos cladísticos em Polychaeta (Rouse & Fitzhugh, 1994, Nygren, 1999; Nygren & Sundberg, 2003; McDonald, 2003; Kupriyanova, 2003). Infelizmente não foi possível utilizar muitos caracteres reprodutivos devido à sua grande homogeneidade na família Terebellidae (Capítulo 1 desta tese). Isto se torna evidente com a comparação das espécies de Terebellidae com as espécies de Sabellidae. Rouse & Fitzhugh (1994) utilizaram vários caracteres reprodutivos em sua análise cladística destes últimos, como o modo de reprodução (caráter 38), distribuição dos gametas ao longo do corpo (caráter 39), espermiogênese (caráter 41) e morfologia do espermatozóide (caráter 42). Tais caracteres não são aplicáveis aos terebelídeos (p. ex. os gametas estão dispersos por toda a cavidade celomática ou há apenas reprodução sexuada com sexos separados, não havendo nenhum registro de hermafroditismo ou reprodução assexuada). Por outro lado, até mesmo as informações básicas sobre a reprodução destes animais são insuficientes ou ausentes. Jamieson & Rouse (1989) registraram apenas a existência de espermatozóide do tipo “ect-aquasperm” em *Streblosoma acymatum* e o tipo “ent-aquasperm” em *Nicolea zostericola*.

O único dado reprodutivo mais consistente diz respeito ao aparecimento da larva aulófora nas espécies de *Loimia* e *Lanice*. Bhaud (1988a), Marconi & Bhaud (1995) e no Capítulo 1 desta tese teceram uma série de comentários a respeito das adaptações das larvas planctotróficas envoltas por um tubo mucoso, típicas destes gêneros.

Discrepâncias entre as descrições da literatura e a morfologia dos espécimes observados

Devido ao grande número de táxons analisados, algumas discrepâncias foram encontradas ao se comparar as observações efetuadas com as informações derivadas da literatura (Tabela 6). Nestas situações a codificação foi sempre feita de acordo com as observações pessoais do autor.

Tabela 6. Discrepâncias entre as informações da literatura e as observações da presente análise.

Espécie	Descrição na referência original	Observado no presente trabalho
<i>Amphitritides gracilis</i>	Lábio superior moderadamente longo (Holthe, 1986a)	Lábio superior compacto
<i>Arranooba booromia</i>	Ocelos ausentes, no desenho da descrição original as fileira de uncini invertidos encontra-se em duas fileiras distintas (Hutchings & Glasby, 1988)	Ocelos presentes em duas manchas laterais no prostômio, ambas as fileiras invertidas dispostas em uma única linha
<i>Artacama benedeni</i>	Não existe informação sobre os cirros pigidiais Blankensteyn (1988)	Cirros pigidiais presentes
<i>Axionice maculata</i>	Papilas nefridiais no sexto e sétimo segmentos (Holthe, 1986a)	Papilas nefridiais do quinto ao sétimo segmento
<i>Eupolymnia nesidensis</i>	Papilas nefridiais do terceiro ao oitavo segmento (Holthe, 1986a)	Papilas nefridiais do terceiro ao quinto segmento
<i>Hadrachaeta aspeta</i>	Lamelas pobremente desenvolvidas no quarto e quinto segmentos (Hutchings, 1977)	Lamelas presentes apenas no terceiro e quarto segmentos, sendo que a lamela do quarto segmento era menor que do segmento anterior
<i>Lanice conchilega</i>	Ocelos e papilas nefridiais no terceiro segmento presentes (Holthe, 1986a)	Ambas estruturas estavam ausentes
<i>Lanicides attenuata</i>	Uncini das fileiras invertida dispostos “frente a frente” e papilas nefridiais do oitavo ao décimo segmento (Hutchings & Glasby, 1990)	Uncini das fileiras invertida dispostos “costa a costa” e papilas nefridiais do sexto ao nono segmento
<i>Longicarpus modestos</i>	Presença de cerdas serrilhadas (Hutchings & Murray, 1984)	Ausência de cerdas serrilhadas
<i>Eupolymnia nebulosa</i> <i>Nicolea amnis</i>	Tronco branquial liso (Rousset <i>et al.</i> , 2003) 16 e 17 pares de segmento com notopódios (Hutchings & Murray, 1984; Hutchings & Glasby, 1988), Hutchings & Murray (1984) descreveram essa espécie como tendo “uncini a partir do quinto segmento, inicialmente em uma única fileira e em duas fileiras a partir do décimo segundo segmento (sétimo uncinífero)”. Entretanto, caso o primeiro segmento com duas fileiras seja o sétimo segmento com uncini, então os uncini em fileiras invertidas iniciam-se do décimo primeiro segmento	Tronco branquial com anelações 19 pares de segmento com notopódios, uncini em filieras invertidas a partir do décimo segmento
<i>Neoleprea macrocercus</i>	Uncini em fileiras invertidas a partir do décimo primeiro segmento (Hutchings, 1997)	Uncini em fileiras invertidas a partir do nono segmento
<i>Neoleprea booligal</i>	Nefrídeos do terceiro segmento presente, fileira de uncini invertida a partir do nono segmento (Hutchings & Glasby, 1988)	Nefrídeos do terceiro segmento ausente, fileira de uncini invertida a partir do décimo primeiro segmento.
<i>Pseudoproclea australis</i>	Fileira de uncini invertida a partir do décimo segmento (Hutchings & Glasby, 1990)	Fileira de uncini invertida a partir do décimo primeiro segmento
<i>Reteterebella aloba</i>	Papilas nefridiais do terceiro ao quinto segmentos (Hutchings & Glasby, 1988)	Papilas nefridiais do terceiro ao sétimo segmentos
<i>Reteterebella queenslandia</i>	Lamelas laterais presentes (Hartman, 1963; Hutchings & Glasby, 1988), papilas nefridiais no terceiro e do sexto ao oitavo segmentos (Hutchings & Glasby, 1988)	Lamelas laterais ausentes, papilas nefridiais do terceiro ao quinto segmentos.
<i>Terebella pappus</i>	Ocelos presentes, papilas nefridiais presentes no terceiro segmento (Hutchings & Murray, 1984)	Ocelos ausentes, papilas nefridiais presentes no terceiro e do sexto ao nono segmentos.
<i>Terebella tantabiddycreekensis</i>	Terceiro par de brânquias localizado na junção do quarto e quinto segmentos (Hutchings & Glasby, 1988)	Terceiro par de brânquias localizado efetivamente no quarto segmento, mas na sua parte posterior.

Tabela 6. (Cont.)		
<i>Ramex californiensis</i>	Papila do primeiro notopódio (terceiro segmento) sem cerda (Hartman, 1944)	Papila nefridial presente no terceiro segmento
<i>Hutchingsiella cowarrie</i>	Ocelos presentes, uncini das fileiras invertidas dispostos “costa a face” (Hutchings, 1997)	Ocelos ausentes, uncini das fileiras invertidas dispostos “face a face”.
<i>Tyira owensi</i>	Lábio superior compacto (Hutchings, 1997)	Lábio superior expandido
<i>Spinospaera hutchingsae</i>	Ocelos presentes em duas manchas laterais no prostômio (Londoño-Mesa, 2003)	Ocelos presentes em fileiras irregulares ao longo do prostômio
<i>Euthelepus marchinbar</i>	Uncini a partir do quarto segmento (Hutchings, 1997)	Uncini a partir do quinto segmento
<i>Euthelepus serratus</i>	Notocerdas presentes até próximo do pigídio. (Hutchings & Glasby (1986c)	Notocerdas presentes no máximo até metade do corpo
<i>Rhinothelepus macer</i>	Ocelos presentes em duas manchas laterais no prostômio (Hutchings, 1997)	Ocelos ausentes
<i>Pseudothelepus binara</i>	Uncini a partir do sexto segmento (Hutchings, 1997)	Uncini a partir do quinto segmento
<i>Amaeana apheles</i>	Notopódios a partir do terceiro segmento (Hutchings & Glasby, 1986b)	Notopódios a partir do segundo segmento
<i>Thelepus pulvinus</i>	Papilas nefridiais não eram visíveis Hutchings (1990)	Presença de um par de pequenas expansões cilíndricas, papilas nefridiais, na parte posterior do notopódio do quarto segmento
<i>Lanassa venustula</i>	Papilas nefridiais presentes no terceiro, sexto e no sétimo segmentos (Holthe, 1986a)	Papilas nefridiais presentes apenas no terceiro segmento

RESULTADOS

Foram gerados 96543 cladogramas mais parcimoniosos, com 384 passos, índice de consistência igual a 0,2552, índice de retenção igual a 0,7617 e índice reescalado de 0,1944. Para se ter uma melhor idéia de quais clados foram integralmente suportados nos 96543 cladogramas foi realizado o consenso estrito (Figuras 9-10). O cladograma de consenso apresentou vários ramos resolvidos entre as espécies do grupo interno, além de demonstrar a condição monofilética da família Terebellidae. O maior número de relações filogenéticas não resolvidas (politomias) ocorreu entre as espécies da subfamília Thelepodinae, que se mostrou não monofilética após o teste de parcimônia, já que uma única espécie deste táxon, *Laphania boeckii*, apareceu, em todos os cladogramas mais parcimoniosos, como grupo irmão da subfamília Polycirrinae, outro táxon monofilético. Contudo, esse posicionamento pode estar mais relacionado com problemas metodológicos intrínsecos à codificação adotada do que refletir um real compartilhamento de novidades evolutivas, como discutido adiante. A subfamília Trichobranchinae foi o único táxon que apresentou, ao mesmo tempo, a condição monofilética e uma resolução total das relações filogenéticas das espécies inclusas..

Apesar do consenso apresentar uma boa resolução, quase todas as relações filogenéticas foram suportadas por homoplasias e poucos clados apresentaram agrupamentos suportados por sinapomorfias. Dos 31 gêneros com um número mínimo de representantes para teste da condição monofilética, apenas seis apresentaram

novidades evolutivas exclusivas após o teste de parcimônia e outros cinco gêneros apresentaram homoplasias como características sinapomórficas. Nem mesmo o grupo de espécies de terebelíneos conhecidos como abranquiados, em uma clara referência a uma perda secundária da estrutura branquial, formaram um táxon monofilético, pois das 15 espécies codificadas apenas 11 compartilharam um ancestral exclusivo.

Sinapomorfias não homoplásticas apareceram para alguns poucos grupos:

- o clado formado pelas espécies da família Terebellidae (prostômio, na forma de uma crista dorsal, fundido a parte dorsal do lábio superior; tentáculos bucais prostomiais; área glandular ventral saliente com distinção das almofadas; tentáculos bucais não retráteis- caracteres 1-1; 2-1; 29-1; 81-0).

- o clado formado pelas espécies da subfamília Polycirrinae (prostômio com expansões laterais, almofadas ventrais abaixo das almofadas laterais, forma dos uncini no adulto do tipo occipitium fino, tubo presente- caracteres 2-1, 30-0,63-2, 76-1).

- o clado formado pelas espécies da subfamília Trichobranchinae (área glandular lisa sem formação de almofadas; manúbrio longo na forma de cabo- caracteres 28-0,64-1).

- o clado formado pelas espécies do gênero monofilético *Terebellides* (presença de brânquias originadas de um único ponto- caráter 12-1);

- o clado formado pelas espécies do gênero monofilético *Artacama* (expansões na forma de lamela na parte dorsal dos neuropódios abdominais- caráter 74-1);

- o clado formado pelas espécies do gênero monofilético *Terebella* (distribuição das papilas nefridiais em posições diferentes ao longo do corpo- caráter 32-1);

- o clado formado pelas espécies do gênero monofilético *Loimia* (mudança da forma avicular para a forma pectinada- caráter 62-1; forma dos uncini no adulto pectinada- caráter 63-1,);

- o clado formado pelas espécies do gênero monofilético *Lanice* (tubo com ramificado no exterior- caráter 80-1).

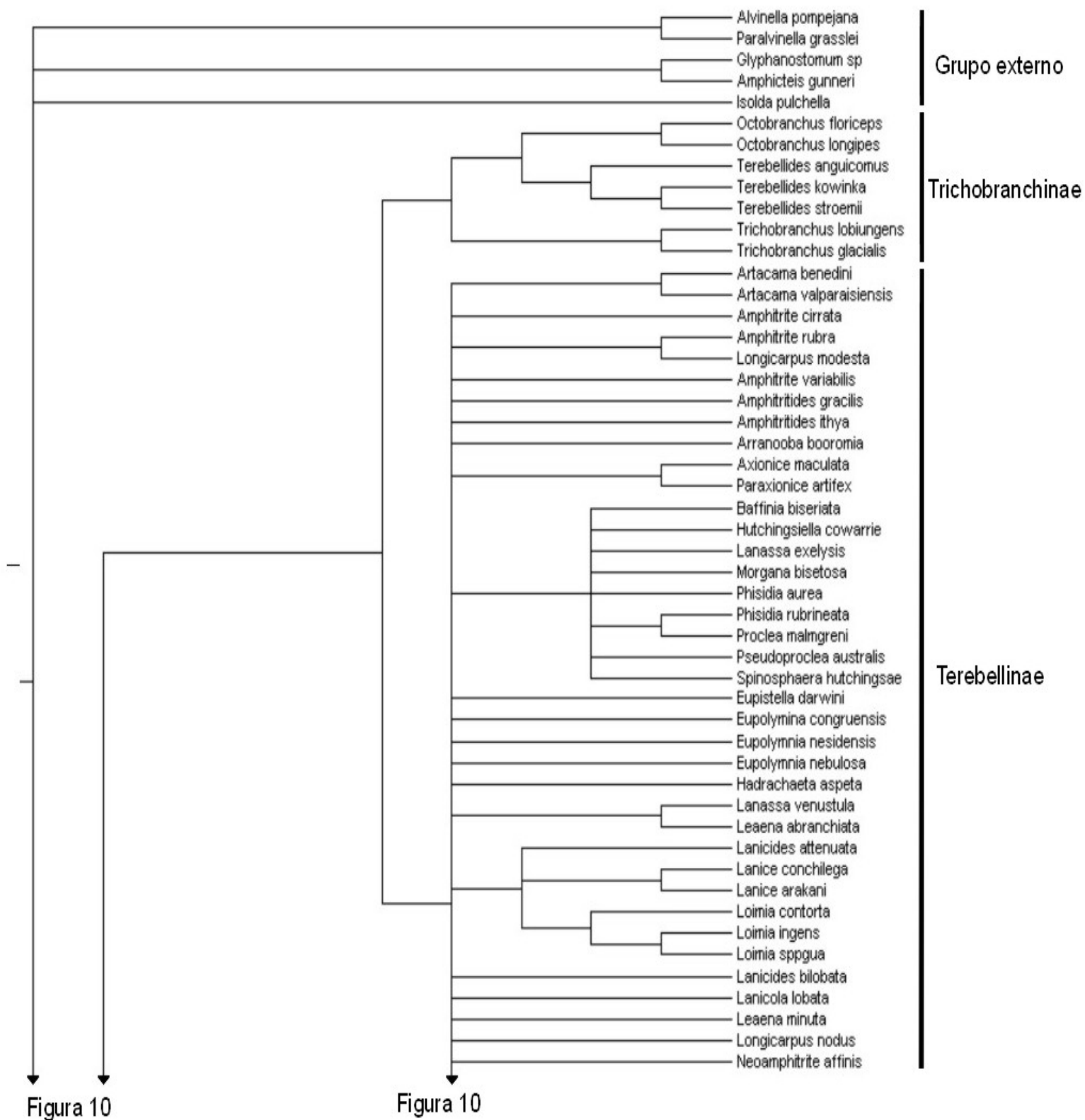


Figura 9. Consenso estrito sumarizando as relações filogenéticas obtidas em 96543 cladogramas mais parcimoniosos, com 384 passos, índice de consistência igual a 0,2552, índice de retenção igual a 0,7617e índice reescalonado de 0,1944.

Figura 9

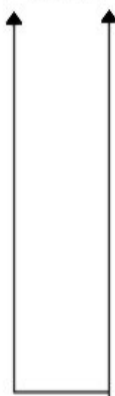


Figura 9

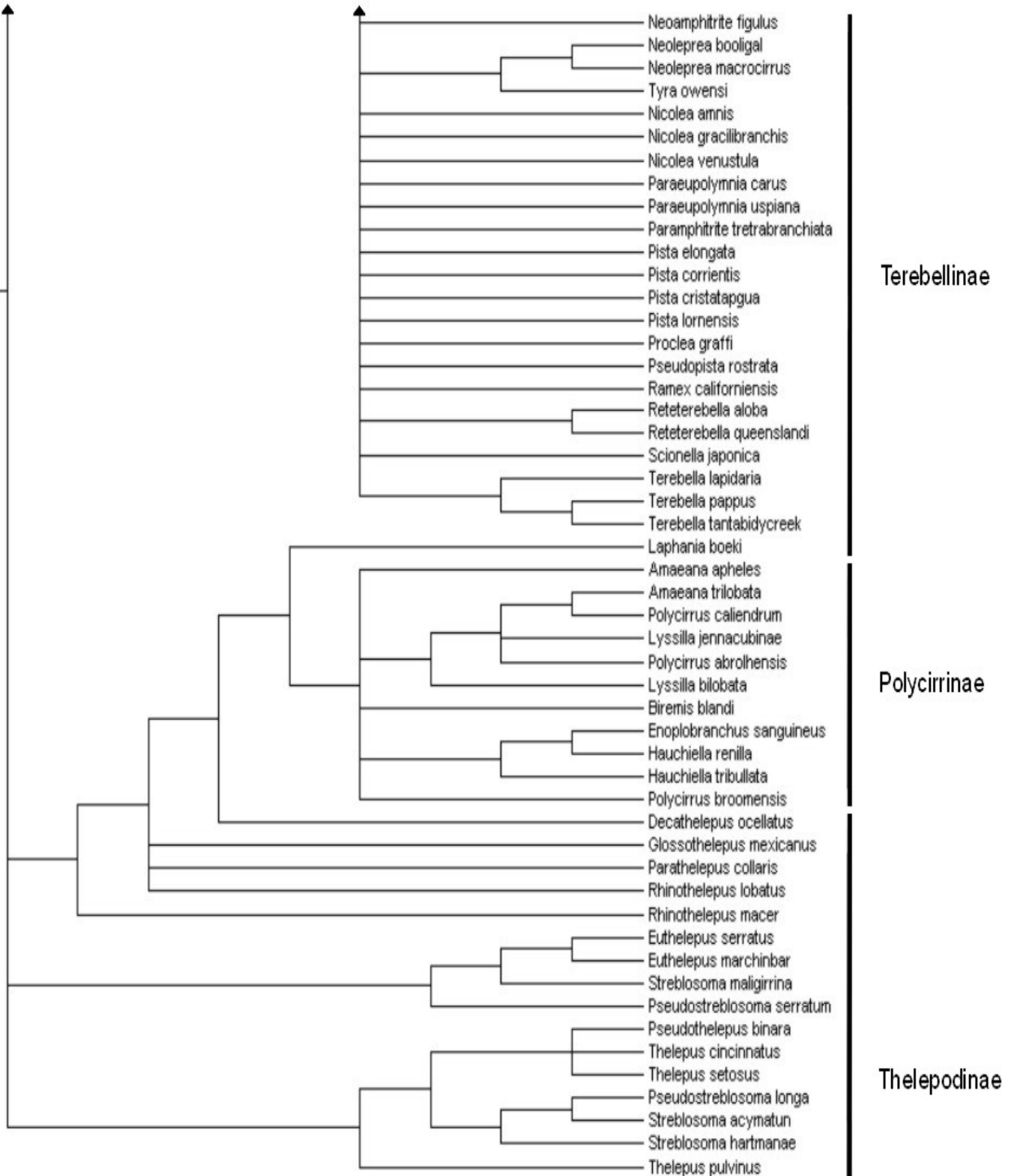


Figura 10. Continuação do consenso estrito da figura 9.

DISCUSSÃO

A monofilia de Terebellidae

A dificuldade para reconhecer um ou mais caracteres derivados que definam os Terebellidae como grupo natural está implícita nas análises filogenéticas do táxon, tanto de base molecular como morfológica, devido ao baixo número de representantes e ao restrito conjunto de caracteres utilizados (Féral *et al.*, 1992; Brown *et al.*, 1999; Colgan *et al.*, 2001; Rousset *et al.*, 2003, mas veja McHugh, 1995; Rousset *et al.*, 2003; Glasby *et al.*, 2004).

As análises moleculares sempre se ressentiram da utilização de um baixo número de táxons terminais para representar os terebelídeos, caso das três espécies na análise de Brown *et al.* (1999), quatro em Rousset *et al.* (2003), cinco em Féral *et al.* (1992) e nove em Colgan *et al.* (2001). Além disso, os poucos representantes da família apareceram sempre como um grupo não monofilético. Apesar disto, em cada uma das diferentes análises moleculares, compartilhavam diferentes ancestrais comuns com espécies integrantes da Alvinellidae, ou dos Pectinariidae e até mesmo dos Echiura. Por outro lado, análises morfológicas, além de enfrentarem os mesmos problemas reportados para as análises moleculares, têm tido dificuldades para reconhecer homologias primárias, o que torna pouco robusta a hipótese de monofilia do grupo.

McHugh (1995) foi a primeira autora a indicar a monofilia dos terebelídeos em uma análise que utilizou apenas um representante de cada uma das quatro subfamílias de Terebellidae (Amphitritinae, Thelepodinae, Artacaminae, Polycirrinae) como grupo interno, e dois representantes da família Trichobranchinae (*Terebellides*, *Trichobranchus*) como grupo externo, além de utilizar somente seis caracteres. Posteriormente, Fauchald & Rouse (1997), baseados em informações da literatura, comentaram que a presença de múltiplos palpos sulcados de origem prostomial poderia ser uma sinapomorfia do táxon. Rousset *et al.* (2003) também sugeriram a monofilia do grupo, em uma análise baseada em quatro espécies de Terebellidae, propondo como caráter derivado a presença de brânquias lisas. Por último, Glasby *et al.* (2004) afirmaram que a presença da membrana tentacular na forma de crista seria uma sinapomorfia para os terebelídeos, excluindo os tricobranquídeos. Este último grupo foi codificado como detentor de membrana tentacular lobada, assim como os representantes dos Ampharetidae, Pectinariidae e Alvinellidae (Glasby *et al.*, 2004).

Neste contexto, o presente estudo realizou a análise mais abrangente dos táxons supra-específicos referidos a Terebellidae, utilizando 82 caracteres de morfologia

externa, interna ou ecológicos observados em 96 espécies. Devido a abrangência, tanto no número de representantes utilizados quanto na diversidade morfológica mapeada, a demonstração conclusiva da monofilia da família deve ser considerada relevante para a estabilização nomenclatural do grupo, pelo menos dentro de uma perspectiva lineana.

Esta análise contribui para corrigir alguns erros resultantes de incongruências correntes que dificultam as definições de apomorfias para os terebelídeos. Rousset *et al.* (2003) comentaram que as brânquias lisas poderiam representar uma novidade evolutiva compartilhada pelos integrantes do táxon Terebellidae. Entretanto, utilizaram poucos táxons em sua análise, além da sua lista de caracteres estar voltada primariamente para o estudo das relações filogenéticas da família Alvinellidae. Assim, não observaram a existência de brânquias aneladas em vários outros terebelídeos (Glasby *et al.*, 2004; presente trabalho), característica também presente nos grupos externos, como é o caso dos anfaretídeos *Glyphanostomum* sp. e *Isolda pulchella*.

A presença de uma área glandular ventral saliente com almofadas distintas foi considerada uma característica apomórfica para os Terebellidae (perdida em Trichobranchinae), com um segundo estado, área glandular ventral composta por uma almofada única, referido para Ampharetidae e Alvinellidae. Com essa codificação, as espécies das três famílias possuem uma área glandular, mas com dois padrões distintos. Assim, o reconhecimento de um padrão morfológico compartilhado único e exclusivo nos terebelídeos ocorreu devido à reinterpretação efetuada no presente trabalho (mais detalhes na discussão dos caracteres). Anteriormente, McHugh (1995) havia demonstrado que o caráter escudo ventral seria uma característica sinapomórfica para os Terebellidae. Contudo, estudos posteriores contestaram a validade desta condição apomórfica como sinapomorfia dos terebelídeos, já que um escudo ventral também estava presente em outros Terebellomorpha (Pectinariidae, Ampharetidae e Alvinellidae), sendo provavelmente plesiomórfico para esse último táxon (Rouse & Pleijel, 2001; Glasby *et al.*, 2004).

A reinterpretação das estruturas prostomiais, contrariando a análise de Glasby *et al.* (2004), também favoreceu o aparecimento de mais uma sinapomorfia para os Terebellidae. Glasby *et al.* (2004) codificaram o mesmo estado do caráter para as espécies de Trichobranchidae e Ampharetidae (Glasby *et al.*, 2004: 964, caráter 44:1) e um segundo estado para as espécies de Terebellidae (Glasby *et al.*, 2004: 964, caráter 44:2). Contudo, a análise do desenvolvimento da região cefálica (Capítulo 1 desta tese mais a definição para a crista dorsal fornecida por Glasby *et al.* (2004), região que comporta os ocelos), torna plausível a inferência de homologia entre as estruturas

presentes na região anterior de todos os terebelídeos, incluindo os tricobranquídeos. Esta inferência de homologia pode tornar-se uma hipótese ainda mais robusta quando considerada, como no presente trabalho, a origem dos tentáculos bucais, já que nas espécies de Terebellidae são de origem prostomial e nos Ampharetidae, peristomial.

A possível monofilia da subfamília Terebellinae

A espécie *Laphania boeckii*, integrante da subfamília Terebellinae, foi a única das 63 espécies utilizadas no presente trabalho a se posicionar fora da subfamília, aparecendo como grupo irmão do clado que contém todos os integrantes da subfamília Polycirrinae. Todavia, a relação filogenética (*L. boeckii* (Polycirrinae)) foi provavelmente causada por problemas inerentes à codificação dos caracteres e não ao compartilhamento de algum caráter apomórfico presente no ancestral exclusivo dos dois grupos. Este problema de codificação se deve provavelmente ao fato de *L. boeckii* não possuir brânquias, o que forçou a aplicação de “?” aos vários caracteres subordinados. Além disso, é a única espécie dos terebelídeos a apresentar os primeiros uncini no nono segmento. A presente codificação dos primeiros segmentos com uncini foi realizada apenas para o quinto, sexto, sétimo, e oitavo segmentos. Sendo assim, o caso de *L. boeckii* não deve ser considerado razão para refutar a monofilia de Terebellinae, já que se trata muito mais de um artefato de técnica do que de uma real ausência de sinapomorfia. Além disso, outro fator que reforça a idéia de monofilia deste táxon é a análise cladística realizada por McHugh (1995) que demonstrou a condição apomórfica do caráter fileira dupla de uncini, encontrado apenas nos terebelíneos.

É interessante notar que apesar da subfamília apresentar sinapomorfias, como a altura das almofadas ventrais pareadas acima da altura das almofadas laterais ou brânquias dicotômicas, sua diagnose corrente está formulada a partir de características plesiomórficas, adicionalmente delimitadas a partir de caracteres genéricos que pouco auxiliam na diferenciação dos grupos (Tabela 7). A única característica presente na diagnose corrente da subfamília e que apareceu como apomórfica, foi a presença de fileiras duplas de uncini. Porém, devido à reinterpretação proposta no Capítulo 1 e da forma com que este caráter foi codificado, a característica exclusiva foi denominada como fileira de uncini invertida presente no décimo primeiro segmento.

A monofilia da subfamília Polycirrinae

A monofilia de Polycirrinae foi suportada pela presença do prostômio fundido ao lábio superior na forma de crista dorsal com expansão lateral, almofadas ventrais abaixo

das almofadas laterais e ausência de tubo. Polycirrinae é a única subfamília de Terebellidae, que, independentemente da análise (Colgan *et al.* 2001; Glasby *et al.* 2004; presente análise) ou da natureza dos caracteres analisados (morfológicos ou moleculares), sempre aparece como grupo monofilético. Ao contrário do que ocorre com Terebellinae e Thelepodinae, algumas das apomorfias compartilhadas pelas espécies de Polycirrinae estão incorporadas na diagnose corrente do grupo (Tabela 7). Um exemplo disto pode ser encontrado na revisão dos Polycirrinae da Austrália (Hutchings & Glasby, 1986b), que registrou na diagnose da subfamília a presença de membrana tentacular (prostômio) expandida com expansões laterais (Tabela 7).

A não-monofilia da subfamília Thelepodinae

A subfamília Thelepodinae, independente do método utilizado, morfológico (Glasby *et al.* 2004; Garraffoni, submetido; presente análise) ou molecular (Colgan *et al.* 2001), sempre apareceu como não monofilética. A presente análise apenas reforçou o quão problemático é esse táxon, já que após o teste de parcimônia não foi encontrada nenhuma sinapomorfia que suportasse a monofilia do táxon. Além disto, algumas espécies da subfamília compartilharam mais sinapomorfias (homoplasias) com espécies de Polycirrinae do que as demais espécies dos telepodíneos.

Desta forma, o presente estudo apenas reforça a idéia da não validade dos Thelepodinae como grupo natural. No entanto, como não houve consenso sobre o relacionamento filogenético das espécies que compõem a subfamília, não foi possível avançar na formulação taxonômica de um novo subgrupo natural.

Tabela 7. Relação das subfamílias dos Terebellidae com suas respectivas diagnoses e referências na literatura.

<i>Subfamília</i>	<i>Diagnose</i>	<i>Referências</i>
Terebellinae	Brânquias presentes e usualmente perdidas, prostômio pequeno na forma de colar, cerdas na forma de uncini com várias fileiras de dentes acima do dente principal, uncini torácicos em fileiras duplas ou invertidas em pelo menos alguns setígeros.	Day, 1967; Fauchald, 1977; Holthe, 1986a; Hutchings & Glasby, 1988; Hilbig, 2000
Thelepodinae	Brânquias presentes como filamentos branquiais, prostômio usualmente pequeno na forma de colar, cerdas na forma de uncini, uncini em fileiras simples, animal com uma forma quase linear.	Day, 1967; Fauchald, 1977; Holthe, 1986a; Hutchings & Glasby, 1987; Hilbig, 2000
Trichobranchinae	Neurocerdas torácicas com ganchos com cabo longo e ganchos curtos no abdômen, brânquias sempre presentes.	Day, 1967; Fauchald, 1977; Holthe, 1986a; Hutchings & Peart, 2000, Hilbig, 2000
Polycirrinae	Brânquias ausentes, prostômio frequentemente largo e com reentrâncias, cerdas na forma de uncini, uncini em fileiras simples.	Day, 1967; Holthe, 1986a; Hutchings & Glasby, 1986b; Fauchald, 1977

Problemas na monofilia e no relacionamento filogenético dos gêneros de Terebellidae

Uma constatação importante da presente análise foi a baixa quantidade de caracteres apomórficos no suporte das relações filogenéticas, tanto no nível dos gêneros estudados quanto das espécies incluídas. Este fato não é surpreendente, já que McHugh (1995) havia corretamente afirmado não ter dúvidas quanto à existência de vários gêneros não monofiléticos em Terebellinae. O baixo suporte das relações de parentesco entre as espécies de Terebellidae e dos Terebellomorpha de uma maneira geral também foi observado por Glasby *et al.* (2004). Na presente análise, os cladogramas obtidos possuíam um valor de Bootstrap muito baixo; poucos possuíam valores maiores que 50%, caso de *Terebellides narribri*, *Trichobranthus bunnabus* (84), *Amphitrite pachyderma*, *Longicarpus modestus* (52), e todos os integrantes da subfamília Polycirrinae: *Hauchiella renilla*, *Amaeana aphales*, *Lysilla bilobata*, *Polycirrus bicrinalis*, *Pseudoampharete tentaculata* (64). Por último, Garraffoni (submetido) também demonstrou que nenhum dos gêneros da subfamília Thelepodinae (*Glossothelepus*, *Parathelepus*, *Decathelepus*, *Pseudothelepus*, *Euthelepus*, *Rinothelepus*, *Thelepus*, *Streblosoma*, *Pseudostreblosoma*) possui sinapomorfias identificadas. Os grupos formados entre as espécies dos diferentes gêneros foram suportados por caracteres homoplásticos.

É interessante notar que Hutchings & Glasby (1986a) consideravam o primeiro segmento com notopódio e neuropódio e a forma do lóbulo tentacular (lábio superior no presente trabalho) como características úteis para diagnosticar os gêneros de telepodíneos. Além disso, Glasby *et al.* (2004) apontaram que o lóbulo tentacular expandido, considerado como lábio superior expandido na presente análise, poderia ser um caráter sinapomórfico para alguns táxons dentro dos telepodíneos, como *Rhinothelepus*, *Decathelepus*, *Telothelepus* e *Glossothelepus*. Entretanto, apesar de tais informações estarem contidas na matriz de dados, nenhum dos gêneros desta subfamília foi suportado, nem mesmo por caracteres homoplásticos. Um resultado parecido ocorreu com os policirríneos, pois dos quatro gêneros com mais de uma espécie, apenas *Amaeana* apareceu como monofilética devido ao compartilhamento de uncini modificados na forma de espinhos. Este resultado é inesperado, já que espécies de alguns gêneros, como *Lysilla* ou *Hauchiella*, apresentam características únicas como, respectivamente, ausência total de neurocerdas e ausência total de noto e neurocerdas (Holthe, 1986b; Hutchings & Glasby, 1986; presente trabalho). A falta de resolução

entre os táxons componentes da subfamília Polycirrinae também foi constatada por Glasby *et al.* (2004). No cladograma de consenso obtido por estes autores, a única resolução visível entre as espécies dessa subfamília foi (*Biremis blandi* (*Polycirrus bicrinalis*, *Pseudoampharete tentaculata*, *Hauchiella renilla*, *Lysilla bilobata*, *Amaeana apheles*)).

A ausência de suporte filogenético para os gêneros correntes de Terebellidae pode estar relacionada com o mesmo problema reportado para as subfamílias Terebellinae e Thelepodinae (Tabela 7), ou seja, diagnoses formuladas a partir de características plesiomórficas ou delimitadas a partir de caracteres genéricos que pouco ajudam na diferenciação dos diferentes subgrupos existentes no interior do clado dos terebelídeos.

Paradoxalmente, as poucas características que suportaram o teste de parcimônia e foram confirmadas como sinapomorfias não estão presentes nas diagnoses dos seus respectivos gêneros (Tabela 8). Entretanto, é importante salientar que apesar de não comporem as diagnoses dos respectivos gêneros, estas sinapomorfias estão presentes nas descrições das espécies. Como exemplos desta incongruência podem-se citar os trabalhos de Rozbaczylo & Méndez (1996) que descreveram a presença de lamela neuropodial na descrição original de *Artacama valparaisiensis*, ou Hutchings & Glasby (1988) que descreveram a mudança da disposição das papilas nefridiais ao longo do corpo na descrição original de *Terebella pappus*, sem que estas características tenham sido incorporadas às diagnoses dos gêneros *Artacama* ou *Terebella* (Tabela 8).

São igualmente comuns os problemas relacionados com a definição dos gêneros a partir de características genéricas e/ou plesiomórficas. Na diagnose de vários gêneros (Tabela 8), é possível observar a utilização do caráter brânquia simplesmente como dicotômica. Contudo, como discutido na seção de avaliação dos caracteres, a utilização de termos gerais ocasiona a perda de informação que auxiliaria na melhor separação dos vários padrões morfológicos, aumentando a precisão da diagnose dos grupos. Outro problema comum nas diagnoses dos gêneros é a referência apenas ao número de segmentos com notopódios. As espécies dos gêneros *Reteterebella* e *Nicolea* (tabela 8) têm 16 pares de notopódios. No entanto, os notopódios estão presentes do quinto até o vigésimo segmento no gênero *Reteterebella*, enquanto as espécies do gênero *Nicolea* apresentam notopódios do quarto até o décimo nono segmento.

Outro fator que pode ter prejudicado a obtenção de cladogramas com um maior número de agrupamentos monofiléticos e, conseqüentemente, um maior número de relações de grupos irmãos é o excesso de gêneros monotípicos nos Terebellidae. Dos 72

gêneros analisados, 22 eram monotípicos. Nos procedimentos taxonômicos convencionais, a descrição de um novo gênero costuma ser baseada nas diferenças entre o novo táxon e aqueles pré-existentes, sem maiores preocupações quanto ao fato destas diferenças serem apenas uma autapomorfia da nova espécie.

Trichobranchinae ou Trichobranchidae? Uma discussão do status taxonômico do grupo

Os resultados apresentados no presente estudo mostram que, independentemente do status taxonômico lineano concedido aos tricobranquíneos, suas espécies formam um grupo monofilético e, portanto, válido. O agrupamento natural é formado pelo compartilhamento das apomorfias, como a presença de área glandular ventral lisa sem distinção de almofadas para a secreção de substância formadora do tubo e manúbrio longo na forma de cabo. O resultado pode ser considerado esperado, já que diversas análises anteriores haviam demonstrado a condição monofilética do táxon (McHugh, 1995; Fauchald & Rouse, 1997; Glasby *et al.* 2004; Garraffoni & Lana, 2004b).

Apesar do consenso sobre a condição monofilética, há discordâncias nas diversas análises filogenéticas sobre o grupo irmão deste clado, dentre os demais Terebellomorpha. As análises de Rousset *et al.* (2003) e Glasby *et al.* (2004) indicaram que a família Trichobranchidae não seria grupo irmão de Terebellidae, mas sim, respectivamente, dos Alvinellidae ou daqueles que representariam o grupo irmão de todos os demais Terebellidae. Assim, tomando como base apenas as duas filogenias, independentemente do fato de cada uma delas apontar distintos grupos irmãos para o Trichobranchidae, o status de família seria justificado. Entretanto, caso a hipótese de Rousset *et al.* (2003) e Glasby *et al.* (2004) sobre a inexistência de um ancestral comum e exclusivo entre esse grupo e os terebelídeos seja aceita, a origem prostomial dos tentáculos e a formação dos lábios peristomiais deverão ser necessariamente consideradas como homoplásticas e as semelhanças existentes entre os dois grupos tratadas como caracteres plesiomórficos. Além disso, um problema metodológico enfrentado por Rousset *et al.* (2003) e Glasby *et al.* (2004) foi o baixo suporte nas relações filogenéticas entre as espécies analisadas, como evidenciado nos baixos valores das análises de Bootstrap e de suporte de Bremer.

Tabela 8. Relação dos gêneros dos Terebellidae com suas respectivas diagnose e referência na literatura.

<i>Gênero</i>	<i>Diagnose</i>	<i>Referência</i>
<i>Amaeana</i>	Brânquias ausentes, notopódios a partir do terceiro segmento, lóbulo superior trilobado, 9-13 pares de notopódios, notocerca denticulada ou plumosa, neurocerdas torácica ausente, neurocerda abdominal em forma de espinho.	Holthe, 1986b;
<i>Amphitrite</i>	3 pares de brânquias (raramente 2), brânquias com pedúnculo originando ramos dendrídicos ou filiformes, nefrídeos no terceiro segmento, lóbulos laterais presente, notopódios a partir do quarto segmento, notocerdas serrilhadas distalmente, 13-25 pares de notopódios, neurocerdas a partir do quinto segmento, segunda fileira a partir do décimo primeiro segmento até o último segmento com notocerdas, segunda fileira de uncini alternado em uma única fileira ou em 2 fileiras distintas.	Hutchings & Glasby, 1988; Holthe, 1986b;
<i>Amphitritides</i>	2 pares de brânquias dicotômicas no segundo e terceiro segmentos, lóbulos ausentes, notopódios a partir do quarto segmento continuando por vários segmentos, notocerdas serrilhadas, neuropódios a partir do quinto segmento, presença da segunda fileira.	Hutchings & Glasby, 1988; Holthe, 1986a;
<i>Arranooba</i>	Brânquias ausentes, prostômio compacto, 17 pares de notopódios, lóbulos laterais presente, notocerdas a partir do quarto segmento, notocerdas do décimo quinto segmento grande e fina, neurocerda a partir do quinto segmento, segunda fileira a partir do décimo primeiro segmento até o final do tórax.	Hutchings & Glasby, 1988;
<i>Artacama</i>	3 pares de brânquias com pequeno pedúnculo originando numerosos filamentos, lóbulos laterais ausentes, sem ocelos, primeiro segmento modificado na forma de probóscide papilosa, notocerdas a partir do quarto segmento, 17 pares de notopódios, neurocerdas a partir do quinto segmento.	Fauchald, 1977; Holthe, 1986a; Day, 1967
<i>Articulatia</i>	Brânquias ausentes, notocerdas a partir do quinto segmento continuando por vários segmentos, notocerdas limbadas e serrilhadas, algumas neurocerdas serrilhadas com articulações, neuropódios a partir do quinto ou sexto segmento, segunda fileira de neurocerdas a partir do décimo primeiro segmento.	Nogueira, 2003
<i>Axionice</i>	1 par de brânquias arborescente com pedúnculo distinto no segundo segmento, ocelos presente, lóbulos laterais no terceiro segmento, notocerca a partir do quarto segmento, 15-16 pares de notopódios, notocerdas lisas, neurocerda a partir do quinto segmento.	Fauchald, 1977; Holthe, 1986 ^a ; Malmgren, 1866
<i>Baffinia</i>	Brânquias ausentes, lóbulos laterais ausentes, notopódios a partir do quarto segmento continuando por vários segmentos (Fauchald, 1977 reporta a partir do terceiro segmento), 2 tipos diferentes de notocerca ao longo do corpo, notocerca serrilhada, neurocerda a partir do quinto segmento, segunda fileira de uncini por vários segmentos.	Holthe, 1986a; Hutchings & Glasby, 1988; Fauchald, 1977
<i>Bathya</i>	Brânquias ausentes, cerdas capilares.	Fauchald, 1977
<i>Betapista</i>	3 pares de brânquias arborescentes entre o terceiro e quinto segmentos, notopódios a partir do quarto segmento, 17 pares de notopódio, neuropódios a partir do quinto segmento, uncini com processo posterior.	Banse, 1980
<i>Biremis</i>	Lobulo cefálico desenvolvido, segmentos torácicos aquetos, um ausência de ocelos e brânquias	Polloni, Rowe & Teal, 1973
<i>Colymmatops</i>	3 segmentos com lamelas laterais, 13-14 pares de notopódio, notocerdas distalmente serrilhadas.	Fauchald, 1977
<i>Decathelepus</i>	Lábio superior alongado, inúmeras brânquias não ramificadas no segundo e terceiro segmentos, notocerdas a partir do terceiro segmento, 15 pares de notopódios, neurocerdas a partir do décimo segundo segmento.	Hutchings, 1977
<i>Enoplobranchus</i>	Brânquias ausentes, lóbulos notopodiais alongados, vascularizados em parte furcados ou ramificados, notocerdas pinadas	Fauchald, 1977
<i>Eupistella</i>	2 pares de brânquias na forma de filamento simples, lamelas laterais presente, notocerca simples, 17 pares de notocerca, processo posterior presente, notopódios a partir do quarto segmento, neuropódios a partir do quinto segmento.	Fauchald, 1977

Tabela 8 (cont.)		
<i>Eupolymnia</i>	3 pares de brânquias dicotômicas com pontas curtas com pedúnculo mais ou menos distinto, prostômio compacto, lóbulos laterais no segundo, terceiro e quarto segmentos, notopodia a partir do quarto segmento, 17 pares de notopódios lisos, neurocerdas aviculares a partir do quinto segmento.	Hutchings & Glasby, 1988; Holthe, 1986a;
<i>Euthelepus</i>	3 pares de longas brânquias, lóbulos laterais no segundo e terceiro segmentos, notopódios a partir do terceiro segmento e continuando por vários segmentos, todos as cerdas limbadadas ou mistura de limbadadas e serrilhadas, neuropódios a partir do quinto segmento.	Hutchings & Glasby, 1986c; Hutchings, 1997; Garraffoni (submetido)
<i>Glossothelepus</i>	Prostômio expandido com numerosos tentáculos, numerosos filamentos brânquias simples, notocerdas a partir do terceiro segmento, pelo menos 23 notopódios torácicos, notocerdas lisas e limbadadas, neurocerdas a partir do nono segmento.	Hutchings & Glasby, 1986b
<i>Hadrachaeta</i>	Prostômio compacto, 3 pares de filamentos brânquias não ramificados a partir de um curto pedúnculo, lóbulos laterais pobremente desenvolvidos, notopódios a partir do quarto segmento, 16 pares de notopódios, notocerdas serrilhadas, neuropódios a partir do sexto segmento, 4 primeiros segmentos com uncini fortemente quitinizados e com cabos longos, posteriormente segunda fileira de uncini aviculares por 11 segmentos.	Hutchings & Glasby, 1988; Hutchings, 1977
<i>Hauchiella</i>	Lábio superior alongado, lábio inferior inconspícuo, brânquias ausentes, número mais ou menos distintos de escudos ventrais, todas as cerdas ausentes.	Holthe, 1986a;
<i>Hutchingsiella</i>	Brânquias ausentes, ocelos presentes, lamelas laterais ausentes, notopódios a partir do quinto segmento continuando por vários segmentos, notocerdas serrilhadas e lisas, neurocerdas a partir do sexto segmento.	Hutchings, 1997; Londoño-Mesa, 2003
<i>Lanassa</i>	Brânquias ausentes, lóbulos laterais possivelmente presentes, notopódios a partir do quarto segmento, 11 ou 15 pares de notopódios, notocerdas serrilhadas, neuropódios a partir do quinto segmento, segunda fileira entre o décimo primeiro ao décimo oitava segmentos.	Hutchings & Glasby, 1988; Holthe, 1986a;
<i>Lanice</i>	3 pares de brânquias dicotômicas com um curto pedúnculo entre o segundo e quarto segmentos, lóbulos laterais no primeiro (muitas vezes reportado como peristômio) e terceiro segmentos, notopódio a partir do quarto segmento, 17 pares de notopódios, neurocerdas a partir do quinto segmento, segunda fileira de neurocerda entre o décimo primeiro e vigésimo segmentos, neurocerdas costa a costa.	Hutchings & Glasby, 1988; Holthe, 1986a; Day, 1967; Hissmann, 2000
<i>Lanicides</i>	2 ou 3 pares de brânquias entre o segundo e terceiro segmentos ou entre o segundo e quarto segmentos, lóbulos laterais presentes no primeiro (Hutchings & Glasby, 1988 reportou peristômio) e terceiro segmentos, notopódios a partir do quarto segmento, 17 ou 19-20 pares de notopódios, neuropódios a partir do quinto segmento, presença de processo posterior, segunda fileira entre o décimo primeiro e vigésimo ou vigésimo segundo ou terceiro, uncini face a face.	Hutchings & Glasby, 1988
<i>Lanicola</i>	2 pares de brânquias, ocelos ausentes, lóbulos laterais no terceiro segmento, notopódios a partir do quarto segmento, 17 pares de notopódios, neuropódios a partir do quinto segmento.	Hutchings & Glasby, 1988
<i>Laphania</i>	Brânquias ausentes, colar na forma de anel ao redor do corpo no segundo segmento, neurocerdas a partir do nono segmento, 17 pares de notopódios, uncini aviculares com pequeno processo posterior, segunda fileira de uncini alternado em uma única fileira.	Holthe, 1986a; Hutchings & Glasby, 1988
<i>Leaena</i>	Brânquias ausentes, lamelas laterais presentes, notopódio a partir do quarto segmento, 10-17 pares de notopódios, notocerdas lisas, neuropódios a partir do quinto segmento, segunda fileira entre o 11 e 20-23.	Holthe, 1986a;
<i>Loimia</i>	3 pares de brânquias, lamelas laterais no primeiro (Hutchings & Glasby, 1988 reportam peristômio) e terceiro segmentos, notopódio a partir do quarto segmento, 17 pares de notopódios, neuropódios a partir do quinto segmento, segunda fileira do décimo primeiro ao vigésimo, uncini costa a costa.	Hutchings & Glasby, 1988; Hutchings, 1977; Day, 1967

Tabela 8 (cont.)		
<i>Longicarpus</i>	3 pares de brânquias, lamelas laterais pobremente desenvolvidas, notocerca a partir do quarto segmento, 23 pares de notopódios, notocercas serrilhadas, processo posterior alongado, neuropódios a partir do quinto segmento, segunda fileira a partir do décimo ou décimo primeiro segmento.	Hutchings & Glasby, 1988
<i>Lyssila</i>	Lábio superior alongado, lábio inferior proeminente, brânquias ausentes, escudo ventral indistinto, notocercas a partir do terceiro segmento, 6-12 pares de notopódios, restrito número de segmentos anteriores com notocercas lisas, pinadas e pilosas, neurocercas ausentes.	Holthe, 1986a; Hutchings, 1977
<i>Morgana</i>	Prostômio bilobado projetando ventral, brânquias ausentes, 18 pares de notocercas (alguns indivíduos com mais de 25 pares), notocercas limbadas e serrilhadas, neurocercas a partir do sexto segmento, neurocercas avicular, segunda fileira face-face a partir do décimo primeiro segmento.	Nogueira, 2001
<i>Navena</i>	2 pares de brânquias, lamelas ausentes, notopódios a partir do segundo segmento, 27 pares de notopódios, neuropódios a partir do quarto segmento.	Fauchald, 1977
<i>Neoamphitrite</i>	3 pares de brânquias com pedúnculo originado ramos dicotômicos, lóbulos laterais presentes, notocercas a partir do quarto segmento, neurocerda a partir do quinto segmento, 17-25 pares de notopódios, notocercas serrilhadas.	Holthe, 1986a;
<i>Neoleprea</i>	2 pares de brânquias dicotômicas, lamelas laterais ausentes, notopódios a partir do terceiro segmento, notocercas lisas e serrilhadas, continuando por vários segmentos, neurocercas a partir do quinto segmento, segunda fileira a partir do nono ou décimo primeiro segmentos continuando próximo do pigídio.	Hutchings & Glasby, 1988; Hutchings, 1997
<i>Nicolea</i>	2 pares de brânquias dicotômicas com pedúnculo distinto, lóbulos ausentes, notopódios a partir do quarto segmento, 15-40 pares de notopódios, cerdas lisas, neuropódios a partir do quinto segmento, papilas nefridiais no terceiro, sexto e sétimo segmentos.	Holthe, 1986a; Hutchings & Glasby, 1986, Fauchald, 1977; Day, 1967
<i>Octobranchus</i>	4 pares de brânquias filiforme, subquadradas ou foliáceas, ocelos presentes, lóbulos laterais presentes, 16 pares notopodiais, notocercas a partir do quarto segmento, neurocercas a partir do sétimo segmento, uncini com manúbrio longo na forma de cabo no tórax, uncini abdominal acicular.	Holthe, 1986a; Garraffoni & Lana, 2000; Hutchings & Peart, 2001
<i>Opisthopista</i>	2 pares de brânquias ramificadas, lamelas laterais presentes pelo menos no segundo e no quarto segmentos, notocerca a partir do quinto segmento, neurocercas a partir do sexto segmento, uncini com processo posterior.	Fauchald, 1977
<i>Paraeupolymnia</i>	2 pares de brânquias dicotômicas, lamelas laterais presentes, notocerca a partir do quarto segmento, 17 pares notocercas, notocercas lisas e limbadas, neurocercas a partir do quinto segmento, neurocercas aviculares, segunda fileira a partir do décimo primeiro segmento.	Young & Kriztler, 1986; McHugh, 1995; Nogueira, 2003
<i>Paralanice</i>	3 pares de brânquias ramificadas, lamela bucal lateral conectado através do dorso com “crest”, lamelas laterais presentes no segundo ou terceiro segmento, notocercas a partir do quarto segmento, 17 pares de notopódios, notocercas capilares lisas.	Fauchald, 1977
<i>Paramphitrite</i>	2 pares de brânquias dicotômicas com um pedúnculo mais ou menos reduzido, lóbulos laterais presentes, notocerca a partir do quarto segmento, neurocerda a partir do quinto segmento, 13 pares de notopódios, notocercas serrilhadas, uncini aviculares.	Holthe, 1986a;
<i>Parathelepus</i>	3 pares de brânquias lamelas laterais ausentes, notocercas a partir do terceiro segmento, neurocercas a partir do décimo primeiro segmento.	Fauvel, 1927; Fauchald, 1977
<i>Paraxionice</i>	1 par de brânquias ramificadas com base dupla no segundo e terceiro segmentos, 16 pares de notocercas, notocercas lisas, parte ventral do terceiro e quinto segmentos cobertos por um aparato glandular que abre anteriormente no terceiro segmento em duas aberturas.	Fauchald, 1977

Tabela 8 (cont.)		
<i>Phisidia</i>	Brânquias ausentes, lóbulos laterais ausentes, notopódios a partir do quarto segmento, 13-14 pares de notopódios, notocerdas de 2 tipos ambas distalmente serrilhadas, neuropódios a partir do quinto segmento, segunda fileira entre o décimo primeiro e vigésimo segmentos, uncini avicular.	Hutchings & Glasby, 1988; Holthe, 1986a
<i>Pista</i>	Prostômio compacto, 1 a 3 pares de brânquias arborescentes com pedúnculo distinto, brânquias da esquerda e direita freqüentemente de tamanhos desiguais, lóbulos no primeiro (Hutchings & Glasby, 1988 reportaram peristômio) ao quarto segmentos, notopódios a partir do quarto segmento, 17 pares de notopódios, neuropódios a partir do quinto segmento, segunda fileira entre o décimo primeiro e vigésimo segmentos, uncini com processo posterior.	Hutchings & Glasby, 1988; Holthe, 1986a; Hutchings, 1977; Day, 1967
<i>Polycirrus</i>	Lábio superior alongado, 2 tipos de tentáculos bucais, sem brânquias, notopódios a partir do segundo ou terceiro segmentos, segmentos torácicos variados, neuropódios a partir do sétimo ou décimo oitavo segmentos, cerdas lisas, pinadas e <u>hirsute</u> , uncini abdominais sempre presentes.	Holthe, 1986a
<i>Polymniella</i>	3 pares de brânquias no primeiro segundo e quinto segmentos, notocerdas a partir do primeiro segmento, 22 ou mais pares de notocerdas, notocerdas marginalmente dentadas, neurocerdas a partir do segundo segmento.	Fauchald, 1977
<i>Proclea</i>	Brânquias ausentes, lamelas laterais presentes, notocerdas a partir do quarto segmento, neurocerdas a partir do sexto segmento, 16-23 pares de notocerdas, notocerdas de 2 tipos, uncini aviculares.	Holthe, 1986a;
<i>Pseudopista</i>	Lóbulos laterais pobremente desenvolvidos no segundo e terceiro segmentos, notocerda a partir do quarto segmento, 21 pares de notopódios, notocerdas lisas e serrilhadas, neuropódios a partir do quinto segmento, processo posterior curto, uncini em fileira dupla a partir do décimo primeiro segmento.	Hutchings & Smith, 1997
<i>Pseudoproclea</i>	Brânquias ausentes, lóbulos laterais ausentes, notopódios a partir do quarto segmento, 16 pares de notocerdas, neuropódios a partir do quinto segmento, cerdas de 2 tipos variando ao longo do corpo, 16 pares de notopódios, segunda fileira de uncini até próximo ao pigídio.	Hutchings & Glasby, 1991
<i>Pseudostreblosoma</i>	Prostômio compacto, 3 pares de brânquias entre o segundo e quarto segmentos, cada uma composta por inúmeros filamentos sésseis, notocerdas limbadas e serrilhadas, notocerdas a partir do segundo segmento continuando por vários segmentos, neurocerdas a partir do quinto segmento.	Hutchings & Murray, 1984; Hutchings & Glasby, 1987
<i>Pseudothelepus</i>	Lábio superior compacto, 3 pares de brânquias não ramificadas, notopódios a partir do terceiro segmento, notocerdas lisas e limbadas, neuropódios a partir do sexto segmento, lamelas desenvolvidas no sexto segmento.	Hutchings, 1997
<i>Ramex</i>	1 par de brânquias ramificadas no segundo segmento, notocerdas a partir do quarto segmento, notocerdas distalmente lisas.	Fauchald, 1977
<i>Reteterebella</i>	3 pares de brânquias, lamelas laterais inconspícuas ou ausentes, notopódios a partir do quinto segmento, 16 pares de notocerdas, neuropódios a partir do quinto segmento, segunda fileira de uncini entre o décimo e vigésimo segmentos, segunda fileira entre o décimo e o vigésimo segmento, uncini face-face, papilas nefridiais entre o terceiro e quinto segmentos.	Hutchings & Glasby, 1986
<i>Rinothelepus</i>	Lábio superior alongado com inúmeros tentáculos orais, lamelas laterais ausentes, brânquias com filamentos simples no segundo e terceiro segmentos, notocerda a partir do terceiro segmento, 15 pares de notopódios, neurocerdas a partir do oitavo segmento.	Hutchings, 1974; Hutchings, 1977; Hutchings & Glasby, 1987
<i>Scionella</i>	1 par de brânquias no segundo ou quarto segmento dicotômicas com pedúnculo distinto, ocelos ausentes, lóbulos laterais no segundo e terceiro segmentos, notocerda a partir do quarto segmento, notocerda lisa, uncini aviculares.	Moore, 1903; Pearson, 1969; Holthe, 1986a;
<i>Scionides</i>	3 pares de brânquias ramificadas, 17 pares de notopódios, notocerdas a partir do quarto segmento, notocerdas distalmente lisas, segunda fileira de neurocerdas costa a costa	Fauchald, 1977

Tabela 8 (cont.)	
<i>Spinosphaera</i>	Brânquias ausentes, lamelas laterais ausentes, notopódios a partir do quarto segmento continuando por vários segmentos, notocerdas serrilhadas e lisas, neurocerdas a partir do oitavo segmento, 3 tipo de cerdas. Londoño-Mesa, 2003
<i>Spioverma</i>	1 par de brânquias sésseis cada uma com no máximo 8 filamentos no segundo segmento, 16 pares de notopódios, notocerdas serrilhadas, corpo fortemente espiralado. Fauchald, 1977
<i>Streblosoma</i>	Lábio superior compacto, 3 pares (raramente 2) de brânquias filamentosas não ramificadas dispostas em 2 grupos, lóbulos laterais ausentes, escudo ventral geralmente presente notopódios a partir do segundo segmento, notocerdas lisas, neuropódios a partir do quinto segmento. Holthe, 1986a; Hutchings, 1977; Hutchings & Glasby, 1987; Kritzler, 1971
<i>Stschapovella</i>	Brânquias ausentes, lamelas laterais presentes, notocerdas a partir do quarto segmento, 16 pares de notopódios, notocerdas lisas raramente limbadadas, todos os nefrídeos livres um dos outros. Fauchald, 1977
<i>Telothelepus</i>	Prostômio alongado com vários tentáculos, brânquias filamentos simples numerosos surgindo em uma elevação dorsal proeminente no segundo e terceiros segmentos, lamelas laterais ausentes, 15 pares de notocerdas, notocerdas a partir do terceiro segmento continuando por vários segmentos, neurocerda torácica ausente, neurocerdas abdominais aviculares presentes. Day, 1967; Fauchald, 1977
<i>Terebella</i>	3 pares de brânquias dicotômicas, lóbulos laterais ausentes, notopódios a partir do segmento quarto continuando por vários segmentos, neuropódios a partir do quinto segmento, nefrídeos no terceiro segmento 3, segunda fileira a do décimo ou décimo primeiro segmentos até próximo ao pigídio face a face. Holthe, 1986a; Hutchings & Glasby, 1988
<i>Terebellides</i>	1 brânquia lamelar, ocelos ausentes, uncini torácico do oitavo segmento com manúbrio longo na forma de cabo sem dentre principal e demais uncini torácicos com manúbrio longo na forma de cabo, uncini abdominal acicular. Holthe, 1986a; Garraffoni & Lana, 2004b; Hutchings & Peart, 2001
<i>Terebellobranchia</i>	Muito parecido com <i>Terebella</i> exceto pela disposição das brânquias, existe 3 pares de brânquias em intervalos ao longo do tórax no terceiro, sétimo e décimo terceiro, mais de 19 pares de notopódios. Day, 1967; Fauchald, 1977
<i>Thelepidides</i>	3 pares de brânquias filiformes, lamelas laterais presentes, notocerdas a partir do terceiro segmento, 17 pares de notocerdas, notocerda lisa. Fauchald, 1977
<i>Thelepus</i>	2 ou 3 pares de brânquias filamentosas não ramificadas em fileiras transversais, lóbulos laterais ausentes, notopódios a partir do terceiro segmento continuando por vários, notocerdas lisas, neuropódios a partir do quinto segmento. Holthe, 1986a; Hutchings, 1977; Hutchings & Glasby, 1987
<i>Trichobranchus</i>	2 ou 3 pares de brânquias filiformes, ocelos presentes ou ausentes, primeiro segmento eversível na forma de uma probóscide, lóbulos laterais presentes, 15-17 pares de notopódios com notocerdas lisas, uncini com manúbrio longo na forma de cabo. Holthe, 1986a; Garraffoni & Lana, 2002; Hutchings & Peart, 2001
<i>Tyira</i>	Prostômio compacto, 2 pares de brânquias dicotômicas no segundo e terceiro segmentos, lóbulos ausentes, notopódio a partir do segundo segmento, 19 pares de notopódios, notocerdas limbadadas e serrilhadas, neurocerdas a partir do quarto segmento, segunda fileira de segmentos a partir do décimo primeiro segmentos e continuando até próximo do pigídio. Hutchings, 1977
<i>Unobranchus</i>	Única brânquia lanceolada presente na região médio dorsal do segundo segmento, notocerdas a partir do terceiro segmento, 12 notocerdas torácicas, neurocerdas a partir do sexto segmento. Fauchald, 1977

Os trabalhos de McHugh (1995), Rouse & Fauchald (1997), Colgan *et al.* (2001), Rouse & Pleijel (2001) e o presente estudo relataram a existência de um ancestral comum e exclusivo entre os tricobranquíneos e os terebelíneos. Desta forma, qualquer tratamento distinto do relacionamento de parentesco entre estes dois grupos poderia implicar a não monofilia dos terebelídeos (Rouse & Pleijel, 2001). Na presente análise, as sinapomorfias de Terebellidae, incluindo Trichobranchinae, foram o prostômio na forma de uma crista dorsal fundido à parte dorsal do lábio superior, a origem prostomial dos tentáculos bucais, a presença de área glandular ventral lisa sem distinção da área glandular, a presença de tentáculos bucais não retráteis e de brânquias aneladas e a forma reta do diafragma, sendo que as duas últimas sofrem reversões em alguns ramos internos. Assim, a manutenção de Trichobranchidae como família torna a família Terebellidae um agrupamento não monofilético, na medida em que Terebellidae teria de incluir o ancestral mais recente e **todos** os seus descendentes, para ser considerado monofilético (Amorim, 1997; Kitching *et al.*, 1998). A presente análise reforça a decisão de Rouse & Pleijel (2001) de proporem o nível hierárquico de subfamília para os Trichobranchinae, na ausência de qualquer sinapomorfia que suporte este grupo como distinto dos Terebellidae.

Independente dos resultados das análises cladísticas e com base apenas no conhecimento pretérito gerado pela taxonomia lineana, é interessante avaliar a consistência e coerência dos procedimentos correntemente utilizados para separar as subfamílias de Terebellidae (Thelepodinae, Terebellinae e Polycirrinae) e os Trichobranchidae. Utilizando as chaves de identificação de trabalhos como Fauvel (1927), Day (1967), Fauchald (1977), Kritzler (1984a,b), Holthe (1986a), Amaral & Nonato (1996), Glasby *et al.* (2000) e Rouse & Pleijel (2001), observa-se que os caracteres correntemente utilizados para distinguir os grupos são a forma e número dos uncini e a forma, número, presença ou ausência das brânquias. Ou seja, as características utilizadas para distinguir cada uma das três diferentes subfamílias pertencentes aos Terebellidae são as mesmas utilizadas para distingui-las dos Trichobranchidae. Da mesma forma, as chaves de identificação de Holthe (1986a), que considera os tricobranquídeos como família, e de Day (1967), que os trata como subfamília, utilizaram as mesmas características para separar Trichobranchidae de Thelepodinae, Terebellinae e Polycirrinae ou Trichobranchinae de Thelepodinae, Terebellinae e Polycirrinae. Neste contexto, soa inconsistente tratar um grupo como

Trichobranchidae, e os demais como Thelepodinae, Polycirrinae e Terebellinae, pois todos estes táxons são diferenciados, na prática taxonômica, pelos mesmos caracteres.

Com base nestas considerações, tanto filogenéticas como taxonômicas, é proposto formalmente que estes quatro clados sejam tratados na mesma categoria lineana de subfamília, já que seria incoerente conferir a apenas um deles o status taxonômico de família.

Considerações finais

Todos os trabalhos que objetivam reconhecer e avaliar as relações de parentesco entre táxons animais procuram igualmente gerar um sistema de classificação que reflita a filogenia. É essencial incorporar o conhecimento filogenético aos esquemas de classificação existentes, na medida em que tais esquemas deveriam representar histórias evolutivas focadas em grupos monofiléticos. Desta forma, a condição de grupo natural para os terebelídeos está fortemente evidenciada, não restando dúvidas sobre a condição monofilética deste táxon, bem como sua posição nas categorias taxonômicas lineanas.

Os resultados deste trabalho acentuam a necessidade de se repensar os rumos da sistemática nos clados internos do táxon Terebellidae. Foram relevantes e informativas as inferências sobre as relações filogenéticas dos níveis taxonômicos mais elevados, como a demonstração da condição monofilética dos policirríneos e dos tricobranquíneos, bem como o rebaixamento do segundo grupo para a categoria de subfamília. Por outro lado, o mesmo não é válido para os níveis mais baixos, principalmente genéricos. Isto sugere que não basta acumular conhecimento sob a forma de descrições de novas espécies, com base apenas na morfologia externa dos adultos. Esta continua sendo uma fonte limitada de informações de fato relevantes para um melhor conhecimento taxonômico e filogenético do grupo. Esta análise mostra que o baixo nível de conhecimento de vários caracteres impede o estabelecimento de hipóteses de homologia consistentes e conseqüentemente dificulta o reconhecimento de apomorfias. Neste contexto, é importante ressaltar três problemas listados por Radashevsky (em preparação), em sua análise dos Spionida, que dificultariam a obtenção de relações filogenéticas mais informativas e conclusivas e que são perfeitamente aplicáveis para os Terebellidae: 1- utilização de táxons terminais supra-específicos não monofiléticos, 2- utilização de conjuntos de caracteres baseados apenas em morfologia externa utilizada na taxonomia, e 3- baixo conhecimento dos integrantes

do grupo interno de uma análise. Bartolomaeus *et al.* (2005) seguiram a mesma linha de raciocínio proposta por Radashevsky (em preparação) reforçando a idéia de que as análises cladísticas em Polychaeta sofrem com conjuntos de dados incompletos e codificações ambíguas dos caracteres resultando em cladogramas conflitantes.

É mais do que necessário o início imediato de estudos que forneçam outros conjuntos de caracteres, não focados apenas na morfologia de adultos, para gerar formulações ou hipóteses filogenéticas que melhor reflitam as relações de parentesco dos subgrupos de Polychaeta e gerem diagnoses consistentes que auxiliem na distinção dos diferentes táxons. Estes novos conjuntos de caracteres podem provir da morfologia larval, da morfologia interna e da ultraestrutura dos organismos, da morfologia do espermatozóide, da história de vida e de análises moleculares mais inclusivas, com maior número de representantes.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Almeida, W. O., Christoffersen, M. L., Amorim, D. S., Garraffoni, A. R. S. & Silva, G. S. (2003). Polychaeta, Annelida, and Articulata are not monophyletic: articulating the Metameria (Metazoa, Coelomata). *Revista Brasileira de Zoologia*, 20, 23-57.
- Amaral, A. C. Z. & Nonato, E. F. (1996). *Annelida Polychaeta: Características, glossário e chaves para família e gêneros da costa Brasileira*. Campinas: Editora Campinas.
- Amorim, D. S. (2002). *Fundamentos de Sistemática filogenética*. Ribeirão Preto: Editora Holos.
- Arvanitidis, C. & Koukouras, A. (1995). *Amphitritides kuehmanni* sp. nov. (Polychaeta: Terebellidae, Amphitritinae) from the Aegean Sea, with comments on the genus *Amphitritides* Augener. *Ophelia*, 40, 219-227.
- Banse, K. (1980). Terebellidae (Polychaeta) from the Northeast Pacific Ocean. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37, 20-40.
- Barriel, V. & Tassy, P. (1998). Rooting with multiple outgroups: consensus versus parsimony. *Cladistics*, 14, 193-200.
- Bartolomaeus, T., Purschke, G. & Hausen, H. (2005). Polychaete phylogeny based on morphological data- a comparison of current attempts. *Hydrobiologia*, 535/536, 341-356.

- Benham, W. B. (1927). External sexual differences in the terebellid worms. *Proceedings of Zoology Society of London*, 1, 141-148.
- Bhaud, M. (1988a). The two planktonic larval periods of *Lanice conchilega* (Pallas, 1766) Annelida Polychaeta, a peculiar example of the irreversibility of evolution. *Ophelia*, 29, 141-152.
- Bhaud, M. (1988b). Change in setal pattern during early development of *Eupolyornia nebulosa* (Polychaeta: Terebellidae) grown in simulated natural conditions. *Journal of the Marine Association of United Kingdom*, 68, 677-687.
- Bhaud, M. & Gremare, A. (1988). Larval development of the terebellid polychaete *Eupolyornia nebulosa* (Montagu) in the Mediterranean Sea. *Zoologica Scripta*, 17, 347-356.
- Blake, J. A. (1991). Larval development of Polychaeta from the Northern California coast v. *Ramex californiensis* Hartman (Polychaeta: Terebellidae). *Bulletin of Marine Science*, 48, 448-460.
- Blankensteyn, A. (1988). Terebellidae e Trichobranchidae (Annelida: Polychaeta) da costa sudeste do Brasil (24° - 27° S). Dissertação de mestrado não publicada. Universidade Federal do Paraná.
- Bremec, C. S. & Elias, R. (1999). Species of *Terebellides* from south atlantic waters off Argentina and Brazil (Polychaeta: Trichobranchidae). *Ophelia*, 51, 177-186.
- Brown, S., Rouse, G. W., Hutchings, P. A. & Colgan, D. (1999). Assessing the usefulness of histone H3, U2 snTNA and 28SrDNA in analysis of polychaete relationships. *Australian Journal of Zoology*, 47, 499-516.
- Callaway, R. (2003). Juveniles stick to adults: recruitment of the tube-dwelling polychaete *Lanice conchilega* (Pallas, 1766). *Hydrobiologia*, 503: 121-130.
- Capítulo 1 desta tese. Ontogenia de Terebellidae (Polychaeta): o desenvolvimento larval, estruturas cefálicas, primeiros segmentos e fileiras de uncini. In: Garraffoni, A. R. S. *Morfologia da região cefálica e dos uncini parapodiais, análise cladística e biogeografia da família Terebellidae (Annelida: Polychaeta)*, Tese de Doutorado não publicada, Universidade Federal do Paraná, pp 01-33.
- Capítulo 2 desta tese. Análise morfométrica da variação dos uncini de Terebellidae (Polychaeta). In: Garraffoni, A. R. S. *Morfologia da região cefálica e dos uncini parapodiais, análise cladística e biogeografia da família Terebellidae (Annelida:*

- Polychaeta*), Tese de Doutorado não publicada, Universidade Federal do Paraná, pp 34-46.
- Capítulo 3 desta tese. Aplicação da morfometria no estudo da variação da forma dos uncini em Terebellidae (Polychaeta): uma reavaliação. In: Garraffoni, A. R. S. *Morfologia da região cefálica e dos uncini parapodiais, análise cladística e biogeografia da família Terebellidae (Annelida: Polychaeta)*, Tese de Doutorado não publicada, Universidade Federal do Paraná, pp 47-68.
- Caullery, M. (1915). Sur les Terebelliens de la sous-famille Polycirrinae Malmgr. 1. Delimitation des genres. 2. *Polycirrus arenivorus* n. sp. *Bulletin de la Societe Zoologique de France*, 40, 239-248.
- Caullery, M. (1944) Polychètes Sédentaires de l'Expédition du Siboga: Ariciidae, Spionidae, Chaetopteridae, Chlorhaemidae, Opheliidae, Oweniidae, Sabellariidae, Sternaspidae, Amphictenidae, Ampharetidae, Terebellidae. *Siboga-Expeditie Uitkomsten op Zoologisch, Botanisch, Oceanographisch en Geologisch gebied verzameld in Nederlandsch Oost-Indië 1899-1900*, 1, 1-204
- Colgan, D., Hutchings, P. A. & Brown, S. (2001). Phylogenetic relationships within the Terebellomorpha. *Journal of the Marine Association of United Kingdom*, 81, 765-773.
- Day, J.H. (1967). *A monograph on the Polychaeta of Southern Africa*. Part. 2 Sedentaria. London: British Museum of Natural History.
- De Pinna, M. (1991). Concepts and test of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, 7, 367-394.
- Eckelbarger, K. J. (1974). Population biology and larval development of the terebellid polychaete *Nicolea zostericola*. *Marine Biology*, 27, 101-113.
- Fauchald, K. & Jumars, P. A. (1979). The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanography and Marine Biology Annual Reviews*, 17, 193-284.
- Fauchald, K. & Rouse, G. W. (1997). Polychaete phylogeny: Past and present. *Zoologica Scripta*, 26, 71-138.
- Fauchald, K. (1977). The polychaete worms. Definitions and keys to the orders, families and genera. *Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series*, 28, 1-188.
- Fauvel, P. (1927). *Faune de France vol. 16. Polychètes sédentaires. Addenda aux Errantes, Archiannelides, Myzostomaires*. Paris: Librairie de la Faculté des Sciences Paul Lechevalier.

- Féral, J. P., Phillipe, H., Desbruyères, D., Laubier, L., Derelle, E. & Chenuil, A. (1994). Phylogénie moléculaire de polychètes Alvinellidae des sources hydrothermales actives de l'océan Pacifique. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences*, 317, 771-779.
- Forey, P. L. & Kitching, I. J. (2000). Experiments in coding multistate characters. In R. Scotland & T. Pennington (Eds), *Homology and systematic: coding characters for phylogenetic analysis* (pp. 54-80). London: Taylor & Francis.
- Garraffoni, A. R. S. (Submetido). Assessment of *Euthelopus* (Polychaeta, Terebellidae, Thelepodinae) relationships and discussion about genera and subfamily monophyly. *Iheringia*.
- Garraffoni, A. R. S. & Costa, E. M. (2003). Two new species of *Polycirrus* (Polychaeta, Terebellidae) from Abrolhos Archipelago, Brazil. *Zootaxa*, 297, 1-7.
- Garraffoni, A. R. S., D. Fiege & Sun, R. (em preparação) Polychaeta from Hainan Island, South China Sea Part IV: Terebellidae (Annelida, Polychaeta), and discussion about the terminology of same features.
- Garraffoni, A. R. S. & Lana, P. C. (2000). Análise cladística do gênero *Octobranthus* Marion & Bobretzky, 1875 (Trichobranchidae: Polychaeta). *Notas Técnicas da Facimar*, 4, 43-48.
- Garraffoni, A. R. S. & Lana, P. C. (2002). Is *Filibranthus*, Malm 1874 (Trichobranchidae: Polychaeta) a natural taxon? *Sarsia*, 87, 472-477.
- Garraffoni, A. R. S. & Lana, P. C. (2003). Species of *Terebellides* (Polychaeta, Terebellidae, Trichobranchinae) from the Brazilian coast. *Iheringia*, 93, 355-363.
- Garraffoni, A. R. S. & Lana, P. C. (2004a). Life histories of Terebellidae (Polychaeta: Annelida) as a basis for phylogenetic analyses. In M. Bentley (ed.) *Abstract of the 10th International Congress on Invertebrate Reproduction and Development, Newcastle*. (pp. 64).
- Garraffoni, A. R. S. & Lana, P. C. (2004b). Cladistic analysis of the subfamily Trichobranchinae (Polychaeta, Terebellidae). *Journal of Marine Association of United Kingdom*, 84, 973-982.
- Garraffoni, A. R. S., Lana, P. C. & Hutchings, P. (2005). A catalogue of the Trichobranchinae (Polychaeta: Terebellidae) of the world. *Zootaxa*, 1065, 1-27.
- Giangrande A. (1997). Polychaeta reproductive patterns, life cycles and life histories: an overview. *Oceanography Marine Biology Annual Review*, 35, 323-386.

- Glasby, C. J., Hutchings, P. A. & Hall, K. (2004). Assessment of monophy and taxon affinities within the polychaete clade Terebelliformia (Terebellidae). *Journal of Marine Association of United Kingdom*, 84, 961-971.
- Grube, A. E. (1850). Die Familien der Anneliden. *Archiv für Naturgeschichte*, 16, 249-364.
- Grube, A. E. (1851). Annulaten. *Reise in den äussersten Norden und Osten Sibiriens während der Jahre 1843 und 1844, mit allerhöchster Genehmigung auf Veranstaltung der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zu St. Petersburg*, 2, 1-24
- Hartman, O. (1944). Polychaetous annelids from California, including the descriptions of two new genera and nine new species. *Allan Hancock Pacific Expedition*, 10, 239-388.
- Hartman, O. (1959). Catalogue of the polychaetous annelids of the world. Part II. *Occasional Paper of Allan Hancock Foundation*, 23, 355-628.
- Hartman, O. (1963). *Reteterebella queenslandia*, a new genus and species of polychaetous annelid from Queensland, Australia. *Records of the Australian Museum*, 25, 355-357.
- Hartmann-Schröder, G. (1971). Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta. *Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile nach ihren Merkmalen und nach ihrer Lebensweise*, 58, 1-594.
- Hausen, H. (2005). Chaetae and chaetogenesis in polychaetes (Annelida). *Hydrobiologia*, 535/536, 37-52.
- Hessle, C. (1917). Zur Kenntnis der terebellomorphen Polychaeten. *Zoologiska Bidrag från Uppsala*, 5, 39-258.
- Hilbig, B. (2000). Family Terebellidae. In J.A. Blake, B. Hilbig, & P. V. Scott. *Taxonomic Atlas of the Benthic Fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel* (pp. 231- 293). Santa Barbara: Santa Barbara Museum of Natural History.
- Hissmann, K. (2000). *Lanice arakani*, a new species of the family Terebellidae (Polychaeta: Sedentaria) from seamounts of the West Mariana Ridge. *Journal of Marine Association of United Kingdom*, 80, 249-257.
- Holthe, T. (1976). *Paramphitrite tetrabanchia* gen. et sp. nov. A new terebellid polychaet from western Norway. *Sarsia*, 61, 59-62.

- Holthe, T. (1977). The systematic position of *Artacamella* Hartman, 1955 (Polychaeta, Terebellomorpha). *Sarsia*, 63, 35-37.
- Holthe, T. (1986a). *Polychaeta Terebellomorpha. Marine Invertebrates of Scandinavia.* vol. 7. Norway: Norwegian University.
- Holthe, T. (1986b). Evolution, systematics, and distribution of the Polychaeta Terebellomorpha, with a catalogue of the taxa and bibliography. *Gunneria*, 55, 1-236.
- Hsieh, H. L. (1994). *Amphitrite lobocephala*, a new species (Polychaeta: terebellidae) from Taiwan. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 107, 517-532.
- Hutchings, P. A. (1974). Polychaeta of Wallis Lake, New South Wales. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, 98, 195-195.
- Hutchings, P. A. (1977). Terebelliform Polychaeta of the families Ampharetidae, Terebellidae and Trichobranchidae from Australia, chiefly from Moreton Bay, Queensland. *Records of Australian Museum*, 31, 1-38.
- Hutchings, P. A. (1990). Terebellidae (Polychaeta) from the Hong Kong region. In B. Moreton (ed.), *Proceedings of the Second International Workshop on the Marine Flora and Fauna of Hong Kong and Southern China* (pp. 377-412). Hong Kong: University of Hong Kong.
- Hutchings, P. A. (1993). New species of the family Terebellidae (Polychaeta) from Rottneest Island, Western Australia. In F.E. Wells, D.I. Walker, H. Kirkman & R. Lethbridge (eds.), *Proceedings of the 5th International Marine Biological Workshop. The Marine Flora and Fauna of Rottneest Island, Western Australia* (pp. 321-330) Records Western Australian Museum, vol 2.
- Hutchings, P. A. (1997a). New species of the family Terebellidae (Polychaeta) from Darwin Harbour Australia. In R. Hanley (ed.) *Proceedings of the 6th International Marine Biological Workshop. The Marine Flora and Fauna of Darwin Harbour, Northern Territory.* (pp. 133-161). Darwin: Beagle.
- Hutchings, P. A. (1997b). New species of the family Terebellidae (Polychaeta) from Abrohlos Island, Western Australia. In: F.E. Wells. (ed.) *Proceedings of the 7th International Marine Biological Workshop. The Marine Flora and Fauna of Abrohlos Island, Western Australia* (pp. 459-502). Western Australian Museum. Vol 2.
- Hutchings, P. (2000a). Family Trichobranchidae. In P.L. Beesley, G.L.B Ross & C. J. Glasby (Eds.) *Polychaeta & Allies: The Southern Synthesis. Fauna of Australia.* Vol.

- 4a *Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula* (pp. 232-235)
Melbourne: CSIRO.
- Hutchings, P. (2000b). Family Trichobranchidae. In P.L. Beesley, G.L.B Ross & C. J. Glasby (Eds.) *Polychaeta & Allies: The Southern Synthesis. Fauna of Australia. Vol. 4a Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula* (pp. 226-232)
Melbourne: CSIRO.
- Hutchings, P. A. & Glasby, C. J. (1986a). A revision of the genus *Euthelepus* (Terebellidae: Polychaeta). *Records of Australian Museum*, 38, 105-117.
- Hutchings, P. A. & Glasby, C. J. (1986b). The Polycirrinae (Polychaeta: Terebellidae) from Australia. *Records of Australian Museum*, 38, 319-350.
- Hutchings, P. A. & Glasby, C. J. (1986c). A revision of the genus *Euthelepus* (Terebellidae: Thelepinae). *Records of Australian Museum*, 38, 105-117.
- Hutchings, P. A. & Glasby, C. J. (1987). The Thelepinae from Australia, with a discussion of the generic and specific characters of the family. *Bulletin of Biological Society of Washington*, 7, 217-250.
- Hutchings, P. A. & Glasby, C. J. (1988). The Amphitritinae (Polychaeta: Terebellidae) from Australia. *Records of Australian Museum*, 40, 1-60.
- Hutchings, P. A. & Glasby, C. J. (1991). Phylogenetic implications of the biogeography of Australian Terebellidae (Polychaeta). *Ophelia*, 5, 565-572.
- Hutchings, P. A. & Glasby, C. J. (1990). Additional new species of family Terebellidae (Polychaeta) from Western Australia, with a key to all described species from the region. In F.E.Wells, D.I Walker, H. Kirkman & R. Lethbridge (eds). *The Flora and Fauna of the Albany Area, Western Australia* (pp. 251-289). Records Western Australian Museum, vol 1.
- Hutchings, P. A. & Murray, A. (1984). Taxonomy of polychaetes from the Hawkesbury River and the southern estuaries of New South Wales, Australia. *Records of Australian Museum*, 36, 1-119.
- Hutchings, P. A. & Peart, R. (2000). A revision of the Australian Trichobranchidae (Polychaeta). *Invertebrate Taxonomy*, 14, 225-272.
- Hutchings, P. A. & Rainer, S. F. (1979). The polychaete fauna of Careel Bay, Pittwater, New South Wales, Australia. *Journal of Natural History*, 13, 745-795.

- Hutchings, P. A. & Smith, R. (1997). Descriptions of new species and comments on previously described species of terebellid polychaetes from New Zealand and Australia. *Bulletin of Marine Science*, 60, 324-349.
- Imajima, M. & Williams, S. J. (1985). Trichobranchidae (Polychaeta) chiefly from the Sagami and Suruga Bays, collected by R/V Tansei Maru (Cruises KT-65-76). *Bulletin of the National Science Museum*, 11, 7-18.
- ICZN (1985). International Code of Zoological Nomenclature. International Trust for Zoological Nomenclature in Association with British Museum (Natural History), Third edition, London, 338 pp.
- Jamieson, B. G. & Rouse, G. W. (1989). The spermatozoa of the Polychaeta (Annelida): An ultrastructural review. *Biological Revision*, 64, 93-157.
- Kritzler, H. (1971). Observations on a new species of *Streblosoma* from the northeast Gulf of Mexico (Polychaeta, Terebellidae). *Bulletin of Marine Science*, 21, 904-913.
- Kritzler, H. (1984). Chapter 53. Family Trichobranchidae Malmgren, 1866. In J.M. Uebelacker & P. G. Johnson (Eds), *Taxonomic guide to the Polychaetes of the Northern Gulf of Mexico*. (pp. 53,1-53,6). Alabama: Vitor & Associates.
- Kritzler, H. (1984). Chapter 52. Family Terebellidae Grube 1850. In J.M. Uebelacker & P. G. Johnson (Eds), *Taxonomic guide to the Polychaetes of the Northern Gulf of Mexico*. (pp. 52,1-52,72). Alabama: Vitor & Associates.
- Kupriyanova, E. K. (2003). Live history evolution in Serpulimorph polychaetes: a Phylogenetic analysis. *Hydrobiologia*, 496,105-114.
- Londono-Mesa, M. (2003). Revision of *Spinospaera* and establishment of the genus *Hutchingsiella* (Polychaeta: Terebellidae: Terebellinae). *Journal of Marine Association of United Kingdom*, 83, 747-759.
- Londoño-Mesa, M. H. & Carrera-Parra, L. F. (2005). Terebellidae (Polychaeta) from the Mexican Caribbean with description of four new four species. *Zootaxa*, 1057, 1-44.
- Macdonald, T. A. (2003). Phylogenetic relations among spirorbid subgenera and evolution of opercular brooding. *Hydrobiologia*, 496, 125-143.
- Malmgren, A. J. (1886). Nordiska Hafs-Annulater. *Öfversigt af Kongliga Vetenskaps-Akademiens. Förhandlingar*, 22, 335-410.
- Marconi, G. & Bhaud, M. (1995). New observation on the terebellid (Polychaeta) aulophore larvae on the French coast. *Ophelia*, 43, 229-244.

- McHugh, D. (1993). A comparative study of Reproduction and development in the Polychaeta family Terebellidae. *Biological Bulletin*, 185, 153-167.
- McHugh, D. (1995). Phylogenetic analysis of the Amphitritinae (Polychaeta: Terebellidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 11, 405- 429.
- Moore, J. P. (1903). Polychaeta from the coastal slope of Japan and from Kamchatka and Bering Sea Journal: *Proceedings of the Academy of Natural Sciences, Philadelphia*, 55, 401-490.
- Müller, O. F. (1771). *Von Würmern des süssen und salzigen*. Copenhagen:Wassers.
- Nixon, K. 1999. *Winclada*. Department of Plant Biology, Cornell University, Ithaca, NY.
- Nixon, K. C. & Carpenter, J. M. (1993). On outgroups. *Cladistics*, 9, 413-426.
- Nixon, K. C. & Davis, J. I. (1991). Polymorphic taxa, missing values and cladistic analysis. *Cladistics*, 7, 233-241.
- Nogueira, J. M. M. (2000). *Anelídeos poliquetas associados ao coral Mussismilia hispida (Verril, 1868) em ilhas do litoral do Estado de São Paulo. Phyllococida, Amphinomida, Eunicida, Spionida, Terebellida e Sabellida*. Tese de doutorado não publicada, Universidade de São Paulo.
- Nogueira, J. M. M. (2003). A new species of *Paraeupolymnia* Young & Kritzler 1986 (Polychaeta: Terebellidae: Terebellinae) from Brazil. *Scientia Marina*, 67, 403-411.
- Nogueira, J. M. M. & Amaral, A. C. Z. (2001). New terebellids (Polychaeta: Terebellidae) living in colonies of a stony coral in the state of São Paulo, Brazil. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 114, 285-296.
- Nogueira, J. M. M., Hutchings, P. A. & Amaral, A. C. Z. (2003). *Articulatia*, a new genus of Terebellinae (Polychaeta: Terebellidae) living in Brazilian corals. *Journal of Marine Association of United Kingdom*, 83, 761-770.
- Nygren, A. & Sundberg, P. (2003). Phylogeny and evolution of reproductive modes in Autolytinae (Syllidae, Annelida). *Molecular Phylogenetic Evolution*, 29, 235-249.
- Nygren, A., 1999: Phylogeny and reproduction in Syllidae (Polychaeta). *Zoological Journal of Linnean Society*, 126, 365–386.
- Orrhage, L. (2001). On the anatomy of the central nervous system and the morphological value of the anterior end appendages of Ampharetidae, Pectinariidae and Terebellidae. *Acta Zoologica*, 82, 57-71.

- Page, R. D. M. (1996). *Treeview*, versão 1.6.6
<http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/rod.html>.
- Page, R. D. M. (2001). *NDE*, versão 0.5.0
<http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/rod.html>.
- Patterson, C. 1982. Morphological characters and homology. In: Problems of Phylogenetic Reconstruction, In E.D. Joysey, K.A. Friday (eds.). *Problems of Phylogenetic Reconstruction* (pp. 21-74). London: Academic Press.
- Pearson, T. H. (1969). *Scionella lornensis* sp. nov., a new terebellid (Polychaeta: Annelida) from the west coast of Scotland, with notes on the genus *Scionella* Moore, and a key to the genera of the Terebellidae recorded from European waters. *Journal Natural History*, 3, 509-516.
- Platnick, N. I., Griswold, C. E. & Coddington, J. A. On missing entries in cladistic analysis. *Cladistics*, 7, 337-343.
- Pleijel, F. (1995). On character coding for phylogeny reconstruction. *Cladistics*, 11, 309-315.
- Polloni, P.T., Rowe, G. T. & Teal, J. M. (1973). *Biremis blandi* (Polychaeta: Terebellidae), new genus, new species, caught by D.S.R.V. "Alvin" in the tongue of the Ocean, New Providence, Bahamas. *Marine Biology*, 20, 170-175.
- Prendini, L. (2002). Species or Supraspecific taxa as terminals in cladistic analysis? Groundplans versus exemplars revisited. *Systematic Biological*, 50, 290-300.
- Radashevsky V. I. (em preparação). Spionidae (Annelida: Polychaeta): thoughts on the way to cladistic analysis of the group.
- Rouse, G. W. & Fauchald, K. (1997). Cladistics and polychaetes. *Zoologica Scripta*, 26, 269-301.
- Rouse, G. W. & Fitzhugh, J. K. (1994). Broadcasting fables: is external fertilization really primitive? Sex, size, and larvae in sabellid polychaetes. *Zoologica Scripta*, 23, 271-312.
- Rouse, G. W. & Pleijel, P. (2001). *Polychaetes*. London: Oxford.
- Rousset, V., Rouse, G. W., Féral, J. P., Desbruyères, D. & Pleijel, F., (2003). Molecular and morphological evidence of Alvinellidae relationships (Terebelliformia, Polychaeta, Annelida). *Zoologica Scripta*, 32, 185-197.

- Rozbaczylo, N. & Méndez, M. A. (1996). *Artacama valparaisiensis*, a new species of Terebellidae (Annelida: Polychaeta) from subtidal soft bottoms of Valparaiso Bay, Chile. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 109, 138-142.
- Saphronova, M. A. (1991). Redescription of some species of *Scionella* Moore, 1903, with a review of the genus and comments on some species of *Pista* Malmgren, 1866 (Polychaeta: Terebellidae). *Ophelia*, 5, 239-247.
- Solis-Weiss, V., Fauchald, K. & Blankensteyn, A. (1991). Trichobranchidae (Polychaeta) from shallow warm water areas in the Western Atlantic Ocean. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 104, 147-158.
- Swofford, D. L. (2001). *PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony, Version 4.0beta10*. Computer program and manual distributed by Center de biodiversity, Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.
- Thorson, G. (1946). Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planktonic larvae in the Sound (Øresund). *Meddelelser fra Kommissionen for Danmarks Fiskeri- Og Havundersøgelser, Serie: Plankton*, 4, 1-523.
- Tourtellotte, G. & Kritzler, H. (1988). *Scionella papillosa*, A new species of Polycheta (Polychaeta: Terebellidae) from the southwest Florida Continental Shelf. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 101, 79-82.
- Ushakov, P. 1955. *Polychaeta from the Far-Eastern Seas of the USSR*. Moscow: Akademiya NAUK SSS.
- Westheide, W. (2003). A temporarily planktonic terebellid Polychaeta. *Journal of Marine Association of United Kingdom*, 83, 771-774.
- Williams, S. J. (1984). The status of *Terebellides stroemii* (Polychaeta: Trichobranchidae) as a cosmopolitan species, based on a worldwide morphological survey, including description of new species. In P. A. Hutchings (Ed) *Proceedings of the First International Polychaete Conference*, (pp. 118-142). Sydney: The Linnean Society of New South Wales.
- Wilson, D. P. (1928). Post-larval Development of *Loimia medusa* Sav. *Journal of Marine Association of United Kingdom*, 15, 129-149.
- Wilson, W. H. (1991). Sexual reproductive modes in Polychaetes: classification and diversity. *Bulletion of Marine Sciencia*, 48, 500-516.

- Yeates, D. K. (1995). Groundplans and exemplars: paths to the tree of life. *Cladistics*, 11, 343-357.
- Young, M. W. & Kritzler, H. (1987). *Paraeupolymnia*, a new genus of terebellid (Polychaeta: terebellidae) from belize. *Proceedings of Biological Society of Washington*, 100, 687-690.
- Zhadan, A. E. & Tzetlin, B. (2003). Comparative study of the diaphragm (gular membrane) in Terebelliformia (Polychaeta, Annelida). *Hydrobiologia*, 496, 269-278. 2003.

Capítulo 5. Padrões de distribuição em Terebellidae (Annelida: Polychaeta): uma aplicação da análise de parcimônia de endemismo (PAE)¹

RESUMO

Este trabalho discute os padrões biogeográficos da família Terebellidae, por meio da análise de parcimônia de endemismo (PAE), aplicada a espécies e gêneros distribuídos em águas rasas e na plataforma continental de todo o globo. Os padrões hierárquicos foram identificados nos cladogramas da análise de parcimônia de endemismo pelo teste de congruências a partir de padrões derivados da biogeografia cladística e evidências geológicas. Os dois cladogramas de áreas obtidos indicam que muitos dos terebelídeos existentes atualmente no Hemisfério Sul (Clado Gondwânico) originaram-se de ancestrais da Laurásia ou que vicariaram diretamente de uma linhagem ancestral comum a algumas áreas do Norte, caso dos clados Brasileiro, América do Sul e Antártico. A presente análise também mostrou um alto nível de endemismo das espécies estudadas, além da existência de incongruências com outras análises biogeográficas aplicadas a outros grupos de invertebrados marinhos, como as esponjas.

Palavras chaves: Trichobranchinae, Thelepodinae, Polycirrinae, Terebellinae, áreas de endemismo, biogeografia, PAE.

INTRODUÇÃO

Estudos biogeográficos possuem dois estágios distintos, o primeiro baseado na conjectura da história comum, ou seja, na suposição de que diferentes táxons estão integrados no espaço e no tempo (homologia biogeográfica primária) e o segundo, no estudo da análise de parcimônia que refuta ou corrobora a hipótese da homologia biogeográfica primária previamente estabelecida em homologia biogeográfica secundária (Morrone, 2001).

A Panbiogeografia é uma ferramenta utilizada na identificação e detecção da homologia biogeográfica primária, enquanto a biogeografia cladística é usada para a refutação ou confirmação da homologia biogeográfica secundária (Morrone e Crisci, 1995). Por outro lado, uma metodologia

¹ Artigo formatado, submetido e aceito (no prelo) por Scientia Marina

alternativa ao conhecimento cladístico, mas que também permite a elucidação de padrões de distribuição faunal utilizando a similaridade da biota estudada, é a análise de parcimônia de endemismo (em inglês Parsimony Analysis of Endemicity). A PAE, segundo Cracraft (1991), está baseada na condição *a priori* de que o grupo interno (taxonômico) seja monofilético.

Fazendo um paralelo entre a análise cladística e a análise de parcimônia de endemismo, os tradicionais táxons do grupo interno e externo representam as áreas geográficas (“táxons-como-áreas”). Desta forma, os caracteres representam as distribuições dos táxons nas diferentes áreas de ocorrência (“caracteres-como-táxons”). As áreas as quais os animais estão distribuídos são chamadas de “unidades geográficas operacionais” (UGOs). Para a utilização da PAE é necessário o reconhecimento dos “UGOs” através de uma das três maneiras possíveis: localidades (Rosen, 1988), áreas previamente delimitadas (Cracraft, 1991), ou quadrantes (Morrone, 1994).

Atualmente, a PAE tem sido utilizado não somente como ferramenta para a detecção de padrões de distribuição, mas também para a detecção de áreas de endemismo (e.g. Silva e Oren, 1996; Linder, 2001). Diferentemente da biogeografia cladística, a PAE não necessita de um estudo filogenético prévio do grupo estudado (Rosen, 1988; Glasby e Alvarez, 1999). Dessa forma, a utilização deste método possibilita apenas a identificação da história das áreas e localidades analisadas, não demonstrando ou revelando nenhuma informação a respeito do processo que acarretou a distribuição observada atualmente.

Os terebelídeos, um dos grupos mais diversificados dentro dos poliquetas, possuem uma distribuição mundial, ocorrendo de águas rasas até oceanos profundos (Holthe, 1986a; Hutchings, 2000; Capítulo 4 desta tese). A família compreende mais de 550 espécies agrupadas em quatro subfamílias, Terebellinae, Polycirrinae, Thelepodinae, e Trichobranchinae (Rouse e Pleijel, 2001; Garraffoni e Lana, 2004a; Capítulo 4 desta tese). Contudo, o *status* taxonômico desta última subfamília não é consensual (Hutchings, 2000; Colgan *et al.*, 2001; Rousset *et al.*, 2003; Glasby *et al.*, 2004; Garraffoni *et al.* 2005).

Apesar dos excelentes trabalhos taxonômicos desenvolvidos por Hessle (1917), Fauvel (1927), Hutchings (1977, 1990, 1997a,b), Hutchings e Glasby (1986a,b,c, 1987, 1988, 1990), Banse (1980) e Holthe (1986a), as informações biogeográficas a respeito dos terebelídeos são bastante escassas. Esse mesmo panorama é observado nos demais táxons que compõem os Polychaeta (Glasby, 1999) ou para os demais organismos marinhos (Hajdu, 1998). O único estudo

biogeográfico publicado para os Terebellidae foi realizado por Hutchings e Glasby (1991) que estudaram somente as espécies já descritas para a Austrália. Entretanto, estes autores não utilizaram nenhum método analítico explícito de biogeografia para testar suas hipóteses de trabalho.

O presente trabalho teve como objetivo analisar os padrões de distribuição das espécies de Terebellidae encontradas mundialmente em águas rasas e na plataforma continental, utilizando a análise de parcimônia de endemismo (PAE). Devido à carência de estudos filogenéticos conclusivos utilizando espécies de Terebellidae como grupo interno (McHugh 1995; Glasby *et al.* 2004; Capítulo 4 desta tese), a PAE é atualmente a única metodologia consistente para estudos e descrições de padrões de distribuição nesse grupo. Para a análise dos padrões de distribuição foi considerado que nenhuma área de endemismo existente para as espécies de Terebellidae foi derivada a partir da divisão da Pangea em Laurásia e Gondwana. A hipótese foi contrastada, na medida do possível, com outros grupos marinhos a fim de delimitar padrões de distribuição observados em larga escala entre esses diferentes táxons.

MATERIAL E MÉTODOS

Áreas de endemismos

A partir dos trabalhos de Craw (1988), Cracraft (1991), Morrone (1998) e Glasby e Alvarez (1999), as áreas de endemismo foram delimitadas *a priori*. Para uma determinada região ser considerada como área de endemismo, deve conter pelo menos duas espécies que possuam os mesmos limites de distribuição ou limites muito próximos (Platnick, 1991). 30 áreas de endemismo ou UGOs (Fig. 1) foram reconhecidas e utilizadas na presente análise, tomando-se como base estudos similares com distintos invertebrados marinhos (van Soest e Hajdu, 1997; Hajdu, 1998; Glasby, 1999).

Escolha dos táxons

O conjunto de dados estudados foi restrito apenas às áreas de plataforma continental. As áreas de endemismo presentes em oceanos profundos foram excluídas por quatro motivos: 1) as espécies de Terebellidae são pobremente conhecidas e subamostradas nesses ambientes; 2) oceanos profundos são barreiras naturais para a maioria das espécies que ocorrem na plataforma continental (Glasby e Alvarez, 1999); 3) distintas pressões evolutivas operam sobre os táxons que habitam as

zonas de mar profundo e os táxons que habitam águas mais rasas, 4) há dificuldades reais para o reconhecimento dos limites das UGOs em águas profundas.

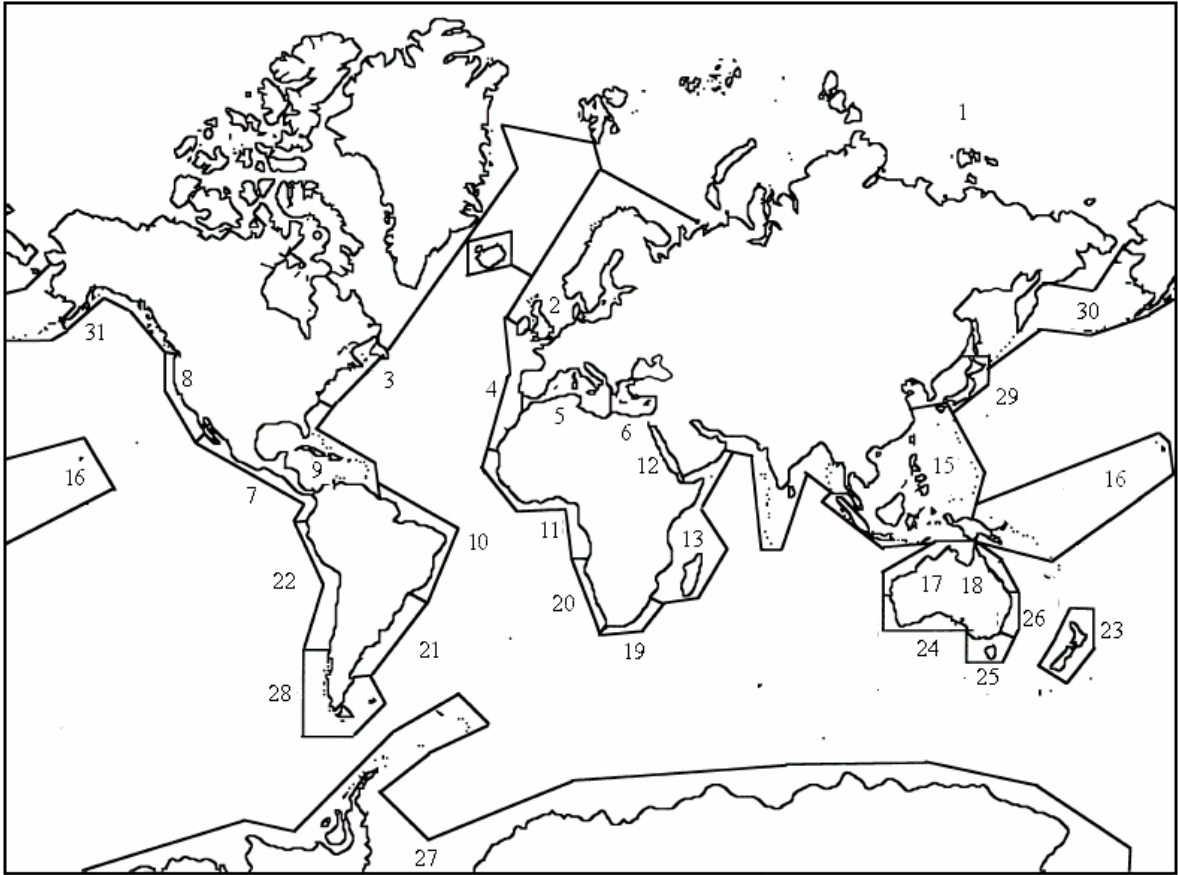


Figura 1. Áreas de endemismo utilizadas no presente estudo e numeradas de 1-30 (modificado de van Soest e Hajdu, 1997; Glasby, 1999). 1, Ártico; 2, Boreal Atlântico Leste; 3, Boreal Atlântico Oeste; 4, Atlântico Nordeste; 5, Mediterrâneo Oeste; 6, Mediterrâneo Leste; 7, Californiano; 8, Pacífico Oeste; 9, Caribenho; 10, Brasileiro; 11, Oeste Da África; 12, Mar Vermelho; 13, Oceano Índico Oeste; 14, Oceano Índico Central; 15, Indo Malasiano; 16, Pacífico Central; 17, Noroeste Australiano; 18, Nordeste Australiano; 19, África do Sul; 20, Sudoeste Africano; 21, Sudoeste Atlântico; 22, Chileno; 23, Nova Zelândia; 24, Sudoeste Australiano; 25, Sudeste Australiano; 26, Tasmânico; 27, Antártico; 28, Magelânico; 29, Mar do Japão-China; 30, Pacífico Boreal.

A presente análise incluiu 208 espécies representando 62 gêneros válidos das quatro subfamílias de Terebellidae. Nem todas as espécies foram incluídas, já que muitas delas possuíam apenas um único registro, não fornecendo nenhuma informação para o esclarecimento das relações entre as áreas estudadas (Glasby e Alvarez, 1999; Enghoff, 2000). Além disso, juntamente com a

distribuição das espécies foi considerada também a distribuição de 36 gêneros que possuíam pelo menos duas espécies presentes em no mínimo duas áreas de endemismo distintas (Platnick, 1991; Glasby e Alvarez, 1999).

Como sugerido por Glasby e Alvarez (1999), foram excluídos *a priori* as espécies cosmopolitas. Na prática, é difícil definir se os registros de cosmopolitismo constituem padrões naturais ou se apenas refletem amostragens inadequadas, problemas na taxonomia da espécie ou simplesmente identificações incorretas. Muitas das espécies de terebelídeos aqui analisadas, antes tratadas como cosmopolitas, mas estão sendo paulatinamente redescritas e reconhecidas como espécies novas (Williams, 1984; Hutchings e Glasby, 1986a, b, c; Solis-Weiss *et al.*, 1991; Hutchings e Peart, 2000).

Os dados de distribuição das espécies foram obtidos diretamente da literatura, priorizando as monografias, revisões e listas de espécies produzidas por especialistas no grupo (Malmgren, 1866; Hessle, 1917; Fauvel, 1927; Monro, 1936; Day, 1955, 1967; Hartman, 1955, 1965, 1966; Imajima e Hartman, 1964; Hartmann-Schröder, 1965; Knox e Cameron, 1971; Kritzler, 1971; Hutchings, 1977, 1990, 1993, 1997a,b; Hutchings e Glasby 1986a, b, c, d, 1987, 1988, 1991, 1995; Banse, 1980; Kingston e Mackie, 1980; Williams, 1984; Imajima e Williams, 1985; Holthe, 1986a, b; Blankensteyn, 1986; Blankensteyn e Lana, 1987; Solis-Weiss *et al.*, 1991; Hutchings e Smith, 1997; Hutchings e Peart, 2000; Nogueira e Amaral, 2001; Nogueira *et al.*, 2003; Garraffoni e Lana, 2003), na impossibilidade de checar ou identificar toda a literatura relevante, dispersa em centenas de referências de difícil acesso.

Análise da matriz de dados

A matriz de dados foi construída e editada no programa Nexus Data Editor 0.0.5 (Page, 2001) e a análise de parcimônia de Dollo foi realizada através do programa PAUP 4.0 beta10 (Swofford, 2001); a opção de busca escolhida foi a heurística, com adição aleatória, 100 réplicas, os ramos com comprimento zero foram colapsados e o MULPARS foi ativado. Os táxons foram codificados apenas como ausente (0) e presente (1) em cada uma das áreas constituintes da matriz de dados, integralmente disponível em <http://www.cem.ufpr.br/garraffoni/paedollo.nex>. As áreas hipotéticas ancestrais utilizadas na presente análise para o enraizamento do cladograma foram todas codificadas como “zeros” (ausente).

A matriz de dados resultante (<http://www.cem.ufpr.br/garraffoni/paedollo.nex>) foi analisada segundo a metodologia da PAE (Rosen, 1988; Platnick, 1991; Glasby e Alvarez, 1999) usando a parcimônia de Dollo. Esse tipo de parcimônia permite que um dado táxon apareça apenas uma vez numa determinada UGO, mas podendo ser perdido quantas vezes for necessário.

RESULTADOS

Nível de endemismo

Baseados nos dados de distribuição das UGOs, os integrantes da família Terebellidae exibiram um alto grau de endemismo (Tabela 1), com praticamente metade das espécies analisadas ocorrendo em apenas uma área (92 espécies ou 44,4% do total analisado). No entanto, esta taxa de endemismo pode ser considerada baixa quando comparada aos resultados obtidos por Glasby e Alvarez (1999), que investigaram a distribuição austral das famílias Eunicidae, Lumbrineridae, Oeonidae, Onuphidae, Serpulidae e Spionidae, com taxas superiores a 60%. As áreas do Atlântico Boreal Oeste, Atlântico Noroeste e Tasmânico exibiram os menores níveis de endemismo, com apenas uma espécie em cada área de endemismo. Por outro lado, apenas 5,4% das espécies (11 espécies) compartilharam o máximo de cinco áreas distintas, sendo esse último resultado muito semelhante ao obtido por Glasby e Alvarez (1999). As áreas do Sudeste Australiano e da Antártica possuíram os maiores níveis de endemismo com nove espécies cada uma (Tabela 2).

Tabela 1. Nível de endemismo entre as espécies de terebelídeos distribuídas em 30 diferentes áreas de endemismo.

Nº de áreas de endemismo	Nº de espécies (total em %)
1 área	92 (44, 4 %)
2 áreas	53 (25, 6 %)
3 áreas	32 (15, 5 %)
4 áreas	19 (9, 2 %)
5 áreas	11 (5, 4 %)
Total	208

O grande número de espécies presente no Sudeste Australiano não foi um resultado inesperado, visto que as áreas Australianas foram muito bem estudadas por Pat Hutchings e

colaboradores. O mesmo padrão aqui mostrado para os Terebellidae foi independentemente, observado em outros grupos de Polychaeta no mesmo continente (Hutchings, 1974; Hutchings *et al.*, 1978; Hutchings e Rainer, 1979a,b; Hutchings e Murray, 1984).

Tabela 2. Endemismo das espécies nas 30 áreas de distribuição mundial mostrando o número de espécies endêmicas e sua porcentagem em relação ao total.

Área de endemismo	Nº de espécies endêmicas
Sudoeste Australiano	9 (9, 7 %)
Antártico	9 (9, 7 %)
Mar do Japão-China	8 (8, 6 %)
Caribenho	7 (7, 5 %)
Nordeste Australiano	6 (6, 5 %)
Boreal Atlântico Leste	5 (5, 4 %)
Californiano	5 (5, 4 %)
Pacífico Oeste	5 (5, 4 %)
Noroeste Australiano	5 (5, 4 %)
Atlântico Nordeste	5 (5, 4 %)
Chileno	5 (5, 4 %)
Oceano Índico Central	4 (4, 3 %)
África do Sul	4 (4, 3 %)
Indo Malasiano	3 (3, 2 %)
Nova Zelândia	3 (3, 2 %)
Oeste da África	2 (2, 1 %)
Mar Vermelho	2 (2, 1 %)
Oceano Índico Oeste	2 (2, 1 %)
Boreal Atlântico Oeste	1 (1, 9 %)
Atlântico Noroeste	1 (1, 9 %)
Tasmânia	1 (1, 9 %)

PAE

Um total de 208 táxons distribuídos mundialmente foi incluído na presente análise, representando aproximadamente 55% das espécies atualmente conhecidas. Independente do fato de 96 espécies não serem informativas para a presente análise, o número final de espécies informativas (112) é muito superior às 80 propostas por Glasby e Alvarez (1999) para atender o critério de uma distribuição similar dos caracteres.

A análise da parcimônia de Dollo gerou dois cladogramas mais parcimoniosos, com topologias praticamente idênticas (Figura 2A e B), com 696 passos, índice de consistência (IC) = 0,351, e índice de retenção (IR) = 0,881. A única diferença entre os dois cladogramas foi a mudança no posicionamento da área do Atlântico Boreal Oeste. Em um dos cladogramas (Figura 2A), o

Atlântico Boreal Oeste foi arranjado como grupo irmão do clado formado por Atlântico Boreal Leste + todas as demais áreas de endemismos. No segundo cladograma (Figura 2B), a área do Atlântico Boreal Oeste foi grupo irmão apenas do clado das áreas (Atlântico noroeste ((Mediterrâneo Oeste, Mediterrâneo Leste) (((Oeste Africano, Oeste da África do Sul) (((África do Sul (((Oceano Índico Central (((Mar vermelho, Oeste do Oceano Índico)))))).

Em ambos os cladogramas, os clados mais apicais foram formados por áreas derivadas da supercontinente Gondwana (Caribenha ((Magelânico, Antártica) ((Brasileiro, Sudoeste Atlântico) (((Chileno, Nova Zelândia)))) ou ((Nordeste Australiano) ((Pacífico Central, Noroeste Australiano) (((Sudeste Australiano) (((Sudoeste Australiano, Tasmânico)))))), enquanto os clados basais foram formados por áreas provenientes da Laurásia. Entretanto, não foi observada uma completa e/ou esperada divisão em dois clados, um Gondwânico e outro Laurásico.

DISCUSSÃO

Limitações do estudo

Apesar da presente análise ter priorizado, para a obtenção dos padrões de distribuição, a literatura produzida por especialistas, a acurácia das identificações continua sendo um fator limitante da técnica. Neste sentido, os padrões biogeográficos discutidos a seguir são totalmente dependentes da qualidade de tais identificações. Como destacado por Glasby e Alvarez (1999) e de Grave (2001), outras limitações importantes na análise de parcimônia de endemismo são a capacidade de dispersão das larvas e o número relativo de táxons escolhidos nas diferentes áreas de endemismo.

Em relação à capacidade de dispersão larval, Glasby e Alvarez (1991) sugeriram que espécies planctotróficas devem ser excluídas da análise. Esse tipo de larva sobrevive por longos períodos na coluna d'água, possibilitando assim, uma ampla distribuição dos adultos. Até o momento, a biologia da reprodução e história de vida foram estudados em pelo menos 25 espécies de Terebellidae distribuídas em 17 gêneros diferentes (Garraffoni e Lana, 2004b). Desse total, apenas as espécies dos gêneros *Loimia* e *Lanice* possuem a larva do tipo aulófora que pode sobreviver longos períodos (meses ou até mesmo um ano) no plâncton (Bhaud, 1988; McHugh, 1993; Garraffoni e Lana, 2004b; Capítulo 1 desta tese). Outros gêneros estudados, como *Thelepus*,

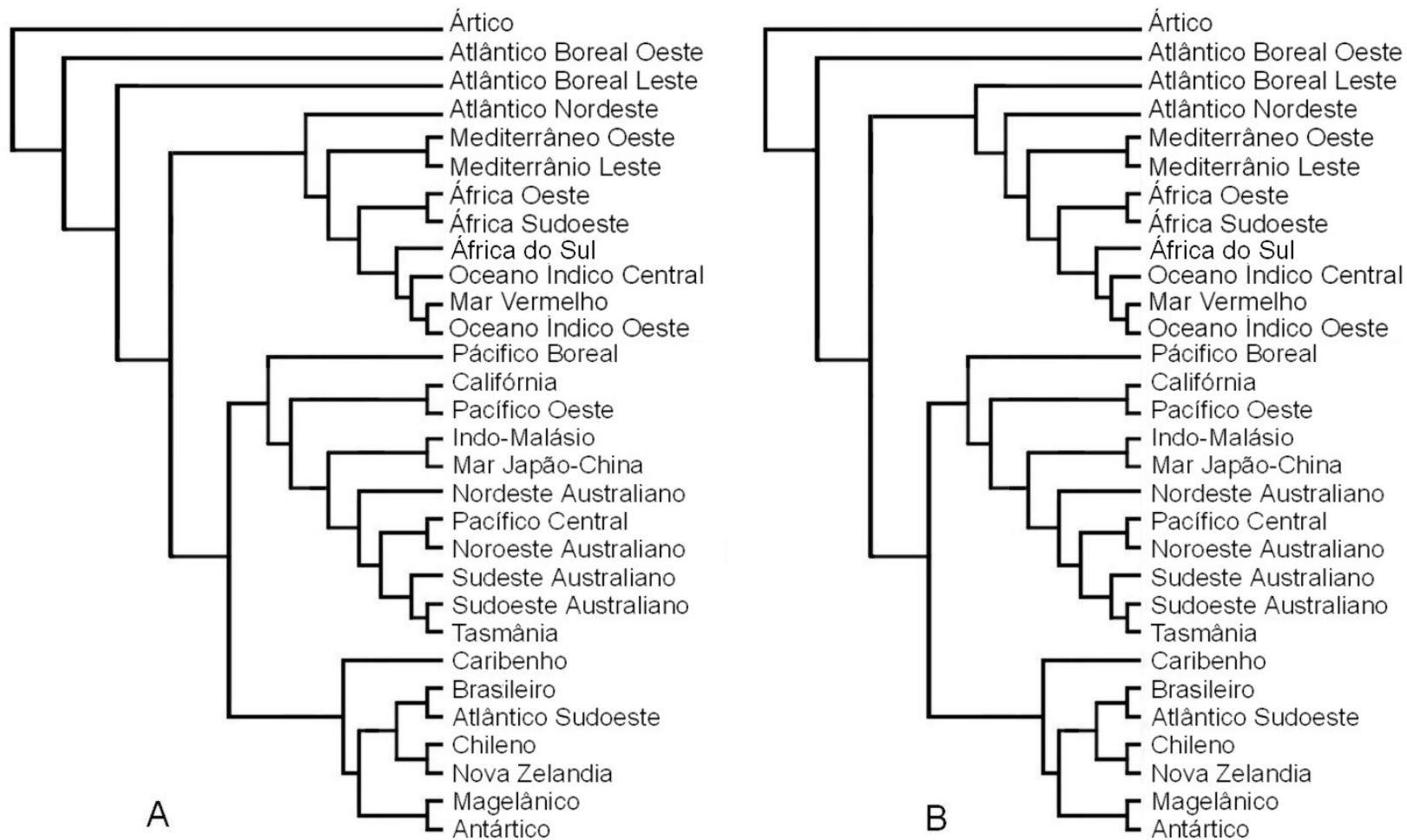


Figura 2. Dois cladogramas igualmente parcimoniosos com a pressuposição de não dispersão (parcimônia de Dollo) para as 30 áreas de endemismo.

Trichobranthus, *Terebellides*, *Neoleprea*, *Neoamphitrite*, *Nicolea*, *Eupolymnia*, *Amphitrite* e *Amaena*, possuem larvas lecitrotólicas (que permanecem por poucas horas ou dias no plâncton) ou desenvolvimento direto no interior do tubo ou em uma massa gelatinosa nas suas proximidades. No presente trabalho foram utilizadas apenas três espécies de *Lanice* e seis espécies de *Loimia* contra um total de 201 espécies que, provavelmente, possuem desenvolvimento direto ou larva lecitotrófica (Capítulo 1 desta tese). Assim, o pressuposto de que a ampla distribuição ou cosmopolitismo de uma dada espécie não pode ser tratado como limitante da presente análise.

Outro possível problema é que o nível do conhecimento taxonômico e dos padrões de distribuição variam com as áreas de endemismo. Atualmente, as faunas de poliquetas da África do Sul, Austrália, Mar do Norte, Europa e leste e oeste da América do Norte são muito mais conhecidas do que nas demais áreas do globo (Hessle, 1917; Hartman, 1955, 1965; Day, 1955, 1967; Holthe, 1986a, b; Hutchings, 1977, 1990, 1993, 1997a; Hutchings e Glasby, 1986a, b, c, 1987, 1988, 1991, 1995). Por outro lado, extensas áreas da América do Sul e das costas africanas permanecem virtualmente inexploradas no que se refere aos terebelídeos.

Cracraft (1991), Glasby e Alvarez (1991) e de Grave (2001) também enfatizaram que infelizmente a PAE não é capaz de utilizar a informação biogeográfica oriunda de um táxon presente em apenas uma área de endemismo, já que ele não fornece nenhuma informação que auxiliará na identificação da história de relação entre as áreas de endemismo irmãs analisadas.

Padrões hierárquicos

Os padrões de distribuição (Figs. 2 e 3) mostraram um padrão hierárquico, com as áreas do hemisfério Norte ocupando a porção basal nos cladogramas, e as massas de terra originadas da quebra de Gondwana predominantemente em ramos apicais. Tal posicionamento das áreas de endemismo define claramente que os continentes Africano, Sul Americano-Antártico e Australiano são independentemente enraizados por ex-componentes da Laurásia.

Baseados nos resultados da análise de parcimônia de endemismo, os padrões hierárquicos mostram que a forma ancestral do grupo que habita hoje o hemisfério Sul foi

originada no hemisfério Norte. Uma outra interpretação possível é que o clado formado pelas áreas Caribenha e Brasileira vicariaram diretamente de uma linhagem ancestral comum a algumas áreas do Norte. Os cladogramas da PAE também indicam que as áreas Euro-americanas (p.ex. Atlântico Boreal, Atlântico Nordeste, Mediterrâneo) são mais antigas que as áreas Asiáticas, Australianas e da América do Sul.

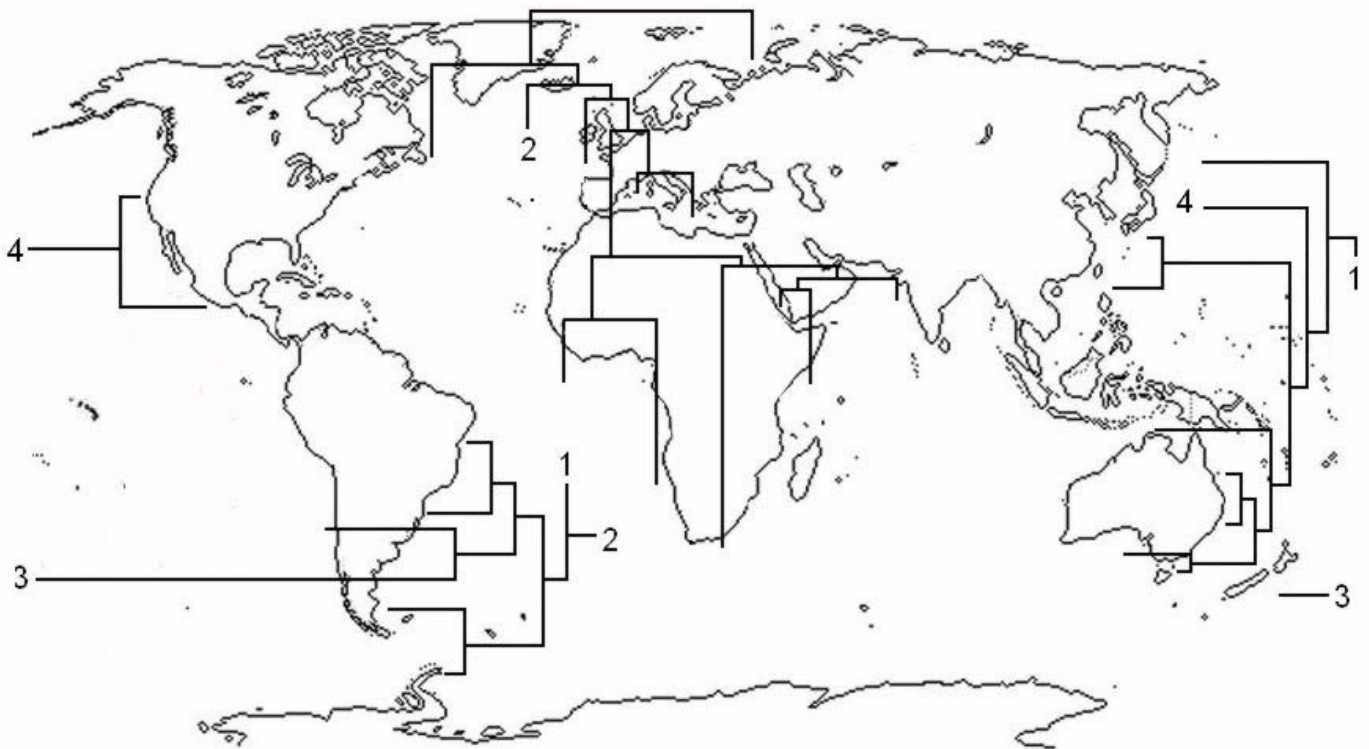


Figura 3. Cladograma da figura 2A plotado sobre o mapa mundi.

Infelizmente, poliquetas, incluindo os terebelídeos, não são facilmente fossilizados e seus registros são bastante escassos. Thomas e Smith (1998) descreveram possíveis fósseis de tubos de terebelídeos na Inglaterra e Canadá do Siluriano. Pickett (1972) também reportou tubos fossilizados na formação Erins Vale do Permiano superior e identificou como sendo produzidos por espécies da família. Thomson (1979) descreveu e estimou para o Devoniano um dos fósseis mais antigos de Flabelligeridae (um táxon dentro do clado Terebellida, de acordo com Rouse e Pleijel, 2001, mas veja Hall *et al.*, 2004 e Glasby *et al.*, 2004) encontrado na Austrália. Hay (2002), por sua vez, estudou fósseis de flabelligerídeos de Francis Creek em Illinois, estimando o seu aparecimento no Carbonífero superior.

Apesar da carência de dados fósseis, as poucas informações disponíveis reforçam os padrões hierárquicos demonstrados pela PAE no presente estudo. Os registros do Siluriano (Thomas e Smith, 1998) da Inglaterra e do Canadá são indicadores faunísticos da grande extensão do continente Euro-americano no passado. Sendo assim, a distribuição dos padrões baseados nos registros fósseis das áreas da América do Norte e da Europa indicam um forte relacionamento entre essas áreas. Outro ponto interessante é a estreita relação entre as áreas Indo-malasianas, Mar do Japão-China e Australianas. Esta alta congruência entre o Sudeste e Leste da Ásia com a massa de terras Australianas está de acordo com as reconstruções dos mapas geológicos hipotetizados para os períodos Devoniano, Siluriano e Pré-Siluriano (Hallam, 1994).

Outro forte indicativo da correta interpretação sobre a origem Euro-Americana dos terebelídeos e posterior diversificação através do hemisfério Sul, é a existência de alguns gêneros da família que compartilham as mesmas áreas de distribuição, como por exemplo, *Baffinia*, *Laphania*, *Leaena*, *Neoamphitrite*, *Nicolea*, e *Scionella*. Todos esses gêneros estão distribuídos pelas regiões Euro-americanas, Sudeste e leste da Ásia e Australásia, e seus padrões de distribuição podem sugerir que eles são provavelmente indicadores faunísticos da história geológica daquelas áreas.

Apesar da congruência das datas geológicas, o presente resultado não foi similar aos padrões descritos para esponjas (Hajdu, 1995; van Soest e Hajdu, 1997). Hajdu (1995) utilizou à Análise de Parcimônia de Brooks, PAE e análises de traços (Pan-biogeografia), obtendo um cladograma de áreas com a indicação de uma possível origem gondwânica para a maioria das esponjas tropicais. Na mesma linha, os resultados experimentais das relações das áreas de endemismo de van Soest e Hajdu (1997), gerados a partir de três metodologias distintas (Análise de Parcimônia de Brooks, análise de componentes, e Análise de Três Áreas) e codificando estratégias diferentes (“pressuposição 0” e “sem pressuposição”), foram muito próximas daqueles relatados por Hajdu (1995). Fauchald (1984) já havia alertado para a possível existência de incongruências de padrões geográficos de poliquetas no nível taxonômico de família com qualquer grupo zoológico que não tenha surgido até o Mesozóico ou Cenozóico, já que a maioria dos táxons de poliquetas já estava presente desde o Paleozóico.

Os padrões gerais descritos por Hajdu (1995; 1998) e van Soest e Hajdu (1997) apresentaram baixa similaridade com os resultados obtidos no presente estudo. Contudo,

apesar disso, foi possível notar que alguns padrões de distribuição apresentados por Hajdu (1995; 1998) e van Soest e Hajdu (1997) tiveram tendências similares às mostradas para os terebelídeos. Os padrões de traços gerais descritos por Hajdu (1998: 100, fig. 3) foram semelhantes aos padrões biogeográficos baseados nas espécies de Terebellidae em relação ao relacionamento de grupo irmão entre as UGOs Brasileiro+Atlântico Sudoeste, Mar do Japão-China+Indo Malasiano, Atlântico Norte+ Nordeste e Mediterrâneo Oeste+Leste. Similarmente, De Grave (2001) usando PAE para um grupo de camarões (Pontoninae) também encontrou relações muito próximas entre áreas do Indo-Pacífico. Infelizmente, os resultados obtidos por Glasby e Alvarez (1999) para poliquetas austrais são de uso limitado para o propósito do presente estudo, visto que incluem apenas áreas pertencentes ao domínio Austral, nominalmente, África do Sul, América do Sul, Antártica, Austrália, Nova Zelândia e outras áreas correlatas.

Os padrões biogeográficos de Terebellidae aqui reportados foram comparados com outros grupos de invertebrados marinhos, já que ainda não existem estudos similares com outros grupos de poliquetas. Interpretações biogeográficas mais realistas e consistentes deverão resultar de um maior e melhor conhecimento da taxonomia e filogenia dos poliquetas como um todo.

REFERÊNCIAS

- Banse, K. - 1980. Terebellidae (Polychaeta) from the Northeast Pacific Ocean. *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 37: 20-40.
- Bhaud, M. - 1988. The two planktonic larval periods of *Lanice conchilega* (Pallas, 1766) Annelida Polychaeta, a peculiar example of the irreversibility of evolution. *Ophelia*, 29:141-152.
- Blankensteyn, A. e P. C. Lana. - 1987. *Octobranchus longipes* sp.n. (Trichobranchidae: Polychaeta) da costa sudeste do Brasil. *Arq. Biol. Tec.*, 30: 671-676.
- Capítulo 1 desta tese. Ontogenia de Terebellidae (Polychaeta): o desenvolvimento larval, estruturas cefálicas, primeiros segmentos e fileiras de uncini. In: Garraffoni, A. R. S. *Morfologia da região cefálica e dos uncini parapodiais, análise cladística e biogeografia*

- da família *Terebellidae* (Annelida: Polychaeta), Tese de Doutorado não publicada, Universidade Federal do Paraná, pp 00-00.
- Capítulo 4 desta tese. Análise cladística da família *Terebellidae* Grube, 1850 (Polychaeta) e teste da validade das categorias supra-específicas. In: Garraffoni, A. R. S. *Morfologia da região cefálica e dos uncini parapodiais, análise cladística e biogeografia da família Terebellidae* (Annelida: Polychaeta), Tese de Doutorado não publicada, Universidade Federal do Paraná, pp 00-00.
- Colgan, D.; Hutchings, P.A. & Brown, S. (2001) Phylogenetic relationships within the Terebellomorpha. *J. Mar. Biol. Ass. UK.*, 81:765-773.
- Cracraft J. - 1991. Pattern of diversification within continental biotas: hierarchical congruence among the areas of endemism of Australian vertebrates. *Aust. Syst. Bot.*, 4:211-227.
- Craw, R.C. - 1988. Continuing the synthesis between panbiogeography, phylogenetic systematics and geology as illustrated by empirical studies on biogeography of New Zealand and the Chatham Island. *Syst. Zoo.*, 37: 291-310.
- Day, J.H. - 1955. The Polychaeta of South Africa. Part 3. Sedentary species from Cape shores and estuaries. *J. Linn. Soc. London*, 42: 407-452.
- Day, J.H. - 1967. *A monograph on the Polychaeta of Southern Africa*. Part. 2 Sedentaria. London: British Museum of Natural History.
- de Grave, S. - 2001. Biogeography of Indo-Pacific Pontoniinae (Crustacea, Decapoda): a PAE analysis. *J. Biogeogr.*, 28: 1239-1253.
- Enghoff, H. - 2000. Revels as branch support in Biogeography parsimony analysis. *Vie et Milieu*, 4: 255-260.
- Fauchald, K. 1984. Polychaete distribution patterns, can animals with Palaeozoic cousins show large-scale geographical patterns? Pp 1-6 in Hutchings, P.A. (ed) *Proceedings of the First International Polychaete Conference, Sydney, The Linnean Society of New South Wales*, 438pp.
- Fauvel, P. - 1927. *Faune de France vol. 16. Polychètes sédentaires. Addenda aux Errantes, Archiannelides, Myzostomaires*. Paris: Librairie de la Faculté des Sciences Paul Lechevalier.
- Garraffoni, A.R.S. e P.C. Lana - 2003. Species of *Terebellides* (Polychaeta, Terebellidae, Trichobranchinae) from the Brazilian coast. *Iheringia*, 93: 355-363.

- Garraffoni, A. R. S. e Lana, P. C. 2004a. Cladistic analysis of the subfamily Trichobranchinae (Polychaeta, Terebellidae) *J.Mar.biol.Ass.U.K.*, 84: 973-982.
- Garraffoni, A.R.S. e Lana, P.C. 2004b. Life histories of Terebellidae (Polychaeta: Annelida) as a basis for phylogenetic analyses. Abstract of the 10th International Congress on Invertebrate Reproduction and Development (pp. 64). Newcastle, pp. 75.
- Garraffoni, A.R.S., Lana, P.C. e Hutchings, P. A. 2005. A catalogue of the Trichobranchinae (Polychaeta: Terebellidae) of the world. *Zootaxa*, 1065: 1-27.
- Glasby, C. J, Hutchings, P. A. e Hall, K., 2004, Assessment of monophily and taxon affinities within the polychaete clade Terebelliformia (Terebellidae). *J.Mar.biol.Ass.U.K.*, 84: 961-971.
- Glasby, C.J e Alvarez B. – 1999. Distribution patterns and biogeographic analysis of Austral Polychaeta (Annelida). *J. Biogeo.*, 26: 507-533.
- Glasby, C.J. - 1999. The Namanereidinae (Polychaeta: Nereididae) Part 2 Cladistic Biogeography. *Rec.Aust.Mus.*, 25: 131-144.
- Hajdu, E. - 1995. *Macroevolutionary patterns within the demosponge order Poecilosclerida: phylogeny of the marine cosmopolitan genus Mycale, and an integrated approach to biogeography of the seas*. PhD. Thesis, Universiteit van Amsterdam.
- Hajdu, E. - 1998. Toward a panbiogeography of the seas: sponge phylogenies and general tracks. In: Y. Watanabe and N. Fusetani (eds), *Sponge Sciences, multidisciplinary perspectives, Proceedings of International Conference on Sponge science*, pp. 25-39. Japan.
- Hall, K. A, Hutchings, P.A. & Colgan, D.J. - 2004. Further phylogenetic studies of the Polychaeta using rDNA sequence data. *J.Mar.biol.Ass.U.K.*, 84: 949-960.
- Hallam, A. - 1994. *An outline of Phanerozoic biogeography*. Oxford Biogeography Series n.10, Oxford University Press.
- Hartman, O. - 1955. Quantitative survey of the benthos of San Pedro Basin. Southern California. Part III. Systematic: Polychaeta. *Allan Hancock Pacific Exped.*, 27: 1-86.
- Hartman, O. - 1965. Catalogue of the polychaetous annelids of the World. Supplement 1960-1965 and index. *Occ. Pap. Allan Hancock Fdn.*, 23: 1-197.
- Hartman, O. - 1966. Polychaeta Myzostomidae and Sedentaria of Antarctica. *Antarctic Res. Ser.*, 3: 1-131.

- Hartmann-Schröder, G. - 1965. Die Polychaeten des Sublitorals. In: G. Hartmann-Schröder and G. Hartmann. Zur Kenntnis des Sublitorals der chilenischen Küste unter besonderer Berücksichtigung der Polychaeten und Ostracoden. *Mitt. hamb. zool. Mus. Inst.*, 62: 59-305.
- Hay, A.A. - 2002. Flabelligerida from the Francis Creek shale of Illinois. *Journal of Paleontology*, 76: 764-766.
- Hessle, C. - 1917. Zur Kenntnis der terebellomorphen Polychaeten. *Zool. Bidr. Upps*, 5: 39-258.
- Holthe, T. - 1986a. *Polychaeta Terebellomorpha. Marine Invertebrates of Scandinavia*. vol. 7. Norway: Norwegian University.
- Holthe, T. - 1986b. Evolution, systematics and distribution of the Polychaeta Terebellomorpha, with a catalogue of the taxa and a bibliography. *Gunneria*, 55: 1-236.
- Humphries, C.J. e L.R. Parenti. - 1999. Cladistic biogeography. Oxford Biogeography Series 12, Oxford University Press, Oxford.
- Hutchings, P. (2000). Family Trichobranchidae. In Beesley, P.L., Ross, G.L.B. & Glasby, C. J. (Eds.) *Polychaeta & Allies: The Southern Synthesis. Fauna of Australia. Vol. 4a Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula*. Melbourne: CSIRO.
- Hutchings, P. A., P.I. Nicol e A.K. O'Gower. 1978. The marine macrobenthic communities of Wallis and Smiths Lakes, New South Wales. *Aus. J. Ecol.* 3: 79-90.
- Hutchings, P.A. - 1974. Polychaeta of Wallis Lake, New South Wales. *Proc. Linn. Soc. N. S. W.*, 98: 195-195.
- Hutchings, P.A. - 1977. Terebelliform Polychaeta of the families Ampharetidae, Terebellidae and Trichobranchidae from Australia, chiefly from Moreton Bay, Queensland. *Rec. Austr. Mus.*, 31: 1-38.
- Hutchings, P.A. - 1993. New species of the family Terebellidae (Polychaeta) from Rottnest Island, Western Australia. In: F.E. Wells, D.I. Walker, H. Kirkman and R. Lethbridge (eds.), *Proceedings of the 5th International Marine Biological Workshop. The Marine Flora and Fauna of Rottnest Island, Western Australia*, pp. 321-330.
- Hutchings, P.A. - 1997a New species of the family Terebellidae (Polychaeta) from Darwin Harbour Australia. In: Ed. R. Hanley (ed.) *Proceedings of the 6th International Marine Biological Workshop*, pp. 133-161.

- Hutchings, P.A. - 1997b. New species of the family Terebellidae (Polychaeta) from Abrohlos Island, Western Australia. In: F.E. Wells. (ed.) *Proceedings of the 7th International Marine Biological Workshop. The Marine Flora and Fauna of Abrolhos Island, Western Australia*, pp. 459-502.
- Hutchings, P.A. and C.J. Glasby. - 1986a. A revision of the genus *Euthelepus* (Terebellidae: Polychaeta). *Rec. Austr. Mus.*, 38: 105-117.
- Hutchings, P.A. e A. Murray. 1984 Taxonomy of polychaetes from the Hawkesbury River and the southern estuaries of New South Wales, Australia. *Rec. Aust. Mus.*, 36: 1-119.
- Hutchings, P.A. e C.J. Glasby. - 1986b. The Polycirrinae (Polychaeta: Terebellidae) from Australia. *Rec. Austr. Mus.*, 38: 319-350.
- Hutchings, P.A. e C.J. Glasby. - 1986c. *Glossothelepus*, a new genus (Polychaeta: Terebellidae) from the Gulf of California, Mexico. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 99: 84-87.
- Hutchings, P.A. e C.J. Glasby. - 1986d. A revision of the genus *Euthelepus* (Terebellidae: Thelepininae). *Rec. Austr. Mus.*, 38: 105-117.
- Hutchings, P.A. e C.J. Glasby. - 1987. The Thelepininae from Australia, with a discussion of the generic and specific characters of the family. *Bull. Biol. Soc. Wash.*, 7: 217-250.
- Hutchings, P.A. e C.J. Glasby. - 1988. The Amphitritinae (Polychaeta: Terebellidae) from Australia. *Rec. Austr. Mus.*, 40: 1-60.
- Hutchings, P.A. e C.J. Glasby. - 1990. Additional new species of F. Terebellidae (Polychaeta) from Western Australia, with a key to all described species from the region. Vol. 1: 251-289. In: Wells, F.E., Walker, D.I., Kirkman, H., and Lethbridge, R. (Eds). *The Flora and Fauna of the Albany Area, Western Australia*.
- Hutchings, P.A. e C.J. Glasby. - 1991. Phylogenetic implications of the biogeography of Australian Terebellidae (Polychaeta). *Ophelia*, 5: 565-572.
- Hutchings, P.A. e C.J. Glasby. - 1995. Description of the widely reported terebellid polychaetes *Loimia medusa* (Savigny) and *Amphitrite rubra* (Risso). *Mitt. Hamb. zool. Mus. Inst.*, 92: 149-154.
- Hutchings, P.A. e R. Peart. - 2000. A revision of the Australian Trichobranchidae (Polychaeta). *Invertebr. Taxon.*, 14: 225-272.
- Hutchings, P.A. e R. Smith. - 1997. Descriptions of new species and comments on previously described species of terebellid polychaetes from New Zealand and Australia. *Bull. Mar. Sci.*, 60: 324-349.

- Hutchings, P.A. e S.F. Rainer. - 1979a, The polychaete fauna of Careel Bay, Pittwater, New South Wales, Australia. *J. nat. Hist.* 13: 745-795.
- Hutchings, P.A. e S.F. Rainer. - 1979b. A key to estuarine polychaetes in New South Wales. *Proc. Linn. Soc. N. S. W.*, 104: 35-48.
- Hutchings, P.A., - 1990. Terebellidae (Polychaeta) from the Hong Kong region. I: B. Moreton (ed.), *Proceedings of the Second International Workshop on the Marine Flora and Fauna of Hong Kong and Southern China*, pp. 377-412. University of Hong Kong.
- Imajima, M. e O. Hartman. - 1964. The polychaetous annelids of Japan. Part II. *Occ. Pap. Allan Hancock Fdn.*, 26: 1-452.
- Imajima, M. e S.J. Williams. - 1985. Trichobranchidae (Polychaeta) chiefly from the Sagami and Suruga Bays, collected by R/V Tansei Maru (Cruises KT-65-76). *Bull. Natn. Sci. Mus., Tokyo, Ser. A*, 11: 7-18.
- Kinberg, J.G.H. - 1867. Annulata nova. *Öfv. Vetensk.-Akad Stockh. Förh.*, 23: 337-357.
- Kingston, P.F. e A. S. Y. Mackie. - 1980. *Octobranchus floriceps* sp. nov. (Polychaeta: Trichobranchidae) from the northern North Sea with a re-examination of *O. antarcticus* Monro. *Sarsia*, 65: 249-254.
- Knox, G.A. e D.B. Cameron.- 1971. Port Phillip survey Pt 2.4. Polychaeta. *Mem. National Mus.*, 32: 21-41.
- Kritzler, H. - 1971. Observations on a new species of *Streblosoma* from the northeast Gulf of Mexico (Polychaeta, Terebellidae). *Bull.Mar.Sci.*, 21: 904-913.
- Linder, H.P. - 2001. On areas of endemism, with an example from the African Restionaceae. *Syst. Biol.*, 50: 892-912.
- Malmgren, A.J. - 1866. Nordiska Hafs-Annulater. *Öfvers. K. VetenskAkad. Stockh. Förh.*, 22: 335-410.
- McHugh, D. - 1993. A comparative study of reproduction and development in the Polychaeta family Terebellidae. *Biol. Bull.*, 185: 153-167.
- Monro, C.C.A. - 1936. Polychaete worms. II. *Discovery Rep.*, 12: 59-198.
- Morrone, J.J. - 1994. On the identification of area of endemism. *Syst.Biol.*, 3:438-441.
- Morrone, J.J. - 1998. On Udvardy's Insulantarctica province: a test from the weevils (Coleoptera: Curculionoidea). *J. Biogeogr.*, 25: 947-955.
- Morrone, J.J. - 2001. Homology, biogeography and areas of endemism. *Diversity and Distributions*, 7: 297-300.

- Morrone, J.J. and J.V. Crisci. - 1995. Historical biogeography: introduction to methods. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 26: 373-401.
- Nogueira, J.M.M, and A.C.Z Amaral. - 2001. New terebellids (Polychaeta: Terebellidae) associated with a stony coral in São Paulo State, Southeastern Brazil. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 114: 297-308.
- Nogueira, J.M.M, Hutchings, P.A. and A.C.Z. Amaral. - 2003. *Articulatia*, a new genus of *Terebellinae* (Polychaeta: Annelida) living in Brazil coral. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 83: 761-770.
- Page, R.D.M. - 2001. *NDE (Nexus Data Editor), version 0.5.0*. Program distributed by the author.
- Pickett, J.W. – 1972. The ecology of worm populations in the Erins Vale formation (Late Permian) southern Sydney basin. *J. Geol. Soc. Aus.*, 19: 313-320.
- Platnick, N.I. - 1991. On areas of endemism. In: Ladiges, P.Y., C.J. Humphries and I.W. Martinelli (eds.). *Austral biogeography*, prefacio (no pagination). Melbourne, CSIRO.
- Rosen, B. R. - 1988. From fossils to earth history: applied historical biogeography. In: A.A. Myers and P.S. Giller (eds.). *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distribution*, pp 437-481. London, Chapman and Hall.
- Rouse, G.W. and P. Pleijel. - 2001. *Polychaetes*. London: Oxford.
- Rousset, V., Rouse, G.W., Feral, J.P., Desbruyères, D. & Pleijel, F., 2003. Molecular and morphological evidence of Alvinellidae relationships (Terebelliformia, Polychaeta, Annelida). *Zoologica Scripta*, **32**, 185-197.
- Silva, J.M.C. and D.C. Oren. - 1996. Application of parsimony analysis of endemism in Amazonian biogeography: an example with primates. *Biol. J. Linn. Soc.*, 59: 427-437.
- Solis-Weiss, V., K. Fauchald and A. Blankensteyn. - 1991. Trichobranchidae (Polychaeta) from shallow warm water areas in the Western Atlantic Ocean. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 104: 147-158.
- Swofford, D.L. - 2001. *PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony, Version 4.0beta10*. Computer program and manual distributed by Center de biodiversity, Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.
- Thomas, A.T. and M.P. Smith. - 1998. Terebellid polychaete burrows from the Lower Palaeozoic. *Paleontology*, 41: 317-333.

- van Soest, R.W.M. and E. Hajdu. - 1997. Marine area relationships from twenty sponge phylogenies. A comparison of methods and coding strategies. *Cladistics*, 13: 1-20.
- Williams, S.J. - 1984. The status of *Terebellides stroemii* (Polychaeta: Trichobranchidae) as a cosmopolitan species, based on a worldwide morphological survey, including description of new species. In: P. A. Hutchings (Ed.), *Proceedings of the First International Polychaete Conference, Sydney*, pp. 118-142. The Linnean Society of New South Wales.

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)