

Gustavo Sene Silva

Filogenia de Opheliidae (Annelida: Polychaeta)

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

**Curitiba
2007**

Termo de aprovação

Filogenia de Opheliidae (Annelida: Polychaeta)

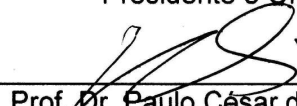
por

Gustavo Sene Silva

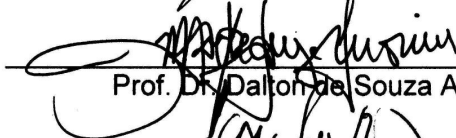
Tese aprovada em 08 de agosto de 2007, como requisito parcial para a obtenção do Grau de Doutor em Ciências, área de concentração Zoologia, no Curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas - Zoologia, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, pela Comissão formada pelos professores



Prof. Dr. Paulo da Cunha Lana – UFPR
Presidente e Orientador



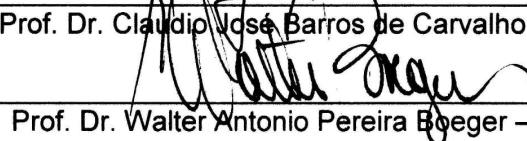
Prof. Dr. Paulo César de Paiva - UFRJ



Prof. Dr. Dalton de Souza Amorim - USP



Prof. Dr. Claudio José Barros de Carvalho - UFPR



Prof. Dr. Walter Antonio Pereira Boeger – UFPR

NOTA: Esta tese não representa um registro científico permanente, segundo critérios do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (Artigos 7 e 8). Nomes científicos novos serão propostos em publicação posterior.

NOTE: This thesis does not constitute a permanent scientific record within the meaning of the International Code of Zoological Nomenclature (Articles 7 and 8). New scientific names will be proposed and published elsewhere.

AGRADECIMENTOS

Em geral, à Universidade Federal do Paraná, através do Centro de Estudos do Mar e do Departamento de Zoologia, pela oportunidade, pelo espaço e pelos recursos didático-científicos.

Ao professor e mestre Paulo Lana, pela orientação, disponibilidade de recursos, valiosíssimas opiniões e sugestões no decorrer destes quatro anos. Foram principalmente em momentos mais decisivos que encontrei seu apoio para a busca de soluções, como na mudança “forçada” de meu projeto de doutorado no início do segundo ano de curso por causa da negligência (?) de terceiros e na montagem trabalhosa de um painel que no final foi recompensadora pela premiação em uma conferência internacional (esse prêmio é dele também). A composição final desta tese, concomitante a um momento mais delicado, também teve apoio, paciência e compreensão imprescindíveis por meio de incentivos e “puxões de orelha” (merecidos).

Aos meus colegas e ex-colegas do Laboratório de Bentos, pela disposição e paciência para me orientar na manipulação de recursos, na localização do material biológico dentro do laboratório, mas, principalmente, pela revisão crítica e valiosa de partes de minha tese.

Aos meus colegas em geral do Curso de Pós-Graduação em Zoologia e em Entomologia pela convivência sempre muito saudável, companheirismo e compartilhamento do “stress” na Semana do Doutorando (o Rogério não me deixa mentir :-]). Não poderia deixar de mencionar as ‘eternas’ organizações de espaço e manutenção do Laboratório Geral, organização de alunos, mesas e pintura nas salas de alunos e a contribuição de todos na manutenção e bom funcionamento de nosso material de informática e técnico-científico (valeu, gente!).

Ao CNPq, pela concessão de bolsa de doutorado e taxa de bancada.

Um agradecimento “nostálgico” também aos participantes de meus primeiros passos na Sistemática Filogenética (e nos poliquetas) Dalton Amorim, Martin Christoffersen, Waltécio Almeida, Bell, Virgínia, Jaque, Mazza, Eliana, Douglas, Tim, André e Léo; foi ao uma convivência muito saudável e base importante desta jornada. Desnecessário mencionar que eu não teria chegado a esse ponto sem aquele primeiro passo.

Ao Dr. James A. Blake pelo convite e oportunidade de trabalho com seu material biológico em Woods Hole, EUA. Agradecimentos extensivos também ao pessoal do laboratório local (Pamela, Izzie, Stacy e Nancy) e ao pessoal “de casa” (Sandy, Rob, Mykel, Andrew, George, Thomas, Munchkin,...) por inúmeras “quebras-de-galho” de meus empecilhos como novato estrangeiro em Massachusetts e pela ótima convivência e apoio pessoal em todo o período por lá.

Aos curadores de coleções zoológicas e outros colaboradores que contribuíram com muita disposição através de exemplares, literatura adicional e, por vezes, até mesmo com opiniões e dicas de grande estima.

À minha família, que depositou muita confiança neste doutorado estando sempre muito ansiosa para saber quando seria a “formatura” :-).

À Maria Antônia, pela caminhada conjunta nestes quatro anos, paciência e compreensão nos puntuais isolamentos em meu “cantinho da solidão”, e principalmente pelas minhas longas ausências quando nos EUA. Mas, igual às andorinhas que voltam, “eu também voltei a pousar no velho ninho que um dia aqui deixei... voltei ferid[o], machucad[o]... porque, na verdade, uma andorinha voando sozinha não faz verão”.

- Sobre o lance com os dedos, qual é a resposta certa?
- Uhm...você não é um daqueles que **sempre** sabem a resposta? (...) Quantos dedos você vê?
- Quatro dedos, Arthur.
- Não. Olhe **para mim!**
- O quê?
- Você está se concentrando no problema! Se se concentrar no problema não verá a solução. Deixe de pensar no problema e olhe **para mim!** Quantos [dedos] você vê?
- (...)
- Não... olhe **além** dos dedos! Quantos você vê?
- (...) Oito...?
- Oito! Isso mesmo! Oito é uma boa resposta. Veja o que ninguém mais vê. Veja o que todo mundo **prefere não ver...** por medo, preguiça ou conformidade. Veja um novo mundo a cada dia. Você está no caminho. Se não tivesse visto em mim nada além de um velho maluco e rabugento, nem teria vindo aqui.
- O quê você vê quando olha para mim, Arthur?
- (...) Você consertou meu copo... **Vejo você** por aí..., Patch.

Diálogo entre Patch Adams e Arthur no filme 'Patch Adams' (dir. Tom Shadyac, 1998)

SUMÁRIO

Termo de aprovação	ii
Nota	iii
Agradecimentos	iv
Epígrafe	vi
Sumário	vii
Lista de figuras	viii
Lista de tabelas	x
Resumo geral	xi
Abstract	xii

Capítulo I: Análise cladística dos Opheliidae

Introdução	1
Materiais e Métodos	8
Escolha dos grupos-externos.....	8
Grupo-interno.....	9
O material examinado.....	10
Construção dos caracteres e análise dos dados.....	11
Resultados e Discussão	15
Caracteres.....	15
Caracteres não utilizados.....	36
Análise cladística.....	39
A suposta monofilia de Opheliidae.....	42
Monofilia de <i>Travisia</i>	43
A monofilia dos grupos suportada pelos sulcos laterais e ventral.....	44
A parafilia de <i>Ophelia</i> e <i>Ophelina</i>	45
A evolução dos caracteres.....	47
Implicações taxonômicas dos resultados para o status da família e seus gêneros.....	54
Implicações da análise cladística para o sistema de subfamílias criadas por Hartmann-Schröder 1971.....	56
Literatura citada	59

Capítulo II: Catálogo dos Opheliidae (Annelida: Polychaeta)

Introdução	62
Catálogo	64
Literatura citada	87

LISTA DE FIGURAS

- Fig. 1 – Vista lateral esquerda da região anterior de *Armandia flagellifera* (modificado de Southern 1914). *BrCf*, brânquia cirriforme; *LI*, lobo interramal arredondado; *ONC*, órgão nugal circular; *PICf*, palpódio cirriforme..... 15
- Fig. 2 – Vista ventral da região anterior de *Ophelina aulogastrilla* (modificado de Hartman & Fauchald 1971). *Bo*, boca; *PlCv*, palpódio clavado; *SV*, sulco ventral..... 16
- Fig. 3 – Vista dorsal da região anterior de *Oncoscolex dicranochaetus* (modificado de Hartman 1966). *E*, banda de espinhos do primeiro segmento; *Pa*, palpos..... 16
- Fig. 4 – Vista ventral da região anterior de *Travisia profunda* (modificado de Kirkegaard 1996). *1Cht*, primeiro feixe de cerdas; *2Cht*, segundo feixe de cerdas; *Bo*, boca; *Pap*, papila..... 17
- Fig. 5 – Vista dorsal da região anterior de *Euzonus yasudai* (modificado de Okuda 1934). *Cons*, constrição entre 2° e 3° segmentos; *LT*, lobo transversal do 10° segmento; *ONF*, órgão nugal fendido..... 18
- Fig. 6 – Vista lateral esquerda da região mediana de *Euzonus yasudai* (modificado de Okuda 1934). *LT*, lobo transversal do 10° segmento; *SL*, sulco lateral; *SV*, sulco ventral..... 19
- Fig. 7 – Vista lateral direita de *Euzonus mammillatus* (modificado de Santos *et al.* 2004). *PapLT*, papilas do lobo transversal; *SL*, sulco lateral..... 19
- Fig. 8 – A, Vista frontal do parapódio esquerdo do 15° segmento de *Ophelia magna* (modificado de Hartman 1938). B, Vista frontal do parapódio esquerdo do 2° segmento com brânquias de *Euzonus furciferus* (modificado de Hartman 1966). *BrBf*, brânquia bifurcada..... 21
- Fig. 9 – Vista ventral da região posterior de *Ophelina breviata* (modificado de Hartman 1966). *DVT*, dobra ventral do tubo anal; *PS*, pás de setígeros; *SV*, sulco ventral..... 21
- Fig. 10 – Vista frontal de parapódio esquerdo de *Armandia bioculata* (modificado de Hartman 1938). *CiNe*, cirro neuropodial; *LI*, lobo interramal..... 23
- Fig. 11 – Detalhe em vista anterior do parapódio direito do sétimo segmento de *Ophelia* sp. 1 destacando o lobo pós-setal de extremidade emarginada presente atrás das neurocerdas. Escala: 0,025 mm..... 23
- Fig. 12 – Vista lateral direita de um parapódio da região posterior de *Scalibregma inflatum* (modificado de Day 1967). *LoIn*, lobo inferior ao neuropódio; *LoSu*, lobo superior ao notopódio; *Ne*, neuropódio; *No*, notopódio..... 24
- Fig. 13 – Vista lateral esquerda de um segmento da região anterior e dois da região posterior de *Travisia parva* (modificado de Day 1973). *ET*, espessamento tegumentar; *Ne*, neuropódio; *No*, notopódio..... 25
- Fig. 14 – Cerdas furcadas de *Scalibregma inflatum* (modificado de Hartman 1969)..... 26
- Fig. 15 – Figura esquemática das três formas de disposição de feixes de cerdas. Cada linha tracejada representa um feixe. A, feixes alinhados; B, feixes não-alinhados em ângulo obtuso; C, feixes não-alinhados em ângulo agudo; *Ne*, neuropódio; *No*, notopódio..... 27

Fig. 16 – A, vista frontal de parapódio do 10º segmento branquiado de <i>Pectinophelia dillonensis</i> (modificado de Hartman 1938). B, vista lateral do 2º segmento de <i>Scalibregma inflatum</i> (modificado de Hartman 1966). <i>BrA</i> , brânquia arborescente; <i>BrP</i> , brânquia pectinada.....	28
Fig. 17 – Vista lateral esquerda de três segmentos da região mediana de <i>Armandia intermedia</i> (modificado de Day 1967). <i>Oc</i> , ocelos.....	30
Fig. 18 – Corte transversal de <i>Ophelia bicornis</i> mostrando parte da musculatura da região com destaque para o músculo oblíquo abdominal (<i>moa</i>), cuja ação gera de maneira permanente os sulcos ventral e laterais (modificado de Pilato <i>et al.</i> 1978). <i>dvcr</i> , musculatura constritora dorso-ventral do reto; <i>i</i> , trato digestório; <i>lv</i> , musculatura longitudinal ventral; <i>moa</i> , músculo oblíquo abdominal; <i>pa</i> , parapódio; <i>pdvra</i> , musculatura protadora dilatadora ventral do reto; <i>r</i> , lúmen intestinal).....	31
Fig. 19 – Vista ventral das regiões anterior e posterior de <i>Ophelina grandis</i> (modificado de Pillai 1961). <i>SV</i> , sulco ventral.....	31
Fig. 20 – A, vista lateral esquerda da região posterior de <i>Ophelia anomala</i> (modificado de Day 1961). B, vista dorsal da região posterior de <i>Ophelia limacina</i> (modificado de Hartman 1938). <i>AALD</i> , apêndices anais laterais e dorsais.....	32
Fig. 21 – A, vista da região do pigídio de <i>Euzonus furciferus</i> . B, vista da região do pigídio de <i>Ophelia bipartita</i> (modificados de Hartman 1966). <i>AAVp</i> , apêndices anais ventrais pares; <i>AAVu</i> , apêndice anal ventral único; <i>AD</i> , apêndices anais dorsais; <i>AL</i> , apêndices anais laterais.....	33
Fig. 22 – Vista ventro-lateral esquerda da região posterior de <i>Ophelina aulogastrella</i> (modificado de Hartman & Fauchald 1971). <i>CVi</i> , cirro ventral interno; <i>Seg</i> , último segmento; <i>TAc</i> , tubo anal em capuz.....	34
Fig. 23 – Vista lateral esquerda da região posterior de <i>Armandia flagellifera</i> (modificado de Southern 1914). <i>ALDt</i> , apêndices laterais e dorsais to tubo anal; <i>BrC</i> , brânquia cirriforme; <i>CVe</i> , cirro ventral externo; <i>TA</i> , tubo anal.....	35
Fig. 24 – Consenso estrito das relações filogenéticas obtidas das 5600 árvores mais parcimoniosas com 153 passos, índice de consistência igual a 0,45 e de retenção 0,85. Os números em negrito representam valores de Bootstrap.....	40
Fig. 25 – Consenso estrito com alguns clados em destaque. Números correspondem a clados citados no texto (por exemplo, “Fig. 25-5” refere-se ao clado marcado no nó ‘5’)......	41

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Espécies estudadas com respectivos números/nomes de depósito em ordem alfabética. Instituições/coleções colaboradoras: Los Angeles County Museum (LACM), National Museum of Natural History/Smithsonian Institution (USMN), Museu do Centro de Estudos do Mar, Pontal do Sul, PR (MCEM-BPO), Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin (ZMB), Museum National d’Histoire Naturelle, Paris (MNHN); Smithsonian Oceanographic Sorting Center (SOSC), Recursos Vivos da Zona Econômica Exclusiva (REVIZEE), Biota/FAPESP, Projeto ATLAS, Georges Bank Benthic Infauna Monitoring Program (GB), MMS Deep-sea Atlantic (MMS-DSA), San Francisco Deep-ocean Disposal Site (SF-DODS) coletas de 1996 a 2004 e US Navy Ocean Disposal Site (USNavy-ODS). Abreviações: H, holótipo; P, parátipo; S, sítipo..... 12

Tabela 2 – Matriz de táxons e caracteres. Estados de caracteres codificados de 1 a 4; caracteres incertos ou desconhecidos codificados como “?”; caracteres inaplicáveis, “-“..... 37

RESUMO GERAL

Este trabalho avalia as relações de parentesco e a validade do *status* taxonômico dos grupos internos de Opheliidae (Annelida; Polychaeta), por meio de uma análise cladística que inclui espécies de 9 dos 10 gêneros atualmente reconhecidos da família. Foram analisadas 74 espécies, sendo 63 ofeliídeos como grupo interno e 11 táxons como grupos externos (9 escalibregmatídeos, 1 arenicolídeo e 1 capitelídeo). A monofilia de Opheliidae foi fracamente suportada. Brânquias cirriformes e palpódios, que supostamente definiriam a família, são também observadas em outros grupos de poliquetas e não há evidências morfológicas que sugiram que sejam não-homólogas. Dentre as três subfamílias tradicionalmente reconhecidas de Opheliidae, Traviinae é monofilética e composta exclusivamente por *Travisia*, cujas sinapomorfias são os espessamentos tegumentares e a ausência de parapódios. Os Traviinae são grupo-irmão do clado que contém o restante dos gêneros da família e definido por brânquias inseridas dorsalmente ao notopódio e sulcos laterais e ventral. Como sugerido por outros autores, a análise indicou que *Lobochesis* deve ser sinonimizado com *Euzonus*, tornando-o monofilético. Foi demonstrada também a monofilia de *Polyopthalmus* como clado interno de *Ophelia*. *Ophelia* é parafilético contendo um clado menor, com *Ophelina*, *Armandia* (ambos parafiléticos), *Ammotrypanella* e *Tachytrypane*, cuja sinapomorfia é a ocorrência dos sulcos laterais e ventral por toda extensão do corpo. Em suma, a maioria dos gêneros da família não são monofiléticos, sugerindo a necessidade de alterações em seu *status* taxonômico para que reflitam as relações filogenéticas encontradas. O mesmo raciocínio é válido para o sistema de subfamílias, uma vez que a manutenção de Ophelininae torna Opheliinae parafilético. No Capítulo II, são catalogadas as espécies da família.

ABSTRACT

This study evaluates the phylogenetic relationships and the taxonomic *status* of internal groups of Opheliidae (Annelida; Polychaeta) by means of a cladistic analysis which includes 9 of the 10 genera currently recognized. A total of 74 species were analyzed: 63 opheliids and 11 outgroup taxa (9 scalibregmatids, 1 arenicolid and capitellid). The monophyly of Opheliidae was weakly supported. Cirriform branchiae and palpodes, features that supposedly characterize the family, are also seen in other polychaete groups and there are no morphological evidences that suggest they are non-homologous. One of the three traditionally recognized subfamilies of Opheliidae, Traviinae, is monophyletic, containing exclusively *Travisia* with epipodial lappets and absence of parapodia as synapomorphies. The Traviinae are sister-group of another clade made up by the remaining genera and defined by branchiae inserted dorsally to the notopodium and lateral and ventral furrows. The present analysis indicates that *Lobochesis* should be synonymized with *Euzonus* (as already suggested by other authors), making the latter monophyletic. *Polyophthalmus* is also monophyletic and nested within *Ophelia*. *Ophelia* is paraphyletic and contains another internal clade, made up of *Ophelina*, *Armandia* (both paraphyletic), *Ammotrypanella* and *Tachytrypane*, defined by the presence of lateral and ventral furrows along the whole body. Therefore, most genera of the family are not monophyletic, which suggests the need for changes in their current taxonomical *status* in order to reflect actual phylogenetic relationships. The same idea also applies to the subfamily system, since Opheliinae becomes non-monophyletic if Ophelininae is kept valid. In Chapter II, the opheliid species are catalogued.

Capítulo I: Análise cladística dos Opheliidae (Annelida: Polychaeta)

INTRODUÇÃO

Os Opheliidae são poliquetas encontrados desde zonas entre marés até 7000 metros de profundidade. Variam de 5 a 70 mm de comprimento e apresentam geralmente um número fixo de segmentos. Três “tipos” ou padrões morfológicos podem ser reconhecidos no grupo: formas mais curtas e robustas, como *Travisia* Johnston, 1840, formas mais delgadas e alongadas, como *Armandia* Filippi, 1861 (por vezes confundidas com o anfioxo *Branchiostoma* por causa de seus movimentos natatórios rápidos) e formas também alongadas com três regiões corporais distintas, como *Euzonus* Grube, 1866 (Fauchald 1977; Pettibone 1982; Fauchald & Rouse 1997).

A cabeça é formada por um prostômio de forma cônica, curta ou alongada. Um palpódio, que parece ter função tátil, é mais conspicuo em táxons como *Armandia* e *Ophelina* Oersted, 1843. O peristômio, por vezes limitado a lábios bucais, também faz parte da cabeça destes animais, como é o caso de *Armandia* e *Euzonus*. A boca apresenta-se como corte transversal ventral na altura do primeiro segmento. Olhos podem estar presentes, além de um par de órgãos nucais eversíveis na margem posterior do prostômio.

A maioria dos segmentos é birreme com cerdas. Os últimos segmentos geralmente são aquetas. Os parapódios, de maneira geral, são ausentes ou pouco desenvolvidos, muitas vezes dando a impressão de que as cerdas surgem diretamente da parede do corpo. Há alguns táxons, porém, em que os parapódios são formações arredondadas muito reduzidas, podendo ser acompanhadas de lobos pós-setais e cirros ventrais. *Euzonus* tem um lobo alongado exclusivamente no décimo segmento (Fauchald 1977; Pettibone 1982; Fauchald & Rouse 1997). Brânquias são comuns em Opheliidae, embora estejam ausentes em gêneros como *Polyopthalmus* (Dujardin, 1839) e *Tachytrypane* McIntosh, 1879. Dependendo da espécie são encontradas na maioria dos segmentos do corpo (ausentes no primeiro) ou restritas a apenas uma porção do corpo: anterior, mediana ou posterior. Quase sempre aparecem como estruturas cirriformes simples, mas há brânquias com dois ou mais ramos como em *Euzonus* (Rouse & Pleijel 2001).

A variedade de cerdas em Opheliidae é baixa em comparação com outras famílias de poliquetas. São encontradas majoritariamente formas capilares lisas, embora cerdas basalmente lisas com diminutos espinhos no ápice tenham sido observadas nos segmentos posteriores de *Ophelia elongata* Hutchings & Murray, 1984 e *O. multibranchia* Hutchings & Murray, 1984 (obs. pess.). Santos *et al.* (2004) reportaram espinhos nos segmentos posteriores de *Euzonus papillatus* Santos *et al.*, 2004 e sugeriram que estruturas semelhantes podem ter passado despercebidas em outros ofeliídeos. Os segmentos são anelados de maneira semelhante aos de Scalibregmatidae (Rouse & Pleijel 2001). Rugosidades e papilas epidérmicas são encontradas apenas em *Travisia*. Boa parte dos ofeliídeos apresenta um sulco longitudinal ventral, restrito à metade posterior do corpo ou presente ao longo de quase todo o corpo. Ocelos segmentares são encontrados em *Armandia* e *Polyopthalmus*, localizando-se à meia distância entre um parapódio e outro na altura do sulco lateral típico destes gêneros. Purschke *et al.* (1995) estudou os ocelos de algumas espécies de *Polyopthalmus* chegando a encontrar características diagnósticas no nível histológico.

A forma e a ornamentação do pigídio são bastante variáveis. O pigídio pode apresentar apenas pequenos lobos robustos ao redor do ânus (*Travisia*) ou um ou dois cirros ventrais e alguns lobos circundantes dorso-ventrais (*Euzonus* e *Ophelia*). Outros gêneros como *Armandia* e *Ophelina* possuem pigídio de forma bem peculiar, um tubo com papilas marginais ao redor de sua extremidade mais posterior e um cirro alongado que se exterioriza do tubo pelo seu lado ventral (Fauchald 1977; Pettibone 1982; Hartmann-Schröder 1971, 1996; Fauchald & Rouse 1997).

A primeira espécie descrita de Opheliidae, *Ophelia bicornis* Savigny, 1818, foi categorizada como “poliqueta sedentário” supostamente devido à forma corporal mais ‘simplificada’ em comparação com outros poliquetas. Entretanto, nomes na categoria de família só foram propostos posteriormente: Polyopthalmea Quatrefages, 1850 (em referência ao gênero *Polyopthalmus*), Opheliacea Grube, 1851 e Opheliidae Williams, 1852. O nome correntemente utilizado – tendo como base a espécie mais antiga e, por convenção, o ‘tipo’ da família – foi proposto por Malmgren (1867).

São reconhecidos atualmente 10 gêneros de ofeliídeos. Outros 14 foram sinonimizados ao longo da história taxonômica da família. Fauchald (1977) contabilizou um total de 11 gêneros em 139 espécies, incluindo 1 espécie de *Ammotrypanella*, 1 de *Antiobactrum* Chamberlin, 1919, 18 de *Armandia*, 10 de *Euzonus*, 32 de *Ophelia* Savigny, 1818, 44 de *Ophelina*, 3 de *Polyopthalmus*, 1 de *Tachytrypane* e 20 de

Travisia. Desde então, *Lobocheisis* foi descrito para águas australianas (Hutchings & Murray 1984) e *Dindymenides* e *Kesun* foram sinonimizados com *Travisia* (Dauvin & Bellan 1994). Outras importantes contribuições envolveram o estudo da distribuição biogeográfica de *Ophelia* (Bellan & Dauvin 1991) e *Travisia* (Dauvin & Bellan 1994) e também revisões e listagens de espécies ocorrentes em determinadas áreas (Hutchings & Murray 1984; Blake 2000; Elías & Bremec 2003; Elías *et al.* 2003; Wehe & Fiege 2003).

A necessidade de uma revisão taxonômica da família foi sugerida por alguns trabalhos mais recentes (Blake 2000; Rouse & Pleijel 2001), uma vez que há suspeitas de que existam espécies novas sendo referidas a táxons já descritos, principalmente no caso de *Travisia* (Rouse & Pleijel 2001). A última estimativa publicada faz menção a um total de aproximadamente 150 espécies de Opheliidae (Rouse & Pleijel 2001). A contabilização do presente trabalho é de 174 espécies.

Hartmann-Schröder (1971, 1996) agrupou os ofeliídeos nas três subfamílias Opheliinae, Ophelininae e Traviisiinae, baseando-se em sua morfologia externa, principalmente na presença e extensão relativa de sulcos longitudinais ventrais e laterais. Estes sulcos resultam da presença de músculos oblíquos abdominais (Pilato *et al.* 1978) no lado de cada segmento em que estão presentes (Fig. 18). Em *Ophelia profunda* Hartman, 1965 esta musculatura é facilmente observada por transparência (obs. pess.). Os Opheliinae apresentam sulcos ventral e lateral apenas da região mediana do corpo ao pigídio, sendo que a região anterior é desprovida de tais sulcos e por vezes tem aspecto levemente inflado. Neste grupo observa-se regionalização corporal externa em duas (*Ophelia*) ou três regiões (*Euzonus* e *Lobocheisis*). Brânquias, quando presentes, restringem-se à região abdominal, associadas aos parapódios, que por sua vez encontram-se nos sulcos laterais (Fig. 18).

O gênero *Ophelia* Savigny, 1818 possui hoje aproximadamente 37 espécies válidas. Curiosamente, de acordo com Hartman (1959), já foi citado de diversas formas ortograficamente errôneas: *Ophilia*, *Opilia*, *Ofelia*, *Oterlia* e *Opheria*. Alguns gêneros erigidos ainda no século XIX foram sinonimizados com *Ophelia*: *Neomeris* Costa, 1844, *Cassandane* Kinberg, 1866 e *Nitetis* Kinberg, 1866. *Ophelia* apresenta duas regiões corporais, sendo a anterior (da cabeça até variavelmente dos segmentos 8 a 10) desprovida de brânquias e sulcos, ao contrário da posterior. A ornamentação do pigídio consiste em geral de um par de lobos médio-ventrais triangulares maiores e de cirros menores e mais numerosos postados lateral e dorsalmente ao redor do ânus. Há

atualmente 15 espécies válidas descritas para *Euzonus* Grube, 1866 (espécie-tipo *E. arcticus*) incluindo o subgênero *Thoracophelia* Ehlers, 1897 (*Pectinophelia* Hartman, 1938 é atualmente aceito como sinônimo de *Euzonus*). Sua morfologia externa distingui-se da de *Ophelia* por uma cabeça mais conspícua (construção entre segundo e terceiro segmentos), brânquias bifurcadas (*Thoracophelia*) ou pectinadas (*Euzonus*) e lobo pigidial ventral único (e não duplo, como em *Ophelia*). A presença de um lobo glandular lateral transversal ou de uma série lateral transversal de lobos mamiliformes no décimo segmento é tradicionalmente tida como característica desse gênero. Contudo, é importante ressaltar que tanto o gênero *Lobochesis*, descrito mais recentemente, quanto algumas espécies de *Ophelia* também apresentam lobos laterais transversais (Riser 1987). *Lobochesis bibrancha* Hutchings & Murray, 1984 é espécie-tipo de um gênero muito semelhante a *Euzonus* e comporta somente duas espécies, ambas de águas australianas. Santos *et al.* (2004) defendem o tratamento de *Lobochesis* como sinônimo-júnior de *Euzonus*, porque as características diagnósticas citadas para aquele gênero, como lobos transversais no 10º segmento, cerdas longas nos últimos segmentos e brânquias bifurcadas, são também típicas de *Euzonus*.

Os sulcos ventral e lateral percorrem longitudinalmente toda a extensão do corpo nos Ophelininae, com exceção da cabeça e do pigídio. Conseqüentemente, não se observa regionalização corporal tão nítida neste grupo quanto nos Opheliinae, mas sim uma disposição mais homogênea. Brânquias cirriformes estão presentes na maioria das espécies, mas em número e disposição bastante variáveis entre os segmentos. O pigídio nos táxons deste grupo é muitas vezes determinante para a identificação das espécies devido à variedade de combinações entre presença/ausência, forma e localização de cirros, papilas e extensões membranosas do pigídio (tubo anal, capuz).

Ophelina, que tem *Ophelina acuminata* Oersted, 1843, descrita de águas dinamarquesas, como espécie-tipo, é o gênero com o maior número de espécies (54) na família. É sinônimo sênior de *Ammotrypane* Rathke, 1843, *Ladice* Kinberg, 1866, *Terpsichore* Kinberg, 1866, *Omaria* Grube, 1869 e *Urosiphon* Chamberlin, 1919. Uma variante errônea reportada por Hartman (1959) foi *Ammotripane*. *Ophelina* corresponde bem com a morfologia externa descrita anteriormente para os Ophelininae em geral, assim como *Armandia* Filippi, 1861 (espécie-tipo *A. cirrhosa*), que também contribui com um número significativo de espécies (22). De fato, as espécies destes dois gêneros são muito semelhantes, diferenciando-se somente pela presença de ocelos laterais em certos segmentos antero-medianos em *Armandia* (número variável entre espécies). Estas

estruturas também aparecem em *Polyopthalmus* (espécie-tipo *P. pictus* (Dujardin, 1839)), mas sua morfologia é ligeiramente distinta dos demais Ophelininae com prostômio mais arredondado, ausência de brânquias, corpo e parapódios diminutos. Embora várias espécies deste gênero já tenham sido descritas, a simplicidade de sua morfologia externa e, conseqüentemente, sua grande semelhança levanta dúvidas quanto à sua validade. De fato, Hartman (1959) sinonimizou várias espécies considerando válidas apenas duas: a *P. pictus* da França e *P. striatus* de águas chinesas. *P. horatiis* (delle Chiaje, 1828) estranhamente não foi reportada por essa autora e *P. translucens* Hartman, 1960 não pertence na verdade a este gênero (obs. pess.). *P. qingdaoensis* Purschke *et al.*, 1995 foi recentemente descrito também de águas chinesas com base somente em diferenças citológicas dos ocelos laterais comparados com *P. pictus* do Mediterrâneo, contabilizando então em quatro espécies válidas. *Aloysina* Claparède, 1864 e *Armandiella* McIntosh, 1915 são correntemente considerados sinônimos de *Polyopthalmus*.

Os outros gêneros de Ophelininae são monotípicos. *Ammotrypanella arctica* McIntosh, 1879 e *Tachytrypane jeffreysii* McIntosh, 1879, foram reconhecidas por seu próprio autor como muito semelhantes a *Ophelina acuminata* Oersted, 1843, porém sem uma argumentação que justificasse a criação de dois novos gêneros. De forma semelhante, Chamberlin (1919) erigiu *Antiobacrum* sem apontar característica(s) que justificasse(m) tal status taxonômico. Este, por sua vez, foi criado sem uma explicação formal para alocar uma espécie já existente, *Ophelina brasiliensis* Hansen, 1882, ainda hoje citada como *Antiobacrum brasiliensis* (Hansen, 1882).

Atualmente, apenas o gênero *Travisia* é considerado válido entre os Travisinae, composto em sua maioria por espécies de corpo relativamente largo e curto. Outra característica bastante distintiva é o tegumento com anelações evidentes por meio de constrições geralmente conspícuas, dando-lhes um aspecto muito semelhante a larvas de insetos holometábolos. A maioria das espécies apresenta brânquias que variam em comprimento e forma; a mais comum é simples e cirriforme, mas *T. chinensis* Grube, 1869 possui brânquias bífidas ou trífidas e *T. arborifera* Fauvel, 1932 e *T. filamentosa* Léon-González, 1998 apresentam projeções filamentosas adicionais ao longo de um eixo principal cirriforme. Lobos e/ou papilas são também observados, podendo seu arranjo variar entre as espécies.

Travisia Johnston, 1840 tem como espécie-tipo *T. forbesii* Johnston, 1840 coletada na costa da Grã-Bretanha. Este gênero foi detectado em águas de todos os

continentes, de tropicais a polares, e conta com aproximadamente 36 espécies descritas. *Dindymenides* foi proposto por Chamberlin (1919: 385) para substituir *Dindymene* Kinberg, 1866 uma vez que este nome já estava ocupado por um crustáceo. Hartman (1959), talvez despercebida da observação de Chamberlin (1919), sinonimizou *Dindymene* Kinberg, 1866 e *Dindymenides* Chamberlin, 1919 com *Travisia*. Este último ainda foi considerado válido por Fauchald (1977). *Dindymenides* foi finalmente sinonimizado por Dauvin e Bellan (1994), assim como *Kesun* Chamberlin, 1919. *Travisia* foi a única variação errônea relatada por Hartman (1959).

Os Opheliidae têm sido tradicionalmente classificados próximos aos Scalibregmatidae (Uschakov 1955; Dales 1963) compondo os Opheliida (Hartmann-Schröder 1971, 1996; Fauchald 1977; George & Hartman-Schröder 1985). As duas famílias foram freqüentemente inferidas como grupos-irmãos nas análises de Rouse & Fauchald (1997) e o consenso obtido indicou Scalibregmatidae como grupo-irmão de um clado contendo Opheliidae, Capitellidae, Maldanidae e Arenicolidae. A classificação geral dos poliquetas proposta por estes autores foi baseada neste consenso e Opheliidae e Scalibregmatidae foram incluídos no clado ‘Scolecida’ juntamente com Capitellidae, Maldanidae, Arenicolidae, Orbiniidae, Paraonidae, Questidae e Cossuridae.

As relações internas dos Opheliidae foram analisadas tomando-se os gêneros como táxons terminais por Bellan *et al.* (1990) por análise de similaridade e também o que chamaram de ‘parcimônia’ de Wagner (supostamente ‘otimização’ de Wagner). Foram utilizados como táxons terminais os 12 gêneros então reconhecidos e também foram tratados como terminais distintos espécies de *Ophelia* e *Ophelina* não-portadoras de brânquias, totalizando 14 terminais em parte da análise. Embora não tenham sido apontadas sinapomorfias que agrupassem estritamente todos os ofeliídeos, os resultados deste trabalho concordaram com o sistema das subfamílias Opheliinae, Ophelininae e Traviinae propostas por Hartmann-Schröder (1971). Em termos gerais, estes dois primeiros clados foram definidos pela presença de sulcos lateral e ventral, enquanto que os Traviinae, desprovido de tais sulcos, foram separados em um segundo grupo monofilético.

Um dos problemas da análise de Bellan *et al.* (1990) foi a adoção de um ancestral hipotético ao invés de outros táxons de poliquetas filogeneticamente próximos a Opheliidae como grupo-externo. Este procedimento foi criticado por Blake (2000) e por Rouse & Pleijel (2001) e foi um dos motivos para que estes autores sugerissem que

os Opheliidae precisam ser reavaliados filogeneticamente, utilizando uma entidade biológica concreta como grupo externo (e não um ancestral hipotético), mas também incluindo na análise pelo menos parte dos Scalibregmatidae na intenção de se inferir a possível não-monofilia de cada uma ou ambas as famílias.

Embora o trabalho de Bellan *et al.* (1990) represente uma contribuição importante para sistemática da família, faz-se necessária uma nova análise das relações de suas espécies, com a inclusão de um número maior de táxons e caracteres. Dentro deste contexto, este trabalho tem como objetivos testar a monofilia da família e dos gêneros de Opheliidae, analisar as afinidades filogenéticas entre suas espécies a partir de uma análise dos caracteres morfológicos. Foi utilizada a metodologia cladística para a hipotetização das relações de parentesco entre espécies de Opheliidae e o teste das hipóteses de homologia dos caracteres destes táxons e de seus grupos externos.

MATERIAL E MÉTODOS

Escolha dos grupos-externos

As árvores foram enraizadas utilizando-se o método de comparação por grupos-externos seguindo procedimentos usuais de análise cladística (Wiley 1981; Amorim 1997; Nixon & Carpenter 1993), sendo selecionadas espécies de famílias de poliquetas filogeneticamente mais próximas de Opheliidae para a polarização dos caracteres. De acordo com Rouse & Fauchald (1997), as relações de Opheliidae com as famílias de poliquetas mais próximas podem ser sumarizadas da seguinte forma: (Scalibregmatidae + (Opheliidae + (Capitellidae + (Arenicolidae + Maldanidae))). A proximidade de Opheliidae com Scalibregmatidae sugerida por Rouse & Fauchald (1997) reflete parcialmente sistemas anteriores de classificação de poliquetas (Hartmann-Schröder 1971; Fauchald 1977) e reforça a justificativa de sua inclusão no grupo externo da presente análise com nove espécies de Scalibregmatidae.

Outros táxons de outras famílias de poliquetas próximas a Opheliidae foram também incluídos como grupo-externo. Dentre elas, optamos por não trabalhar com espécies de Maldanidae uma vez que suas espécies têm morfologia externa muito distinta das espécies do grupo-interno. Uma eventual escolha de táxons com morfologia distinta não só dificultaria a inferência das homologias primárias, mas também acarretaria um número alto de dados inaplicáveis (“-”) na matriz de caracteres. Capitellidae e Arenicolidae (com exceção de *Branchiomaldane*) possuem caracteres que podem ser comparados aos de Opheliidae, mostrando-se mais adequadas para o enraizamento das árvores obtidas.

Não há, até o momento, estudos filogenéticos exclusivos de Capitellidae formalmente publicados, seja com base em caracteres morfológicos ou moleculares. Bleidorn *et al.* (2003a) fizeram um estudo de filogenia molecular de vários grupos de poliquetas utilizando seqüências de 18S rDNA. Este estudo incluiu apenas três espécies de Capitellidae, prejudicando as inferências quanto a táxons de caracteres menos derivados. Escolhemos o capitelédeo *Heteromastus similis* Southern, 1921 pela disponibilidade de material. Bleidorn *et al.* (2005) estudaram as relações filogenéticas de Arenicolidae usando diferentes seqüências de RNA mitocondrial e nuclear e indicaram que *Arenicola marina* (Linnaeus, 1758) seria uma das espécies com menor

número de caracteres derivados do grupo, o que nos indicou sua inclusão no grupo externo.

Grupo-interno

O grupo-interno incluiu 63 espécies de Opheliidae. A monofilia de seus gêneros é tradicionalmente aceita, porém ainda não adequadamente demonstrada. Em sua análise filogenética da família, Bellan *et al.* (1994) usaram gêneros como táxons terminais, embora não tenham se preocupado com a demonstração prévia da sua monofilia. Neste contexto, a utilização de espécies lineanas em vez de categorias supra-específicas representa uma abordagem mais apropriada, uma vez que as primeiras seriam os terminais menos inclusivos possíveis (Pleijel 1998). Ou seja, se um determinado gênero for de fato parafilético ou polifilético, há maiores chances de este fato ser demonstrado se forem usados como táxons terminais ao menos duas de suas espécies.

A abordagem adotada para a escolha das espécies de Opheliidae baseou-se no princípio de que todos os seus gêneros estivessem representados preferencialmente com sua espécie-tipo incluída. Mais de uma espécie de cada gênero não-monotípico está presente para que a variabilidade morfológica seja adequadamente representada. Duas espécies de *Polyophthalmus* e duas de *Lobochesis* foram incluídas. Um mínimo de oito espécies foi estabelecido para cada um dos gêneros restantes, todos com mais de 15 espécies: *Armandia* com 8 espécies, *Euzonus* com 9, *Ophelia* com 11, *Ophelina* com 13 e *Travisia* com 16. Os gêneros monotípicos foram representados por suas espécies únicas, com exceção de *Antiobactrum*, cujo material-tipo não foi localizado. Mesmo alguns espécimes identificados como *Antiobactrum brasiliensis* depositados no “National Museum of Natural History/Smithsonian Institution” (EUA) não têm morfologia externa condizente com a descrição original do gênero. Chamberlin (1919), autor do gênero, não apresentou uma descrição ou justificativa formal e explícita de sua criação, que culminou na transferência de *Ophelina brasiliensis* Hansen, 1882 para *Antiobactrum*. Chamberlin (1919) forneceu apenas uma chave de identificação que aponta *Antiobactrum* como tendo um par de expansões laterais (“botões”) na cabeça. Entretanto, outras características citadas, como prostômio longo e “processo terminal” (entende-se ‘tubo anal’) como uma colher, e a descrição e o desenho de *Ophelina brasiliensis* em Hansen (1882) sugerem uma alta semelhança com *Ophelina acuminata*. Ou seja, *A. brasiliensis* pode tratar-se de mais um sinônimo júnior de *O. acuminata*.

O material-tipo das espécies *Ammotrypanella arctica*, *Ophelina acuminata*, *Polyophthalmus pictus* e *Tachytrypane jeffreysii* não foi localizado, mas foram todas incluídas no presente estudo graças ao exame de material adicional (coleções ‘MMS-Deep Sea Atlantic’ e ‘Smithsonian Oceanographic Sorting Center’, ambas nos Estados Unidos) cuja morfologia era compatível com as descrições originais. As espécies-tipo de outros dois gêneros não foram localizadas (*Armandia cirrhosa* e *Travisia forbesii*), mas seus gêneros foram representados por várias outras espécies (Tabela 1).

Santos *et al.* (2004) argumentaram que *Lobocheisis* Hutchings & Murray, 1984 deveria ser considerado sinônimo júnior de *Euzonus* uma vez que as diferenças entre os dois gêneros, tal como apontadas pelas autoras na descrição original, não justificariam tal status taxonômico. As duas espécies de *Lobocheisis* foram incluídas no grupo interno da presente análise. Desta forma, o suporte para sua sinonimização ou sua validação será dado pelos resultados da análise de parcimônia.

Alguns dos táxons utilizados neste trabalho são espécies que ainda deverão ser formalmente descritas. A procedência destas cinco espécies (*Ammotrypanella* sp. 1, *Ophelia* sp. 1, *Ophelina* sp. 3, *Ophelina* sp. 4 e *Travisia* sp. A) é especificada na Tabela 1. Suas afinidades filogenéticas serão apontadas nesta análise cladística e serão conseqüentemente determinantes para se mantê-las ou remanejá-las destes gêneros provisoriamente indicados.

O material examinado

Os espécimes observados são provenientes tanto de coleções museológicas quanto de programas de pesquisas de levantamento e monitoramento faunístico. Os museus são: Los Angeles County Museum (LACM), National Museum of Natural History/Smithsonian Institution (USMN) (incluindo material do “Smithsonian Oceanographic Sorting Center”, SOSC), Museu do Centro de Estudos do Mar, Pontal do Sul, PR (MCEM-BPO), Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin (ZMB) e Museum National d’Histoire Naturelle, Paris (MNHN). Os materiais adicionais de programas nacionais de pesquisa incluem os do “Recursos Vivos da Zona Econômica Exclusiva (REVIZEE)”, do “Biota/FAPESP” e do “Projeto ATLAS”, colocados à disposição pelo Departamento de Zoologia da UNICAMP e pelo Laboratório de Bentos do CEM-UFPR. O Dr. James A. Blake de Woods Hole (Estados Unidos) também disponibilizou material biológico de programas de monitoramento norte-americanos sob sua tutela: “Georges Bank Benthic Infauna Monitoring Program”

(GB), “MMS Deep-sea Atlantic” (MMS-DSA), “San Francisco Deep-ocean Disposal Site” (SF-DODS) e “US Navy Ocean Disposal Site” (USNavy-ODS). As espécies observadas, incluindo seus números de registro, estão listadas na Tabela 1.

Construção dos caracteres e análise dos dados

A análise cladística de Opheliidae e Scalibregmatidae foi feita com o programa NONA (Goloboff 1999) por meio do aplicativo WinClada 1.00.08 (Nixon 2002). Os 55 caracteres não-ordenados e com pesos iguais foram codificados como binários ou como estados múltiplos (conforme o método contingente) em uma matriz de dados (Tabela 2) através do programa NDE 0.5.0 (Page 2001). No método contingente, um caráter mais geral, ou seja, que possui dois estados ou mais, é codificado numa primeira coluna como ‘ausente’ ou ‘presente’ e seus diferentes e inerentes estados nas colunas seguintes. Para os táxons cujo caráter geral é ausente, os diferentes estados são codificados como ‘inaplicáveis’ (“-”). Os caracteres múltiplos foram numerados na matriz de dados (Tabela 2) de “1” a “4”; caracteres desconhecidos foram tratados por “?” e os inaplicáveis por “-”. A procura pelas árvores mais parcimoniosas foi feita com o uso do comando de busca heurística (“heuristics”), com o número máximo de 100.000 árvores a serem guardadas e 100 réplicas. As opções “Multiple TBR+TBR (mult*max*)” e “Unconstrained Search” foram acionadas. Os valores de suporte dos clados (Bootstrap) foram obtidos com 1000 replicações. Depois de realizada a análise, o estudo da transformação dos caracteres e a diagramação dos cladogramas foram feitos por meio dos programas TreeView (Page 1996) e WinClada 1.00.08 (Nixon 2002).

Tabela 1. Espécies estudadas com respectivos números/nomes de depósito em ordem alfabética. Instituições/coleções colaboradoras: Los Angeles County Museum (LACM), National Museum of Natural History/Smithsonian Institution (USMN), Museu do Centro de Estudos do Mar, Pontal do Sul, PR (MCEM-BPO), Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin (ZMB), Museum National d’Histoire Naturelle, Paris (MNHN); Smithsonian Oceanographic Sorting Center (SOSC), Recursos Vivos da Zona Econômica Exclusiva (REVIZEE), Biota/FAPESP, Projeto ATLAS, Georges Bank Benthic Infauna Monitoring Program (GB), MMS Deep-sea Atlantic (MMS-DSA), San Francisco Deep-ocean Disposal Site (SF-DODS) coletas de 1996 a 2004 e US Navy Ocean Disposal Site (USNavy-ODS). Abreviações: H, holótipo; P, parátipo; S, sintipo.

Grupo-externo	Material examinado
<i>Arenicola marina</i> (Linnaeus, 1758)	MNHN, ind. nº20, Dinard (França), 1911
<i>Heteromastus similis</i> Southern, 1921	MCEM-BPO 546, 547
<i>Asclerocheilus confusus</i> Eibye-Jacobsen, 2002	MNHN POLY TYPE 1358
<i>Asclerocheilus kudenovi</i> Blake, 2000	LACM 1943 (P)
<i>Mucibregma spinosa</i> Fauchald & Hancock, 1981	LACM 1146 (H)
<i>Scalibregma californicum</i> Blake, 2000	LACM 1940 (P)
<i>Scalibregma celticum</i> Mackie, 1991	LACM 1500 (P)
<i>Scalibregma inflatum</i> Rathke, 1843	MCEM-BPO 713, 714, 715
<i>Scalibregma antenna</i> Hartman & Fauchald, 1971	LACM 0892 (H), 0893 (P)
<i>Sclerobregma branchiata</i> Hartman, 1965	LACM 0484 (H), 0485 (P)
<i>Sclerocheilus acirratus</i> Hartman, 1966	LACM 0486 (H), 0487 (P)
Grupo-interno	
<i>Ammotrypanella arctica</i> McIntosh, 1879	MMS-DSA SA-1, Sta. 3, Rep. 2
<i>Ammotrypanella</i> sp. 1	MMS-DSA AS-2, Sta. 1, Rep. 3
<i>Armandia agilis</i> (Andrews), 1891	USMN 4898 (“tipo”)
<i>Armandia bioculata</i> Hartman, 1938	USMN 20366 (“tipo”)
<i>Armandia dollfusi</i> Saint-Joseph, 1894	MNHN POLY TYPE 0305
<i>Armandia hossfeldi</i> Hartmann-Schröder, 1956	Projeto ATLAS, ind. 22
<i>Armandia intermedia</i> Fauvel, 1902	MNHN POLY TYPE 0723
<i>Armandia maculata</i> (Webster, 1884)	USNM 108106, off Georgia
<i>Armandia polyophthalma</i> Kükenthal, 1887	USNM 55008, Marseille (França)
<i>Armandia sinaitica</i> Amoureux, 1983	MNHN POLY TYPE 0835
<i>Euzonus arcticus</i> Grube, 1866	ZMB Verm. F. 1948, F. 1949
<i>Euzonus dillonensis</i> (Hartman, 1938)	LACM 0467, 0468 (P)
<i>Euzonus cf. furciferus</i> Ehlers, 1897	MCEM-BPO (não-tombado); Biota/FAPESP
<i>Euzonus mammillatus</i> Santos <i>et al.</i> , 2004	MCEM-BPO 1630 (H)
<i>Euzonus mucronatus</i> (Treadwell, 1914)	LACM 0466 (H)
<i>Euzonus papillatus</i> Santos <i>et al.</i> , 2004	MCEM-BPO 1618 (P)
<i>Euzonus profundus</i> Hartman, 1967	USNM 55555 (H)
<i>Euzonus williamsi</i> (Hartman, 1938)	USNM 20367 (H), 20397 (P); LACM 0469 (P)

Tabela 1 (continuação)	
Grupo-interno	Material examinado
<i>Euzonus zeidlereri</i> Hartmann-Schröder & Parker, 1995	USNM 169135 (P)
<i>Lobocheisis bibrancha</i> Hutchings & Murray, 1984	USNM 81490 (P); LACM 1415 (P)
<i>Lobocheisis longiseta</i> Hutchings & Murray, 1984	USNM 81491 (P); LACM 1414 (P)
<i>Ophelia algida</i> Maciolek & Blake 2006	USNM 1078733 (H)
<i>Ophelia assimilis</i> Tebble, 1953	LACM 0471 (H)
<i>Ophelia bicornis</i> Savigny, 1818	MNHN POLY TYPE 0630
<i>Ophelia denticulata</i> Verrill, 1875	USNM 16123 (H)
<i>Ophelia elongata</i> Hutchings & Murray, 1984	USNM 81492 (P); LACM 1416 (P)
<i>Ophelia magna</i> (Treadwell, 1914)	LACM 0465 (H)
<i>Ophelia multibranchia</i> Hutchings & Murray, 1984	USNM 81493 (P); LACM 1417 (P)
<i>Ophelia profunda</i> Hartman, 1965	LACM 0474 (H), 0475 (P)
<i>Ophelia pulchella</i> Tebble, 1953	LACM 0472 (H), 0473 (P)
<i>Ophelia</i> sp. 1	GB Cruise 16, St. 15, Rep. 2, Frac. 5
<i>Ophelia verrilli</i> Riser, 1987	USNM 98893 (H)
<i>Ophelina abranchiata</i> Støp-Bowitz, 1948	MMS-DSA; SF-DODS; REVIZEE
<i>Ophelina acuminata</i> Ørsted, 1843	MCEM-BPO 1601, 1604; MMS-DSA SA-3, Sta. 9, Rep. 1
<i>Ophelina alata</i> Elías <i>et al.</i> 2003	MCEM-BPO 1607, 1608, 1609
<i>Ophelina aulogastrella</i> (Hartman & Fauchald, 1971)	LACM 0932 (H), 0933 (P); MMS-DSA MID-3, Sta. 5, Rep. 1
<i>Ophelina breviata</i> (Ehlers, 1913)	SF-DODS 10/97, Sta. 11; 10/99, Sta. 11
<i>Ophelina chaetifera</i> (Hartman, 1965)	LACM 0479 (H); SF-DODS 1996 Sta. 8, 9, 14
<i>Ophelina cylindricaudata</i> (Hansen, 1878)	REVIZEE est. 6783, 14/03/1998; MMS-DSA NOR-1, Sta. 11, Rep. 3
<i>Ophelina gaucha</i> Elias <i>et al.</i> 2003	MCEM-BPO 1610
<i>Ophelina pallida</i> (Hartman, 1960)	LACM 0477 (H), 0478 (P)
<i>Ophelina setigera</i> (Hartman, 1978)	USNM 46894 (H), 46895 (P)
<i>Ophelina</i> sp. 3	MMS-DSA SA-2, Sta. 5, Rep. 2
<i>Ophelina</i> sp. 4	SF-DODS 10/04, Sta. 52
<i>Polyophthalmus pictus</i> (Dujardin, 1839)	SOSC “Anton Brunn, Cr. 16, St. 6669”
<i>Polyophthalmus qingdaoensis</i> Purschke <i>et al.</i> , 1995	USNM 170007 (P)
<i>Tachytrypane jeffreysii</i> McIntosh, 1879	MMS-DSA MID-6, Sta. 12, Rep. 1
<i>Travisia antarctica</i> Hartman, 1967	USNM 56175 (H)
<i>Travisia brevis</i> Moore, 1923	USNM 17439 (H), 17390 (P)
<i>Travisia carnea</i> Verrill, 1873	USNM 14475 (S)
<i>Travisia foetida</i> Hartman, 1969	LACM 0461 (H)
<i>Travisia fusus</i> (Chamberlin, 1919)	USNM 19387 (“tipo”)
<i>Travisia fusiformis</i> Kudenov, 1975	LACM 1109 (H), 1110 (P)

Tabela 1 (continuação)	
Grupo-interno	Material examinado
<i>Travisia gigas</i> Hartman, 1938	USNM 20365 (H), 20395 (P); LACM 1548 (P)
<i>Travisia granulata</i> Moore, 1923	USNM 17392 (“tipo”)
<i>Travisia gravieri</i> McIntosh, 1908	MMS-DSA NOR-6, Sta. 3, Rep.1
<i>Travisia hobsonae</i> Santos, 1977	USNM 53476 (H), 53477 (P); LACM 1142 (P)
<i>Travisia oksae</i> Hartmann-Schröder & Parker, 1995	USNM 169136 (P)
<i>Travisia oregonensis</i> Fauchald & Hancock, 1981	LACM 1154 (H), 1155, 1156 (P)
<i>Travisia palmeri</i> Maciolek & Blake 2006	USNM 1078731 (H)
<i>Travisia pupa</i> Moore, 1906	USNM 5544 (H), 5774 (P)
<i>Travisia</i> sp. A	USNavy-ODS Cr. M-10, Sta. 1, Rep. 3, Frac. 5
<i>Travisia tinctoria</i> Maciolek & Blake 2006	USNM 1078732 (H)

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Caracteres

Nesta seção são apresentados e discutidos os caracteres morfológicos utilizados neste estudo, que representam as hipóteses de homologias primárias a serem posteriormente confirmadas ou refutadas como homologias secundárias (sinapomorfias) (de Pinna 1991) na análise de parcimônia. Os números dos caracteres e de seus estados, entre parênteses, correspondem à codificação apresentada na matriz (Tabela 2).

1. **Palpódio:** (0) ausente; (1) presente. Os palpódios são estruturas ímpares diretamente associadas ao prostômio, tendo provavelmente função tátil (Hartmann-Schröder 1958) aliada aos hábitos de escavação. O palpódio de *Tachytrypane jeffreysii* localiza-se mais dorsalmente no prostômio (região subterminal) ao contrário das demais espécies de Opheliidae, nas quais se encontra associado à extremidade do prostômio (região terminal) (Fig. 1). Nos grupos externos é observado apenas em *Heteromastus similis*.

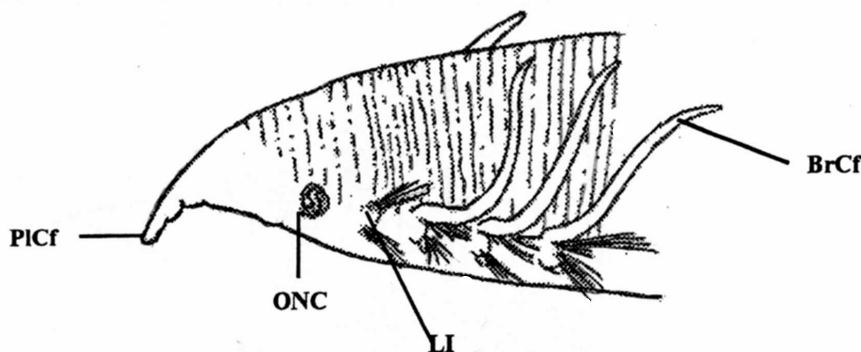


Fig. 1 – Vista lateral esquerda da região anterior de *Armandia flagellifera* (modificado de Southern 1914). *BrCf*, brânquia cirriforme; *LI*, lobo interramal arredondado; *ONC*, órgão nucal circular; *PICf*, palpódio cirriforme.

2. **Forma do palpódio:** (0) cirriforme; (1) clavado. Duas formas de palpódio são encontradas nos Opheliidae, sendo a mais comum a cirriforme (Fig. 1). O prostômio é uma estrutura cônica, o que dificulta a distinção entre a base do palpódio cirriforme e a porção anterior do próprio prostômio. A forma clavada (Fig. 2), pelo contrário, tem o

ponto de inserção no prostômio mais facilmente detectável, uma vez que seu ápice é arredondado e mais largo que sua base e região intermediária.

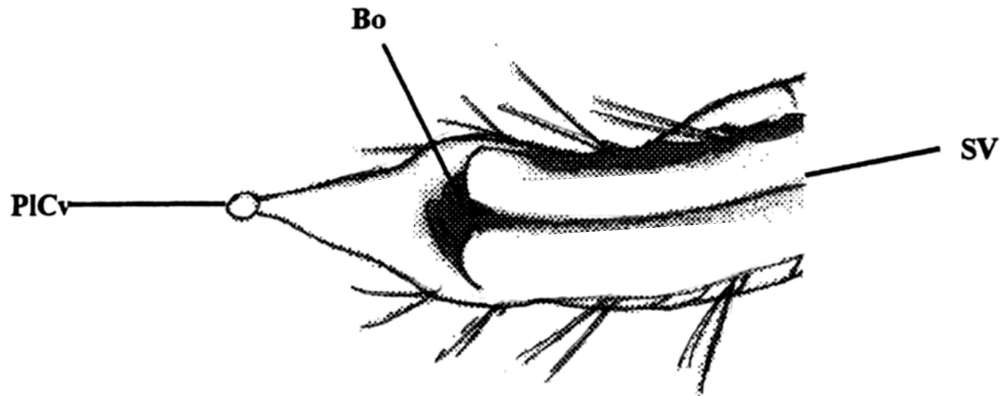


Fig. 2 – Vista ventral da região anterior de *Ophelina aulogastrella* (modificado de Hartman & Fauchald 1971). Bo, boca; PICv, palpódio clavado; SV, sulco ventral.

3. **Par de palpos:** (0) ausente; (1) presente. Nenhum dos ofelídeos estudados apresenta palpos, presentes apenas nos escalibregmatídeos. São estruturas pares também associadas ao prostômio (Fig. 3), porém se localizam em suas laterais na região subterminal. São relativamente mais espessas que os palpódios dos ofelídeos.

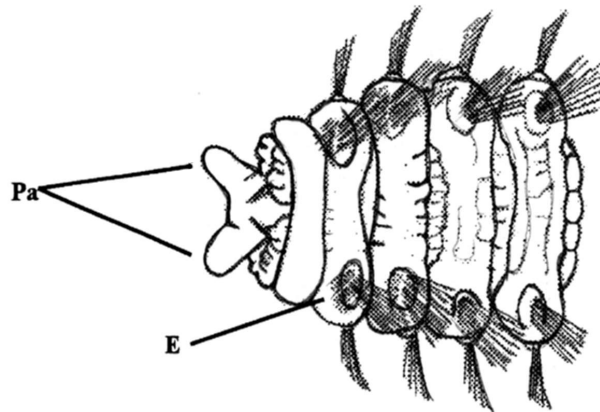


Fig. 3 – Vista dorsal da região anterior de *Oncoscolex dicranochaetus* (modificado de Hartman 1966). E, banda de espinhos do primeiro segmento; Pa, palpos.

4. **Forma do órgão nuczal:** (0) fendido; (1) circular. O órgão nuczal está presente em todas as espécies tratadas. Quando não evertido pode ser encontrado na forma de fenda (Fig. 5), com o comprimento várias vezes maior que a largura e de formato linear ou circular (Fig. 1). Nem sempre se trata de uma estrutura facilmente observável, seja por

seu tamanho diminuto e localização no prostômio ou pelo estado de conservação dos espécimes estudados. Quando não visualizado, a forma do órgão nucal foi codificada como desconhecida/incerta (“?”).

5. Posição relativa da boca: (0) anterior ao primeiro feixe de cerdas; (1) posterior ao primeiro feixe de cerdas; (2) mesmo nível do primeiro feixe de cerdas. A boca tem posição relativa variável em relação ao primeiro feixe de cerdas, podendo ser encontrada anteriormente, posteriormente ou até mesmo no mesmo nível em algumas espécies (*Ophelia algida*, *O. elongata*, *O. pulchella*, *O. verrilli*, *Ophelina gaucha* e *Ophelina* sp. 3). Rouse & Pleijel (2001) reportaram que muitas espécies têm a boca posterior ao primeiro feixe (Fig. 4), mas não especificaram que esta condição é encontrada somente em *Travisia* e no escalibregmatídeo *Sclerobregma branchiata*. Na maioria das espécies observadas, a boca é anterior ao primeiro feixe de cerdas. *Ophelina aulogastrella* (Hartman & Fauchald 1971) foi descrita como tendo a boca posterior ao primeiro feixe, mas as observações do material-tipo revelaram que é anterior.



Fig. 4 – Vista ventral da região anterior de *Travisia profunda* (modificado de Kirkegaard 1996). 1Cht, primeiro feixe de cerdas; 2Cht, segundo feixe de cerdas; Bo, boca; Pap, papila.

6. Constrição entre 2° e 3° segmentos: (0) ausente; (1) presente. A maioria das espécies de *Euzonus* apresenta uma constrição que circunda a área entre o segundo e o terceiro segmentos (Fig. 5), caracterizando uma região anterior distinta composta por palpódio, prostômio, peristômio, primeiro e segundo segmentos. Esta formação não é, no entanto, observada em *E. profundus*, estando também ausente nas outras espécies estudadas.

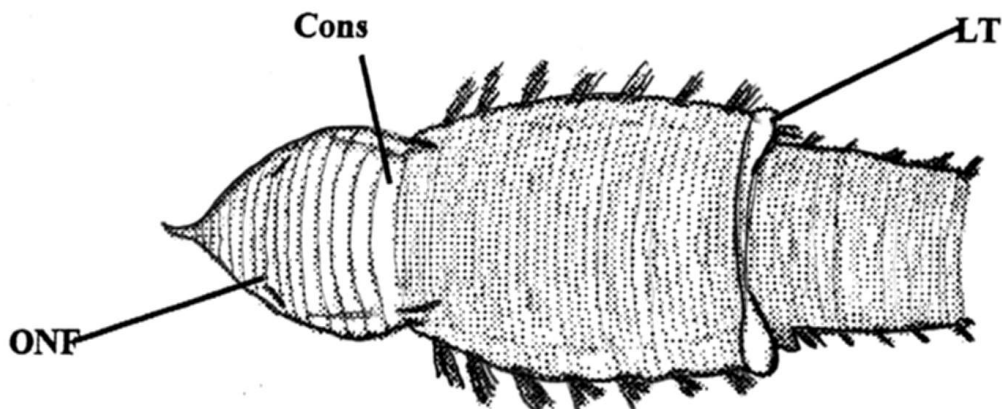


Fig. 5 – Vista dorsal da região anterior de *Euzonus yasudai* (modificado de Okuda 1934). *Cons*, constrição entre 2º e 3º segmentos; *LT*, lobo transversal do 10º segmento; *ONF*, órgão nugal fendido.

7. **Lobo transversal no 9º segmento:** (0) ausente; (1) presente. Um lobo alongado transversalmente é observado nas laterais do nono segmento de três espécies de *Ophelia*. Riser (1987) já havia observado estas estruturas portadoras de glândulas em *Ophelia verrilli* afirmando que elas podem ter sido ignoradas nas descrições de outras espécies do gênero, mesmo sendo comparáveis às que ocorrem em *Euzonus*. Este autor também destacou que os lobos transversais dividem a primeira região ‘abranquiada’ da segunda ‘branquiada’, mesmo em espécies como *O. verrilli* que não apresentam brânquias nos dois primeiros segmentos da denominada ‘região branquiada’. Além desta, somente *O. denticulata* e *O. magna* apresentam esta estrutura no nono segmento. Assim como os lobos que ocorrem no décimo segmento, esta estrutura não é associada ao parapódio, localizando-se dorsalmente a este.

8. **Lobo transversal no 10º segmento:** (0) ausente; (1) presente. Semelhante à característica anterior, mas ocorrendo no décimo segmento (Figs. 5 e 6). Ocorre em espécies de *Euzonus* (com exceção a *E. profundus*), de *Lobochesis* e em *Ophelia magna* e *O. verrilli*.

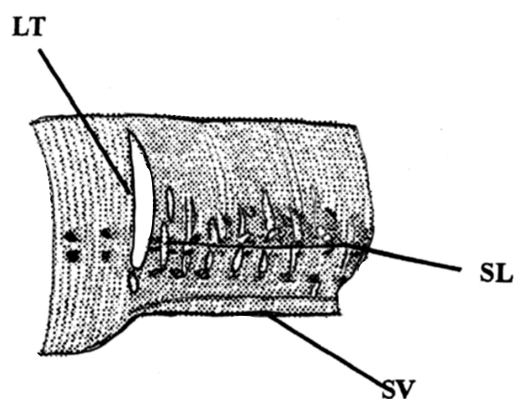


Fig. 6 – Vista lateral esquerda da região mediana de *Euzonus yasudai* (modificado de Okuda 1934). *LT*, lobo transversal do 10º segmento; *SL*, sulco lateral; *SV*, sulco ventral.

9. **Lobo transversal do 10º segmento com papilas:** (0) ausentes; (1) presentes. Santos *et al.* (2004) descreveram duas espécies de *Euzonus*: *E. papillatus* com lobos transversais rasos portadores de papilas simples ao longo de sua extremidade e *E. mammillatus* com uma série de papilas mamiliformes (Fig. 7) que surgem diretamente da parede corporal nas laterais do 10º segmento. Estruturas correspondentes já haviam sido detectadas em *E. flabelliferus* e *E. japonicus*, sendo mais semelhantes àquelas descritas para *E. papillatus*. O restante das espécies com o lobo transversal apresenta a extremidade sem papilas (lisa).

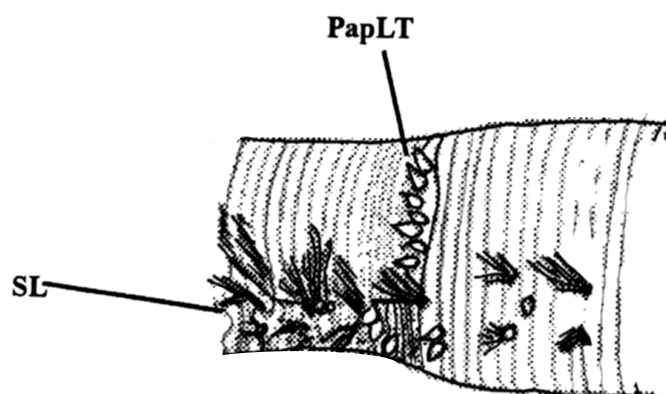


Fig. 7 – Vista lateral direita de *Euzonus mammillatus* (modificado de Santos *et al.* 2004). *PapLT*, papilas do lobo transversal; *SL*, sulco lateral.

10. **Epiderme com papilas:** (0) ausentes; (1) presentes. Parte das espécies de *Travisia* é portadora de papilas epidermais arredondadas de tamanho destacado ao longo de todo (ou quase todo) corpo (Fig. 4). Estas papilas muitas vezes dificultam a observação de outras estruturas como órgãos laterais, nefridióporos, lamelas epipodiais e até mesmo os padrões de anelação de cada segmento. Papilas também foram observadas na epiderme de *Arenicola marina* e de *Scalibregma inflatum*.

11. **Parapódio:** (0) ausente; (1) presente. Os parapódios de Opheliidae muitas vezes são pouco desenvolvidos, destacando-se pouco da parede corporal e sendo evidenciados principalmente pelos feixes de cerdas e brânquias (quando presentes) (Fig. 8A, B). Em espécies de *Armandia* e *Ophelina*, os parapódios são mais facilmente detectáveis principalmente pela presença do lobo interramal que se destaca por entre os feixes noto- e neuropodiais. Em muitos dos táxons estudados (principalmente em *Travisia*) os parapódios não se desenvolvem, ou seja, nenhum lobo (mesmo que diminuto) foi detectado nos segmentos, com os feixes de cerdas partindo diretamente na parede corporal, assim como as brânquias. Nestas espécies, codificamos os parapódios como ausentes.

12. **Lobos parapodiais:** (0) individuais; (1) unificados. Alguns tipos fundamentais de parapódios são observados nos grupos aqui estudados. Nos chamados ‘lobos individuais’, cada feixe de noto- e neurocerdas está associado a um pequeno lobo dorsal e a outro ventral, respectivamente (Fig. 8A). Já os ‘lobos unificados’ são rasos e alongados dorso-ventralmente compartilhando os dois feixes de cerdas numa estrutura única (Fig. 8B).

13. **Forma dos lobos parapodiais:** (0) curtos; (1) lamelares. Os lobos são ‘curtos’ quando se destacam pouco da parede corporal externa, sendo muitas vezes inconspícuos. Podem tanto sustentar individualmente um único feixe de cerdas (‘individuais’) quanto os dois (‘unificados’). Já os parapódios na forma de ‘lobos lamelares’ exclusivamente compartilham os dois feixes. Destacam-se dos rasos por serem notadamente alongados e projetados lateralmente e ainda achatados antero-posteriormente como lamelas. Apenas em duas das espécies estudadas este último tipo foi observado: *Ophelia bicornis* e *O. profunda*.



Fig. 8 – A, Vista frontal do parapódio esquerdo do 15º segmento de *Ophelia magna* (modificado de Hartman 1938). B, Vista frontal do parapódio esquerdo do 2º segmento com brânquias de *Euzonus furciferus* (modificado de Hartman 1966). *BrBf*, brânquia bifurcada.

14. **Pás de setíferos:** (0) ausente; (1) presente. Em quatro espécies, *Ophelina breviata*, *O. chaetifera*, *O. cylindricaudata* e *O. pallida*, pelo menos os últimos três parapódios encontram-se em posição ventral (Fig. 9), ao contrário dos parapódios dos outros segmentos que são laterais e inseridos nos sulcos laterais. Os parapódios posteriores destas espécies são também comprimidos dorso-ventralmente e desprovidos de lobos interramais. O termo “pás de setíferos” vem do correspondente “setigerous pads” em inglês



Fig. 9 – Vista ventral da região posterior de *Ophelina breviata* (modificado de Hartman 1966). *DVT*, dobra ventral do tubo anal; *PS*, pás de setíferos; *SV*, sulco ventral.

15. **Pás de setíferos com:** (0) cerdas capilares; (1) cerdas em espinho. Os parapódios posteriores ventralizados (“pás de setíferos”) de *Ophelina breviata* e *O. cylindricaudata* (Fig. 3) possuem cerdas diferenciadas se comparadas às dos parapódios laterais nos

segmentos anteriores (capilares). Elas são mais curtas, espessas e escuras, configurando uma forma mais robusta aqui denominada de ‘cerdas em espinho’. As pás de setígeros de *Ophelina chaetifera* e *O. pallida* portam cerdas capilares como o restante de seus segmentos.

16. Lobo interramal dos parapódios: (0) ausente; (1) presente. Em várias espécies (principalmente de *Armandia* e *Ophelina*) é observado um lobo entre os feixes de cerdas (Figs. 1 e 10). Têm a mesma forma em todos os segmentos, mas tamanho variável, sendo geralmente muito pequenos e de difícil observação nos segmentos posteriores. Parte da literatura se refere a estes lobos como pré-setais (“presetal lamella” em Hartman (1938)). Preferimos não dar continuidade a esta denominação pelo fato de não se apresentarem, de fato, anteriores aos feixes. Mais destacadamente em *Armandia* e *Ophelina* (onde estas estruturas são mais conspícuas), os feixes noto- e neuropodiais não são alinhados entre si e tampouco com o eixo transversal do corpo, mas sim em ângulo (veja comentários mais específicos adiante; caráter 30). Esta disposição confere aos lobos uma aparente posição pré-setal, embora, a rigor, estejam localizados entre os feixes. Além de *Armandia* e *Ophelina*, estas estruturas são também encontradas em *Ophelia algida*, *O. elongata*, *O. multibranchia*, *O. pulchella*, *Tachytrypane jeffreysii*, *Scalibregma celticum* e *Sclerobregma branchiata*.

17. Forma do lobo interramal: (0) arredondado; (1) acuminado.

18. Lobos interramais anteriores: (0) subequivalentes; (1) prolongados. Em *Armandia agilis*, *A. hossfeldi*, *A. sinaitica*, *Ophelina acuminata* e *O. alata* os lobos interramais, além de acuminados, são também destacadamente prolongados nos cinco primeiros segmentos. Em indivíduos fixados, podem ser facilmente confundidos com as brânquias, também presentes do segundo ao quinto segmentos, por causa do seu formato e pigmentação esmaecida. No restante das espécies com lobos interramais estas estruturas nos primeiros segmentos têm comprimento semelhante (subequivalentes) às dos segmentos restantes.

19. **Cirro neuropodial:** (0) ausente; (1) presente. Apêndices cirriformes ventrais e adjacentes aos feixes de neurocerdas (Fig. 10) ocorrem nas espécies de *Armandia*. São estruturas geralmente de tamanho próximo ao dos lobos interramais, mas em algumas espécies são relativamente menores e em forma de papilas.

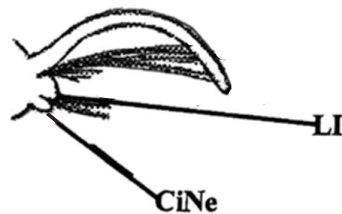


Fig. 10 – Vista frontal de parapódio esquerdo de *Armandia bioculata* (modificado de Hartman 1938). *CiNe*, cirro neuropodial; *LI*, lobo interramal.

20. **Lobo pós-setal do neuropódio:** (0) ausente; (1) presente. Algumas poucas espécies de *Ophelia*, *Ophelina* e *Euzonus* possuem um lobo posterior ao feixe de neurocerdas em alguns segmentos (Fig. 11). São estruturas de difícil observação devido ao seu pequeno tamanho e por se encontrarem muito próximas e posteriormente às cerdas.

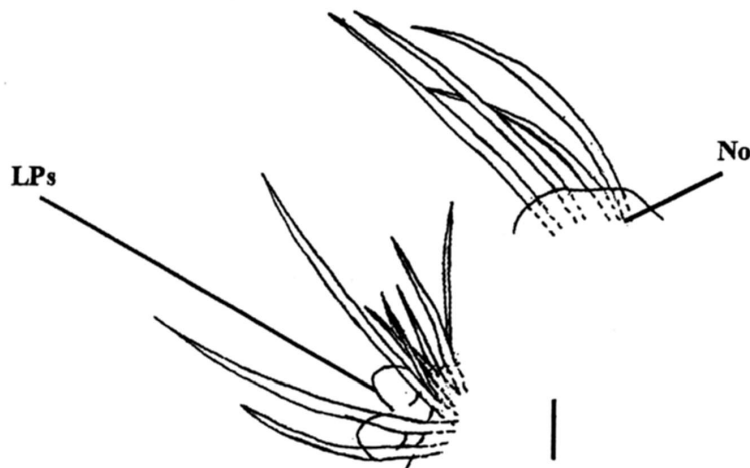


Fig. 11 – Detalhe em vista anterior do parapódio direito do sétimo segmento de *Ophelia* sp. 1 destacando o lobo pós-setal de extremidade emarginada presente atrás das neurocerdas. Escala: 0,025 mm.

21. **Forma do lobo pós-setal do neuropódio:** (0) arredondado; (1) coniforme. São estruturas de pequeno porte posicionadas atrás dos parapódios de certos segmentos e possivelmente devido ao seu tamanho diminuto e localização não foram observadas nem relatadas em outros estudos. Há duas variações em sua forma geral sendo a mais comum a arredondada na extremidade. O lobo de formato coniforme é exclusivo de *Ophelina setigera* sendo reconhecido pela base alargada e extremidade afilada.

22. **Extremidade do lobo pós-setal do neuropódio:** (0) inteiriço; (1) emarginado. Em duas espécies, *Ophelia profunda* e *Ophelia* sp. 1, o lobo pós-setal arredondado é parcialmente dividido (bifurcado) longitudinalmente com extremidades arredondadas ligadas a num pedúnculo comum e curto (Fig. 11).

24. **Lobo inferior ao neuropódio:** (0) ausente; (1) presente. Os lobos inferiores são também exclusivos de algumas das espécies de Scalibregmatidae. Sua ocorrência e variação de tamanhos e formas são idênticas às dos lobos superiores ao notopódio (Fig. 12).

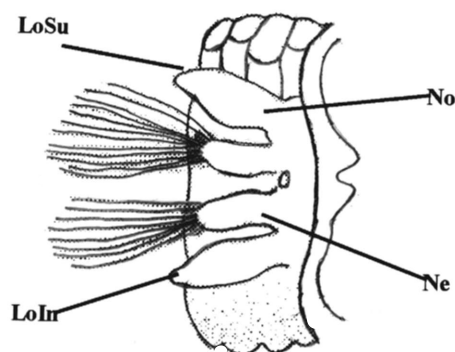


Fig. 12 – Vista lateral direita de um parapódio da região posterior de *Scalibregma inflatum* (modificado de Day 1967). *LoIn*, lobo inferior ao neuropódio; *LoSu*, lobo superior ao notopódio; *Ne*, neuropódio; *No*, notopódio.

23. **Lobo superior ao notopódio:** (0) ausente; (1) presente. Algumas das espécies de Scalibregmatidae estudadas apresentam lobos localizados superiormente ao notopódio (Fig. 12). São estruturas que variam de tamanho e, algumas vezes, também de forma, desde os segmentos mais anteriores até os posteriores. A forma mais observada é a de lamelas triangulares, mas também são encontradas cônicas, globulares e globulares com

um curto cirro na extremidade. Estes lobos não foram vistos em nenhuma das espécies de Opheliidae estudadas ou em outros grupos externos.

25. **Espessamentos tegumentares:** (0) ausente; (1) presente. São estruturas exclusivas do gênero *Travisia* e relatadas na literatura inglesa como “epipodial lappets”. Preferimos não traduzir literalmente este termo uma vez que ‘lappet’ significa ‘lamela’, impreciso para este caso. Estas estruturas são na verdade espessamentos dorso- e ventro-laterais do tegumento, próximo da região dos feixes de cerdas (Fig 13). São mais conspícuos nos segmentos mais posteriores embora já possam ser observados em menores proporções desde a região mediana do corpo. Nas espécies de *Travisia* com papilas epidermais, os espessamentos tegumentares também portam papilas, sendo que por algumas vezes uma única papila de maiores dimensões é observada como o próprio espessamento.

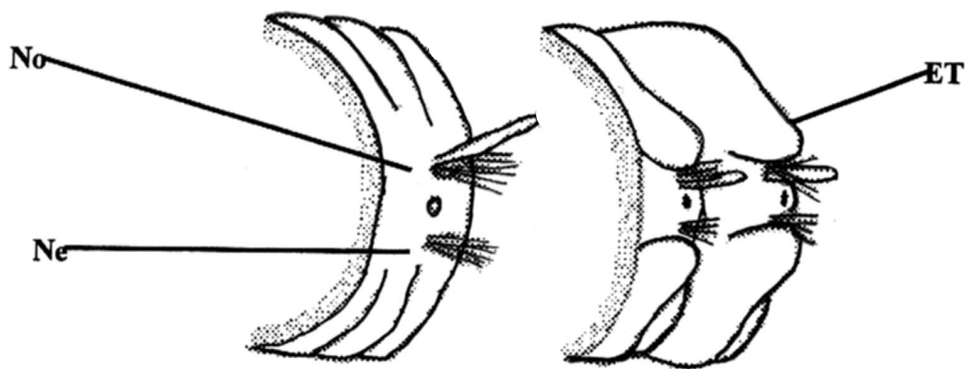


Fig. 13 – Vista lateral esquerda de um segmento da região anterior e dois da região posterior de *Travisia parva* (modificado de Day 1973). ET, espessamento tegumentar; Ne, neuropódio; No, notopódio.

26. **Cerdas capilares com espinhos apicais:** (0) ausente; (1) presente. Os Opheliidae apresentam poucos tipos de cerdas, sendo as mais comuns as capilares, presentes em todas as espécies. Alguns táxons, entretanto, portam um tipo adicional em um ou mais segmentos. *Ophelia elongata* e *O. multibranchia* apresentam nos dois últimos segmentos cerdas capilares destacadamente prolongadas, cujas partes apicais possuem diminutos espinhos.

27. **Espinhos no 1º e 2º segmentos:** (0) ausente; (1) presente. Este é um tipo de cerda mais robusta, exclusiva de algumas espécies de Scalibregmatidae. Estes espinhos são observados somente na primeira banda dos feixes notopodiais dos dois primeiros setíferos ao lado de cerdas capilares (Fig. 3).

28. **Cerdas furcadas:** (0) ausente; (1) presente. Da mesma forma que os espinhos dos dois primeiros segmentos detalhados acima, este tipo de cerda é exclusiva de Scalibregmatidae (Fig. 14). Também ocorrem na primeira banda dos feixes notopodiais, acompanhadas de cerdas capilares, geralmente do terceiro ao último segmento. Em *Sclerobregma branchiata* as cerdas furcadas aparecem a partir do quarto segmento e em *Sclerocheilus acirratus* a partir do décimo.



Fig. 14 – Cerda furcada de *Scalibregma inflatum* (modificado de Hartman 1969).

29. **Ganchos com capuz:** (0) ausentes; (1) presentes. Estas cerdas se caracterizam pela formação de uma coluna cilíndrica principal cuja extremidade é recurvada e acuminada, caracterizando um gancho. A extremidade da cerda é revestida por mais uma fina camada com um capuz, proveniente da coluna principal. São encontradas, entre as espécies incluídas na análise, em *Arenicola marina* e *Heteromastus similis*.

30. **Disposição dos feixes de cerdas:** (0) alinhados; (1) não-alinhados. Para a compreensão e o estudo deste caráter, convencionamos que os pontos de inserção das cerdas de cada feixe no parapódio formam linhas (Fig. 15). Ou seja, cada linha é uma representação bidimensional dos feixes noto- e neuropodiais. Entre si as linhas podem ser encontradas alinhadas ou não-alinhadas. A chamada disposição ‘alinhada’ é observada quando as duas linhas se dispõem na direção dorso-ventral do segmento (Fig. 15A) formando uma única reta. Este padrão é observado nos grupos-externos *Travisia* e *Euzonus*. As formas não-alinhadas ocorrem quando as duas linhas não mais formam

uma mesma reta, mas sim ângulos entre si voltados para a porção anterior do poliqueta (Fig. 15B, C).

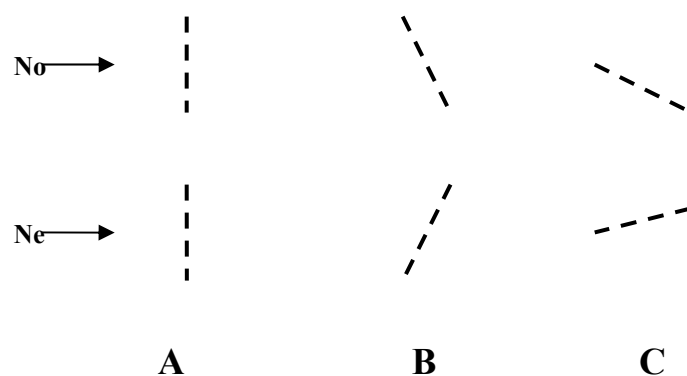


Fig. 15 – Figura esquemática das três formas de disposição de feixes de cerdas. Cada linha tracejada representa um feixe. A, feixes alinhados; B, feixes não-alinhados em ângulo obtuso; C, feixes não-alinhados em ângulo agudo; Ne, neuropódio; No, notopódio.

31. **Feixes de cerdas não-alinhados:** (0) ângulo obtuso; (1) ângulo agudo. Os feixes não-alinhados podem formar entre si ângulos obtusos (maiores) ou agudos (menores). Em quase todas as espécies de *Ophelia*, os feixes noto- e neuropodiais são observados formando entre si um ângulo obtuso (Fig. 15B). Já em *Ophelia algida*, *Ammotrypanella*, *Armandia*, *Ophelina* e *Tachytrypane* as linhas formam ângulo notadamente agudo (Fig. 15C). A disposição dos feixes de *Polyophthalmus* não foi estabelecida, já que cada um porta apenas duas ou três cerdas, impossibilitando a observação precisa das direções das linhas imaginárias.

32. **Brânquias:** (0) ausentes; (1) presentes. Brânquias estão presentes na maioria dos táxons estudados. A distribuição das brânquias ao longo do corpo é muito variável, podendo ser encontradas em quase todos ou estarem restritas a poucos segmentos.

33. **Forma da brânquia:** (0) cirriforme simples; (1) bifurcada; (2) múltipla; (3) arborescente; (4) pectinada. Algumas formas de brânquias foram identificadas entre as espécies de Opheliidae e apenas duas variações nos grupos externos. Brânquias cirriformes (Fig. 1), típicas dos gêneros *Ammotrypanella*, *Armandia*, *Ophelia* e

Ophelina, são as mais freqüentemente observadas. As brânquias bifurcadas são compostas de um tronco principal cilíndrico que se divide em dois ramos mais finos de comprimento semelhante (Fig. 8B), encontradas em parte das espécies de *Euzonus* e em *Lobochesis*. As chamadas brânquias ‘múltiplas’ são observadas em *Arenicola marina*, *Scalibregma celticum* e *Sclerobregma branchiata* e consistem de vários filamentos cirriformes que se originam de um único ponto de um tronco principal muito curto, mas próximo da parede corporal. Este último tipo é diferente da ‘arborescente’ que, por sua vez, possui ramificações originadas de diferentes pontos do tronco principal (*Scalibregma californicum* e *S. inflatum*) (Fig. 16B). As brânquias pectinadas encontradas em *Euzonus arcticus*, *E. dillonensis* e *E. williamsi* têm um tronco principal cilíndrico que dá origem a apenas um ramo por ponto de divisão (Fig. 16A). Ao longo de sua extensão, o tronco principal origina mais ramos secundários, um por ponto, e todos apontados para a direção posterior.



Fig. 16 – A, vista frontal de parapódio do 10º segmento branquiado de *Pectinophelia dillonensis* (modificado de Hartman 1938). B, vista lateral do 2º segmento de *Scalibregma inflatum* (modificado de Hartman 1966). *BrA*, brânquia arborescente; *BrP*, brânquia pectinada.

34. Cristas transversais na brânquia: (0) ausente; (1) presente. Em algumas espécies com brânquias bifurcadas ocorrem uma ou mais cristas (transversais ao eixo maior dos ramos secundários) próximas à porção apical. Estas cristas se parecem com ramificações pouco desenvolvidas, sugerindo uma brânquia pectinada em início de desenvolvimento. Contudo, não acreditamos que as cristas transversais das brânquias

bifurcadas sejam homólogas aos ramos das pectinadas. As ramificações de uma pectinada desenvolvem-se da “face ventral” da brânquia, que é voltada para a região posterior do animal, enquanto que as cristas só ocorrem na “face dorsal”, estando então voltadas para a porção anterior.

35. Posição das brânquias em relação às notocerdas: (0) dorsal; (1) posterior; (2) dorso-posterior. O ponto de inserção das brânquias em relação ao feixe de notocerdas também varia entre as espécies. As de inserção dorsal ao feixe são observadas em *Euzonus*, *Lobochesis*, *Ophelia assimilis* e *O. bicornis*. As de inserção posterior são típicas de *Travisia* e as dorso-posteriores ocorrem em *Ammotrypanella* e na maioria das espécies de *Armandia*, *Ophelia* e *Ophelina*.

36. Distribuição das brânquias I: (0) brânquias em todo o corpo; (1) brânquias com arranjo distinto. O número e disposição de brânquias varia amplamente entre espécies. Brânquias presentes em quase todos os segmentos não é o padrão de distribuição mais comum dentre as espécies analisadas, porém é uma tendência observada particularmente em *Armandia*. Em Opheliidae nunca ocorrem brânquias no primeiro segmento. Assim, quando nos referimos a “brânquias em todo corpo”, subentende-se “em todos os segmentos menos no primeiro”.

37. Distribuição das brânquias II: (0) brânquias ausentes em segmentos anteriores e posteriores; (1) brânquias ausentes somente em segmentos posteriores; (2) brânquias restritas a segmentos anteriores; (3) brânquias restritas a segmentos posteriores.

38. Ocelos laterais: (0) ausente; (1) presente. Estas estruturas estão presentes nos sulcos laterais e aproximadamente equidistantes entre parapódios adjacentes (Fig. 17). Estes órgãos são encontrados em *Armandia* e *Polyophthalmus* em número variável de segmentos.

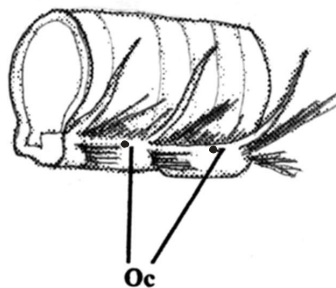


Fig. 17 – Vista lateral esquerda de três segmentos da região mediana de *Armandia intermedia* (modificado de Day 1967). Oc, ocelos.

39. **Sulcos laterais e ventral:** (0) ausente; (1) presente. Os sulcos laterais e ventrais observados em várias espécies de Opheliidae são resultado da ação dos músculos oblíquos abdominais (Pilato *et al.* 1978) (Fig. 18). Assume-se, desta forma, que os sulcos somente ocorrem em segmentos de táxons com músculos oblíquos abdominais e, por conseguinte, formariam os sulcos laterais e ventral concomitantemente nos mesmos segmentos, uma vez que resultam de uma mesma ação morfofisiológica. Com base nesta definição, não concordamos com a observação de Dauvin & Bellan (1994) quanto à presença de sulco ventral em algumas espécies de *Travisia*, porque os sulcos laterais, por consequência, deveriam também estar presentes. Não há evidência de músculos oblíquos abdominais em *Travisia*. Num estudo da morfologia interna e externa de *T. japonica*, Fujiwara (1933) descreveu a musculatura longitudinal abdominal, mas em nenhum momento fez menção a oblíquos abdominais. Os sulcos “pouco desenvolvidos” (tradução literal de Dauvin & Bellan 1994) em algumas espécies de *Travisia* resultam da fixação e preservação dos espécimes (obs. pess. em *T. fusiformis* e *T. hobsonae*). Por causa disto, codificamos este caráter como ausente em todo o gênero.

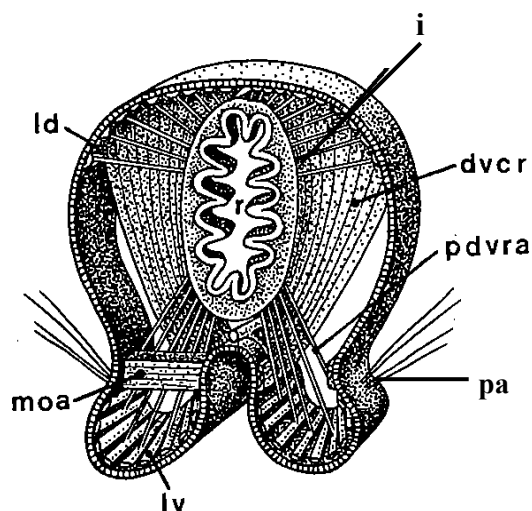


Fig. 18 – Corte transversal de *Ophelia bicornis* mostrando parte da musculatura da região com destaque para o músculo oblíquo abdominal (moa), cuja ação gera de maneira permanente os sulcos ventral e laterais (modificado de Pilato *et al.* 1978). *dvcr*, musculatura constritora dorso-ventral do reto; *i*, trato digestório; *lv*, musculatura longitudinal ventral; *moa*, músculo oblíquo abdominal; *pa*, parapódio; *pdvra*, musculatura protadora dilatadora ventral do reto; *r*, lúmen intestinal).

40. **Ocorrência dos sulcos laterais e ventral:** (0) região mediana e posterior; (1) região anterior a posterior. A extensão dos sulcos é variável em duas formas. São observados da região mediana do corpo (a partir do 11º segmento) à posterior em *Euzonus*, *Lobochesis* e *Ophelia* (Fig. 6) e da região anterior (do primeiro segmento) à posterior (Fig. 19) em *Ammotrypanella*, *Armandia*, *Ophelina*, *Polyopthalmus* e *Tachytrypane*.

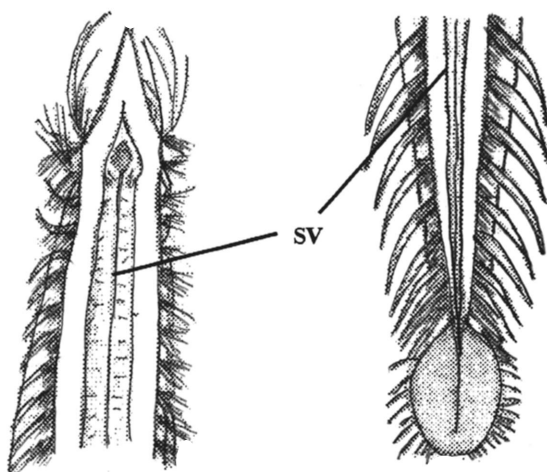


Fig. 19 – Vista ventral das regiões anterior e posterior de *Ophelina grandis* (modificado de Pillai 1961). SV, sulco ventral.

41. **Apêndices anais laterais e dorsais:** (0) ausentes; (1) presentes. São apêndices associados diretamente ao pigídio (tubo anal ausente; caráter 46) lateralmente e dorsalmente ao ânus (Fig. 20A, B). Eles têm forma e tamanho similares entre si (Figs. 6, 8 e 9), mas geralmente diferentes dos apêndices ventrais que serão comentados mais adiante. São encontrados em *Euzonus*, *Lobochesis*, *Ophelia*, *Polyophthalmus* e *Travisia*.

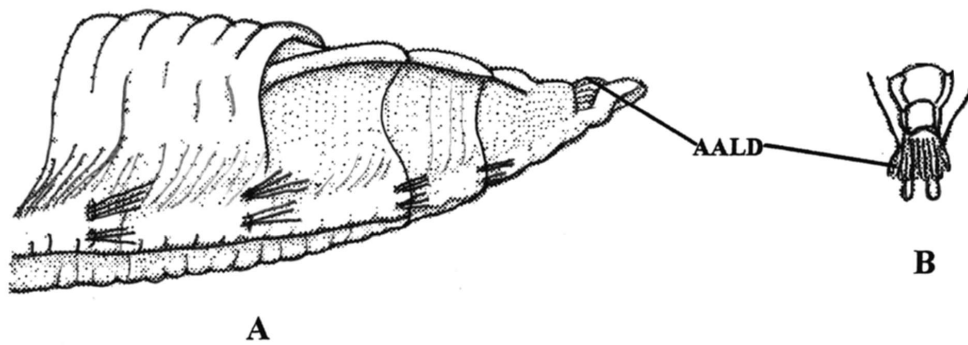


Fig. 20 – A, vista lateral esquerda da região posterior de *Ophelia anomala* (modificado de Day 1961). B, vista dorsal da região posterior de *Ophelia limacina* (modificado de Hartman 1938). AALD, apêndices anais laterais e dorsais.

42. **Forma dos apêndices anais laterais e dorsais:** (0) papiliformes; (1) cirriformes; (2) digitiformes; (3) triangulares.

43. **Apêndices anais ventrais:** (0) ausente; (1) presente. São estruturas ventrais diretamente associadas ao pigídio. Na maioria das espécies, os apêndices anais ventrais destacam-se dos laterais e dorsais por seu maior tamanho e formatos distintos, por vezes representando importantes características diagnósticas (Fig. 21A, B). Um ou dois destes apêndices estão presentes em todas as espécies sem tubo anal, com exceção de *Ophelina acuminata* e *O. aulogastrella* que apresentam um par de cirros anterior à abertura do tubo anal em forma de capuz.

44. **Número de apêndices anais ventrais:** (0) único (Fig. 21A); (1) um par (Fig. 21B).

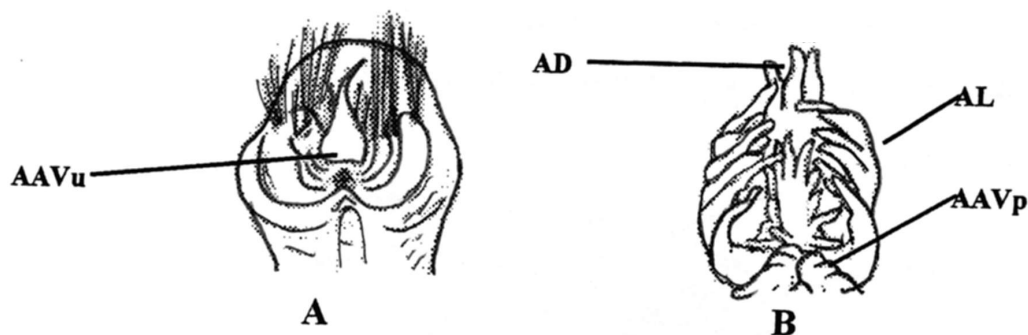


Fig. 21 – A, vista da região do pigídio de *Euzonus furciferus*. B, vista da região do pigídio de *Ophelia bipartita* (modificados de Hartman 1966). AAVp, apêndices anais ventrais pares; AAVu, apêndice anal ventral único; AD, apêndices anais dorsais; AL, apêndices anais laterais.

45. **Forma dos apêndices anais ventrais:** (0) arredondados; (1) triangulares; (2) coniformes; (3) cirrififormes; (4) filiformes; (5) digitiformes. Lobos curtos e arredondados são comuns em *Travisia*, ocorrendo também em apenas algumas espécies de *Euzonus*, uma vez que na maioria apresenta-se na forma de lamela triangular (Fig. 21A). Estas também são observadas em algumas espécies de *Ophelia* e em *P. pictus*. A forma cônica é presente em *T. antarctica*, *T. pupa* e *T. tincta*. *Ophelia elongata* e *O. multibranchia* são as duas únicas espécies portadoras de apêndices anais pares digitiformes e suas porções mais basais são caracteristicamente fundidas entre si. Apenas *Asclerocheilus kudenovi* e *Scalibregma celticum* possuem apêndices anais pares filiformes e longos.

46. **Tubo anal:** (0) ausente; (1) presente. Muitas espécies de *Armandia* e *Ophelina*, assim como *Ammotrypanella* e *Tachytrypane*, portam extensões membranosas geralmente cilíndricas associadas posteriormente ao pigídio (Figs. 22 e 23). São conhecidas na literatura como ‘funis’ ou ‘tubos’ anais. Podem alcançar maior ou menor extensão, ter formas diferenciadas (tubo e capuz), ser lisas ou aneladas e até mesmo apresentar apêndices extras ligados à sua extremidade posterior (cirros e papilas dorsais, ventrais e laterais).

47. **Forma do tubo anal:** (0) cilíndrico; (1) capuz. O tubo anal é reconhecido como uma estrutura cilíndrica de abertura terminal (Fig. 23). A forma em ‘capuz’ é observada

quando a membrana é extensa na parte superior, mas muito curta na inferior, formando uma abertura ventral e caracterizando uma estrutura semi-ovalada (Fig. 22). *Ophelina* sp. 3 apresenta tubo anal tipicamente cilíndrico, embora a parte superior de sua extremidade seja mais longa que a inferior, conseqüentemente formando uma abertura ventralizada.

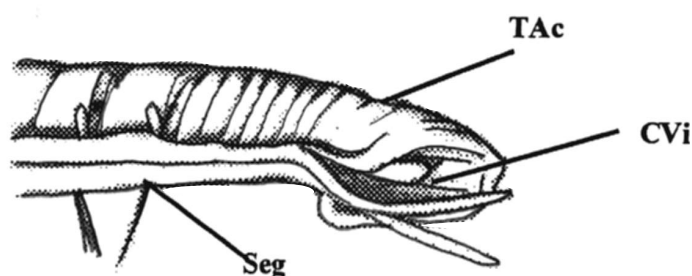


Fig. 22 – Vista ventro-lateral esquerda da região posterior de *Ophelina aulogastrella* (modificado de Hartman & Fauchald 1971). CVi, cirro ventral interno; Seg, último segmento; TAc, tubo anal em capuz.

48. **Textura do tubo anal:** (0) liso; (1) anelado (fig. 9). Apenas quatro espécies têm tubo liso: *Ammotrypanella* sp. 1, *Ophelina palida*, *Ophelina* sp. 3 e *Tachytrypane jeffreysii*. As formas aneladas ocorrem no restante das espécies com tubo (Fig. 22).

49. **Cirro ventral do tubo anal:** (0) ausente; (1) presente. O cirro ventral ocorre nas espécies de *Armandia* e *Ophelina* (Figs. 3 e 9). Variações neste caráter são apenas os pontos de inserção no tubo ou capuz anal, podendo ser interno ou externo (Figs. 22 e 23).

50. **Posição do cirro ventral:** (0) interno; (1) externo. A maior parte das espécies portadoras do cirro ventral tem esta estrutura inserida interiormente no tubo ou capuz anal (Fig. 22). *Armandia hossfeldi*, *A. sinaitica*, *Ammotrypanella* sp. 1, *Ophelina chaetifera*, *Ophelina gaucha* e *O. setigera* apresentam este cirro inserido externamente (Fig. 23).

51. **Cirro ventral externo:** (0) livre; (1) parcialmente fundido. Em *Ammotrypanella* sp. 1, *Ophelina gaucha* e *O. setigera* o cirro ventral tem sua origem associada ao lado

externo do tubo anal (Fig. 23). Entretanto, nestas espécies em particular, a parte basal do cirro é parcialmente fundida à face ventral do tubo.

52. **Dobra ventral longitudinal do tubo anal:** (0) ausente; (1) presente. Nas espécies com tubo anal que não têm o cirro ventral parcialmente fundido pode ser observado um sulco que corre longitudinalmente na face ventral do tubo (Fig. 9). Por observações com microscopia ótica, este sulco é aparentemente uma dobra da própria parede do tubo.

53. **Corte terminal do tubo anal:** (0) ausente; (1) presente. Um corte em formato de ‘V’ pode ser observado na extremidade posterior da face ventral do tubo anal de algumas espécies. O cirro ventral parece surgir do vértice deste sulco (interiormente ao tubo) em *Ophelina cylindricaudata*.

54. **Apêndices dorsais e laterais do tubo anal:** (0) ausentes; (1) presentes. Algumas das espécies portadoras de tubo anal possuem também apêndices dorsais e laterais localizados em sua extremidade (Fig. 23), ao redor da abertura. Sua forma e tamanho diferem bastante daquelas do cirro ventral e variam de espécie para espécie.

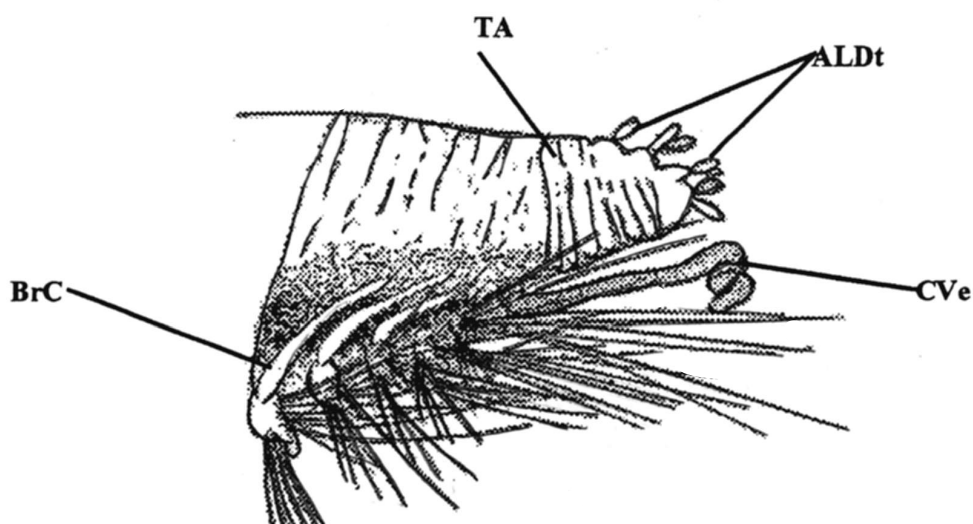


Fig. 23 – Vista lateral esquerda da região posterior de *Armandia flagellifera* (modificado de Southern 1914). *ALDt*, apêndices laterais e dorsais to tubo anal; *BrC*, brânquia cirriforme; *CVe*, cirro ventral externo; *TA*, tubo anal.

55. **Forma dos apêndices dorsais e laterais do tubo anal:** (0) papilares; (1) cirriformes; (2) digitiformes; (3) triangulares.

Caracteres não utilizados

Ocelos cefálicos. Estas estruturas são citadas por vezes nas descrições de algumas espécies de ofeliídeos (Webster 1884; Fauvel 1902) e também em estudos de desenvolvimento larval (Hartmann-Schröder 1956). No entanto, são dificilmente observados em material já fixado e preservado, impossibilitando a determinação de suas características, como número, localização e cor.

Pigmentação. Há poucas referências a este caráter na literatura e, assim como em outros grupos de poliquetas, a pigmentação do corpo tende a ser perdida na fixação dos espécimes. Quando presente, como no caso dos ocelos laterais de *Armandia* e *Polyophthalmus*, a coloração apresenta-se muito esmaecida, impossibilitando sua determinação mais precisa.

Probóscide. Nos poucos espécimes observados com a probóscide evertida foi possível observar uma evidente variabilidade morfológica. No entanto, estas informações não puderam ser aproveitadas por estarem disponíveis para poucos táxons.

Tabela 2 – Matriz de táxons e caracteres. Estados de caracteres codificados de 1 a 4; caracteres incertos ou desconhecidos codificados como “?”; caracteres inaplicáveis, “-“.

Táxons	Caracteres					
	1	11	21	31	41	51
<i>Arenicola marina</i>	0-0?0000-1100000--00--00000010-12011000-0-0--0-----					
<i>Heteromastus similis</i>	100?0000-0100000--00--00000010-0-----00-0-1030-----					
<i>Asclerocheilus confusus</i>	0-1?0000-01000-0--00--00001100-0-----00-?-?-?-0-----					
<i>Asclerocheilus kudenovi</i>	0-1?0000-01000-0--00--00001100-0-----00-0-121140-----					
<i>Mucibregma spinosa</i>	0-1?0000-01000?0--00--000?1000-0-----00-?????????????--					
<i>Scalibregma californicum</i>	0-1?0000-0100?0?0--00--110?0000-13011200-?????????????--					
<i>Scalibregma celticum</i>	0-1?0000-01000-10000--11001100-13011200-101140-----					
<i>Scalibregma inflatum</i>	0-1?0000-01000-0--00--11000100-12011200-101000-----					
<i>Scalibregmella antennata</i>	0-1?0000-0100?0?0--00--000?1100-0-----00-?????????????--					
<i>Sclerobregma branchiata</i>	0-1?1000-0100??10000--110?1100-12011200-1010?0-----					
<i>Sclerocheilus acirratatus</i>	0-1?0000-01000-0--00--00000100-0-----00-0-0-?0-----					
<i>Ammotrypanella arctica</i>	11010000-01000010000--0000000111002100110-0--10?10-?113					
<i>Ammotrypanella sp. 1</i>	11010000-0100?010000--0000000111002130110-0--1?01110113					
<i>Armandia agilis</i>	10010000-010000111?0--000000011100?0-?110-0--10110-0011					
<i>Armandia bioculata</i>	11010000-01000010010--000000011100?0-1110-01310110-0011					
<i>Armandia dollfusi</i>	10010000-01000010010--00000001110020-1110-01310110-??11					
<i>Armandia hossfeldi</i>	11010000-01000011110--00000001110020-1110-0131011100011					
<i>Armandia intermedia</i>	1?010000-01000010010--0000000111002111110-0131011????12					
<i>Armandia maculata</i>	11010000-01000010010--0000000111002111110-0--101??0?12					
<i>Armandia polyophthalma</i>	10010000-01000010010--00000001110020-1110-013101????1111					
<i>Armandia sinaitica</i>	10010000-01000011110--00000001110020-1110-0--1011100111					
<i>Euzonus arcticus</i>	1000010100110000--0???00000000-140010010111010-----					
<i>Euzonus dillonensis</i>	10000101000-----00--010000000000-140010010111010-----					
<i>Euzonus cf. furciferus</i>	1000010100110000--00--00000000-110010010111010-----					
<i>Euzonus mammillatus</i>	1001010110110000--00--00000000-110010010111000-----					
<i>Euzonus mucronatus</i>	10000101000-----00--010000000000-110010010111010-----					
<i>Euzonus papillatus</i>	10000101100-----00--00--00000000-110010010101000-----					
<i>Euzonus profundus</i>	100?00000010000???00--0000000?110?100101010?0-----					
<i>Euzonus williamsi</i>	10000101000-----00--010000000000-140010010111010-----					
<i>Euzonus zeidleri</i>	1000?10100110000--00--00000000-111010010121010-----					
<i>Lobochesis bibranca</i>	1000010100110000--00--00000000-110010010111000-----					
<i>Lobochesis longiseta</i>	1000010100110000--00--00000000-110010010111010-----					
<i>Ophelia algida</i>	11012000-01000-10000--00000001110021101?110--0-----					
<i>Ophelia assimilis</i>	100?0000-01000-0--00--000000010101010010101100-----					
<i>Ophelia bicornis</i>	10000000-01010-0--00--0000000?100010010111110-----					
<i>Ophelia denticulata</i>	100?0010-01000-0--00--000000010101?10010131110-----					
<i>Ophelia elongata</i>	100?2000-01000-11000--000100010100210010121150-----					
<i>Ophelia magna</i>	10000011001000-0--00--000000010101210010101100-----					
<i>Ophelia multibranchia</i>	100?0000-01000-11000--000100010100210010121150-----					
<i>Ophelia profunda</i>	100?0000-01010-0--01110000000100-----01010110-----					
<i>Ophelia pulchella</i>	100?2000-01000-11000--000000010100210010111110-----					
<i>Ophelia sp. 1</i>	100?0000-01??0-0--01110000000100-----01010110-----					
<i>Ophelia verrilli</i>	10002011001000-0--00--000000010101?10010121110-----					
<i>Ophelina abranchiata</i>	1001?000-01?0-??00--0000000?0-----0110-0--10110-110-					
<i>Ophelina acuminata</i>	11010000-01000-11100--0000000111002110110-11311?10-0011					
<i>Ophelina alata</i>	10010000-01000-11100--00000001110020-0110-0--10110-0111					
<i>Ophelina aulogastrella</i>	10010000-01000-10000--0000000111002120110-11311110-0011					
<i>Ophelina breviata</i>	11010000-01001110000--0000000111002110110-0-310110-1110					
<i>Ophelina chaetifera</i>	11010000-01001010000--00000001110021-0110-0-3101110100-					
<i>Ophelina cylindricaudata</i>	10010000-01001110000--0000000111002110110-0-310110-110-					
<i>Ophelina gaucha</i>	11012000-01000-10000--00000001110020-0110-0-31011110011					
<i>Ophelina pallida</i>	11010000-01001010000--000000011100211011????3???????????					
<i>Ophelina setigera</i>	1?010000-01000-1000110000000011100?110110-0-31001110010					
<i>Ophelina sp. 3</i>	11012000-01000-10000--0000000111002110110-0-31000--000-					
<i>Ophelina sp. 4</i>	11010000-01000-10000--0000000111002110110-0-31011??1011					
<i>Polyophthalmus pictus</i>	0-010000-01100-???00--0000000?0-----111131110-----					
<i>Polyophthalmus qingdaoensis</i>	1?010000-01100-0--00--0000000?0-----111131010-----					
<i>Tachytrypane jeffreysii</i>	11010000-01000-10000--0000000110-----0110-0--10010-110-					
<i>Travisia antarctica</i>	10001000-?0-----00--00100000-10011100-101020-----					
<i>Travisia brevis</i>	10001000-00-----00--00100000-10011100-101100-----					
<i>Travisia carnea</i>	100?1000-00-----00--00100000-10011100-101000-----					
<i>Travisia foetida</i>	1?001000-10-----00--00100000-10011100-100--0-----					
<i>Travisia fusus</i>	10001000-10-----00--00100000-0-----00-101100-----					
<i>Travisia fusiformis</i>	10001000-00-----00--00100000-10011100-101000-----					
<i>Travisia gigas</i>	10001000-00-----00--00100000-10011100-111000-----					
<i>Travisia granulata</i>	10001000-10-----00--00100000-10011100-101000-----					
<i>Travisia gravieri</i>	100?1000-10-----00--00100000-0-----00-101000-----					
<i>Travisia hobsonae</i>	100?0000-00-----00--00100000-10011100-101000-----					

Tabela 2 (continuação)

Táxons	Caracteres					
	1	11	21	31	41	51
Travisia oksae	10001000-00----	0--00--	00100000-10011100-111000-----			
Travisia oregonensis	10001000-11000-0--	00--	00100000-10011100-101000-----			
Travisia palmeri	10001000-10----	0--00--	00100000-10011100-101000-----			
Travisia pupa	100?1000-00----	0--00--	00100000-10011100-101020-----			
Travisia sp. A	10001000-00----	0--00--	00100000-10011100-111000-----			
Travisia tincta	10001000-00----	0--00--	00100000-10011100-131020-----			

Análise cladística

Foram encontradas 5600 árvores mais parcimoniosas com 153 passos, índice de consistência igual a 0,45 e de retenção 0,85. No intuito de se observar quais clados foram integralmente suportados em todas as 5600 árvores, um consenso estrito foi posteriormente calculado. Embora uma árvore de consenso não possa ser interpretada como a hipótese mais parcimoniosa, ela sumariza todas as relações obtidas, ou seja, revela quais clados ocorreram necessariamente em todas as árvores igualmente parcimoniosas. A partir do momento que não há justificativas fundamentadas para a escolha subjetiva de uma das 5600 árvores encontradas neste estudo, preferimos embasar nossas discussões acerca das relações entre os táxons e a evolução dos caracteres na árvore de consenso.

O cladograma de consenso estrito (Figs. 24 e 25) apresentou vários ramos resolvidos para as espécies do grupo interno, sendo evidenciadas as seguintes condições gerais:

- a) a família Opheliidae supostamente monofilética com apenas uma característica exclusiva (brânquias cirrifórmes; caráter 33-0; Fig. 25-1);
- b) a monofilia de *Travisia*, cujas apomorfias são os espessamentos tegumentares (caráter 25-1) e a ausência de parapódios (caráter 11-0; Fig. 25-2);
- c) o clado que contém o restante das espécies de Opheliidae com brânquias inseridas dorsalmente ao notopódio (caráter 35-0) e presença de sulcos laterais e ventral (caráter 39-1; Fig. 25-3);
- d) o clado que contém *Euzonus* e *Lobochesis* definido por brânquias bifurcadas (caráter 33-1) e um único lobo geralmente triangular como apêndice anal ventral (caráter 44-0; Fig. 25-4);
- e) o clado contendo todas as espécies de *Ophelia*, *Ophelina*, *Armandia*, *Polyopthalmus*, *Ammotrypanella* e *Tachytrypane* suportado por feixes de cerdas não alinhados (caráter 30-1; Fig. 25-6), e
- f) a não-monofilia de *Ophelia*, *Ophelina* e *Armandia*.

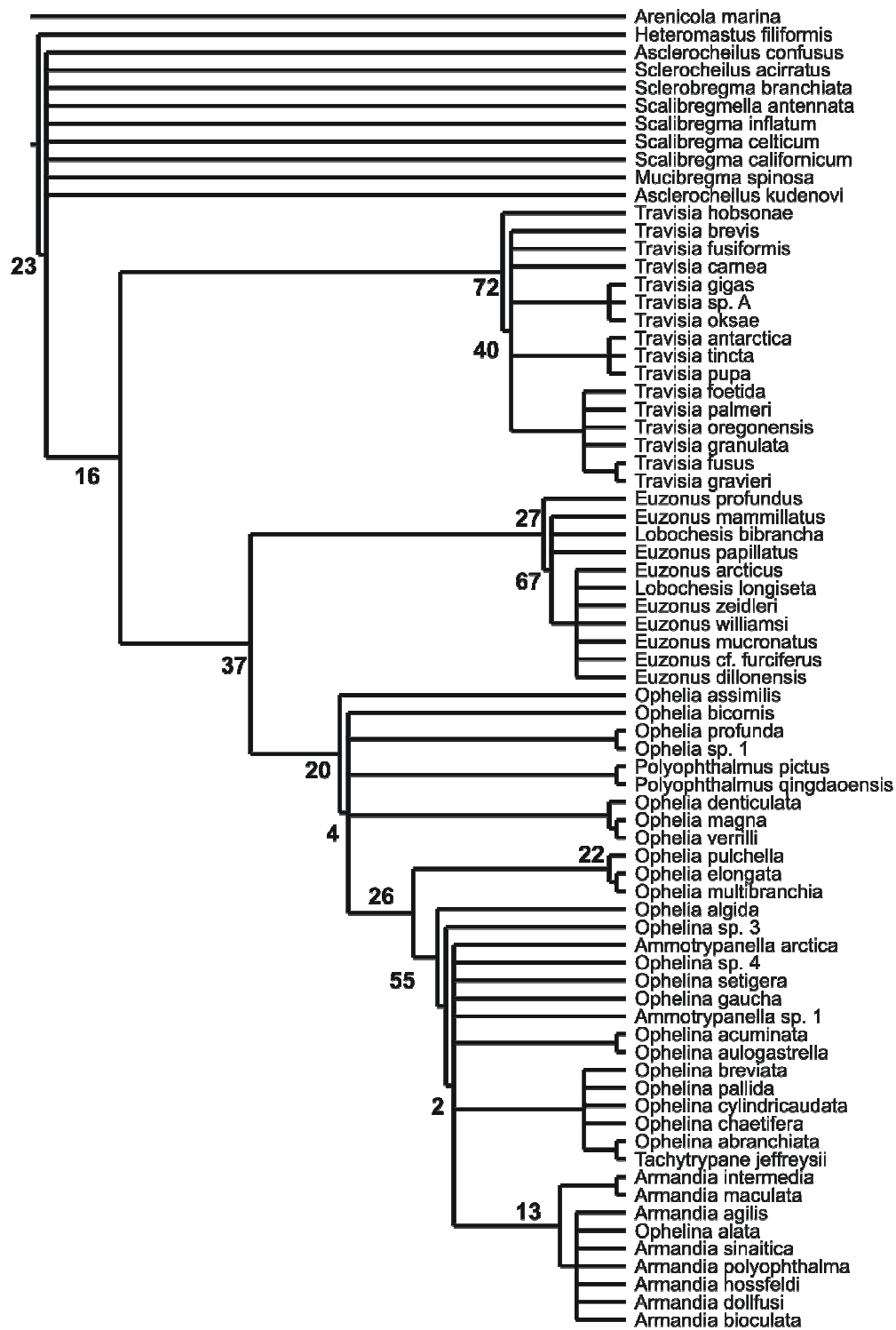


Fig. 24 – Consenso estrito das relações filogenéticas obtidas das 5600 árvores mais parcimoniosas com 153 passos, índice de consistência igual a 0,45 e de retenção 0,85. Os números em negrito representam valores de Bootstrap.

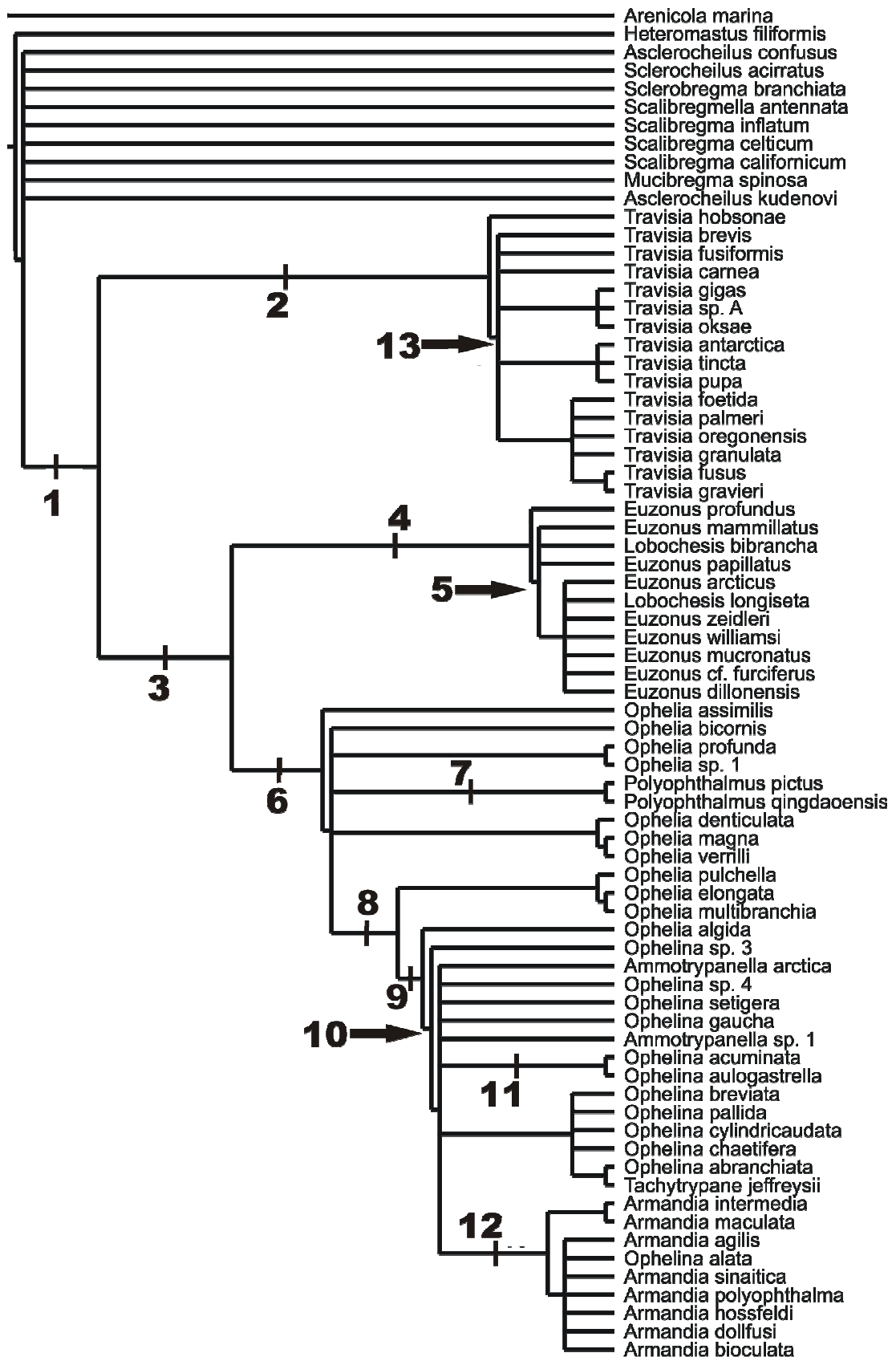


Fig. 25 – Consenso estrito com alguns clados em destaque. Números correspondem a clados citados no texto (por exemplo, “Fig. 25-5” refere-se ao clado marcado no nó ‘5’).

A suposta monofilia de Opheliidae

A análise indicou um fraco suporte para a família Opheliidae (16%) que teria as brânquias cirriformes como única novidade evolutiva exclusiva (Fig. 25-1). É uma característica pouco sustentável como sinapomorfia desta família, uma vez que estas brânquias devem ser homólogas às brânquias cirriformes igualmente presentes em outros grupos de poliquetas. A análise também aponta os palpódios como estruturas compartilhadas por todos os membros da família, porém como característica homoplástica presente também no grupo-externo.

A ausência de caracteres exclusivos de Opheliidae e, por conseqüência, sustentadores da monofilia deste grupo, é de fato histórica. Os primeiros autores a tratarem estes animais como uma família no contexto lineano (Quatrefages 1850; Grube 1851; Williams 1852; Malmgren 1867) ou mesmo autores contemporâneos (Day 1967; Hartmann-Schröder 1971, 1996; Fauchald 1977, Fauchald & Rouse 1997) apenas se referiram ao conjunto de características observadas nos táxons então conhecidos, sem indicar aquelas que fossem exclusivas e compartilhadas por todos os membros do grupo.

Os poucos estudos de cunho filogenético baseados em caracteres morfológicos tampouco resolveram o problema. Bellan *et al.* (1990) compararam os Opheliidae com um ancestral hipotético como grupo-externo, usando os gêneros como terminais e codificando “0” como plesiomórfico para todos os caracteres) e não conseguiram apontar sinapomorfias para o grupo. Rouse & Fauchald (1997) também não reconheceram sinapomorfias para a família.

Estudos recentes com dados moleculares (Bleidorn *et al.* 2003; Persson & Pleijel 2005) indicaram afinidades de Opheliidae bastante distintas das visões tradicionalmente baseadas em semelhança morfológica, incluindo no clado táxons de outros grupos de poliquetas, em sua maioria membros dos Scolecida (Rouse & Fauchald 1997). Estas análises apontaram os Opheliidae como monofiléticos e com altos valores de bootstrap (acima de 97%), porém sem incluir *Travisia*. Este gênero foi representado em ambos os estudos, mas posicionado no clado de Scalibregmatidae, independentemente das análises efetuadas (parcimônia e máxima verossimilhança). Os valores de suporte do clado de Scalibregmatidae (incluindo *Travisia*) foram também relativamente altos (acima de 80%). Os resultados destes estudos moleculares sugerem fortemente que *Travisia* não é um ofeliídeo, possuindo afinidades evolutivas com Scalibregmatidae.

Monofilia de *Travisia*

Em todas as espécies aqui estudadas, incluindo os grupos-externos, foram encontrados parapódios com diferentes conformações (lobo único para ambos os ramos ou um lobo para cada ramo) ou mesmo “ausentes”. A concepção de “parapódio ausente”, como comentado na seção sobre caracteres, refere-se à ausência de qualquer tipo de saliência do tegumento (lobo ou papila) associada aos feixes de cerdas. Ou seja, em algumas espécies as cerdas partem diretamente da parede corporal, como acontece em *Travisia*, (com exceção de *T. oregonensis*, que tem lobos pouco evidentes em neuropódios dos segmentos 2 a 17). Neste contexto, consideramos a ausência de parapódios uma condição secundária e uma das apomorfias do clado (Fig. 25-2).

Os espessamentos tegumentares são também exclusivos de *Travisia*, figurando como mais uma característica deste grupo monofilético (Fig. 25-2), com suporte de 72% na análise de Bootstrap. Estudos preliminares indicam que o tegumento de *T. forbesii* é bastante peculiar (Zhadan *et al.* 2007), com uma espessa camada de cutícula e estrutura geral da parede corporal diferente da descrita por Storch (1988). Esta observação pode ser geral para o gênero, mas uma estruturação semelhante não foi ainda detectada em outros gêneros ou mesmo em outros poliquetas (Zhadan *et al.* 2007).

Dauvin & Bellan (1994) apontaram os órgãos nucais, os órgãos sensoriais laterais por entre os feixes de cerdas e a ausência de ocelos como características compartilhadas por todas as espécies de *Travisia*. Estas características não são na verdade exclusivas deste grupo, sendo encontradas em outras espécies da família. A ausência de ocelos, por sua vez, precisaria ser confirmada com maior precisão por meio de microscopia ótica e/ou eletrônica, uma vez que há casos (por exemplo, *Armandia hossfeldi*) em que tais órgãos são observados no animal ainda vivo – reportado nas descrições originais – mas não em material fixado.

Bellan *et al.* (1990) citaram a presença do tubo anal como única sinapomorfia a sustentar os Traviiniinae, formados por *Travisia* e os então considerados válidos *Dindymenides* e *Kesun*. Consideramos esta característica questionável, uma vez que estão presentes no pigídio apenas papilas ou lobos que circundam o ânus. Por vezes estas estruturas de fato são compactadas de maneira a dar a impressão de formarem tubos sulcados. Porém, um exame mais cuidadoso com o uso de estiletos ou agulhas finas revela que o suposto tubo é na verdade um conjunto compacto de papilas e lobos.

Algumas politomias são observadas dentro do clado de *Travisia*, mas as relações entre a maior parte das espécies foram resolvidas majoritariamente por características não-exclusivas. *T. hobsonae* é a espécie com menor número de caracteres derivados, sendo grupo-irmão de um clado definido pelo posicionamento da boca na altura entre os feixes de cerdas dos dois primeiros segmentos (suporte de 40%). *Travisia* sp. A, *T. gigas* e *T. oksae* formam um grupo monofilético baseado na presença de apêndices anais laterais e dorsais cirriformes. Papilas presentes na epiderme agruparam *T. granulata*, *T. gravieri*, *T. oregonensis*, *T. palmeri*, *T. foetida* e *T. fusus*. A única característica exclusiva (não-homoplástica) compartilhada entre espécies de *Travisia* é o lobo anal de formato cônico presente em *T. tincta*, *T. antarctica* e *T. pupa*.

A monofilia dos grupos suportada pelos sulcos laterais e ventral

Além do clado de *Travisia*, foi encontrado outro grupo monofilético que abrange o restante dos gêneros de Opheliidae (Fig. 25-3), resultado semelhante ao de Bellan *et al.* (1990), mas com topologia interna distinta. Para estes autores, o clado que inclui todos os ofeliídeos menos *Travisia* é definido por espécies de corpo fusiforme ou cilíndrico com sulcos laterais e ventral, que corresponde aos Opheliinae e Ophelininae de Hartmann-Schröder (1971).

A presença de sulcos laterais e ventral (pelo menos em parte do corpo) e as brânquias inseridas dorsalmente ao feixe de notocerdas são as sinapomorfias do grupo. Dauvin & Bellan (1994) referiram-se à ocorrência de sulcos em algumas espécies de *Travisia*, mas, como discutido anteriormente, provavelmente não são homólogos aos de outros Opheliidae. Os sulcos laterais e ventral são resultantes da tensão da musculatura oblíqua abdominal de cada segmento (Pilato *et al.* 1978), inseridos na altura dos parapódios e na linha mediana ventral e não somente das bandas musculares longitudinais. Ocorrem sempre nos mesmos segmentos e somente naqueles que contêm a musculatura oblíqua abdominal. A característica é facilmente observada em *Ophelia profunda* que tem corpo transparente.

A análise de parcimônia apontou a formação de um clado (Fig. 25-5) contendo quase todas as espécies de *Euzonus* e as duas de *Lobocheisis* (suporte de 27%). Este clado é suportado por três características homoplásticas (lobo transversal do 10º segmento, parapódios como lobos unificados e apêndices anais laterais e dorsais

cirriformes) e apenas uma exclusiva (brânquias bifurcadas). O clado mais interno que inclui *L. longiseta* é caracterizado pelos lobos anais médio-ventrais na forma de lamela triangular. A inclusão das espécies de *Lobocheisis* neste clado era um resultado esperado, já que apresentam vários atributos do grupo *Euzonus*. Santos *et al.* (2004) já haviam chamado a atenção para este fato, sugerindo a sinonimização de *Lobocheisis* com *Euzonus*. Estes autores observaram que as supostas características diagnósticas apontadas para *Lobocheisis* foram baseadas em informações incompletas acerca do gênero *Euzonus*, como os lobos transversais laterais do 10º segmento, as brânquias bífidas desde a região mediana do corpo e as longas cerdas presentes em segmentos mais anteriores e/ou posteriores. Todas estas “características diagnósticas” são encontradas em espécies de *Euzonus*. Nossas observações do material-tipo de *Lobocheisis* concordam com os comentários traçados por Santos *et al.* (2004). Neste contexto, a manutenção de *Lobocheisis* é injustificável e apoiamos sua sinonimização com *Euzonus*.

E. profundus, embora tenha de fato relações próximas com outros *Euzonus*, é um caso à parte por não compartilhar duas das características típicas do gênero: lobos transversais no 10º segmento e a constrição circular entre o segundo e o terceiro segmentos (“cabeça”). Como consequência, sua aparência externa é muito semelhante a algumas *Ophelia*. Aparentemente, as características que fizeram com que Hartman (1965) referisse a espécies a *Euzonus* foram as brânquias bifurcadas e o lobo anal ventral único. Além disso, é a única espécie do gênero encontrada em grandes profundidades e não em zonas entre marés arenosas (Santos *et al.* 2004).

A parafilia de *Ophelia* e *Ophelina*

A análise de parcimônia encontrou também um clado (Fig. 25-6) que inclui espécies dos gêneros *Ammotrypanella*, *Armandia*, *Ophelia*, *Ophelina*, *Polyophthalmus* e *Tachytrypane* tendo como apomorfias os feixes de cerdas em ângulo obtuso e um par de apêndices anais ventrais (suporte de 20%). Dentre os clados internos, apomorfias exclusivas são observadas no grupo composto por *O. denticulata*, *O. magna* e *O. verrilli* que têm em comum lobos transversais no nono segmento. Lobos pós-setais arredondados emarginados e a ausência de brânquias caracterizam *Ophelia* sp. 1 e *O. profunda*). *O. elongata* e *O. multibranchia* compartilham apêndices anais ventrais

digitiformes e fundidos em sua base além de cerdas espinhosas nos segmentos mais posteriores. Estas duas espécies ainda compartilham lobos interramais acuminados com *O. pulchella*.

As duas espécies de *Polyopthalmus* foram agrupadas apenas por caracteres homoplásticos (Fig. 25-7), como os parapódios como lobos unificados curtos, ocelos laterais, sulcos laterais e ventral da região anterior à posterior, apêndices anais laterais e dorsais triangulares e também a ausência de brânquias. *Polyopthalmus* faz parte de uma politomia juntamente com algumas *Ophelia* e, nesta posição no cladograma, é um resultado inesperado. As espécies deste gênero são tradicionalmente classificadas juntamente com *Armandia* (Hartmann-Schröder 1971, 1996; Fauchald 1977; Bellan *et al.* 1990) por apresentarem ocelos laterais e sulcos laterais e ventral em toda extensão do corpo. É possível que a presente topologia seja resultado inerente à metodologia adotada e neste contexto apontamos alguns fatores que podem ter forçado as relações obtidas. *Polyopthalmus* têm corpo mais simplificado e não apresenta caracteres comuns em *Ophelina* e *Armandia*, como lobos interramais e tubo anal. Como consequência da ausência de um tubo anal, seus apêndices posteriores (anais laterais e ventral) são associados diretamente ao pigídio. Adicionalmente, *Polyopthalmus* é definido como desprovido de brânquias, e assim os vários caracteres subordinados a estas estruturas foram codificados como inaplicáveis. Desta forma, temos razões para interpretar o presente posicionamento de *Polyopthalmus* mais como um artefato de técnica e não necessariamente como tendo ocelos laterais e sulcos laterais e ventral homoplásticos com *Armandia*.

O clado que inclui *O. elongata*, *O. multibranchia* e *O. pulchella* compartilha dois caracteres homoplásticos (Fig. 25-8) com o grupo que contém os gêneros *Ammotrypanella*, *Armandia*, *Ophelina* e *Tachytrypane*: lobos interramais dos parapódios e apêndices anais laterais e dorsais cirriformes (suporte de 26%). Este grupo (Fig.25-9), por sua vez, é caracterizado por parapódios com feixes de cerdas em ângulo agudo, brânquias ausentes somente em segmentos posteriores e ausência de apêndices anais ventrais. O posicionamento de *Ophelia algida* como a espécie com menor número de caracteres derivados dentro deste clado foi um resultado esperado. Esta espécie recém-descrita, embora alocada no gênero *Ophelia*, apresenta características encontradas frequentemente em *Ophelina*, como palpódio clavado, lobo interramal arredondado, ângulo agudo entre os feixes de cerdas e brânquias cirriformes do 2º ao 29º segmentos. Por estas características e por suas afinidades filogenéticas mais

próximas a *Ophelina* demonstradas na presente análise, defendemos que esta espécie seja posteriormente transferida para esse gênero, numa publicação formal.

O. algida é grupo irmão de um clado definido pelo pigídio portador de tubo ou capuz anal e pelos sulcos laterais e ventral da região anterior à posterior do corpo. O táxon de caracteres menos derivados é *Ophelina* sp. 3. Esta espécie é separada do restante do clado por não apresentar boca anterior ao primeiro segmento. Em seguida, observamos uma politomia formada por três clados internos (que incluem os gêneros *Armandia*, *Ophelina* e *Tachytrypane*) e mais cinco espécies com relações indefinidas: *Ammotrypanella* sp. 1, *Ammotrypanella arctica*, *Ophelina* sp. 4, *O. gaucha* e *O. setigera*. Isto é, de maneira geral, *Ammotrypanella*, *Tachytrypane* e *Armandia* apareceram em clados internos aos grupos de *Ophelina*, tornando este último gênero parafilético.

Ophelina acuminata e *O. aulogastrella* formam um dos grupos monofiléticos (Fig.25-11) que fazem parte da referida politomia, sendo caracterizadas pelo tubo anal em forma de capuz. Dobra ventral longitudinal, corte terminal e apêndices dorsais e laterais (todas características do tubo anal) são caracteres homoplásticos compartilhados por *O. chaetifera*, *O. pallida*, *O. breviata*, *O. cylindricaudata*, *O. abbranchiata* e *T. jeffreysii*. As pás de setígeros também foram obtidas como sinapomorfia destas seis espécies, porém com reversão para o clado mais interno *O. abbranchiata* + *T. jeffreysii* (espécies sem brânquias), que não apresentam tal característica.

Todas as espécies de *Armandia* e *Ophelina alata* formaram um grupo monofilético (Fig.25-12) tendo em comum o cirro neuropodial (apomorfia exclusiva) e os ocelos laterais (característica homoplástica com *Polyophthalmus*). Estes dois caracteres são interpretados como reversões para *O. alata*. *Armandia intermedia* e *A. maculata* compartilham exclusivamente entre si apêndices dorsais e laterais cirriformes no tubo anal e são grupo irmão do restante de *Armandia* e *O. alata*. Este último clado, por sua vez, é caracterizado por duas homoplasias: palpódio cirriforme e brânquias presentes em todos os segmentos.

A evolução dos caracteres

Os caracteres adotados no presente estudo como homologias primárias (de Pinna 1991) foram apenas parcialmente confirmadas como homologias secundárias. De fato,

apenas uma parte destas características foi exclusiva (não-homoplásticas) de um determinado clado, enquanto a maioria das sinapomorfias obtidas foram características homoplásticas, ou seja, ocorreram em dois ou mais clados. O baixo número de caracteres apomórficos no suporte das relações filogenéticas deve estar correlacionado com os baixos valores de Bootstrap obtidos para a maioria dos clados. Em seguida são apresentados comentários acerca dos resultados de cada caráter aproximadamente na mesma ordem apresentada no item ‘caracteres’ desta seção.

O palpódio não é uma característica exclusiva dos Opheliidae, tendo ocorrido em um dos grupos externos, formado por *Heteromastus similis*. Embora esta espécie tenha sido a única da família Capitellidae incluída no grupo externo, estrutura semelhante ao chamado ‘palpódio’ dos Opheliidae é observada em outros táxons de Capitellidae, como, por exemplo, *Notomastus latericeus* Sars, 1851 (Hartmann-Schröder 1996). Entretanto, a forma clavada do palpódio parece ocorrer apenas dentro de Opheliidae, caracterizando o clado de *Ophelia algida* e seu grupo-irmão (Fig. 25-9). Algumas reversões para palpódio cirriforme são observadas, com principal destaque para o clado das espécies de *Armandia* e *Ophelina alata*. De maneira semelhante, a forma circular do órgão nugal também é observada no clado que inclui *O. algida* e seu grupo-irmão, desta vez em todas as espécies. Esta característica foi interpretada na análise como homoplástica, uma vez que ocorre também nas duas espécies de *Polyophthalmus* estudadas.

A posição da boca nos Opheliidae é sempre ventral, mas seu posicionamento em relação ao primeiro par de feixes de cerdas determina algumas relações. A condição menos derivada é da boca anterior aos primeiros feixes, sendo a mais freqüente nos Opheliidae. Algumas poucas espécies têm a boca no mesmo nível dos primeiros feixes (*Ophelia verrilli*, *O. pulchella*, *O. elongata*, *O. algida*, *Ophelina* sp. 3 e *Ophelina gaucha*) e nenhum grupo monofilético foi formado com base neste estado. A boca com posicionamento posterior aos primeiros feixes (isto é, ventralmente entre os feixes do primeiro e segundo segmentos) ocorre isoladamente em um dos grupos externos (*Sclerobregma branchiata*), mas é também uma apomorfia para maioria das espécies de *Travisia*. Apenas *T. hobsonae* possui boca anterior ao primeiro segmento, sendo grupo-irmão do restante das espécies do gênero com boca posterior aos primeiros feixes de cerdas (Fig.25-13).

A constrição entre segundo e terceiro segmentos (“cabeça”), encontrado em quase todo clado de *Euzonus* e *Lobochesis* (Fig.25-5), foi um dos poucos caracteres

não-homoplásticos da análise. Apenas *E. profundus* carece desta característica que é exclusiva de seu grupo-irmão (restante do gênero mais as duas espécies de *Lobochesis*). Situação semelhante é observada com relação à presença de lobos transversais no décimo segmento. Este atributo, tradicionalmente apontado para *Euzonus*, está também ausente em *E. profundus*. Lobos transversais no décimo segmento, contudo, não são exclusivas de *Euzonus*. São características homoplásticas também presentes em duas espécies-irmãs de *Ophelia*: *O. magna* e *O. verrilli*. Ou seja, a hipótese primária de que lobos transversais no décimo segmento pudessem ser homólogos entre espécies de *Euzonus*, *Lobochesis* e *Ophelia* não foi confirmada. Por outro lado, os lobos transversais no nono segmento têm ocorrência única no clado que inclui *O. magna*, *O. verrilli* e *O. denticulata*.

Epiderme com papilas ocorre isoladamente em táxons do grupo externo e em um clado interno de *Travisia*. Embora não seja uma apomorfia exclusiva, caracteriza um grupo interno e homogêneo de *Travisia*, contrapondo-se a especulações de Rouse & Pleijel 2001 de que esta característica poderia ser homóloga entre estes ofeliídeos e certas espécies de Scalibregmatidae.

Os parapódios ocorrem na maioria das espécies analisadas, incluindo os táxons do grupo externo. Estão ausentes em algumas espécies de *Euzonus*, mas são características homoplásticas de *Travisia* (Fig.25-2). Apenas *T. oregonensis* apresenta discretas elevações do tegumento nos pontos de inserção de feixes de neurocerdas de alguns segmentos, o que pode ser interpretado como reversão. Os parapódios com lobos individuais e curtos são os mais frequentes no clado, ocorrendo desde os grupos externos. Os parapódios de lobos unificados são derivados e ocorrem em dois cladogramas não relacionados entre si (característica homoplástica). São observados no clado de *Euzonus* e *Lobochesis* (Fig.25-5) (exceção novamente para *E. profundus*) e no de *Polyophthalmus*. Já os lobos lamelares, observados em apenas duas espécies (*O. bicornis* e *O. profunda*), não devem ser homólogos, uma vez que estas duas espécies não formam um grupo monofilético.

Os parapódios modificados em ‘pás de setígeros’ são uma característica exclusiva do clado que compreende *Ophelina breviata*, *O. chaetifera*, *O. cylindricaudata*, *O. pallida*, *O. abbranchiata* e *T. jeffreysii*. Contudo, o clado mais interno composto por *O. abbranchiata* e *T. jeffreysii* é suportado por duas reversões: das próprias pás de setígeros e das brânquias. A análise não encontrou congruência das espécies com diferentes tipos de cerdas nas pás de setígeros; tanto as espécies com pás

de cerdas capilares quanto as com cerdas em espinhos não foram agrupadas, formando uma politomia juntamente com as duas espécies sem brânquias.

Lobos interramais dos parapódios são homoplásticos ocorrendo em algumas espécies do grupo interno e isoladamente em duas do grupo externo (*Scalibregma celticum* e *Sclerobregma branchiata*). No grupo interno, é característica do clado 8 da Fig. 25. Os lobos arredondados são os mais frequentes dentre as espécies estudadas, mas não suportam nenhum grupo monofilético, uma vez que algumas espécies com lobos interramais acuminados estão inseridas em clados mais internos. Neste caso em particular, estas estruturas não parecem ser homólogas entre si (por exemplo, *O. acuminata*, *A. agilis*, *A. hossfeldi*) mesmo sendo caracteristicamente mais alongadas em segmentos anteriores. No entanto, lobos acuminados são uma das características que sustentam o clado (*O. pulchella* + (*O. elongata* + *O. multibranchia*)). O subclado formado por estas duas últimas espécies é suportado pela presença exclusiva de cerdas com espinhos apicais em segmentos posteriores.

Os cirros neuropodiais suportam exclusivamente apenas o clado que inclui *Armandia* e *O. alata*, porém com reversão para esta última espécie.

Os lobos pós-setais do neuropódio foram observados em seis das espécies estudadas, mas em apenas duas delas, *Ophelia* sp. 1 e *O. profunda*, estas estruturas arredondadas e de extremidade emarginada são homólogas. Em *O. setigera* os lobos são coniformes e caracterizam uma autapomorfia da espécie. A relação destas estruturas presentes em *Euzonus dillonensis*, *E. mucronatus* e *E. williamsi* é inconclusiva. As três espécies têm lobos arredondados e inteiriços na extremidade e sua homologia não foi demonstrada pelo teste de congruência. Fazem parte de uma politomia onde outras quatro espécies não portam lobos pós-setais.

Os espessamentos tegumentares são um dos poucos caracteres encontrados em ofeliídeos que não são homoplásticos. Ocorrem exclusivamente nas espécies de *Travisia* incluídas neste estudo (Fig.25-2), suportando um clado também definido pela ausência de parapódios (com uma reversão), como comentado anteriormente. Zhadan *et al.* (2007) apontam que o tegumento de *T. forbesii* apresenta estruturação peculiar comparada a outros poliquetas. A mesma linha de estudo em outras espécies do gênero poderão confirmar se a espessura singular de sua parede corporal e de sua cutícula é mais uma apomorfia deste grupo.

A disposição dos feixes de cerdas mostrou-se importante caráter para elucidar a filogenia dos Opheliidae. Os feixes alinhados estão presentes nos grupos externos,

Travisia, *Euzonus* e *Lobochesis* sem caracterizar um grupo monofilético. Os feixes não-alinhados, no entanto, suportam exclusivamente o clado 6 da Fig. 25, ou seja, o restante dos gêneros da família. Das duas disposições dos feixes não-alinhados, os de ângulo obtuso ocorrem em todas as espécies de *Ophelia*, com exceção a *O. algida*. Esta espécie e seu grupo-irmão (Fig.25- 9) (que inclui *Ammotrypanella*, *Armandia*, *Ophelina* e *Tachytrypane*) compartilham os feixes em ângulo agudo como uma sinapomorfia exclusiva.

As brânquias ocorrem em quase todas as espécies estudadas. No grupo interno, no entanto, é interessante ressaltar que as ausências de brânquias – interpretadas como reversões – formaram quatro clados não-correlacionados, cada um com duas espécies. Estes clados são: *T. fusus* + *T. gravieri*, *Ophelia* sp. 1 + *O. profunda*, *P. pictus* + *P. qingdaoensis* e *O. abranchiata* + *T. jeffreysii*. As brânquias são cirrifórmes simples na maioria dos ofeliídeos. O teste de congruência aponta que as bifurcadas são exclusivas de *Euzonus* e *Lobochesis* e suportam seu clado (Fig.25-4). Brânquias pectinadas, embora observadas em táxons filogeneticamente próximos (*E. arcticus*, *E. dillonensis* e *E. williamsi*), não são homólogas de acordo com a congruência entre os outros caracteres.

Cristas transversais das brânquias são encontradas em *E. zeidleri* e *O. assimilis*, porém são homólogas apenas no clado que inclui *O. denticulata*, *O. magna* e *O. verrilli*. Quanto ao posicionamento das brânquias em relação ao feixe de notocerdas, a posição posterior, além de presente em certos táxons do grupo externo, é característico de *Travisia*. Brânquias dorsais às notocerdas (Fig.25-3) não caracterizaram um grupo monofilético, embora suportem inclusivamente o clado de *Euzonus* e *Lobochesis*. As dorso-posteriores, por outro lado, são sinapomorfia exclusiva do clado 8 da Fig. 25.

A distribuição das brânquias ao longo do corpo segue um padrão nos grupos discriminados pela análise. O clado de *Travisia* (Fig.25-2) tem brânquias em todos os segmentos menos nos posteriores, como mais uma característica de suporte. Já o clado de *Euzonus* e *Lobochesis* (Fig.25-4) e parte do clado com a maioria das espécies branquiadas de *Ophelia* têm brânquias somente nos segmentos da região mediana. Brânquias em todos os segmentos menos nos mais posteriores dão suporte também ao clado *O. algida* (Fig.25-9), sugerindo que este padrão de distribuição surgiu uma segunda vez e independentemente da que ocorre em *Travisia*. Observamos também táxons com brânquias em todos os segmentos; esta condição ocorre isoladamente em *O. gaucha*, mas também dá suporte ao clado que inclui *A. agilis*, *A. bioculata*, *A. dollfusi*,

A. hossfeldi, *A. polyophthalma*, *A. sinaitica* e *O. alata*. Padrões distintos destes comentados acima são autapomórficos, como brânquias restritas a segmentos anteriores em *O. aulogastrella* e brânquias restritas a segmentos posteriores em *Ammotrypanella* sp. 1.

A análise de congruência não mostrou os ocelos laterais como uma característica exclusiva de um único clado, mas sim como caracteres não-homólogos entre dois cladogramas independentes. Estes ocelos suportam o clado de *Armandia* e *O. alata*, com reversão para esta espécie. Ocorrem também em *Polyophthalmus* (Fig.25-7), que, de acordo com a presente análise de congruência, estão filogeneticamente mais próximos de *Ophelia*. Como comentamos no item anterior, este posicionamento inesperado de *Polyophthalmus* deve estar relacionado a um artefato da análise (veja acima).

Os sulcos laterais e ventral não são observados em táxons do grupo externo e nem em *Travisia*, mas ocorrem no restante das espécies de Opheliidae (Fig.25-3) caracterizando exclusivamente um único clado. A forma menos derivada dos sulcos é a que ocorre da região mediana à posterior, observada em *Euzonus*, *Lobochesis* e *Ophelia*. A congruência entre os caracteres analisados sugere que os sulcos presentes ao longo de todo corpo é o estado mais derivado, mas tem dois surgimentos independentes: nos cladogramas 7 e 10 da Fig. 25.

Apêndices anais laterais e dorsais são encontrados na maior parte da família e a reversão para o estado ausente, de acordo com a presente análise, é a condição mais derivada ocorrente apenas no clado de *Ophelina* sp. 3 e seu grupo-irmão (espécies com tubo anal; veja comentários adiante) (Fig.25-10). Todas as diferentes formas destes apêndices mostraram-se pouco informativas filogeneticamente, uma vez que todas são homoplásticas. A forma mais comum destes apêndices (papilas) é característica do clado de *Travisia*, mas há modificações como no clado interno (*T. gigas* + *T. oksae* + *Travisia* sp. A) (cirrifórmes) e em *T. tinctoria* (triangulares). Apêndices cirrifórmes também caracterizam o clado composto por *E. mammillatus*, *E. papillatus*, *L. bibranchia* e seu grupo-irmão. Também ocorrem independentemente em *O. bicornis*, *O. pulchella* e *O. algida*. Da mesma forma, apêndices digitiformes são homoplásticos ocorrendo independentemente em *E. zeidleri*, *O. verrilli* e no clado (*O. elongata* + *O. multibranchia*). A forma triangular ocorre de maneira isolada em *T. tinctoria* (como já mencionado), *O. denticulata* e no clado de *Polyophthalmus*.

Os apêndices anais ventrais ocorrem nos grupos obtidos na análise semelhante aos apêndices anais laterais e dorsais, uma vez que estão ausentes no clado portador de

tubo anal (Fig.25-10). O clado 11 (*O. acuminata* e *O. aulogastrella*) é uma exceção. Estas espécies, embora portadoras de tubo anal em forma de capuz, apresentam também dois apêndices cirriformes na face ventral do pigídio, próximos à base do capuz. Estas estruturas não devem ser homólogas às observadas nas outras espécies já que estão inseridas no clado de vários táxons com tubo e nenhum apêndice anal.

Podem ocorrer um ou dois apêndices anais. Um apêndice único é o estado mais comum na família e caracteriza os clados de *Euzonus* e *Lobochesis* (Fig.25-4) e de *Travisia* (Fig.25-2). Neste último gênero, apenas *T. brevis* e *T. fusus* portam dois apêndices ventrais não homólogos entre si, uma vez que não são espécies irmãs. Também são caracteres homoplásticos que suportam o clado de *O. assimilis* e seu grupo-irmão (com reversão em *P. qingdaoensis*). Em termos de forma são filogeneticamente pouco informativos. Os apêndices anais coniformes são a única das formas deste tipo de apêndice que não apresenta homoplasias, sendo sinapomorfia exclusiva de um clado interno de *Travisia*: (*T. Antarctica* + *T. pupa* + *T. tincta*). O restante das espécies de *Travisia* apresenta forma arredondada, assim como (e de maneira independente) *E. mammillatus*, *E. papillatus* e *L. bibranchia*, *O. assimilis* e *O. magna*. Apêndices triangulares caracterizam o clado de *E. arcticus*, de (*Ophelia* sp. 1 e *O. profunda* e também de *Polyophthalmus*. Os cirriformes caracterizam somente o clado (*O. acuminata* + *O. aulogastrella*) e os digitiformes são exclusivos de (*O. elongata* + *O. multibranchia*). Os filiformes ocorrem apenas em duas espécies do grupo externo.

O tubo anal e os caracteres relativos a ele foram, em sua maioria, informativos no tocante à resolução das relações filogenéticas das espécies portadoras desta estrutura. De fato, o número total de caracteres do tubo anal (10) é reflexo da variedade morfológica dos ofeliídeos concentrada na região posterior. Em outras palavras, enquanto as regiões anterior e mediana dos táxons desta família são relativamente homogêneas, a região posterior apresenta uma gama variada de formas (incluindo também as espécies sem tubo anal) a ponto de, em vários casos, incluir uma ou mais características diagnósticas de nível específico. Em seguida, apresentamos resumidamente quais as relações apontadas por cada caráter atrelado ao tubo anal, assim como os caracteres homoplásticos.

O tubo anal suporta o clado de *Ophelina* sp. 3 (Fig.25-10). Quase todas as espécies deste grupo apresentam esta estrutura em forma de tubo propriamente dito; apenas o clado formado por *O. acuminata* e *O. aulogastrella* possui capuz anal (sinapomorfia exclusiva). *Ophelina* sp. 3, *Ammotrypanella* sp. 1, *O. setigera* e *T.*

jeffreysii são as únicas do grupo em que o tubo anal é liso; a congruência entre os caracteres não apontou homologias para esta condição do tubo anal entre nenhuma destas quatro espécies. *Ophelina* sp. 3 é a única espécie que não porta cirro ventral. Esta estrutura aparece nas outras espécies em duas possibilidades de posicionamento: interno ou externo ao tubo. Nenhum destes, entretanto, mostrou-se muito informativo filogeneticamente; apenas os clados (*O. acuminata* + *O. aulogastrella*) e (*O. abbranchiata* + *T. jeffreysii*) tiveram suporte adicional de cirro ventral interno. As seis espécies com cirro externo não foram agrupadas em clado comum e exclusivo, sugerindo que este estado deva ser homoplástico pelo menos em alguns destes táxons.

A dobra ventral longitudinal do tubo anal é um caráter homoplástico observado em *Ophelina* sp. 4 e *A. polyophthalma*, mas também suporta o clado (*O. breviata* + *O. chaetifera* + *O. cylindricaudata* + *O. pallida* + (*O. abbranchiata* + *T. jeffreysii*)). Este mesmo clado também tem como sinapomorfias homoplásticas o corte terminal ventral do tubo (com reversão para *O. chaetifera*) e ausência de apêndices laterais e dorsais do tubo anal (com reversão para *O. breviata*). Estes apêndices, em particular, foram apenas parcialmente informativos dentre as espécies portadoras. O teste de congruência não apontou homologia entre as espécies de apêndices papilares nem de triangulares. Já os cirriformes, embora também ocorram isoladamente em *Ophelina* sp. 4 e *O. gaucha*, são apomorfias homoplásticas de (*O. acuminata* + *O. aulogastrella*) e do clado (*A. agilis* + *A. bioculata* + *A. dollfusi* + *A. hossfeldi* + *A. polyophthalma* + *A. sinaitica* + *O. alata*). Os apêndices digitiformes são característica exclusiva do clado (*A. intermedia* + *A. maculata*).

Implicações taxonômicas dos resultados para o status da família e seus gêneros

Entre os grupos correntemente aceitos de Opheliidae, *Travisia* é bastante homogêneo e um dos poucos grupos monofiléticos encontrados. Os táxons com sulcos laterais e ventral formam o outro grande grupo monofilético da família e, por sua vez, incluem dois clados distintos. O primeiro é composto pelos gêneros *Euzonus* e *Lobocheisis* caracterizados pela constrição muscular entre o segundo e o terceiro segmentos formando uma “cabeça”, lobo transversal no décimo segmento separando as regiões torácica da abdominal, brânquias bifurcadas (pectinadas também ocorrem mais internamente) e apêndice anal ventral ímpar. *Lobocheisis* não apresenta características

que o diferencie de *Euzonus* (Santos *et al.* 2004) e, adicionalmente, a análise cladística mostrou que não é um táxon monofilético. Estes fatos fundamentam e justificam sua sinonimização com *Euzonus*, que tem prioridade por ser o gênero mais antigo.

O segundo grupo apresenta táxons também com regionalização corporal (*Ophelia*), mas caracterizados exclusivamente pelos sulcos laterais e ventral presentes da região mediana à posterior. As brânquias, quando presentes, são cirriformes simples e o pigídio apresenta apêndice anal ventral par em variadas formas. *Ophelia* não é monofilético porque possui como clados internos grupos cujos sulcos laterais e ventral percorrem toda extensão do corpo (gêneros *Ammotrypanella*, *Armandia*, *Ophelina*, *Polyopthalmus* e *Tachytrypane*). Possuem parapódios com lobo interramal mais destacado e inserção dos feixes de cerdas em ângulo obtuso. A maioria das espécies apresenta no pigídio um tubo ou capuz anal.

A presente análise mostrou que *Euzonus* (incluindo *Lobocheisis*), *Polyopthalmus* e *Travisia* são os únicos gêneros monofiléticos da família. Entretanto, apenas o status taxonômico de *Euzonus* e *Travisia* não corre risco de sofrer alterações no sistema lineano. *Ophelia* é parafilético por compartilhar ancestral comum com *Ophelina* e *Polyopthalmus*. *Ophelina*, por sua vez, também é parafilético por possuir ancestral comum com *Ammotrypanella*, *Armandia* e *Tachytrypane*. *Armandia* também é parafilético por compartilhar caracteres com *Ophelina alata*. Estes resultados sugerem que a maioria dos gêneros de Opheliidae poderá sofrer alterações em seu estado taxonômico para que um sistema de classificação taxonômica reflita de fato as relações filogenéticas dos táxons envolvidos.

A presente análise cladística apontou os Opheliidae como um grupo monofilético de baixo suporte (16% de Bootstrap), sustentado apenas pela presença de brânquias cirriformes. A dificuldade de se apontar sinapomorfias para a família não é intrínseca deste estudo. Na verdade, trabalhos anteriores (Bellan *et al.* 1990, Rouse & Fauchald 1997) também não estabeleceram apomorfias que agrupassem convincentemente todos os táxons de Opheliidae. Nosso estudo da variedade morfológica da família indica que este fato é decorrente da existência de dois grupos com morfologia distinta: a) o clado do gênero *Travisia* com corpos largos e curtos além de anelacão evidente em cada segmento, espessamentos tegumentares e ausência de parapódios; b) o clado do restante das espécies da família, caracterizado pela presença de sulcos laterais e ventral observados pelo menos em parte do corpo.

Em outras palavras, cada um destes dois grupos é bem definido por meio de suas próprias sinapomorfias exclusivas (espessamentos tegumentares e ausência de parapódios; sulcos laterais e ventral). Não foram ainda identificados caracteres compartilhados entre eles que sugiram que ambos sejam descendentes exclusivos de um mesmo ancestral. Atributos como brânquias cirriformes simples, palpódios e arranjo dos apêndices anais são caracteres encontrados em outros grupos de poliquetas e por isso não podem ser apontados como apomorfias da família. Apesar disso, não há até o momento evidências morfológicas que definitivamente apontem os Opheliidae como não-monofiléticos. Alguns estudos recentes de filogenia com caracteres moleculares envolvendo ofeliídeos, entretanto, sugerem que *Travisia* tenha relações filogenéticas mais próximas com outros grupos de poliquetas, como Scalibregmatidae, do que com o restante dos Opheliidae (Bleidorn *et al.* 2003; Persson & Pleijel 2005). Os altos valores de suporte de Bremer obtidos nestes dois estudos tanto para o clado de Opheliidae sem *Travisia*, quanto para o de Scalibregmatidae com *Travisia* reforçam a observação de que os Opheliidae, com seus membros correntemente aceitos, têm pouca sustentação.

Apesar das tênues evidências sugeridas pela presente análise, exclusivamente baseada em caracteres morfológicos, é duvidosa a monofilia da família, como atualmente aceita, na ausência de características que a definam e englobem ao mesmo tempo todos seus membros correntemente reconhecidos. Uma possível derivação taxonômica seria o desmembramento dos Opheliidae em dois grupos distintos, cada um composto pelos clados maiores discutidos anteriormente. Este procedimento implicaria uma redefinição da própria família Opheliidae com o estabelecimento de apomorfias ou características diagnósticas que definem cada grupo e, conseqüentemente, dos gêneros que neles se encaixariam. Assim, para os táxons excluídos neste processo, seria necessária a escolha de uma entre duas opções: (1) a criação de uma nova família, ou (2) a inclusão destes táxons dentro de outra já existente.

Implicações da análise cladística para o sistema de subfamílias criadas por Hartmann-Schröder 1971

Hartmann-Schröder (1971) propôs a subdivisão de Opheliidae em três subfamílias com base na forma e na regionalização do corpo: Travisinae (*Travisia*, *Dindymenides* e *Kesun*), de corpos relativamente mais curtos e largos e com anelação

destacada; Opheliinae (*Ophelia* e *Euzonus*), com táxons de uma ou duas regiões corporais, sendo uma delas destacadamente a mediano-posterior onde se localizam os sulcos laterais e ventral além das brânquias (na maioria das espécies); e Ophelininae (*Ammotrypanella*, *Armandia*, *Ophelina*, *Polyophthalmus* e *Tachytrypane*), com sulcos laterais e ventral percorrendo toda a extensão do corpo. Embora tenha sido uma medida prática criar subgrupos com base em diferenças morfológicas externas mais destacáveis, Fauchald (1977) achou dispensável a criação destas subfamílias, uma vez que o número total de gêneros e espécies em Opheliidae é muito pequeno.

Hutchings & Murray (1984) criaram o gênero *Lobochesis* que seria incluído em Opheliinae por Bellan *et al.* (1990). Estes últimos autores apoiaram o uso das subfamílias de Opheliidae já que seus resultados de análises fenética e filogenética indicavam a formação de grupos monofiléticos, que, individualmente, correspondiam a cada uma das três subfamílias erigidas por Hartmann-Schröder (1971). Bellan *et al.* (1990) usaram os gêneros na época reconhecidos como táxons terminais e as características codificadas em sua matriz foram baseadas nas definições tradicionais de cada um. Embora na maior parte de suas análises *Kesun* não tenha compartilhado caracteres exclusivamente com *Dindymenides* e *Travisia*, consideraram como certa a monofilia de Traviinae, assim como de Opheliinae e Ophelininae. *Dindymenides* e *Kesun* foram mais tarde sinonimizados com *Travisia* por Dauvin & Bellan (1994) tornando os Traviinae uma subfamília monogenérica.

O estudo de Bellan *et al.* (1990) certamente representou uma primeira contribuição para a compreensão das afinidades filogenéticas dos grupos supra-específicos de Opheliidae, sendo que seus grupos internos concordavam com as três subfamílias propostas por Hartmann-Schröder (1971). Todavia seus resultados foram questionados (Rouse & Pleijel 2001) pelo uso de caracteres ordenados e táxons supra-específicos ao invés de espécies válidas. Esta última prática torna muito difícil a demonstração da eventual não-monofilia de gêneros. Além disso, os terminais internos foram comparados com um ancestral hipotético quando teria sido mais adequado o uso de grupos de poliquetas tradicionalmente próximos a Opheliidae como grupos-externos (Arenicolidae, Maldanidae, Capitellidae e Scalibregmatidae).

Este trabalho testou as relações filogenéticas de Opheliidae procurando não incorrer nos mesmos problemas metodológicos da análise de Bellan *et al.* (1990). Os resultados foram apenas parcialmente semelhantes aos propostos por estes autores, revelando um cenário evolutivo distinto para os gêneros e espécies atualmente

reconhecidos da família. Os Traviisiinae são monofiléticos e grupo-irmão do restante dos Opheliidae. Por outro lado, a análise não suporta as subfamílias Opheliinae ou Ophelininae como grupos naturais, principalmente por causa da presença ou grau de desenvolvimento dos sulcos laterais e ventral. Os sulcos que ocorrem da região mediana à posterior são homólogos dos presentes ao longo de todo o corpo e a análise de congruência demonstrou que estes últimos são derivados dos que ocorrem somente em metade do corpo. Como consequência, *Armandia*, *Ophelina* e *Polyopthalmus*, táxons originalmente pertencentes a Ophelininae, fazem parte de clados internos ao que inclui *Ophelia*, tornando os Opheliinae parafiléticos.

LITERATURA CITADA

- AMORIM, D. S. 1997. *Elementos básicos de sistemática filogenética*. 2ª ed. Holos Editora, Ribeirão Preto, 276 p.
- BELLAN, G., BELLAN-SANTINI, D. & DAUVIN, J.-C. 1990. Phénétique et phylogénie des Opheliidae (annélides, polychètes). *C. R. Hebd. Seanc. Acad. Sci. Paris*, 310: 175-181.
- BELLAN G. & DAUVIN, J.-C. 1991. Phenetic and biogeographic relationships in *Ophelia* (Polychaeta, Opheliidae). *Bull. Mar. Sci.*, 48(2): 544-558.
- BLAKE, J. A. 2000. Family Opheliidae Malmgren, 1867. In: J. A. Blake, B. Hilbig & P. V. Scott (eds). *Taxonomic atlas of the benthic fauna of the Santa Maria basin and the western Santa Barbara Channel. Vol. 7, the Annelida part 4: Polychaeta: Flabelligeridae to Sternaspidae*. Santa Barbara Museum of natural History, Santa Barbara, California, 348 p.
- BLEIDORN, C., VOGT, L. & BARTOLOMAEUS, T. 2003a. A contribution to sedentary polychaete phylogeny using 18S rRNA sequence data. *J. Zool. Syst. Evol. Research*, 41: 186-195.
- BLEIDORN, C., VOGT, L. & BARTOLOMAEUS, T. 2003b. New insights into polychaete phylogeny (Annelida) inferred from 18S rDNA sequences. *Mol. Phylog. Evol.*, 29: 279-288.
- BLEIDORN, C., VOGT, L. & BARTOLOMAEUS, T. 2005. Molecular phylogeny of lugworms (Annelida, Arenicolidae) inferred from three genes. *Mol. Phylog. Evol.*, 34: 673-679.
- CHAMBERLIN, R. V. 1919. The Annelida Polychaeta. *Mem. Mus. Comp. Zool. Harv.*, 48: 1-514.
- DALES, R. P. 1963. *Annelids*. Hutchinson University Library, London.
- DAUVIN, J.-C. & G. BELLAN. 1994. Systematics, ecology and biogeographical relationships in the sub-family Traviisiinae (Polychaeta, Opheliidae). *Mem. Mus. Nat., Paris*, 162: 169-184.
- DAY, J. H. 1961. The polychaete fauna of South Africa. Part 6. Sedentary species dredged off cape shores with a few new records from the shore. *J. Linn. Soc. London* 44 (299): 463-560.
- DAY, J. H. 1967. *A monograph on the Polychaeta of southern Africa. British Museum (natural history)*. Publication 656. British museum (natural history), London.
- DAY, J. H. 1973. New Polychaeta from Beaufort, with a key to all species recorded from North Carolina. *NOAATech. Rep.*, 375: 01-140.
- DE PINNA, M. 1991. Concepts and test of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, 7: 367-394.
- FAUCHALD, K. 1977. *The polychaete worms. Definitions and keys to the orders, families and genera*. Nat. Hist. Mus. Los Angel. County, sci. Ser., 28: 1-188.
- FAUCHALD, K. & ROUSE, G.W. 1997. Polychaete systematics: past and present. *Zool. Scr.* 26(2): 71-138.
- FAUVEL, P. 1902. Annélides polychètes de la casamance rapportées par m. Aug. Chevalier. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 5: 59-105.
- FUJIWARA, T. 1933. On a new species of japanese Polychaeta, *Travisia japonica* sp. Nov. *J. sci. Hiroshima Univ.* 2: 91-103.
- GEORGE, J. D. & HARTMAN-SCHRÖDER, G. 1985. *Polychaetes: British Amphinomida, Spintherida and Eunicida. Keys and notes for the identification of the species*. E. J. Brill/dr. W. Backhuys, london.
- GOLOBOFF, P. 1999. *Nona (no name) ver. 2* published by the author, Tucumán, Argentina.

- GRUBE, A. E. 1851. Annulaten. *Arch.naturgesch.*, 76: 1.
- HANSEN, G. A. 1882. Recherches sur les annélides recueillies par M. Le professeur eduard van beneden pendant son voyage au Brésil e à La Plata. *Mém. Acad. R. Sci. Belg. Brussels*, 44 :1-29.
- HARTMAN, O. 1938. Descriptions of new species and new generic records of polychaetous annelids from California of the families Glyceridae, Eunicidae, Stauronereidae and Opheliidae. *Univ. Calif. Publs. Zool.*, 43: 93-111.
- HARTMAN, O. 1959. Catalogue of the polychaetous annelids of the world. *Allan Hancock Found. Occ. Pap.*, 23: 628 p.
- HARTMAN, O. 1965. Deep-water benthic polychaetous annelids off New England to Bermuda and other north Atlantic areas. *Occ. Pap. Allan hancock Fdn* 28: 1-378.
- HARTMAN, O. 1966. Polychaeta Myzostomidae and Sedentaria of Antarctica. *Antarctic res. ser.*, 7: 1-158.
- HARTMAN, O. 1969. Atlas of the sedentariate polychaetous annelids from California. *Publ.All.Hanc.Fdn.*, 1-812.
- HARTMAN, O & FAUCHALD, K. 1971. Deep-water benthic polychaetous annelids off New England to Bermuda and other north Atlantic areas. Part 2. *Allan hancock monogr. Mar. Biol.*, 6 :1-327.
- HARTMANN-SCHRÖDER, G. 1956. Neue Armandia-arten (Opheliidae, Polychaeta) aus Brasilien und El Salvador. *Beitr. neotrop. Fauna* 1: 63-68.
- HARTMANN-SCHRÖDER, G. 1958. Zur morphologie der Opheliiden (Polychaeta Sedentaria). *Z. Wiss. Zool.*, 161: 84-143.
- HARTMANN-SCHRÖDER, G. 1971. *Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta*. Tierwelt Deutschlands, 58:1-594.
- HARTMANN-SCHRÖDER, G. 1996. *Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta*. Tierwelt deutschlands (2. Neubearb. Auflage), 58:1-594.
- HUTCHINGS, P. & MURRAY, A. 1984. Taxonomy of polychaetes from the hawkesbury river and the southern estuaries of New South Wales, Australia. *Rec. Australian Mus. Suppl.*, 3: 1-118.
- KIRKEGAARD, J. B. 1996. Bathyal and abyssal polychaetes (sedentary species I). *Galathea Rep.*, 17: 57-77.
- MALMGREN, A. J. 1867. Annulata Polychaeta Spetsbergiae, Groenlandiae, Islandiae et Scandinaviae hactenus cognita. *Öfvers. K. Vetenskakad. Förh.*, 24: 127-255.
- NIXON, K. C. 2002. *Winclada ver. 1.0000*. Published by the author, Ithaca, Ny, Usa.
- NIXON, K. C. & CARPENTER, J. M. 1993. On outgroups. *Cladistics*, 9: 413-426.
- OKUDA, S. 1934. Description of a new polychaete *Thoracophelia yasudai*. *J. fac. sci. Hokkaido Univ.*, 3: 169-175.
- PAGE, R. D. M. 1996. Treeview: an application to display phylogenetic trees on personal computers. *Computer appl. Biosci.*, 12: 357-358.
- PAGE, R. D. M. 2001. *Nde: nexus data editor for windows ver. 0.5.0*. Published by the author. Glasgow, UK.
- PERSSON & PLEIJEL 2005. On the phylogenetic relationships of *Axiokebuita*, *Travisia* and Scalibregmatidae (Polychaeta). *Zootaxa*, 998: 1–14.

- PETTIBONE, M. H. 1982. *Annelida*. In: S. P. Parker (ed.). Synopsis and classification of living organisms, 2. New York: mcgraw-hill, 43 p.
- PILATO, G., D'URSO, V. & SPERLINGA, G. 1978. La muscolatura dei policheti. Iv. Muscolatura di *Ophelia bicornis*, Sav. 1818. *Animalia*, 5: 227-272.
- PILLAI, G. 1961. Annelida polychaeta of Tambalagam Lake, Ceylon. *Ceylon j. Sci. (bio. Sci.)*, 4(1): 1-40.
- PLEIJEL, F. 1998. Phylogeny and classification of Hesionidae (polychaeta). *Zool. Scr.*, 27(2): 89-163.
- PURSCHE, G., Z. DING & M. C. MÜLLER. 1995. Ultrastructural differences as a taxonomic marker: the segmental ocelli of *Polyophthalmus pictus* and *Polyophthalmus qingdaoensis* sp.n. (Polychaeta, Opheliidae). *Zoomorph.*, 115: 229-241.
- QUATREFAGES, A. 1850. Etudes sur les types inferieurs de l'embranchement des anneles. Memoire sur la famille des Polyphthalmiens (Polyphthalmea nob.). *C.r.acad.sci., Paris*, 30: 813.
- RISER, N. W. 1987. Observations on the genus *Ophelia* (Polychaeta: Opheliidae) with the descriptions of a new species. *Ophelia*, 28(1): 11-29.
- ROUSE, G.W. & FAUCHALD, K. 1997. Cladistics and polychaetes. *Zool. Scr.*, 26: 139-204.
- ROUSE, G. W. & PLEIJEL, F. 2001. *Polychaetes*. London: Oxford, 354 p.
- SANTOS, C. S. G, NONATO, E. F. & PETERSEN, M. E. 2004. Two new species of Opheliidae (Annelida: Polychaeta): *Euzonus papillatus* sp. n. From a northeastern Brazilian sandy beach and *Euzonus mammillatus* sp. n. From the continental shelf of southeastern Brazil. *Zootaxa*, 478: 1-12.
- SOUTHERN, R. 1914. Clare island survey. Archannelida and Polychaeta. *Proc. R. Ir. Acad.* 31: 1-160.
- STORCH, V. 1988. Integument. *Microfauna Mar.* 4:13-36.
- USCHAKOV, P. V. 1955. *Polychaeta of the far eastern seas of the U.S.S.R. izdatel'stvo Akademii Nauk S.S.S.R., Moscow*.
- WEBSTER, H. E. 1884. Annelida from bermuda collected by g. Brown Goode. *Bull. US Nat. Mus.*, 25: 307-327.
- WILEY, E. O. 1981. *Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics*. John wiley and sons, new york, 439 p.
- ZHADAN, A., TZETLI, A. B. & VODOPIANOV, S. S. 2007. Investigations on the morphology and anatomy of *Travisia forbesii* Johnston, 1840 (Annelida, Polychaeta), p. 89. In: 9th International Polychaete Conference (August 12-17, 2007), Darling Marine Center, University of Maine, (USA) [abstracts booklet], pp. 214.

Capítulo II: Catálogo dos Opheliidae (Annelida: Polychaeta)

Resumo

O presente catálogo lista 174 espécies de Opheliidae, pertencentes aos nove gêneros atualmente válidos, juntamente com seus sinônimos. São incluídas referências às descrições originais, redescrições e estudos subseqüentes relevantes sobre gêneros, espécies e sua distribuição geográfica. *Polyophthalmus translucens* Hartman, 1960 e *Ophelina farallonensis* Blake, 2000 são sinônimos novos de *Ophelina abranchiata* Støp-Bowitz, 1948.

Abstract

The family Opheliidae (Polychaeta), present in all oceans, is catalogued. Nine genera and 174 valid species are listed together with their synonyms. References to original descriptions, redescriptions, relevant studies on genera and species and their geographic distribution are given. *Polyophthalmus translucens* Hartman, 1960 and *Ophelina farallonensis* Blake, 2000 are new synonyms of *Ophelina abranchiata* Stoep-Bowitz, 1948.

Introdução

O presente catálogo sumariza o conhecimento taxonômico corrente dos Opheliidae. É uma atualização das informações de cunho taxonômico sobre os gêneros e espécies da família, bastante necessária desde a publicação do “Catalogue of the Polychaetous Annelids of the World” (Hartman 1959). Neste intervalo de quase 50 anos muito se avançou no conhecimento dos Opheliidae de todo o mundo por meio de descrições de novas espécies e reconhecimento de sinônimos e homônimos. Neste contexto, esperamos que este catálogo possa facilitar estudantes e pesquisadores a encontrar com mais praticidade informações amplamente dispersas na literatura taxonômica.

Os Opheliidae são poliquetas cosmopolitas presentes em todos os ambientes marinhos, desde zonas entre marés até 7000 metros de profundidade. Atualmente são reconhecidos nove gêneros e 174 espécies.

*Capítulo pré-formatado para publicação no periódico *Zootaxa*.

Estes poliquetas possuem cabeça com prostômio cônico, curto ou alongado. Um palpódio, presente na extremidade anterior do prostômio e de função tátil, é mais conspicuo em táxons como *Armandia* e *Ophelina*. Olhos cefálicos podem estar presentes, além de um par de órgãos nucais eversíveis na margem posterior do prostômio.

Os parapódios, de maneira geral, são pouco desenvolvidos, muitas vezes dando a impressão de que as cerdas surgem diretamente da parede do corpo, acompanhados em alguns táxons por lobos pós-setais e cirros ventrais. Brânquias são comuns, embora estejam ausentes em gêneros como *Polyophthalmus* e *Tachytrypane*. Dependendo da espécie são encontradas na maioria dos segmentos (ausentes no primeiro) ou restritas a apenas uma porção do corpo: anterior, mediana ou posterior. Quase sempre aparecem como estruturas cirriformes simples, mas há brânquias com dois ou mais ramos, como em *Euzonus* (Rouse & Pleijel 2001).

A variedade de cerdas em Opheliidae é baixa em comparação com outras famílias de poliquetas, sendo encontradas majoritariamente formas capilares lisas, embora cerdas basalmente lisas com diminutos espinhos no ápice tenham sido observadas nos segmentos posteriores de *Ophelia elongata* e *O. multibranchia* (obs. pess.). Santos *et al.* (2004) reportaram espinhos nos segmentos posteriores de *Euzonus papillatus* e sugeriram que estruturas semelhantes podem ter passado despercebidas em outros ofeliídeos. Parte dos ofeliídeos apresenta um sulco longitudinal ventral e dois laterais, ausentes apenas em *Travisia*. Estes sulcos estão presentes ao longo de quase todo o corpo ou restritos à metade posterior. Ocelos segmentares são encontrados em *Armandia* e *Polyophthalmus*, localizando-se à meia distância entre um parapódio e outro na altura do sulco lateral típico destes gêneros.

A forma e a ornamentação do pigídio são bastante variáveis. Tubos anais (estrutura membranosa e alongada na extremidade do pigídio) podem estar presentes ou não. A forma, posição e número de apêndices associados, como cirros, lobos e papilas, são também muito variáveis. A natureza das estruturas pigidiais é frequentemente diagnóstica para a identificação de gêneros e espécies (Fauchald 1977; Hartmann-Schröder 1971, 1996; Fauchald & Rouse 1997).

São reconhecidos atualmente 9 gêneros de ofeliídeos. Outros 15 foram sinonimizados ao longo da história taxonômica da família. Fauchald (1977) contabilizou um total de 11 gêneros em 139 espécies, incluindo uma espécie de *Ammotrypanella*, uma de *Antiobactrum*, 18 de *Armandia*, 10 de *Euzonus*, 32 de *Ophelia*, 44 de *Ophelina*,

3 de *Polyophthalmus*, uma de *Tachytrypane* e 20 de *Travisia*. Desde então, *Lobocheisis* foi descrito para águas australianas (Hutchings & Murray 1984) e *Dindymenides* e *Kesun* foram sinonimizados com *Travisia* (Dauvin & Bellan 1994). Mais recentemente, *Lobocheisis* foi sinonimizado com *Euzonus* por Santos *et al.* (2004).

Hartmann-Schröder (1971, 1996) agrupou os ofeliídeos nas três subfamílias Opheliinae, Ophelininae e Traviisiinae, baseando-se em sua morfologia externa, principalmente na presença e extensão relativa de sulcos longitudinais ventrais e laterais. Estes sulcos são formados pela ação de músculos oblíquos abdominais pares (Pilato *et al.* 1978) associados à linha mediana ventral e à lateral (altura dos parapódios) de cada lado dos segmentos em que estão presentes (Fig. 18 do Capítulo I desta tese). Esta musculatura é facilmente observada por transparência em *Ophelia profunda* (obs. pess.). Uma análise cladística (Capítulo I desta tese) demonstrou que este sistema de subfamílias reflete apenas parcialmente as relações filogenéticas entre os gêneros, motivo pelo qual não é adotado no presente catálogo.

As informações do catálogo são orientadas da seguinte forma:

Gêneros. São listados em ordem alfabética (negrito) e para cada um é dada a referência original. A espécie-tipo é citada juntamente com o nome corrente, quando apropriado. Sinônimos (em itálico) são listados cronologicamente.

Espécies. Para cada nome (negrito), a referência original é dada com a designação genérica original (quando esta difere da designação atual). São também fornecidas as localidades-tipo e a distribuição conhecida. São incluídas referências de outros estudos com a espécie, quando existentes, sob o nome genérico e específico original utilizado. Sinônimos (itálico) são listados cronologicamente.

Família Opheliidae Malmgren, 1867

Genus *Ammotrypanella* McIntosh

Ammotrypanella McIntosh, 1879: 505, pl. 65, fig. 12. Espécie-tipo, *arctica* McIntosh (por monotipia). Referências: Hartman 1959: 429; Fauchald 1977: 42; Glasby & Read 1998: 363.

arctica McIntosh, 1879: 505, pl. 65, fig. 12. Localidade-tipo: Estreito de Davis (Groenlândia). Distribuição: Estreito de Davis (Groenlândia), Nova Inglaterra (EUA) e Nova Zelândia.

Ammotrypanella arctica; McIntosh 1908: 376; Eliason, 1951: 135; Hartman 1959: 429; Glasby & Read 1998: 363. Not Hartman & Fauchald 1971.

Genus *Antiobactrum* Chamberlin

Antiobactrum Chamberlin, 1919: 385. Espécie-tipo, *Ophelina brasiliensis* Hansen, 1882 (por monotipia). Referências: Chamberlin 1919: 385; Hartman 1959: 429; Fauchald 1977: 42.

brasiliensis Hansen, 1882: 16, pl. 5, figs. 1-4 (*Ophelina*). Localidade-tipo: Brasil. Distribuição: Brasil.

Antiobactrum brasiliensis; Chamberlin 1919: 385; Hartman 1959: 429; Fauchald 1977: 42.

Genus *Armandia* Filippi

Armandia Filippi, 1861. Espécie-tipo, *cirrhusa* Filippi (designação original). Referências: Hartman 1938: 103; Hartmann-Schröder 1956: 63; Hartman 1959: 427; Day 1967: 570; Fauchald 1977: 42; Wehe & Fiege 2003: 93; Lana *et al.* 2006: 42.

agilis Andrews, 1891: 289, pl. 15, figs. 21-26, 28 (*Ophelina*). Localidade-tipo: Carolina do Norte (EUA). Distribuição: Carolina do Norte (EUA), Golfo da Califórnia, Golfo do México, Sergipe.

Ophelina agilis; Augener 1934: 71; Hartman 1942: 129

Armandia agilis; Nonato & Luna 1970: 92; Day 1973: 95; Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004: 39.

amakusaensis Saito, Tamaki & Imajima, 2000: 2032, figs. 2, 3. Localidade-tipo: Kyushu (Japão). Distribuição: Japão.

Armandia amakusaensis; Elías & Bremec 2002: 2.

- bioculata** Hartman, 1938: 105, 51-54. Localidade-tipo: Moss Beach (Califórnia).
Distribuição: Califórnia.
Armandia bioculata; Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004: 39.
- bilobata** Hartmann-Schröder, 1986: 56, figs. 43-45. Localidade-tipo: Port Hughes (Sul da Austrália). Distribuição: Austrália.
Armandia bilobata; Elías & Bremec 2002: 2.
- bipapillata** Hartmann-Schröder, 1974: 185, pl. 19, figs. 177, 178. Localidade-tipo: Inhambane (Moçambique). Distribuição: Inhambane (Moçambique), Mar do Sul da China.
Armandia bipapillata; Al-Hakim & Glasby 2004: 38.
- brevis** Moore, 1906: 354, 1 figura (*Ammotrypane*). Localidade-tipo: Alaska. Distribuição: Icy Cape (Alasca), Washington, Califórnia, Costa Rica.
Armandia brevis; Hartman 1938: 105; Dean 2004: 156; Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004: 39.
laevis, grafia incorreta; McIntosh, 1915: 19.
- broomensis** Hartmann-Schröder, 1979: 140. Localidade-tipo: Broome (Austrália). Distribuição: Austrália.
Armandia broomensis; Amoureux 1983: 723-724.
- cirrhosa** Filippi, 1861: 219 (*sensu* Wehe & Fiege 2003). Localidade-tipo: Trieste (Itália). Distribuição: Mar Adriático (Itália), noroeste da Espanha, Mar Vermelho.
Armandia cirrhosa; Grube 1878: 195; Hartman 1959: 429; Wehe & Fiege 2003: 93; Moreira *et al.* 2006: 222.
cirrosa, grafia incorreta.
- dollfusi** Saint-Joseph, 1894: 144, pl. 6, figs. 148-151. Localidade-tipo: Dinard (France).
Armandia dollfusi; McIntosh 1908: 377; 1915: 21; Solis-Weiss *et al.* 2004: S10.
- exigua** Kükenthal, 1887: 368, fig. 8. Localidade-tipo: Leo-tu (China). Distribuição: China.
Armandia exigua; Amoureux 1983: 726.
- flagellifera** Southern, 1914: 132, pl. 14, figs. 31 A-D. Localidade-tipo: Porto de Ballynakill (oeste da Irlanda). Distribuição: Irlanda.

- hossfeldi** Hartmann-Schröder, 1956: 67, figs. 9-11. Localidade-tipo: Ilha do Cardoso (Brasil). Distribuição: Ilha do Cardoso, Baía de Paranaguá (Brasil) e Argentina.
Armandia hossfeldi; Elías *et al.*, 2003: 78; Lana *et al.* 2006: 42.
- ilhabelae** Hartmann-Schröder, 1956: 63, figs. 1-5. Localidade-tipo: São Sebastião (Brasil). Distribuição: São Sebastião, Santos (Brasil), Luanda (Angola).
Armandia ilhabelae; Hartmann-Schröder 1974: 183.
- intermedia** Fauvel, 1902: 86, figs. 29, 30. Localidade-tipo: Casamance (Senegal). Distribuição: Casamance (Senegal), Mar Vermelho, África do Sul, Angola, Moçambique, Pacífico tropical.
Armandia intermedia; Southern 1914: 133; McIntosh 1915: 21; Day 1961: 516; 1967: 570; Hartmann-Schröder 1974: 184, 1979: 139; Amoureux 1983: 738; Hutchings & Murray 1984: 75; Wehe & Fiege 2003: 93; Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004: 39; Solis-Weiss *et al.* 2004: S10.
- lanceolata** Willey, 1905. Localidade-tipo: Golfo de Manaar (Índia). Distribuição: Índia e Japão.
Armandia lanceolata; Fauvel 1932: 189; Takahasi, 1938: 153; Amoureux 1983: 726.
- leptocirris** Grube, 1878: 194 (*Ophelina*). Localidade-tipo: Canal Von Lapinig (Filipinas). Distribuição: Canal Von Lapinig (Filipinas), Índia, Mar Vermelho, Golfo de Aden, Golfo da Arábia, África do Sul, Moçambique.
Armandia leptocirris; Kükenthal, 1887: 543; Fauvel 1932: 190; Day 1961: 516; 1967: 570; Hartmann-Schröder 1974: 183; Amoureux 1983: 726; Wehe & Fiege 2003: 93.
- loboi** Elías & Bremec, 2003: 181, fig. 1. Localidade-tipo: Mar del Plata (Argentina). Distribuição: Mar del Plata (Argentina), Paraná (Brasil).
Armandia loboi; Elías *et al.* 2003: 5; Bremec & Gilberto 2006: 252; Lana *et al.* 2006: 42.
- longicaudata** Caullery, 1944: 44, fig. 35 (*Ammotrypane*). Localidade-tipo: Baía de Bima. Distribuição: Indonésia, Mar Vermelho, África do Sul, Sul do Vietnã, Moçambique, Madagascar.
Armandia longicaudata; Wehe & Fiege 2003: 94.
Ammotrypane longicaudata; Hartman 1959: 428. Amoureux 1983: 726.

- maculata** Webster, 1884: 322, pl. 11, figs. 54, 55 (*Ophelina*). Localidade-tipo: Bermuda. Distribuição: áreas tropicais e subtropicais do Oceano Atlântico, Nova Zelândia, ilhas subantárticas.
Armandia maculata; Augener 1934: 69; Nonato & Luna 1970: 92; Day 1973: 95; Glasby & Read 1998: 367; Lana *et al.* 2006: 42.
- bermudiensis* Treadwell, 1936: 60 (*Ammotrypane*). Localidade-tipo: Nonsuch Island (Bermuda). Distribuição: Bermudas. Sinonimizado com *Armandia maculata* por Hartman 1959: 428.
- melanura** Gravier, 1905: 89. Localidade-tipo: Djibouti (Golfo de Aden). Distribuição: Golfo de Aden, Mar Vermelho.
Armandia melanura; Ehlers 1918: 230; Amoureux 1983: 726; Wehe & Fiege 2003: 93; Solis-Weiss *et al.* 2004: S10.
- nonpapillata** Jones, 1962: 191. Localidade-tipo: Kingston Harbor (Jamaica). Distribuição: Jamaica.
Armandia nonpapillata; Amoureux 1983: 726.
- oligops** Marenzeller, 1874: 470, pl. 7, fig. 4. Localidade-tipo: Mar Adriático. Distribuição: Mar Adriático.
Armandia oligops; Kükenthal, 1887: 543.
- polyophthalma** Kükenthal, 1887: 540, fig. 27-38. Localidade-tipo: Mediterrâneo. Distribuição: Mediterrâneo, Atlântico Norte, Alagoas (Brasil).
Armandia polyophthalma; McIntosh 1915: 20. Takahasi, 1938: 153; Nonato & Luna 1970: 93; Amoureux 1983: 726.
- salvadoriana** Hartmann-Schröder, 1956: 65, figs. 6-8. Localidade-tipo: San Juan (El Salvador). Distribuição: San Juan, Pajarita e Madre-Sal (El Salvador), Costa Rica.
Armandia salvadoriana; Amoureux 1983: 726; Dean 2004: 156; Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004: 39.
- secundariopapillata** Hartmann-Schröder, 1984: 39, figs. 41-47. Localidade-tipo: Sul da Austrália. Distribuição: Austrália.
Armandia secundariopapillata; Elías & Bremec 2003: 2.
- simodaensis** Takahasi, 1938: 152, figs. 1-3. Localidade-tipo: Shimoda (Japão). Distribuição: Japão.
Armandia simodaensis; Amoureux 1983: 726.

sinaitica Amoureux, 1983: 723, fig. 1. Localidade-tipo: Baía de Na'ama (Sinai, Mar Vermelho). Distribuição: Mar Vermelho.

Armandia sinaitica; Wehe & Fiege 2003: 93; Solis-Weiss *et al.* 2004: S10.

weissenbornii Kükenthal, 1887: 366, fig. 6. Localidade-tipo: Perim (Iêmen). Distribuição: Perim (Golfo de Áden), Mar Vermelho.

Armandia weissenbornii; McIntosh 1908: 384; Amoureux 1983: 726-728; Wehe & Fiege 2003: 93.

Genus *Euzonus* Grube

Euzonus Grube, 1866: 40. Espécie-tipo, *arcticus* Grube (designação original). Referências: Augener 1912: 176; Annenkova 1935: 235; Hartman 1938: 103, 108 (*Pectinophelia*); Hartman 1956: 294; Fauchald 1977: 43; Santos *et al.* 2004: 2.

Thoracophelia Ehlers, 1897 (subgênero). Espécie-tipo, (*Thoracophelia*) *furciferus* Ehlers. Referências: Annenkova 1935: 235; Hartman 1938: 107; Hartman 1956: 294 (mudança para subgênero de *Euzonus*).

Pectinophelia Hartman, 1938: 107. Espécie-tipo, *dillonensis* Hartman. Referências: Santos *et al.* 2004: 7.

Lobocheisis Hutchings & Murray, 1984: 75. Espécie-tipo, *bibrancha* Hutchings & Murray. Referências: Bellan *et al.* 1990: 175; Santos *et al.* 2004: 6. Sinonimizado com *Euzonus* por Santos *et al.* 2004: 10.

arcticus Grube, 1866: 40. Localidade-tipo: Oceano Ártico (Rússia). Distribuição: Oceano Ártico (Rússia), Japão.

Euzonus arcticus; Augener 1912: 176; Fauvel 1932: 192; Okuda 1934: 174; Annenkova 1935: 235; Santos, *et al.* 2004: 6.

yasudai Okuda, 1934: 169, figs. 1-4 (*Thoracophelia*). Localidade-tipo: Kanaiwa (Japão). Sinonimizado com *Euzonus arcticus* por Imajima & Hartman 1964: 307.

Thoracophelia yasudai; Hartman, 1938: 107.

bibranchus Hutchings & Murray, 1984: 75, fig. 21 (1-2) (*Lobocheisis*). Localidade-tipo: Merimbula (New South Wales, Austrália). Distribuição: Austrália.

Lobocheisis bibrancha; Bellan *et al.* 1990: 175; Santos *et al.* 2004: 7.

- dillonensis** Hartman, 1938: 108, figs. 59-61 (*Thoracophelia*). Localidade-tipo: Dillon Beach (Califórnia). Distribuição: Califórnia.
Euzonus dillonensis; Santos, *et al.* 2004: 6.
- ezoensis** Okuda, 1936: 201, figs. 1, 2 (*Thoracophelia*). Localidade-tipo: Mar do Japão. Distribuição: Japão.
Euzonus ezoensis; Hartman, 1938: 107; Santos, *et al.* 2004: 6.
- flabelliferus** Ziegelmeier, 1955: 251, figs. 1, 2 (*Thoracophelia*). Localidade-tipo: Deutche Bucht (Alemanha). Distribuição: Alemanha.
Euzonus flabelliferus; Santos, *et al.* 2004: 6.
- furciferus** Ehlers, 1897: 251. Localidade-tipo: Estreito de Magalhães (Punta Arenas, Chile). Distribuição: Estreito de Magalhães (Punta Arenas, Chile), Panamá, Costa Rica, Brasil.
Euzonus furciferus; Ziegelmeier, 1955: 257; Probert, 1976: 378; Dean 2004: 156; Santos, *et al.* 2004: 6; Lana *et al.* 2006: 42.
- heterocirrus** Rozbaczylo & Zamorano, 1970. Localidade-tipo: El Tabo (Chile). Distribuição: Chile.
Euzonus heterocirrus; Santos, *et al.* 2004: 6.
- japonicus** Misaka & Sato, 2003: 1172, figs. 2, 3. Localidade-tipo: Baía de Oura (Shimoda, Japão). Distribuição: Shimoda, Miyazu e Baía de Tomioka (Japão).
Euzonus japonicus; Santos, *et al.* 2004: 6.
- longisetus** Hutchings & Murray, 1984: 77, fig. 21 (3) (*Lobochesis*). Localidade-tipo: Ocean Beach (New South Wales, Austrália). Distribuição: Austrália.
Lobochesis longiseta; Bellan *et al.* 1990: 175; Santos *et al.* 2004: 7.
- mammillatus** Santos, Nonato & Petersen, 2004: 4, figs. 4-7. Localidade-tipo: Ilha Grande (Rio de Janeiro, Brasil). Distribuição: Brasil.
- mucronatus** Treadwell, 1914: 218, pl. 12, figs. 37, 38 (*Ophelina*). Localidade-tipo: La Jolla (Califórnia). Distribuição: Califórnia, México (Pacífico).
Euzonus mucronatus; McConnaughey & Fox 1949: 320; Ziegelmeier, 1955: 257; Probert, 1976: 378; Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004: 39; Santos, *et al.* 2004: 6.
- otagoensis** Probert, 1976: 376, fig. 1. Localidade-tipo: Península Otago (Nova Zelândia). Distribuição: Nova Zelândia.
Euzonus otagoensis; Santos *et al.* 2004: 6.

papillatus Santos, Nonato & Petersen, 2004: 3, figs. 1-3. Localidade-tipo: Praia Abais, Ilha das Canelas (Sergipe, Brasil). Distribuição: Brasil.

profundus Hartman, 1967: 137. Localidade-tipo: Sudeste do Cabo Horn. Distribuição: Argentina, Chile.

Euzonus profundus; Probert, 1976: 378; Santos, *et al.* 2004: 6.

williamsi Hartman, 1938: 109, figs. 62, 63 (*Pectinophelia*). Localidade-tipo: Dillon Beach (Califórnia). Distribuição: Califórnia.

Euzonus williamsi; Probert, 1976: 378; Santos, *et al.* 2004: 6.

zeidleri Hartmann-Schröder & Parker, 1995: 2, figs. 1-5. Localidade-tipo: Reevesby Island (Austrália). Distribuição: Austrália.

Euzonus zeidleri; Referência: Santos, *et al.* 2004: 6.

Genus *Ophelia* Savigny

Ophelia Savigny, 1818. Espécie-tipo, *bicornis* Savigny (designação original). Referências: Hartman 1938: 103; 1959: 432; Tebble 1952: 553, 1953: 361; Day 1967: 571; Fauchald 1977: 43; Riser 1987: 11.

Cassandane Kinberg, 1866: 256. Espécie-tipo, *formosa* Kinberg. Sinonimizado com *Ophelia* por Fauchald 1977: 43.

Neomeris Costa, 1844. Espécie-tipo, *urophylla* Costa. Sinonimizado com *Ophelia* por Fauchald 1977: 43.

Nitetis Kinberg, 1866: 257. Espécie-tipo, *praetiosa* Kinberg. Sinonimizado com *Ophelia* por Fauchald 1977: 43.

Pseudophelia Katzmann, 1973. Espécie-tipo, *translucens* Katzmann. Nova sinonimização.

africana Tebble, 1953: 365, fig. 1. Localidade-tipo: Table Bay (África do Sul). Distribuição: África do Sul.

Ophelia africana; Day 1967: 570.

agulhana Day, 1961: 513, fig. 10a. Localidade-tipo: False Bay (África do Sul). Distribuição: África do Sul.

Ophelia agulhana; Day 1967: 573.

amoureuxi Bellan & Costa, 1987. Localidade-tipo: Cote d'Azur (França). Distribuição: França.

Ophelia amoureuxi; Solis-Weiss *et al.* 2004: S11.

- anomala** Day, 1961: 515, fig. 10b. Localidade-tipo: South Bay (África do Sul).
Distribuição: África do Sul.
Ophelia anomala; Day 1967: 570.
- ashworthi** Fauvel, 1917: 260, pl. 6, figs. 49-51. Localidade-tipo: Golfo de St.-Vincent (Austrália). Distribuição: Golfo de St.-Vincent e Spencer (sul da Austrália).
Ophelia ashworthi; Tebble 1953: 361; Solis-Weiss *et al.* 2004: S11.
- assimilis** Tebble, 1953: 367. Localidade-tipo: Pacific Grove (Califórnia). Distribuição: Califórnia.
- barquii** Fauvel, 1927: 131 (*radiata* var. *barquii*). Localidade-tipo: Agay (Var, França).
Distribuição: França.
Ophelia barquii; Tebble 1953: 362.
Ophelia radiata; Solis-Weiss *et al.* 2004: S11.
- bicornis** Savigny, 1818. Localidade-tipo: La Rochelle (Charente, França). Distribuição: França.
Ophelia bicornis; Fauvel 1927: 130; Tebble 1953: 361; Solis-Weiss *et al.* 2004: S11.
- bipartita** Monro, 1936: 166, fig. 29. Localidade-tipo: Chile. Distribuição: Chile.
Ophelia bipartita; Monro 1936: 165; Tebble 1953: 361.
- borealis** Quatrefages, 1865: 273. Localidade-tipo: Groenlândia. Distribuição: Groenlândia, Mar do Norte e Mar da Irlanda.
Ophelia borealis; Tebble 1952: 553; 1953: 362.
- capensis** Kirkegaard, 1959: 45, fig. 8. Localidade-tipo: Table Bay (África do Sul).
Distribuição: África do Sul.
Ophelia capensis; Day 1961: 514; 1967: 570.
- cluthensis** McGuire, 1835: 45. Localidade-tipo: Isle of Cumbrae (Escócia).
Distribuição: Escócia.
Ophelia cluthensis; Tebble 1952: 553; 1953: 362.
- dannevigi** Benham, 1916: 150, pl. 48, figs. 36, 37. Localidade-tipo: St. Francis Island (sul da Austrália). Distribuição: Austrália.
Ophelia dannevigi; Tebble 1953: 362.
- denticulata** Verrill, 1875. Localidade-tipo: Block Island (New England, EUA).
Distribuição: EUA.
Ophelia denticulata; Tebble 1953: 362; Day 1973: 94-95.
neglecta Schneider, 1887. Sinonimizado com *denticulata* por Tebble 1953: 362.

- Ophelia neglecta*; McIntosh 1908: 376.
- elongata** Hutchings & Murray, 1984: 77, fig. 22 (1). Localidade-tipo: New South Wales (Austrália). Distribuição: Austrália.
- formosa** Kinberg, 1866: 256 (*Cassandane*). Localidade-tipo: desembocadura do Rio La Plata (Argentina). Distribuição: Argentina, Ilha Grande (Rio de Janeiro) e Alagoas (Brasil).
- Ophelia formosa*; Tebble 1953: 362; Nonato & Luna 1970: 93.
- glabra** Stimpson, 1854: 33. Localidade-tipo: Bay of Fundy (Ilha de Grand Manan). Distribuição: leste do Canadá.
- Ophelia glabra*; Tebble 1953: 362.
- kirkegaardi** Intes & Le Loeuff, 1977. Localidade-tipo: Costa do Marfim. Distribuição: Costa do Marfim.
- Ophelia kirkegaardi*; Solis-Weiss *et al.* 2004: S11.
- laubieri** Bellan & Costa, 1987. Localidade-tipo: Estuário de Sado (Portugal). Distribuição: Portugal.
- Ophelia laubieri*; Solis-Weiss *et al.* 2004: S11.
- limacina** Rathke, 1843: 190, pl. 10, figs. 4-8 (*Ammotrypane*). Localidade-tipo: Molde (Noruega). Distribuição: Ilha Clare, noroeste do Atlântico.
- Ophelia limacina*; McIntosh 1879: 505; 1908: 375-376; Southern 1914: 11; Hartman 1938: 107; Tebble 1952: 561; 1953: 362.
- Ammotrypane limacina*; Hartman 1959: 428.
- magna** Treadwell, 1914: 216, pl. 12, figs. 34-36 (*Ophelina*). Localidade-tipo: Sul da Califórnia. Distribuição: Califórnia.
- Ophelia magna*; Hartman 1938: 107; Tebble 1953: 365; Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004: 39.
- multibranchia** Hutchings & Murray, 1984: 77, fig. 22 (2). Localidade-tipo: New South Wales (Austrália). Distribuição: Austrália.
- peresi** Bellan & Picard, 1965: 296, figs. 1, 2. Localidade-tipo: Tuléar (Madagascar). Distribuição: Madagascar, África do Sul.
- Ophelia peresi*; Day 1967: 570; Solis-Weiss *et al.* 2004: S11.
- praetiosa** Kinberg, 1866: 257 (*Nitetis*). Localidade-tipo: Cape Virgin (Patagônia). Distribuição: Argentina.
- Ophelia praetiosa*; Hartman 1948: 113; Tebble 1953: 362; Elías *et al.* 2003: 6.

- profunda** Hartman, 1965: 189, pl. 35, figs. c-e. Localidade-tipo: Bermuda.
Distribuição: Bermuda.
- pulchella** Tebble, 1953: 366. Localidade-tipo: Los Angeles (Califórnia). Distribuição: Califórnia.
- radiata** delle Chiaje, 1828 (*Lumbricus radiatus*). Localidade-tipo: Mediterrâneo.
Distribuição: Mediterrâneo, Atlântico Leste, Golfo de St. Lawrence (Canadá).
Ophelia radiata; McIntosh 1908: 386; Fauvel 1927: 130; Tebble 1953: 362.
contractata Milne Edwards, 1849 in Quatrefages 1865: 273. Sinonimizado com *radiata* por Fauvel 1927: 130.
neapolitana Quatrefages, 1865. Sinonimizado com *radiata* por Fauvel 1927: 130.
- rathkei** McIntosh, 1908: 375. Localidade-tipo: Valencia Harbour (Irlanda).
Distribuição: Ilhas Britânicas.
Ophelia rathkei; Tebble 1952: 567; 1953: 362.
- remanei** Augener, 1939: 142. Localidade-tipo: Mar Báltico. Distribuição: Mar Báltico.
Ophelia remanei; Tebble 1952: 567; 1953: 362.
- roscoffensis** Augener, 1910: 237 (*limacina* var. *roscoffensis*). Localidade-tipo: Roscoff (França). Distribuição: Roscoff (França), Canal da Mancha, África do Sul.
Ophelia roscoffensis; Tebble 1952: 565; 1953: 365; Day 1967: 570.
- rullieri** Bellan, 1975: 421, figs A-D. Localidade-tipo: Gaspésie (Quebec, Canadá).
Distribuição: Canadá.
Ophelia rullieri; Solis-Weiss *et al.* 2004: S11.
- verrilli** Riser, 1987: 12, figs. 1-13. Localidade-tipo: Liberty Point (Maine, EUA).
Distribuição: EUA.

Genus *Ophelina* Oersted

- Ophelina** Oersted, 1843: 2, pl. 46. Espécie-tipo, *acuminata* Oersted (designação original).
Referências: Grube 1878: 192; Stoep-Bowitz 1945: 43; Hartman 1938: 103; Hartman 1959: 433; Day 1967: 571; Fauchald 1977: 43; Maciolek & Blake 2006: 104.
- Ammotrypane* Rathke, 1843: 188, pl. 10, figs. 1-3. Espécie-tipo, *aulogaster* Rathke.
Sinonimizado com *Ophelina* por Marenzeller 1892.
- Ladice* Kinberg, 1866: 257. Espécie-tipo, *adamantea* Kinberg. Sinonimizado com *Ammotrypane* por Hartman 1959: 431; com *Ophelina* por Fauchald 1977: 43.

Terpsichore Kinberg, 1866: 257. Espécie-tipo, *delapidans* Kinberg. Sinonimizado com *Ammotrypane* por Ehlers 1901; com *Ophelina* por Fauchald 1977: 43.

Omaria Grube, 1869. Espécie-tipo, *aulopygos* Grube. Sinonimizado com *Ammotrypane* por Hartman 1959: 432; com *Ophelina* por Fauchald 1977: 43.

Pygophelia Sars, 1869. Espécie-tipo, *singulares* Sars. Indeterminável; não descrito formalmente (Eliason 1962: 74). Sinonimizado com *Ammotrypane* por Eliason 1962).

Urosiphon Chamberlin, 1919: 384. Espécie-tipo, *Ammotrypane cylindricaudatus* Hansen. Sinonimizado com *Ammotrypane* por Hartman 1959: 437; com *Ophelina* por Fauchald 1977: 43.

abranchiata Støp-Bowitz, 1948: 22, fig. 7. Localidade-tipo: Groenlândia. Distribuição: Groenlândia, New England e Califórnia (EUA), nordeste da América do Sul, noroeste da Europa.

Ophelina abranchiata; Eliason 1962: 73; Hartman 1965: 186.

translucens Hartman, 1960: 135 (*Polyophthalmus*). Sinonimização nova.

Polyophthalmus translucens; Hartman 1963: 58.

farallonensis Blake 2000. Sinonimização nova.

Ophelina farallonensis; Blake 2000.

acuminata Oersted, 1843: 2, pl. 46. Localidade-tipo: oeste da Noruega. Distribuição: oeste da Noruega, Golfo da Arábia, Brasil, África do Sul, Índia, Ilha Clare (Irlanda).

Ophelina acuminata; Day 1961: 515; 1967: 570; Hartmann-Schröder 1979: 139; Uebelacker 1984: 17-15; Elías *et al.* 2003: 7; Wehe & Fiege 2003: 93; Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004: 39; Lana *et al.* 2006: 42.

aulogaster Rathke, 1843 (*Ammotrypane*). Sinonimizado com *Ophelina acuminata* por Marenzeller 1892.

Ammotrypane aulogaster; McIntosh 1879: 505; 1908: 383; Kükenthal 1887: 148; Southern 1914: 11; Moore 1923: 219; Fauvel 1932: 190; Eliason, 1951: 135; Pillai 1961: 27

fimbriata Verrill, 1873 (*Ammotrypane*). Sinonimizado com *Ophelina acuminata* por Riser 1987.

ingebrigtsensii Kükenthal, 1887 (*Ammotrypane*). Sinonimizado com *Ophelina acuminata* por Hartman 1959: 428.

Ammotrypane ingebrigtsensii; McIntosh 1915: 19.

- alata** Elías, Bremec, Lana & Orensanz 2003: 9, fig. 3. Localidade-tipo: sudeste do Brasil. Distribuição: sul e sudeste do Brasil.
Ophelina alata; Lana *et al.* 2006: 42.
- appendiculata** Grube, 1859: 107 (*Ophelia*). Localidade-tipo: Chile. Distribuição: Chile.
Ophelina appendiculata; Hartman 1959: 432.
- adamantea** Kinberg, 1866: 257 (*Ladice*). Localidade-tipo: Brazil. Distribuição: Brazil.
Ammotrypane adamantea; Hartman 1959: 427.
- aulogastrella** Hartman & Fauchald, 1971: 130, pl. 21, figs. a-c (*Ammotrypane*). Localidade-tipo: New England (EUA). Distribuição: New England (EUA), oeste do Atlântico em zonas equatoriais.
Ophelina aulogastrella; Glasby & Read 1998: 363; Ward 2005: 151.
- bimensis** Caullery, 1944: 41, fig. 32 (*Ammotrypane*). Localidade-tipo: Baía de Birna. Distribuição: Indonésia.
- breviata** Ehlers, 1913: 523, pl. 39, figs 1-7 (*Ammotrypane*). Localidade-tipo: Kaiser Wilhelm-II-Land (Antártida). Distribuição: Antártica, norte da Califórnia.
Ammotrypane breviata; Monro 1930: 165; 1936: 165; 1939: 133; Hartman 1953: 48; 1966: 47; 1978: 183; Pillai 1961: 27.
Ophelina breviata; Glasby & Read 1998: 363; Elias & Bremec 2003: 1; Maciolek & Blake 2006: 102.
- brevibranchiata** Caullery, 1944: 45, fig. 37 (*Ammotrypane*). Localidade-tipo: Indonésia. Distribuição: Indonésia.
- chaetifera** Hartman, 1965: 187, pl. 43 (*Ammotrypane*). Localidade-tipo: New England (EUA). Distribuição: New England (EUA), noroeste da América do Sul, Califórnia.
Ammotrypane chaetifera; Hartman & Fauchald 1971: 131.
- cordiformis** Caullery, 1944: 42, fig. 34 (*Ammotrypane*). Localidade-tipo: Indonésia. Distribuição: Indonésia.
- cylindricaudata** Hansen, 1878: 8, pl. 6, figs. 1-8 (*Ammotrypane*). Localidade-tipo: sudoeste da Noruega. Distribuição: Noruega, Ártico, Antártida, sul do Brasil.
Ammotrypane cylindricaudatus; McIntosh 1908: 385; Eliason, 1951: 135; Pillai 1961: 27; Hartman & Fauchald 1971: 132;
Ophelina cylindricaudata; Støp-Bowitz 1948: 18; Day 1973: 96; Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004: 40; Lana *et al.* 2006: 42; Maciolek & Blake 2006: 105.

- opisthobranchiata* Wirén, 1901: 253. Localidade-tipo: Ártico. Sinonimizado por Støp-Bowitz 1945: 53.
- delapidans** Kinberg, 1866: 257 (*Terpsichore*). Localidade-tipo: Valparaíso (Chile).
Distribuição: Chile.
Ammotrypane delapidans; McIntosh 1908: 384; Eliason, 1951: 135; Hartman 1959: 428.
- dubia** Caullery, 1944: 44, fig. 36 (*Ammotrypane*). Localidade-tipo: Amboine (Indonésia). Distribuição: Indonésia.
Ammotrypane dubia; Hartman 1959: 428.
- fauveli** Caullery, 1944: 42, fig. 33 (*Ammotrypane*). Localidade-tipo: Gisser. Distribuição: Indonésia.
Ammotrypane fauveli; Hartman 1959: 428.
- filibranchiata** Gallardo, 1968. Localidade-tipo: Sul do Vietnã. Distribuição: Vietnã.
- galathea** Kirkegaard, 1956: 71 (*Ammotrypane*). Localidade-tipo: Banda Trench (Filipinas). Distribuição: Filipinas.
Ammotrypane galathea; Hartman 1960: 134.
- gaucha** Elías, Bremec, Lana & Orensanz 2003: 8, fig. 2. Localidade-tipo: Paraná (Brasil). Distribuição: sul do Brasil e Argentina.
Ophelina gaucha; Lana *et al.* 2006: 43.
- gigantea** Rullier, 1965 (*Ammotrypane*). Localidade-tipo: leste da Austrália. Distribuição: Austrália.
Ammotrypane gigantea; Solis-Weiss *et al.* 2004: S10.
- gracile** McIntosh, 1885: 357 (*Ammotrypane*). Localidade-tipo: Japão. Distribuição: Japão, Pacífico Oriental tropical.
Ammotrypane gracile; Hartman 1959: 428.
Ophelina gracile; Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004.
- gracilis*, grafia incorreta.
Ammotrypane gracilis; McIntosh 1908: 384; Pillai 1961: 27.
- grandis** Pillai, 1961: 25, figs 9 A-C (*Ammotrypane*). Localidade-tipo: Ceilão. Distribuição: Ceilão.
Ammotrypane grandis; Hartman 1959: 428.
- groenlandica** Støp-Bowitz, 1948: 20, fig. 6. Localidade-tipo: leste da Groenlândia. Distribuição: Groenlândia.
Ammotrypane groenlandica; Hartman 1959: 428.

- gymnopyge** Ehlers, 1908: 118, pl. 17, figs. 1-4 (*Ammotrypane*). Localidade-tipo: Ilhas Kerguelen. Distribuição: Ilhas Kerguelen, Argentina.
Ammotrypane gymnopyge; Hartman 1959: 428.
Ophelina gymnopyge; Elías *et al.* 2003: 6; Maciolek & Blake 2006: 104.
- hachaensis** Augener, 1934: 70, fig. 14. Localidade-tipo: Rio Hacha (Goajira). Distribuição: Colômbia.
Ammotrypane hachaensis; Hartman 1959: 428.
- helgolandiae** Augener, 1912: 174, figs. 9-11. Localidade-tipo: Spitsbergen. Distribuição: Spitsbergen.
Ophelina helgolandiae; Støp-Bowitz 1948: 17; Eliason, 1951: 135; Hartman 1959: 434.
- kinbergii** Hansen, 1882: 16, pl. 5, figs. 5-10. Localidade-tipo: Rio de Janeiro. Distribuição: Brasil.
Ophelina kinbergii; Hartman 1959: 428.
- kükenthali** McIntosh, 1908: 385 (*Ammotrypane*). Localidade-tipo: Atlântico Norte. Distribuição: Atlântico Norte.
Ammotrypane (Ophelina) kükenthali; Hartman 1959: 428,429.
- minuta** Annenkova, 1952: 151 (*Ammotrypane*). Localidade-tipo: Ártico. Distribuição: Ártico.
Ammotrypane minuta; Hartman 1959: 428.
- modesta** Støp-Bowitz, 1948: 213. Localidade-tipo: Noruega. Distribuição: Noruega.
Ophelina modesta; Hartman 1959: 434.
- multipapilla** Annenkova, 1938: 188 (*Ammotrypane*). Localidade-tipo: norte do Mar do Japão. Distribuição: Mar do Japão.
Ammotrypane multipapilla; Hartman 1959: 428; Pillai 1961: 27.
- nematoides** Ehlers, 1913: 524 (*Ammotrypane*). Localidade-tipo: Antártida. Distribuição: Antártida.
Ammotrypane nematoides; Hartman 1959: 428; 1966: 49; 1967: 136; 1978: 183.
Ophelina nematoides; Blake & Narayanaswamy 2004: 1813; Maciolek & Blake 2006: 106.
- norvegica** Støp-Bowitz, 1945: 45: 4. Localidade-tipo: Bergen (Noruega). Distribuição: Noruega.
Ophelina norvegica; Støp-Bowitz 1948: 17.

- Ammotrypane norvegica*: Hartman 1959: 428.
- nybelini** Eliason, 1951: 135, fig.-texto 3, pl. 1, figs. 2, 3 (*Ammotrypane*). Localidade-tipo: proximidades dos Açores. Distribuição: Açores.
Ammotrypane nybelini; Hartman 1959: 428.
- pallida** Hartman, 1960: 133, pl. 14, fig. 3 (*Ammotrypane*). Localidade-tipo: San Nicholas Basin (Califórnia). Distribuição: Califórnia.
Ammotrypane pallida; Fauchald & Hancock 1981: 19; Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004: 39.
- polycheles** Grube, 1866: 65 (*Ophelia*). Localidade-tipo: Mar Vermelho. Distribuição: Mar Vermelho.
Ammotrypane (Omaria) polycheles; Ehlers 1918: 245
Ammotrypane polycheles; Hartman 1959: 429, 433.
- profunda** Caullery, 1944: 46, fig. 38 (*Ammotrypane*). Localidade-tipo: Indonésia. Distribuição: Indonésia.
Ammotrypane profunda; Hartman 1959: 429.
- pygocirrata** Ehlers, 1920: 61 (*Ammotrypane*). Localidade-tipo: Amboina (Indonésia). Distribuição: Indonésia.
Ammotrypane pygocirrata; Hartman 1959: 429.
- remigera** Ehlers, 1918: 245, pl. 17, figs. 1-4 (*Ammotrypane*). Localidade-tipo: Ilhas Aru. Distribuição: Indonésia.
Ammotrypane remigera; Hartman 1959: 429.
- scaphigera* Ehlers, 1900: 218 (*Ammotrypane*). Localidade-tipo: Estreito de Magalhães. Sinonimizado por Hartman 1959: 429.
Ammotrypane scaphigera; Monro 1936: 165; Hartman 1966: 49.
Ophelina scaphigera; Elias & Bremec 2003: 1; Maciolek & Blake 2006: 106
- sarsi** Eliason, 1962: 74 (*Ammotrypane*). Localidade-tipo: Gullmarfjord (Escandinávia). Distribuição: Escandinávia.
- singularis* Sars, 1869: 253 (?*Pygophelia*). Localidade-tipo: Noruega. Sinonimizado com *Ammotrypane* por Eliason 1962.
Pygophelia singularis; Hartman 1959: 435; Fauchald 1977: 43.
- setigera** Hartman, 1978: 183, fig. 30 (*Ammotrypane*). Localidade-tipo: Mar de Weddel (Antarctica). Distribuição: Mar de Weddel e Mar de Ross (Antarctica).
Ophelina cf. *setigera*; Maciolek & Blake 2006: 107.

- sibogae** Caullery, 1944: 40, figs. 31 A-D (*Ammotrypane*). Localidade-tipo: Djankar (Java). Distribuição: Indonésia, Mar do Sul da China.
Ammotrypane sibogae; Hartman 1959: 429.
Ophelina sibogae; Al-Hakim & Glasby 2004: 38.
major Caullery (subespécie), 1944: 41, figs. 31 E-F (*Ammotrypane sibogae*).
 Localidade-tipo: Estreito de Molo. Distribuição: Estreito de Molo.
- syringopyge** Ehlers, 1901: 171 (*Ammotrypane*). Localidade-tipo: Geórgia do Sul. Distribuição: Geórgia do Sul, Kerguelen, Estreito de Magalhães, Alexander Island, Argentina.
Ammotrypane syringopyge; Ehlers 1908: 118; 1913: 523; Hartman 1966: 51; Hartman 1978: 184.
Ophelina syringopyge; Elías *et al.* 2003: 6.
aulopygos Grube, 1869: 100, pl. 6, figs. 157, 158 (*Ammotrypane*). Nome pré-ocupado; sinonimizado com *Ophelina syringopyge* por Ehlers 1901: 171 (*Ammotrypane*).
Ophelina aulopygos; Ehlers 1900: 13.
- trigintae** Hartman, 1953: 49 (*Ammotrypane*). Localidade-tipo: Uruguai. Distribuição: Uruguai.
Ammotrypane trigintae; Hartman 1959: 429.

Genus *Polyophthalmus* (Dujardin)

- Polyophthalmus** Quatrefages, 1850: 9. Espécie-tipo, *Nais picta* Dujardin, 1839: 293, pl. 7, figs. 9-12 (designado por Quatrefages, 1850). Referências: Grube 1869: 35; Kükenthal 1887: 370; McIntosh 1908: 377; Hartman 1938: 103; Day 1967: 579.
Nais Dujardin, 1839: 293, pl. 7, figs. 9-12. Espécie-tipo, *picta* Dujardin. Sinonimizado com *Polyophthalmus* por Quatrefages 1850: 9.
Aloysina Claparède, 1864: 468. Espécie-tipo não designada.
Armandiella McIntosh, 1915: 19, pl. 45, 52, figs. 5, 15. Espécie-tipo, *Armandia robertianae* McIntosh, 1908: 376. Sinonimizado com *Polyophthalmus* por Hartman 1959: 430.
- australis** Grube, 1869: 61. Localidade-tipo: Cape York (Austrália). Distribuição: Cape York (Austrália), Bohol (Filipinas).
Polyophthalmus australis; Grube 1878: 196; Hartman 1959: 434.

pictus Dujardin, 1839: 293. Localidade-tipo: França. Distribuição: França, Ilha de Giglio (Itália), Canal de Suez, Mar Vermelho, Golfo de Aden, Golfo da Arábia, Índia, Colombo (Ceilão), África do Sul, Angola, Moçambique, Tanzânia, Ilha Clare, New South Wales (Austrália).

Polyopthalmus pictus; Grube 1878: 197; Kükenthal 1887b: 575; Southern 1914: 11; McIntosh 1915: 21; Fauvel 1932: 191; Day 1967: 570; Hartmann-Schröder 1974: 185, 1979:139; Hutchings & Murray 1984: 75; Wehe & Fiege 2003: 95; Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004: 40.

pallidus Claparède, 1870: 34. Localidade-tipo: Itália. Sinonimizado com *Polyopthalmus pictus* por Hartman 1959: 435.

Polyopthalmus pallidus; Grube 1878: 196.

agilis Quatrefages, 1850: 10. Localidade-tipo: Baía de Biscaia. Sinonimizado com *Polyopthalmus pictus* por Hartman 1959: 435.

Polyopthalmus agilis; Grube 1878: 197.

ehrenbergi Quatrefages, 1850: 9. Localidade-tipo: Sicília (Itália). Sinonimizado com *Polyopthalmus pictus* por Hartman 1959: 435.

Polyopthalmus ehrenbergi; Grube 1878: 198.

ceylonensis Kükenthal, 1887a: 370, figs. 9, 10. Localidade-tipo: Ceilão. Sinonimizado com *Polyopthalmus pictus* por Hartman 1959: 434.

qingdaoensis Purschke, Ding & Müller, 1995. Localidade-tipo: China. Distribuição: China.

Polyopthalmus qingdaoensis; Purschke & Müller 2006: 500 (fig. 2B).

striatus Kükenthal, 1887a: 371, fig. 12. Localidade-tipo: Hong Kong. Distribuição: Hong Kong.

Polyopthalmus striatus; Hartman 1959: 435.

Genus *Tachytrypane* McIntosh

Tachytrypane McIntosh, 1879: 505, pl. 65, fig. 10. Espécie-tipo, *jeffreysii* McIntosh (por monotipia). Referências: Støp-Bowitz 1948: 24; Eliason, 1951: 135; Day 1967: 580; Hartman & Fauchald 1971: 134.

jeffreysii McIntosh, 1879: 505, pl. 65, fig. 10. Localidade-tipo: Estreito de Davis (Groenlândia). Distribuição: Atlântico Norte.

Tachytrypane jeffreysii; Støp-Bowitz 1948: 24; Day 1967: 580; Hartman & Fauchald 1971: 134.

Genus *Travisia* Johnston

Travisia Johnston, 1840: 373, pl. 11, figs. 11-18. Espécie-tipo, *forbesii* Johnston (designação original). Referências: McIntosh 1879: 506; 1908: 377; Hartman 1938: 103; Maciolek & Blake 2006: 108.

Dindymene Kinberg, 1866: 256. Espécie-tipo, *concinna* Kinberg. Nome pré-ocupado; alterado para *Dindymenides* por Chamberlin 1919: 385.

Dindymenides Chamberlin, 1919: 385. Espécie-tipo, *Dindymene concinna* Kinberg, 1866: 256. Nome erigido para substituir *Dindymene* Kinberg. Sinonimizado com *Travisia* por Hartman 1948; revalidado por Fauchald 1977: 43; re-sinonimizado com *Travisia* por Dauvin & Bellan 1994: 170.

Kesun Chamberlin, 1919: 385. Espécie-tipo, *fusus* Chamberlin. Sinonimizado com *Travisia* por Dauvin & Bellan 1994: 170.

amadoi Elías, Bremec, Lana & Orensanz 2003: 2, fig. 1. Localidade-tipo: Las Grutas (norte da Patagônia). Distribuição: Las Grutas (norte da Patagônia), Mar del Plata (Argentina), sul do Brasil.

Travisia amadoi; Elías *et al.* 2003: 2; Bremec & Gilberto 2006: 255.

antarctica Hartman, 1967: 139. Localidade-tipo: Geórgia do Sul (Antarctica). Distribuição: Geórgia do Sul, Ilhas Sanwich do Sul (Antarctica).

Travisia antarctica; Hartman 1978: 184; Dauvin & Bellan 1994: 171; Maciolek & Blake 2006: 109.

arborifera Fauvel, 1932: 191, figs. 33a-f. Localidade-tipo: Golfo de Bengala (Puri, Índia). Distribuição: Índia.

Travisia arborifera; Hartman 1959: 436; Dauvin & Bellan 1994: 171; Léon-González 1998: 14.

brevis Moore, 1923: 220. Localidade-tipo: Point La Jolla (Califórnia). Distribuição: sul da Califórnia.

- Travisia brevis*; Hartman 1938: 103; 1959: 436; Fauchald & Hancock 1981: 19; Dauvin & Bellan 1994: 171; Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004: 40; Persson & Pleijel 2005: 10.
- carnea** Verrill, 1873: 604. Localidade-tipo: Vineyard Sound (nordeste dos EUA). Distribuição: nordeste dos EUA.
Travisia carnea; Hartman 1959: 436; Dauvin & Bellan 1994: 171.
parva Day, 1973: 95, fig. 13d-f. Localidade-tipo: Beaufort (Carolina do Norte, EUA). Sinonimizado com *Travisia carnea* por Dauvin & Bellan 1994: 171.
- chiloensis** Kükenthal, 1887: 364, fig. 1-3. Localidade-tipo: Chiloe (Porto Lagunao, Chonos; Chile). Distribuição: Chile.
Travisia chiloensis; Hartman 1959: 436; Dauvin & Bellan 1994: 172.
- chinensis** Grube, 1869: 62. Localidade-tipo: Mar da China. Distribuição: China.
Travisia chinensis; Augener 1922: 38; Fauvel 1932: 192; Hartman 1959: 436; Dauvin & Bellan 1994: 172.
- concinna** Kinberg, 1866: 256 (*Dindymene*). Localidade-tipo: Algoa Bay (África do Sul). Distribuição: África do Sul.
Travisia concinna; Hartman 1959: 436; Day 1967: 575; Dauvin & Bellan 1994: 172; Maciolek & Blake 2006: 109.
- doellojuradoi** Rioja, 1944: 135, figs. 57-59. Localidade-tipo: Argentina. Distribuição: Argentina.
Travisia doellojuradoi; Rioja 1946; Hartman 1959: 436; Dauvin & Bellan 1994: 172.
- elongata** Grube, 1866: 66. Localidade-tipo: Iquique (Peru). Distribuição: Peru.
Travisia elongata; Ehlers 1901: 171; Augener 1922: 34; Hartman 1959: 436; Dauvin & Bellan 1994: 172.
- filamentosa** de León-González, 1998: 12, figs. 1A-C. Localidade-tipo: costa oeste da Baixa Califórnia Sul (México). Distribuição: oeste do México.
Travisia filamentosa; Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004: 40.
- foetida** Hartman, 1969: 344, 3 figuras. Localidade-tipo: Redondo Canyon (Califórnia). Distribuição: Califórnia.
Travisia foetida; Fauchald 1972: 237; Fauchald & Hancock 1981: 19; Dauvin & Bellan 1994: 172; Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004: 40.
- forbesii** Johnston, 1840: 373, pl. 19, figs. 11-18. Localidade-tipo: Inglaterra. Distribuição: Firth of Clyde (Escócia), Ártico, Noruega, Groenlândia, Estreito

de Davis, Spitsbergen, Mar de Bering, Alasca, Canal da Mancha, Mar do Norte, oeste do Mar Báltico, Ilhas Britânicas, França, noroeste do Japão, Mar de Okhotsk, Nova Zelândia, África do Sul, Cabo da Boa Esperança, ao largo da foz do Amazonas (Brasil).

Travisia forbesii; Saint-Joseph 1898; Ehlers 1908: 117; McIntosh 1908a, b; Southern 1914: 11; Fauvel 1914; 1925; 1932: 192; Moore 1923: 220; Augener 1934: 71; Annenkova 1937; 1938; Berkely & Berkely 1942; Støp-Bowitz 1945: 25; 1948: 10; Wesenberg-Lund 1950; Pettibone 1956; Day 1961: 512; 1967: 575; Eliason 1962; Hartman 1938: 103; 1965a: 190; Kirkegaard 1969; Amoureux 1971; Holthe 1977; Hobson & Banse 1981; Dauvin & Bellan 1994: 172; Glasby & Read 1998: 367.

oestroides Rathke, 1843: 192 (*Ophelina*). Sinonimizado por Hartman 1959; 428.

fusiformis Kudenov, 1975: 215, figs. 17-23. Localidade-tipo: Baía Cholla (Golfo da Califórnia). Distribuição: oeste do México.

Travisia fusiformis; Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004: 40.

fuscus Chamberlin, 1919: 386, pl. 67, fig. 5 e pl. 68, fig. 1-2 (*Kesun*). Localidade-tipo: Ilhas Marquesas. Distribuição: Oceano Pacífico tropical.

Kesun fuscus; Hartman 1959: 431.

Travisia fuscus; Levenstein 1970; Dauvin & Bellan 1994: 172.

gigas Hartman, 1938: 103, figs. 46-48. Localidade-tipo: San Diego (Califórnia). Distribuição: Califórnia.

Travisia gigas; Hartman 1959: 436; 1961; 1963: 59; 1969: 347; Reish 1968; Hobson & Banse 1981; Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004: 40.

glandulosa McIntosh, 1879: 506, figs. 15-16. Localidade-tipo: Estreito de Davis (Groenlândia). Distribuição: noroeste do Atlântico.

Travisia glandulosa; Maciolek & Blake 2006: 109.

abyssorum Monro, 1930: 167 (*Kesun*). Sinonimizado por Dauvin & Bellan 1994: 178.

Kesun abyssorum; Eliason, 1951: 135; Hartman 1967: 138; 1978: 184.

granulata Moore, 1923: 219. Localidade-tipo: Point Loma Lighthouse (Califórnia). Distribuição: Califórnia.

Travisia granulata; Hartman 1938; 1961; 1969: 349; Loi 1980.

gravieri McIntosh, 1908: 383. Localidade-tipo: nordeste do Atlântico. Distribuição: nordeste do Atlântico, Recife (Brasil).

- Travisia gravieri*; McIntosh 1915: 29; Hartman 1959: 436; 1965: 191; Amoureux 1982.
- Kesun gravieri*; Hartman & Fauchald 1971: 134.
- hobsonae** Santos, 1977: 559, fig. 1. Localidade-tipo: Tampa Bay (Florida, EUA).
Distribuição: Golfo do México.
Travisia hobsonae; Uebelacker 1984: 17-4, 17-5, figs. 17-1,2. Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004: 40.
- horsti** Caullery, 1944: 47, fig. 40. Localidade-tipo: Mar de Java. Distribuição: Indonésia.
Travisia horsti; Hartman 1959: 436; Dauvin & Bellan 1994: 172.
- japonica** Fujiwara, 1933: 91, pl. 1, figs. 1-8. Localidade-tipo: Ilha Gogoshima (Mar do Japão). Distribuição: Japão.
Travisia japonica; Fauvel 1936: 75; Hartman 1959: 436; Imajima & Hartman 1964; Berkeley 1966; Hobson & Banse 1981; Buzhinskaya 1985; Dauvin & Bellan 1994: 173.
- chinensis* Monro, 1934: 373, fig. 8 [not Grube, 1869]. Sinonimizado por Hartman 1959: 436.
- kerguelensis** McIntosh, 1885: 357, pl. 43, fig. 10, pl. 36A, figs. 1-2. Localidade-tipo: Kerguelen. Distribuição: Antártica, Atlântico Sul, sul da Índia.
Travisia kerguelensis; Ehlers 1901: 265; 1908: 117; Augener 1922: 36; Monro 1930: 165; 1936: 165; Hartman 1959: 436; 1966: 54; 1967: 140; 1978: 185; Day & Hutchings 1979; Hartmann-Schröder & Rosenfeldt 1989; Glasby & Read 1998: 367; Elías *et al.* 2003: 1; Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004: 40; Maciolek & Blake 2006: 110.
- lithophila** Kinberg, 1866: 256. Localidade-tipo: Port Jackson (Austrália). Distribuição: Austrália, sudoeste do Pacífico.
Travisia lithophila; Hartman 1959: 436; 1966: 54; Hutchings & Murray 1984: 79; Maciolek & Blake 2006: 109.
- monroi** Maciolek & Blake 2006: 110. Localidade-tipo: Arquipélago de Palmer. Distribuição: Península Antártica.
- subespécie *gravieri* Monro, 1930: 167, fig. 68. Novo nome por Maciolek & Blake 2006: 110.
kerguelensis gravieri; Hartman 1966: 54.

- nigrocincta** Ehlers, 1913: 525. Localidade-tipo: Wilhelm II (Antarctica). Distribuição: Antarctica e sul do Pacífico.
Travisia nigrocincta; Hartman 1966: 54; Maciolek & Blake 2006: 109.
- oksae** Hartmann-Schröder & Parker, 1995: 7, figs. 13-19. Localidade-tipo: Spencer Gulf (sul da Austrália). Distribuição: Austrália.
- olens** Ehlers, 1897: 98, pl. 6, figs. 162-163. Localidade-tipo: Estreito de Magalhães. Distribuição: sul da América do Sul, Antarctica, Nova Zelândia, sudeste do Pacífico.
Travisia olens; Ehlers 1901: 265; Moore 1906b: 231; Augener 1922: 35; Monro 1930: 165; Benham 1950; Hartman 1966: 55; 1967: 140; Day & Hutchings 1979; Glasby & Read 1998: 367; Elías *et al.* 2003: 1; Maciolek & Blake 2006: 109.
- subespécie *novazealandiae* Benham, 1927: 123, pl. 2, figs. 70-72. Localidade-tipo: norte da Nova Zelândia. Distribuição: Nova Zelândia, sudoeste do Pacífico.
Travisia olens novazealandiae; Benham 1950; Hartman 1959: 437; Day & Hutchings 1979; Glasby & Read 1998: 361; Maciolek & Blake 2006: 109.
- oregonensis** Fauchald & Hancock, 1981: 19, pl. 2, figs. e-f. Localidade-tipo: Yaquina Bay, Oregon. Distribuição: Oregon (EUA).
Travisia oregonensis; Ward 2005: 151.
- palmeri** Maciolek & Blake 2006: 111, fig. 2. Localidade-tipo: Península Antarctica. Distribuição: Península Antarctica.
- profundi** Chamberlin, 1919: 387, pl. 67, figs. 1-4. Localidade-tipo: Peru. Distribuição: Peru, Mar de Bering, Angola.
Travisia profunda; Treadwell 1914; Eliason, 1951: 135; Uschakov 1955: 322; Kirkegaard 1956; Hartman 1959: 437; 1967: 140; Dauvin & Bellan 1994: 173; Glasby & Read 1998: 363; Maciolek & Blake 2006: 109.
- pupa** Moore, 1906: 228, pl. 11, fig. 29. Localidade-tipo: Golfo da Geórgia, Behm Canal (Alasca). Distribuição: nordeste do Pacífico.
Travisia pupa; Moore 1923: 220-221; Hartman 1938: 103; Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004: 40.
- tincta** Maciolek & Blake, 2006: 112, fig. 3. Localidade-tipo: ao largo de Lima (Peru). Distribuição: Peru.

Literatura citada

- Al-hakim, I & Glasby, C J. 2004. Polychaeta (Annelida) of the Natuna Islands, South China Sea. *Raffles Bull. Zool., suppl.*, 11: 25-45.
- Amoureux, L. 1971. Annelides Polychetes captures au large de la cote d'Arcachon. *Inventaire taxonomique. Bull. Soc. Linn. Bordeaux* 1: 147-164.
- Amoureux, L. 1982. Annelides Polychetes recueillies sur la pente continentale de la Bretagne a l'Irlande, Campagne 1973 de la Thalassa (suite et fin) avec la description de quatre especes nouvelles pour la science. *Cah. Biol. Mar.* 23: 179-214.
- Amoureux, l. 1983. Annélides polychètes du golfe d'Aqaba (mer Rouge). Description d'un genre nouveau et de deux espèces nouvelles. *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris*, 5(3): 723-742.
- Andrews, e. A. 1891. Report upon the Annelida Polychaeta of Beaufort, North Carolina. *U.S. nat. Mus., proc.*, 14: 277-302.
- Annenkova, N. P. 1935. Ueber *Dysponetus pygmaeus* Levinsen und *Euzonus arcticus* Grube. *Compt. R. Acad. Sci. SSSR, Leningrad* 3: 233-236.
- Annenkova, N. P. 1937. [Polychaete fauna of the northern part of the Japan Sea]. Issled. fauny morei *Zool. Inst. Akad. Nauk SSSR* 23: 139-216.
- Annenkova, N. 1938. [Polychaeta of the north Japan Sea and their horizontal and vertical distribution. Hydrobiol. Exped. U.S.S.R. in 1934 to the Japan Sea]. *Trudy D.-V. Filial. Akad. Nauk SSSR*, 81-230. [in Russian].
- Annenkova, N. 1952. New species of polychaetous annelids (Polychaeta) [in Russian]. *Trudy zool. Inst. Akad. Nauk, SSSR*, 12: 148-154.
- Augener, H. 1910. Bemerkungen über einige polychaeten von Roscoff, über zwei neue polynoiden des berliner museums und über di brutpflege von Hipponeë Gandichandi And. & M.-Edw. *Zool. Anz.*, 36: 232-249.
- Augener, H. 1912. Beitrag zur Kenntnis verschiedener Anneliden un Bemerkungen über die *Nephtys*-Arten und deren epitoken Formen. *Arch. Naturg., Berlin*, 78: 162-212.
- Augener, H. 1922. Revision der australischen Polychaeten-Typen von Kinberg. *Ark. Zool.* 14: 01-01.
- Augener, H. 1934. Polychaeten aus den Zoologischen Museen von Leiden und Amsterdam. IV Schluss. *Zool. Med. S'rijks Mus. Van Natuurlijke Hist. Leiden*, 17: 67-160.
- Augener, H. 1939. Beitrag zur Polychaetenfauna der Ostsee. *Kieler Meeresforsch.*, 3(1): 133-147.
- Bellan, G. 1975. *Ophelia rullieri* n.sp., Opheliidae (Annelide Polychete Sedentaire) des cotes gaspesiennes (Canada). *Bull. Soc. Zool. Fr.* 100: 421-425.
- Bellan, G., Bellan-Santini, D. & Dauvin, J.-C. 1990. Phénétique et phylogénie des Opheliidae (annelides, polychètes). *C. R. Hebd. Seanc. Acad. Sci. Paris*, 310: 175-181.
- Bellan, G. And M. H. Costa. 1987. Deux nouvelles especes d'*Ophelia* abranches (Polychaeta, Opheliidae): *O. laubieri* et *O. amoureuxi*. *Proc. Bristol Nat. Soc.*, 9: 829-834.
- Bellan, G. And J. Picard. 1965. Contributions a l'etude des polychetes de la region Tulear (Republique Malagache). I. *Ophelia peresi* n.sp. *Bull. soc. zool. Fr.*, 90: 295-298.
- Benham, W. B. 1916. *Report on the Polychaeta obtained by the F.I.S. Endeavour on the coasts of New*

- South Wales, biological results of the fishing experiments carried on by the F.I.S. Endeavour, 1909-14.* 4(2-3):125-162.
- Benham, W. B. 1927. Polychaeta. British Antarctic Terra Nova Expedition 1910. *Nat. Hist. Rep., Zool.*, 7: 47-182.
- Benham, W. B. 1950. Polychaeta of the Auckland and Campbell Islands. New Zealand Department of Scientific and Industrial Research. *Cape Exped. Series Bull.*, 10: 01-01.
- Berkeley, C. 1966. Records of some species of Polychaeta new to British Columbia and of extension in distribution of some others. *Can. J. Zool.* 44: 839-849.
- Berkeley, E. and C. Berkeley. 1942. North Pacific Polychaeta, chiefly from the west coast of Vancouver Island, Alaska and Bering Sea. *Can. J. Sci., Ottawa* 20: 183-208.
- Blake, J. A. 2000. Family Opheliidae Malmgren, 1867. In: J. A. Blake, B. Hilbig & P. V. Scott (eds). *Taxonomic atlas of the benthic fauna of the Santa Maria basin and the western Santa Barbara Channel. Vol. 7, the Annelida part 4: Polychaeta: Flabelligeridae to Sternaspidae.* Santa Barbara Museum of natural History, Santa Barbara, California, 348 p.
- Blake, J. & Narayanaswamy, B. 2004. Benthic infaunal communities across the Weddell Sea Basin and South Sandwich Slope, Antarctica. *Deep-Sea Research II*, 51: 1797–1815.
- Bremec, C. & Gilberto, D. 2006. Polychaete assemblages in the Argentinean biogeographical province, between 34° and 38°S. *Sci. Mar.*, 70(3): 249-257.
- Buzhinskaja, G. N. 1985. [Polychaeta of the shelf off south Sakhalin and their ecology]. *Akademia nauk Zoologicheskii Institut Issledovania fauna morei* , 30: 72-224.
- Caullery, M. 1944. Polychètes sédentaire de l'expédition du Siboga: Ariciidae, Spionidae, Chaetopteridae, Chloraemidae, Opheliidae, Oweniidae, Sabellariidae, Sternaspidae, Amphictenidae, Ampharetidae, Terebellidae. *Siboga-exped. Leiden* 24(2): 1-204.
- Chamberlin, R. V. 1919. The Annelida Polychaeta. *Mem. Mus. Comp. Zool. Harv.*, 48: 1-514.
- Claparède, E. R. 1864. Glanures zootomiques parmi les annelides de Port-Vendres (Pyrenees Orientales). *Mem. Soc. Phys. Hist. nat. Geneve* 17: 463-600.
- Claparède, E. R. 1870. Les annelides chetopodes du Golfe de Naples. *Supplement. Mem. Soc. Phys. Hist. nat. Geneve* 20: 365-542.
- Costa, O.G. 1844. Sul sistema corcolators ed altre particolarita della *Neometris Urophylla* (nuove genere di annelidae). *Ann. Accad. aspir. Nat. Napoli* 2: 81-87.
- Dauvin, J.-C. & G. Bellan. 1994. Systematics, ecology and biogeographical relationships in the sub-family Traviisiinae (Polychaeta, Opheliidae). *Mem. Mus. Nat., Paris*, 162: 169-184.
- Day, J. H. 1961. The polychaete fauna of South Africa. Part 6. Sedentary species dredged off cape shores with a few new records from the shore. *J. Linn. Soc. London* 44 (299): 463-560.
- Day, J. H. 1967. *A monograph on the Polychaeta of southern Africa. British Museum (natural history).* Publication 656. British museum (natural history), London.
- Day, J. H. 1973. New Polychaeta from Beaufort, with a key to all species recorded from North Carolina. *NOAATech. Rep.*, 375: 01-140.
- Day, J. H. and P. Hutchings. 1979. An annotated check-list of Australian and New Zealand Polychaeta, Archiannelida and Myzostomida. *Rec. Aust. Mus.* 32: 80-161.

- Dean, H. 2004. Marine biodiversity of Costa Rica: class Polychaeta (Annelida). *Rev. Biol. Trop.* 52 (suppl. 2): 131-181.
- delle Chiaje, S. 1828. *Memorie sulla storia e notomia degli animali senza vertebre del Regno di Napoli*:232.
- Dujardin, F. 1839. Mémoire sur quatre nouvelles espèces d'annélides marins. *C. R. Acad. Sci. Paris* 7: 648-650.
- Ehlers, E. 1897. *Polychaeten*. Hamburger magalhaenischen Sammelreise, Hamburg, 148p.
- Ehlers, E. 1900. Magellanischen Anneliden gesammelt waehrend der schwedischen Expedition nach den Magellanslaendern. *Nachrichte de Koniglichen Gesellschaft der Wissenschaften Goettingen Mathematisch-Physikalische Klasse* 1900:206-223.
- Ehlers, E. 1901. Die Polychaeten des magellanischen und chilenischen Strandes. Ein faunistischer Versuch. Festschrift zur feier des hunderfünfzigjährigen bestehens des königlichen Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen. *Abh. Marth-phys. Berlin*, 232pp.
- Ehlers, E. 1908. Die bodensässigen Anneliden aus den Sammlungen der deutschen Tiefsee-Expedition. *Wiss. Ergebn. Deutsch. Tiefsee-exped. Valdivia 1898-1899* 16(1): 1-168.
- Ehlers, E. 1913. Die Polychaeten-Sammlungen der deutschen Südpolar Expedition 1901-1903. *Deutsche Südpolar Exped.* 13(4): 397-598.
- Ehlers, E. 1918. Polychaete Anneliden von den Aru- und Kei-Inseln. *Senckenberg. Naturf. Ges., abh.*, 35(2):227-259.
- Ehlers, E. 1920. Polychaeten von Java und Amboina. Ein Beitrag zur Kenntnis der malaiischen Strandfauna. *Abh. K. Ges. Wiss. Göttingen n.f.* 10(7): 1-73.
- Eliás, R. & Bremec, C. S. 2003. First record of genus *Armandia* (Opheliidae, Polychaeta) in Argentine waters, with the description of *Armandia lobo* sp. n. *Bull. Mar. Sci.*, 72(2): 1-6.
- Eliás, R., Bremec, C. S., Lana, P. C. & Orensanz, J. M. 2003. Opheliidae (Polychaeta) from the southwestern Atlantic Ocean, with the description of *Travisia amadoi* n. sp., *Ophelina gaucha* n. sp. and *Ophelina alata* n. sp. *Hydrobiol.*, 496: 75-85.
- Eliason, A. 1951. Polychaeta. *Reports of the swedish deep-sea expedition 1947-48*, 2(11):131-148.
- Eliason, A. 1962. Die Polychaeten der Skagerak-Expedition 1933. *Zool. bidr. upps.*, 33: 207-293.
- Fauchald, K. 1972. Benthic polychaetous annelids from deep water off western Mexico and adjacent areas in the Eastern Pacific Ocean. *Allan Hancock Monogr.mar.Biol.* 7:01-575.
- Fauchald, K. 1977. *The polychaete worms. Definitions and keys to the orders, families and genera*. Nat. Hist. Mus. Los Angel. County, sci. Ser., 28: 1-188.
- Fauchald, K. & Hancock, D. R. 1981. Deep-water polychaetes from a transect off central Oregon. *Allan Hancock Monogr. Mar. Biol.*, 11: 1-73.
- Fauchald, K. & Rouse, G.W. 1997. Polychaete systematics: past and present. *Zool. Scr.* 26(2): 71-138.
- Fauvel, P. 1902. Annélides polychètes de la casamance rapportées par m. Aug. Chevalier. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 5: 59-105.
- Fauvel, P. 1914. Annelides polychetes non-pelagiques provenant des campagnes de l'Hirondelle et de la Princesse-Alice (1885-1910). *Result.Camp.scient.Prince Albert I* 46:1-432.
- Fauvel, P. 1917. Annelides Polychetes de L'Australie meridionale. *Archs Zool.exp.gen.* 56:159-277.

- Fauvel, P. 1925. Sur les Ophéliens des côtes de France. *Bull.Soc.zool.Fr.* 50:77-88.
- Fauvel, P. 1927. *Polychètes sédentaires. Addenda aux errantes, arachiannélides, myzostomaires*, vol. 16.
- Fauvel, P. 1932. Annelida Polychaeta of the Indian Museum, Calcuta. *Mem. Indian Mus., Calcuta* 12(1): 1-262.
- Filippi, F. 1861. *Armandia* nuovo genere di Annelidi nel Mediterraneo. *Arch.zool.anat.Genoa* 1:215-219, 1861.
- Fujiwara, T. 1933. On a new species of Japanese Polychaeta, *Travisia japonica* sp. Nov. *J. sci. Hiroshima Univ.* 2: 91-103.
- Gallardo, V. A. 1968. Polychaeta from the bay of Nha Trang, South Viet Nam. *Naga Report* 4(3): 35-279.
- Glasby, C. J. & Read, G. B. 1998. A chronological review of polychaete taxonomy in New Zealand. *J. R. soc. New Zealand*, 28 (3): 347-374.
- Gravier, C. 1905. Sur les annélides polychètes de la mer Rouge (sabellides). *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 12: 33-43.
- Grube, A. E. 1866. Eine neue Annelida, zunächst einer nordischen, in der Nähe der Ophelien und Scalibregmen zu stellenden Annelide, *Euzonus arcticus*. *Jahresber. Schles. Gesells. Vaterl. Breslau*, 43: 64-65.
- Grube, A. E. 1869. Familie der Opheliaceen. *Jahresber. Schles. Gesells. Vaterl. Breslau*, 46: 59-68.
- Grube, A. E. 1878. Annulata Semperiana. Beiträge zur Kenntnis der Anneliden-Fauna der Philippinen nach den von Herrn Prof. Semper mitgebrachten Sammlungen. *Mem. Acad. Sci. St. Peterburg* 25: ix and 300pp.
- Hansen, G. A. 1878. Annelider fra den norske nordhavsexpedition i 1876. *Nyt. Mag. Naturvid.* 24:1-17.
- Hansen, G. A. 1882. Recherches sur les annélides recueillies par M. Le professeur Eduard van Beneden pendant son voyage au Brésil et à La Plata. *Mém. Acad. R. Sci. Belg. Brussels*, 44 :1-29.
- Hartman, O. 1938. Descriptions of new species and new generic records of polychaetous annelids from California of the families Glyceridae, Eunicidae, Stauronereidae and Opheliidae. *Univ. Calif. Pubs. Zool.*, 43: 93-111.
- Hartman, O. 1942. The identity of some marine annelid worms in the United States National Museum. *Proc.U.S.natn.Mus.* 92 (3142):101-140.
- Hartman, O. 1948. The marine annelids erected by Kinberg. With some notes on some other types in the Swedish State Museum. *Ark.Zool.* 42A (1):01-137.
- Hartman, O. 1953. Non-pelagic Polychaeta of the Swedish antarctic expedition 1901-1903. *Further zool. Res. Swedish antarctic exp.* 1901-1903, 4:1-83.
- Hartman, O. 1956. Polychaetous annelids erected by Treadwell, 1891 to 1948, together with a brief chronology. *Bull.Am.Mus.nat.Hist.* 109 (2):239-310.
- Hartman, O. 1959. Catalogue of the polychaetous annelids of the world. *Allan Hancock Found. Occ. Pap.*, 23: 628 p.
- Hartman, O. 1960. Systematic account of some marine invertebrate animals from the deep basins off southern California. *Allan Hancock Pacif. Exped.* 22: 69-216.

- Hartman, O. 1961. Olga Hartman. Polychaetous annelids from California. *Allan Hancock Pacif. Exped.* 25:1-226, 1961.
- Hartman, O. 1963. Olga Hartman. Submarine canyons of southern California. Part III. Systematics: Polychaetes. *Allan Hancock Pacif. Exped.* 27 (3):01-93.
- Hartman, O. 1965. Deep-water benthic polychaetous annelids off New England to Bermuda and other north Atlantic areas. *Occ. Pap. Allan hancock Fdn* 28: 1-378.
- Hartman, O. 1966. Polychaeta Myzostomidae and Sedentaria of Antarctica. *Antarctic res. ser.*, 7: 1-158.
- Hartman, O. 1967. Polychaetous annelids collected by the USNS Eltanin and Staten Island cruises, chiefly from antarctic seas. *Allan hancock monogr. Mar. Biol.* 2: 1-387.
- Hartman, O. 1969. Atlas of the sedentariate polychaetous annelids from California. *Publ.All.Hanc.Fdn.*, 1-812.
- Hartman, O. 1978. Polychaeta from the Weddell Sea quadrant, Antarctica. *Biol. Ant. Seas vi. Ant. Res. Ser.* 26: 125-223.
- Hartman, O & Fauchald, k. 1971. Deep-water benthic polychaetous annelids off New England to Bermuda and other north Atlantic areas. Part 2. *Allan hancock monogr. Mar. Biol.*, 6 :1-327.
- Hartmann-Schroder, G. 1956. Neue Armandia-arten (Opheliidae, Polychaeta) aus Brasilien und El Salvador. *Beitr. neotrop. Fauna* 1: 63-68.
- Hartmann-Schröder, G. 1971. *Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta*. Tierwelt Deutschlands, 58:1-594.
- Hartmann-Schröder, G. 1974. Zur Kenntnis des Eulitorals der afrikanischen Westküste zwischen Angola und Kap der Guten Hoffnung und der afrikanischen Ostküste von Südafrika und Mocambique unter besonderer Berücksichtigung der Polychaeten und Ostracoden. Teil 2. Die Polychaeten des Untersuchungsgebietes. *Mitt. hamb. zool. Mus. inst.*, 72: 47-73.
- Hartmann-Schröder, G. 1979. Zur Kenntnis des Eulitorals der australischen Küsten unter besonderer Berücksichtigung der Polychaeten und Ostracoden. Teil ii und Teil III. *Mitt. hamb. zool. mus. inst.*, 76: 75-218.
- Hartmann-Schröder, G. 1984. Die Polychaeten der antiborealen Südküste Australiens (zwischen Albany im Westen und Ceduna im Osten). Teil 10. In: Hartmann-Schroder, Gesa and Gerd Hartmann. Zur Kenntnis des Eulitorals der australischen Küsten unter besonderer Berücksichtigung der Polychaeten. *Mitt. hamb. zool. mus. inst.*, 81:01-07.
- Hartmann-Schröder, G. 1986. Die polychaeten der 56. Reise der 'Meteor' zu den South Shetland-Inseln (Antarktis). *Mitt.hamb.zool.Mus.Inst.* 83:71-100.
- Hartmann-Schröder, g. 1996. *Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta*. Tierwelt deutschlands (2. Neubearb. Auflage), 58:1-594.
- Hartmann-Schröder, G & Rosenfeldt, P. 1989. Die Polychaeten der Polarstern-Reise ANT III/2 in die Antarktis 1984. Teil 2: Cirratulidae bis Serpulidae. *Mitt.hamb.zool.Mus.Inst.* 86:65-106.
- Hartmann-Schröder, G. & S. A. Parker. 1995. Four new species of the family Opheliidae (polychaeta) from southern Australia. *Rec. South Australian Mus.* 28(1): 1-12.
- Hobson, K. & Banse, K. 1981. Sedentariate and archiannelid polychaetes of British Columbia and Washington. *Can. Bull. Fish. Aquatic Sci.*, 209:01-144.
- Holthe, T. 1977. The polychaetous annelids of Trondheimsfjorden, Norway. *Gunneria* 29:01-01.

- Hutchings, P. & Murray, A. 1984. Taxonomy of polychaetes from the Hawkesbury river and the southern estuaries of New South Wales, Australia. *Rec. Australian Mus. Suppl.*, 3: 1-118.
- Imajima, M & Hartman, O. 1964. The polychaetous Annelids of Japan. Part. II. *Occ.Pap.Allan Hancock Fdn* 26:239-452.
- Intes, A. & Lê Loeuff, P. 1977. Les annelides polychètes de Côte d'Ivoire. 2. - polychètes sédentaires - compte rendu systématique. *Cah. orstom (Office Rech. Sci. Tech. Outre-Mer) Ser. Oceanogr.*, 15: 215-249.
- Johnston, G. 1840. Miscellanea zoologica British annelids. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 4: 368-375.
- Jones, M. L. 1962. On some polychaetous annelids from Jamaica, the West Indies. *Amer. Mus. Nat. Hist. Bull.* 124(5): 169-212.
- Katzmann, W. 1973. Ein neuer Opheliidae (Polychaeta) aus der Adria: *Pseudophelia translucens* n.g., n.sp. *Silzber. Osterrich. Aka. Mus.* 4:01-04.
- Kinberg, J. G. H. 1866. Annulata nova. *Öfvers. K. Vetenskakad. Förh.*, 22: 239-258.
- Kirkegaard, J. B. 1956. Benthic polychaeta from depths exceeding 6000 meters. *Galathea Report. Scientific results of the Danish deep-sea expedition round the world 1950-52*, 2: 63-78.
- Kirkegaard, J. B. 1959. The Polychaeta of west Africa. Part i. Sedentary species. *Atlant. Rep.*, 5: 10-117.
- Kirkegaard, J. B. 1969. A quantitative investigation of the central North Sea Polychaeta. *Spoleia zool. Mus. haun.* 29:1-285.
- Kudenov, J. 1975. Sedentary polychaetes from the Gulf of California, Mexico. *J. Nat. Hist.*, 9: 205-231.
- Kükenthal, W. 1887. Die Opheliaceen der Expedition der Vettore Pisani. *Jena. z. naturw.*, 21: 361-373.
- Kükenthal, W. 1887. Opheliidae. Fauna Spitsbergens. *Arch. naturgesch.*, 55: 147-148.
- Lana, P. C., Santos, C. S. G., Garraffoni, A. R. S., Oliveira, V. M. & Radashevsky, V. 2006. Checklist of polychaete species from Paraná State (southern Brazil). *Check list*, 2(3).
- Léon-González, J. A. 1998. Spionidae and Opheliidae (Annelida: Polychaeta) from the western coast of Baja California, Mexico. *Bull. Mar. Sci.*, 62(1): 7-16.
- Levenstein, P. P. 1970. The quantitative distribution of the Polychaeta in the north western Bering Sea [in Russian]. *Trudy Inst. Okeanol., Moskou*, 44: 104-122.
- Loi, T. 1980. Catalogue of the types of polychaete species erected by J. Percy Moore. *Proc. Acad. Natur. Sci. Philadelphia* 132:121-149.
- Maciolek, N. J. & Blake, J. A. (2006). Opheliidae (polychaeta) collected by the R/V Hero and the USNS Eltanin cruises from the Southern Ocean and South America. *Sci. Mar.* 70(3): 101-113.
- Malmgren, A. J. 1867. Annulata Polychaeta Spetsbergiae, Groenlandiae, Islandiae et Scandinaviae hactenus cognita. *Öfvers. K. Vetenskakad. Förh.*, 24: 127-255.
- Marenzeller, E. 1874. Zur Kenntnis der adriatischen Anneliden. *Sitzungsberichte der kaiserliche Akademie der Wissenschaften, Wien, Mathematisch-Naturwiss. Klasse*, 69(1): 407-478.
- McConnaughey, B. H. & D. L. Fox. 1949. The anatomy and biology of the marine polychaete *Thoracophelia mucronata* (Treadwell), Opheliidae. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 47: 319-340.
- McGuire, I. P. 1835. Note on a new species of Polychaeta (*Ophelia cluthensis*). *Scot. Nat.*, 212: 45-46.
- Mcintosh, W. C. 1879. On the Annelida obtained during the cruise of H. M. S. Valorous to Davis Strait in 1875. *Trans. Linn. Soc. London n.s.* 1:499-511.

- McIntosh, W. C. 1885. Report on the Annelida Polychaeta collected by H. M. S. Challenger during the years 1873-76. *Challenger Rep.*, 12: 1-554.
- McIntosh, W. C. 1908. *A monograph of the British annelids. Vol. 2, pt. 1. Polychaeta. Nephthydidae to Syllidae.* Ray society, london.
- McIntosh, W. C., 1915. *A monograph of the British Annelids*:368.
- Misaka, T. & Sato, M. 2003. A new species of *Euzonus* (Polychaeta: Opheliidae) from subtidal zones in Japan. *Zool. Sci.*, 20: 1171-1177.
- Monro, C. C. A. 1930. Polychaete worms. *Discovery Rep.*, 2: 1-222.
- Monro, C. 1934. On a collection of Polychaeta from the coast of China. *Ann.Mag.nat.Hist.* 13:353-380.
- Monro, C. 1936. Polychaete worms II. *Discovery Rep.* 12:59-193.
- Monro, C. 1939. Polychaeta. *B.A.N.Z.Antarctic Research Expedition Reports.* Adelaide, Australia. 4:87-156.
- Moore, J. P. 1906. Descriptions of two new polychaeta from Alaska. *Proc. Acad. Nat. Sci., Philadelphia*, 32: 352-355.
- Moore, P. 1923. The polychaetous annelids dredged by the U.S.S. 'Albatross' off the coast of southern California in 1904. Iv. Spionidae to Sabellariidae. *Proc. Acad. Nat. sci., Philadelphia*, 75: 179-259, plate 17-18
- Moreira, J., Quintas, P. & Troncoso, J. 2006. Spatial distribution of soft-bottom polychaete annelids in the Enseada de Baiona (Ría De Vigo, Galicia, north-west Spain). *Sci. Mar.*, 70(3): 217-224.
- Nonato, E. F. & Luna, J. A. 1970. Anelideos poliquetas do nordeste do Brasil. I-poliquetas bentonicos da costa de Alagoas e Sergipe. *Bol. Inst. Oceanogr., S Paulo*, 19(299):57-130.
- Oersted, A. S. 1843. Grönlands Annulata Dorsibranchiata. *Kong. Danske vidensk. Naturvidensk. mathematiske Afh.*, 10:153-216.
- Okuda, S. 1934. Description of a new polychaete *Thoracophelia yasudai*. *J. fac. sci. Hokkaido Univ.*, 3: 169-175.
- Okuda, S. 1936. Description of a new sedentary polychaete, *Thoracophelia ezoensis*, n. sp. *Proc. Imperial Acad. Tokyo*, 12: 201-202.
- Persson, J. & Pleijel, F. 2005. On the phylogenetic relationships of *Axiokebuita*, *Travisia* and *Scalibregmatidae* (Polychaeta). *Zootaxa*, 998: 1-14.
- Pettibone, M. 1956. Marine polychaete worms from Labrador. *Proc.U.S.natn.Mus.* 105:531-584.
- Pilato, G., D'urso, V. & Sperlinga, G. 1978. La muscolatura dei policheti. Iv. Muscolatura di *Ophelia bicornis*, Sav. 1818. *Animalia*, 5: 227-272.
- Pillai, G. 1961. Annelida polychaeta of Tambalagam Lake, Ceylon. *Ceylon j. Sci. (bio. Sci.)*, 4(1): 1-40.
- Probert, P. K. 1976. New species of *Euzonus* (Polychaeta: Opheliidae) from a New Zealand sandy beach. *New Zeal. J. Mar. freshwater res.*, 10(2): 375-379.
- Purschke, G., Z. Ding & m. C. Müller. 1995. Ultrastructural differences as a taxonomic marker: the segmental ocelli of *Polyophthalmus pictus* and *Polyophthalmus qingdaoensis* sp.n. (Polychaeta, Opheliidae). *Zoomorph.*, 115: 229-241.
- Purschke, G. & Müller, M. C. 2006. Evolution of body wall musculature. *Integrative Comp. Biol.*, 46(4): 497-507.

- Quatrefages, A. 1850. Etudes sur les types inférieurs de l'embranchement des anneles. Memoire sur la famille des Polyphthalmiens (Polyphthalmea nob.). *C.r.acad.sci., Paris*, 30: 813.
- Quatrefages, A. 1865. Histoire naturelles des annelés marin et d'eau douce. *Libr. Encycl. De rôret, paris*, 2: 1-336.
- Rathke, H. 1843. Beiträge zur fauna norwegens. *Nova acta Deutsche akad. Naturf. Halle* 20: 1-264.
- Reish, D. 1968. A biological survey of Bahia de Los Angeles, Gulf of California, Mexico. II. Benthic polychaetous annelids. *San Diego soc.Nat.Hist.Trans.* 15 (7):67-106.
- Rioja, E. 1944. Estudios anelidologicos. X. Estudio de algunos poliquetos del Museo Argentino De Ciencias Naturales. *An. Inst. Biol., Mexico*, 15(1): 115-138.
- Rioja, E. 1946. Estudios de algunos poliquetos del Museu Argentino de ciencias naturales. *Nat. Mus. Argent. B. Aires*, 42: 39-58.
- Riser, N. W. 1987. Observations on the genus *Ophelia* (Polychaeta: Opheliidae) with the descriptions of a new species. *Ophelia*, 28(1): 11-29.
- Rouse, G. W. & Pleijel, F. 2001. *Polychaetes*. London: Oxford, 354 p.
- Rozbaczylo, N. & Zamorano, J. 1970. *Euzonus (Thoracophelia) heterocirrus* n. sp. *Not. Mens. Mus Nac. Hist Nat., Santiago*, 15: 6-10.
- Rullier, F. 1965. Contribution a la faune des annélides polychètes de L'australie. *Papers Univ. Queensland* 2: 163-201.
- Saint-Joseph, A. De 1894. Les annélides polychètes des côtes de Dinard. Troisième partie. *Ann. Sci. Nat.* (series 7) 17: 1-395.
- Saint-Joseph, A. 1898. Les Annelides polychetes des cotes de France (Manche et Ocean). *Annls Sci.nat.* 5:209.
- Saito, H., Tamaki, A. & Imajima, M, 2000. Description of a new species of *Armandia* (Polychaeta: Opheliidae) from Western Kyushu, Japan, with character variations. *J. Nat. Hist.* 34: 2029-2043.
- Salazar-Vallejo, S. I. & Londoño-Mesa, M. H. 2004. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (polychaeta) del Pacífico Oriental tropical. *An. Inst. Biol., Univ. Nac. Aut. México, Ser. Zool.*, 75(1): 9-97.
- Santos, S. L. 1977. A new species of *Travisia* (Polychaeta, Opheliidae) from Tampa Bay, Florida. *Proc. biol. soc. wash.* 89: 559-564.
- Santos, C. S. G, Nonato, E. F. & Petersen, M. E. 2004. Two new species of Opheliidae (Annelida: Polychaeta): *Euzonus papillatus* sp. n. From a northeastern Brazilian sandy beach and *Euzonus mammillatus* sp. n. From the continental shelf of southeastern Brazil. *Zootaxa*, 478: 1-12.
- Sars, M. 1869. Fortsatte Bemaerkninger over det dyriske Lives Udbredning i Havets Dybder. *Forhandlinger fra Videnskabs-Selskabet i Christiania* 1869:246-275.
- Savigny, J. 1818. Les Annélides. In: *Hisroire naturelle des animaux sans vertébrés*, edited by J.B.Lamarck, Paris: 274-374.
- Schneider, A. 1887. Sur l'Ophelie du Poliguen. *Tablets Zoologique, Poitiers* 2:95-104, 1plate.
- Solis-Weiss, V, Bertrand, Y., Helléouet, M., Pleijel, F. 2004. Types of polychaetous annelids at the Muséum National D'histoire Naturelle, Paris., *Zoosyst.* 26 (3): 377-384.
- Southern, R. 1914. Clare island survey. Archannelida and Polychaeta. *Proc. R. Ir. Acad.* 31: 1-160.

- Stimpson, W. 1854. Synopsis of the marine invertebrata of Grand Manan; or the region about the mouth of the Bay Of Fundy, New Brunswick. *Smithsonian contr. Knowl.* 6: 1-67.
- Støp-bowitz, C. 1945. Les ophéliens norvégiens. *Medd. Zool. Mus., Oslo*, 52: 21-61.
- Støp-bowitz, C. 1948. Sur les polychètes arctiques des familles des glycériens des ophéliens, des scalibregmiens et des flabelligériens. *Tromsø Mus. Arshefter*, 66: 1-58.
- Støp-Bowitz, C. 1948. Sur les polychètes arctiques des familles des Glycériens des Ophéliens, des Scalibregmiens et des Flabelligériens. *Tromsø Museums Arshefter* 66:01-01.
- Takahashi, K. 1938. On a new species of polychaetous annelid, *Armandia simodaensis*, sp.nov. *Zool.mag.Tokyo* 50: 152-154.
- Tebble, N 1952. On three species of the genus *Ophelia* (Polychaeta) from British and adjacent waters. *Ann.mag.nat.hist.* 5: 553-571
- Tebble, N. 1953. A review of the genus *Ophelia* (Polychaeta) with descriptions of new species from South Africa and Californian waters. *Ann.mag.nat.hist.* 12: 361-368.
- Treadwell, A. L. 1914. Polychaetous annelids of the pacific coast in the collections of the zoological museum of the University of California. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 13(8): 175-234.
- Treadwell, A. 1936. Polychaetous annelids from the vicinity of Nonsuch Island, Bermuda. *QLI.Z86* 21:49-68.
- Uebelacker, J. 1984. Taxonomic guide to the polychaetes of the Northern Gulf of México. v. 3. Barry A.V. Anonymous. (v. 3):17-1-27-7.
- Uschakov, P. V. 1955. *Polychaeta of the far eastern seas of the U.S.S.R. izdatel'stvo Akademii Nauk S.S.S.R., Moscow.*
- Verrill, A. E. 1875. Results of dredging expeditions off the New England coast in 1874. *Am. J. Sci. Arts*, 10: 36-43, plates 3-4.
- Ward, L. 2005. The publications of Kristian Fauchald and the polychaete taxa named in those works. *Mar. Ecol.*, 26: 145-154.
- Webster, H. E. 1884. Annelida from Bermuda collected by G. Brown Goode. *Bull. US Nat. Mus.*, 25: 307-327.
- Wehe, T. & Fiege, D. 2003. Annotated checklist of the polychaete species of the seas surrounding the Arabian Peninsula: Red Sea, Gulf of Aden, Arabian Sea, Gulf Of Oman, Arabian Gulf. *Fauna Arabia*, 19: 7-238.
- Wesenberg-Lund, E 1950. Polychaeta. *Danish Ingolf-Expedition* 4 (14):1-92.
- Willey, A. 1905. Report on the Polychaeta collected by Professor Herdman, at Ceylon, in 1902. *Report to the Government of Ceylon on the Pearl Oyster Fisheries of the Gulf of Manaar, with supplementary reports upon the Marine Biology of Ceylon, by Other Naturalists. Part IV supplementary report* 30:212-324.
- Ziegelmeier, E. 1955. *Thoracophelia flabellifera*, n.sp., ein neuer Sedentaeren Polychaete (Familie Ophelidae) in der deutschen Bucht. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* 5: 251-257.