

CINTHYA SIMONE GOMES SANTOS

**REVISÃO E ANÁLISE CLADÍSTICA DA SUBFAMÍLIA
GYMNONEREIDINAE BANSE, 1977 (NEREIDIDAE
POLYCHAETA)**

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

Orientador: Prof. Dr. Paulo da Cunha Lana
Co-orientador: Prof. Dr. Walter Boeger

CURITIBA
2001

CINTHYA SIMONE GOMES SANTOS

**REVISÃO E ANÁLISE CLADÍSTICA DA SUBFAMÍLIA
GYMNONEREIDINAE BANSE, 1977 (NEREIDIDAE
POLYCHAETA)**

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

Orientador: Prof. Dr. Paulo da Cunha Lana

Co-orientador: Prof. Dr. Walter Boeger

CURITIBA
2001

BC/MUFPR
DOAÇÃO: DO AUTOR
R\$ 15,00
17/12/2001

BC/MUFPR - MEMORIA DA UNIVERSIDADE F. DO PARANA
AUTOR
R\$ 15.00 - Doacao
Termo No. 425/01 Registro:325,455
20/12/2001

UFPR: Sistema de Biblioteca

PR-00028760-1

Revisão e Análise Cladística da Subfamília Gymnonereidinae Banse, 1977 (Nereididae: Polychaeta)

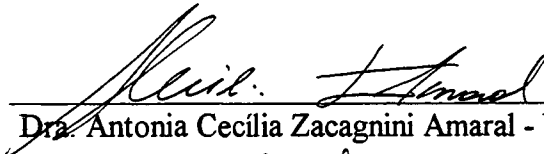
por

Cinthyia Simone Gomes Santos

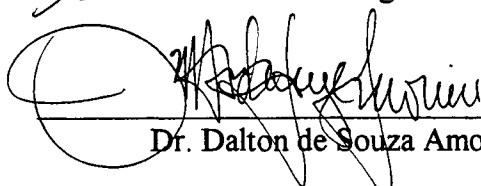
Tese aprovada como requisito parcial para a obtenção do Grau de Doutor em Ciências, área de concentração Zoologia no Curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas - Zoologia, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, pela Comissão formada pelos professores



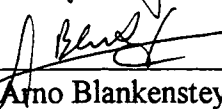
Dr. Paulo da Cunha Lana - UFPR



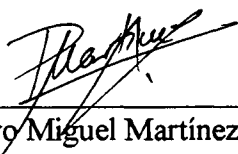
Dra. Antonia Cecília Zacagnini Amaral - UNICAMP



Dr. Dalton de Souza Amorim - USP



Dr. Arno Blankensteijn - UFSC



Dr. Pedro Miguel Martínez Arbizu - UFPR

Nota: Esta dissertação 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 dissertation does not constitute a permanent scientific record within the meaning of the International Code of Zoological Nomenclature (Article 7 and 8). New scientific names will be proposed and published elsewhere.

.....Acabou-se o Grilo mais inteligente do mundo. Cumpriu sua sentença e encontrou-se com o único mal irremediável, aquilo que é marca de nosso estranho destino sobre a terra, aquele fato sem explicação que iguala tudo o que é vivo num só rebanho de condenados, porque tudo o que é vivo morre.

*Chicó por Ariano Suassuna
O Auto da Compadecida*

.....As though it all mattered for the definition of the concept “truth”, that we cannot recognize truth itself and everywhere in science are limited to erecting hypotheses concerning truth....

Hennig, 1966

*Ao Ricardo
Àquele que é:
minha delícia
o meu adorno
janela de retorno
uma viagem sideral*

*É minha festa
meu requinte
o único ouvinte
da minha rádio nacional*

*é minha sina
meu cinema
a tela da minha cena
a cerca do meu quintal.....
(com a licença do Lenine e da Anninha)*

*... a todos
aqueles
que andam
pelos
caminhos
que
traçam...*

Agradecimentos

Ao Paulo Lana pela orientação, pelo estímulo, pelo exemplo de profissionalismo, pelos puxões de orelha, pela confiança, pela correção cuidadosa do manuscrito e pelas palavras encorajadoras.

Ao CNPq pela bolsa de Doutorado e à CAPES pela bolsa de Doutorado-Sandwich, sempre pontualmente depositadas. Ao curso de Pós-Graduação em Zoologia pelas facilidades oferecidas e ao Centro de Estudos do Mar pela utilização da infraestrutura.

A todas as instituições que emprestaram material, a despeito de algumas delas atualmente consideraram o Brasil um país não “confiável” para o envio de espécimes.

Ao membros da banca examinadora: Dr. Arno Blankensteyn, Dra. Cecília Amaral, Dr. Dalton Amorim, Dr. Gabriel Melo e Dr. Pedro Martinez Arbizu pelas críticas, comentários e sugestões.

A Prof. Cecília Amaral e a Tatiane Steiner, da Unicamp, pelo envio de material. A Tati pelas palavras de incentivo. Ao Paulo Paiva por enviar material de Abrolhos e ao Paulo Pagliosa pelo material de Santa Catarina.

Ao Dr. Walter Boeger por aceitar a co-orientação.

Ao Greg Rouse pela orientação durante o doutorado Sandwich na Universidade de Sydney, que se estende até hoje na forma de trabalhos que estamos desenvolvendo juntos.

Ao Fredrik Pleijel pela orientação e sugestões em relação ao trabalho com poliquetas de um modo geral e por tentar me ensinar todos os segredos para obter boas imagens de poliquetas utilizando microscopia eletrônica (veja o artigo Pleijel (1998), *Zoologica Scripta*, 2:89-163, e você vai entender do que estou falando!).

Ao Chris Glasby pelas inúmeras sugestões e críticas, em especial em relação a análise do capítulo 2, pelo envio de referências e pela “troca de figurinhas” sobre os Nereididae.

Ao Tony Romeo, técnico do Centro de Microscopia Eletrônica da Universidade de Sydney, pela assessoria durante o período em que estava descobrindo o “mundo maravilhoso da microscopia eletrônica” e por lembrar de me ligar para avisar sobre horários sobrando.

A Shauna Murray, Manfred Lenzen, Wade Barret e Shoma Dutt pelo carinho e pela amizade ao longo da minha estadia em Sydney. A família da Shauna por me receber para seus jantares deliciosos. I hope see ya again mates!

Ao Nelson Yoneda pelas fotos, tanto de material fixado quanto de material vivo.

A Mari por sua simpatia e boa vontade na biblioteca.

Ao pessoal do laboratório de Bentos: Meire Brogim, Luciano Lorenzi e Paulinho Pagliosa pelo convívio e pelos muitos cafés e “chimas” compartilhados. Sem esquecer de horas triando, matando pólvora e papeando na “gaiola das loucas”.

Fico feliz em dizer que tenho muitos a quem agradecer pelo convívio em Pontal do Sul (leia-se: papo no corredor, profissional ou não, almoços, jantares, festas, moquecas, churrascos, chás de bebê, pastel no samuca, cervejas, discussões intermináveis sobre os problemas do CEM, ops!, etc, etc): Nilva, Rosinei, Maurício Camargo, Eunice, Paulo, Aninha, Marcinha, Marcelo, André, Luciano, Marta, Valéria, Wilma, Lalá, Dina, Kátia, Mari, Luciney, Luís, Maurício, Carlos, César, Carrilho, Lydio, Alfredo, todo o pessoal técnico-administrativo do CEM..... A Wilma um agradecimento especial pelo empenho junto ao pessoal do HC.

Ao André Garraffoni pelo “entusiasmo cladístico”, discussões, indicação de referências, pizza na sexta e pelo convívio no lab.

A Ana Claudia Brasil pela amizade e carinho, pelas discussões “poliqueteiras” e constante troca de informações sobre cladística, desenhos, microscopia, bichos, referências e pelos planos para desenvolver trabalhos futuros na UFRRJ.

A Nilva e a Rosinei pela amizade, carinho e apoio em muitos momentos importantes, bons e ruins, durante todos esses anos em Pontal. A Nirvitcha por me aturar em sua casa, pelos risotos e pelas muitas, muitas noites de abrigo em Curitiba.

A Tereza, minha mãe, que na sua simplicidade foi sempre a maior incentivadora da minha vida profissional. Ao Manoel, meu pai, por reavaliar muitos de seus conceitos ao longo desses anos. Aos dois pelo amor e carinho incondicionais!

Sumário

<i>Nota</i>	iii
<i>Epígrafe</i>	iv
<i>Dedicatória</i>	v
<i>Agradecimentos</i>	vi
<i>Resumo</i>	ix
<i>Abstract</i>	x
<i>Prefácio</i>	xi

Capítulo I. Relações filogenéticas em Nereididae Johnston, 1845 (Annelida, Polychaeta)- considerações sobre o delineamento da subfamília Gymnonereidinae sensu Fitzhugh (1987).

Introdução.....	1
Material e métodos.....	3
Análise Cladística.....	3
Codificação e análise.....	3
Táxons terminais.....	4
Grupos externos.....	4
Grupo interno.....	4
Resultados.....	9
Caracteres morfológicos.....	9
Caracteres não utilizados.....	15
Discussão.....	34
Classificação.....	37
Referências.....	40

Capítulo II. Revisão e Análise Cladística de Gymnonereidini Banse, 1977 (Nereididae, Polychaeta).

Introdução.....	46
Material e métodos.....	50
Obtenção e exame de material.....	50
Análise cladística.....	51
Codificação e análise.....	51
Táxons terminais.....	52
Grupos externos.....	52
Grupo interno.....	52
Resultados.....	
Caracteres morfológicos.....	54
Caracteres não utilizados.....	61
Análise e Discussão.....	64
Classificação.....	71
Taxonomia.....	72
Referências.....	135

Resumo

Este trabalho reavalia as relações filogenéticas entre os Nereididae, com especial referência a Gymnonereidinae Banse, 1977 *sensu* Fitzhugh (1987), como base para uma análise futura da família. Os grupos mais inclusivos do grupo são revisados com a aplicação do código internacional de nomenclatura zoológica. A análise cladística foi realizada a partir de 64 caracteres morfológicos codificados como multiestado e 41 táxons terminais. Informações sobre os caracteres foram obtidas a partir da análise de material-tipo e da literatura. A polaridade foi determinada utilizando-se as famílias Hesionidae e Chrysopetalidae como grupos externos. A análise resultou em 3230 árvores igualmente parcimoniosas, com 225 passos. A árvore de consenso de maioria foi selecionada para embasar uma nova proposta de classificação. Dentre os grupos reconhecidos, apenas alguns receberam nomes formais, preexistentes ou não, como as subfamílias Namanereidinae e Dendronereidinae, além da tribo Gymnonereidini, empregada para indicar o grupo com cirro ventral duplo (incluindo parte do grupo previamente tratado como subfamília Gymnonereidinae *sensu* Fitzhugh (1987). Como a aplicação formal da categoria subfamília para os subgrupos de Nereididae criaria uma série de novos nomes e levando em conta o atual conhecimento do grupo, que é insatisfatório, além da instabilidade nas árvores, optamos por deixar alguns clados sem nomes formais, referindo-nos a eles como A, B, C, etc. Caracteres como a presença de papilas proboscídeas, tradicionalmente utilizados para a classificação de Nereididae, surgiram como homoplásticos. A partir dessa avaliação preliminar das relações filogenéticas de Nereididae, apresenta-se uma revisão taxonômica e análise cladística de Gymnonereidini. A análise cladística foi realizada a partir de 34 caracteres codificados em multiestado. Informações sobre os caracteres foram obtidas a partir da análise de material-tipo e da literatura. A polaridade foi determinada utilizando-se uma espécie da família Hesionidae e quatro da família Nereididae como grupos externos. A análise resultou em 5919 árvores igualmente parcimoniosas, com 89 passos. A monofilia da tribo Gymnonereidini foi suportada, com o reconhecimento dos clados *Micronereides* Day, 1963, contendo uma espécie e *Ceratocephale* Malmgren, 1867, contendo 18 espécies. Uma nova proposta de classificação da tribo foi apresentada para refletir as relações filogenéticas entre os táxons terminais. Dessa forma, o clado *Micronereides* é sustentado pela ausência de cirróforos nos cirros dorsais anteriores, ausência de cirróforos ao longo do corpo e região dorsal lisa. *Ceratocephale* inclui espécies com cirróforos nos cirros anteriores, cirróforos ao longo do corpo e projeções dorsais. *Gymnonereis* (Horst 1919) e *Tambalagamia* Pillai, 1961 foram considerados sinônimos júnior de *Ceratocephale*, e *Pisionura* Hartmann-Schröder, 1977 foi considerado sinônimo júnior de *Micronereides*. Síntipos foram designados para *Micronereides capensis*. Uma chave para gêneros e espécies é fornecida. Diagnoses, redescrições e comentários são fornecidos para todas as espécies. Com a finalidade de aumentar a precisão e estabilidade nas descrições de Gymnonereidini, sugere-se que os termos “cirro ventral bífido” e “cirro dorsal acessório” sejam substituídos por “cirro ventral duplo” e “projeção lateral do cirróforo”.

Abstract

The relationships within Nereididae are reassessed, with special reference to the delineation of the Gymnonereidinae. The more inclusive Nereididae taxa are revised, with the application of the international code of nomenclature. Nereidid relationships are reassessed through a parsimony analysis, based on 64 morphological characters coded as multistate for 41 terminal taxa. For the cladistic analysis, character information was based on examination of available types and literature descriptions. Polarity was assessed by outgroup comparison with hesionids and chrysopetalids. The analysis yielded 3230 equally parsimonious trees, 225 steps long. The majority rule tree was selected for a reclassification which kept the previous names for the subfamilies Namanereidinae, Dendronereidinae and the tribe Gymnonereidini, herein employed for the clade with double ventral cirri (including part of Gymnonereidinae sensu Fitzhugh 1987). Application of subfamily-group ranks to monophyletic subgroups within Nereididae would generate a series of new names. Considering the inadequate knowledge of the group and instabilities in tree topologies, we preferred to leave a number of such clades, herein designated as A, B, C etc, without formal linnean names. High degrees of homoplasy are demonstrated for a number of characters traditionally used in Nereididae, such as the presence or absence of proboscidal papillae. Following this preliminary reassessment at family level, a taxonomic review and cladistic analysis of the tribe Gymnonereidini are presented. The cladistic analysis was performed from 34 characters coded as multistate and 27 terminal taxa. Character information was based on examination of available types, non-type material and literature. The polarity was assessed by outgroup comparison with one hesionid species and four other nereidid species. The analysis yielded 5919 equally parsimonious trees, 89 steps long. The monophyly of Gymnonereidini is supported and two clades are identified: *Micronereides* Day, 1963 with one species and *Ceratocephale* Malmgren, 1867 with 18 species. Classification of the tribe is modified to reflect phylogenetic relationships among terminal taxa. *Micronereides* includes small-bodied species, indicated by the absence of cirrophores in the anterior cirri and along the body, absence of eyes and absence of transversal dorsal projections. *Ceratocephale* includes species with cirrophore on anterior cirri, dorsal cirrophores along the body and presence of dorsal transversal projections. *Gymnonereis* (Horst 1919) and *Tambalagama* Pillai, 1961 are junior synonymous of *Ceratocephale*. *Pisionura* Hartmann-Schröder, 1977 is a junior synonymous of *Micronereides*. Sintypes are designated for *Micronereides capensis* and a key to genera and species is provided. Diagnoses, descriptions and taxonomic remarks are provided for all species. For an improved precision in future Gymnonereidini descriptions, it is suggested that the terms “bifid ventral cirri” and “accessory dorsal cirri” should be replaced by “double ventral cirri” and “lateral projections of cirrophore”.

Prefácio

Como muitas outras áreas da ciência, a sistemática passa por conflitos entre as diferentes escolas que tentam cumprir seus objetivos. Podemos resumir suas principais metas em: a) procurar de alguma forma descrever a diversidade biológica; b) tentar encontrar que tipo de ordem existe (se houver alguma) subjacente à diversidade; c) compreender os processos responsáveis pela geração dessa diversidade e d) apresentar um sistema geral de referência sobre a diversidade biológica. Sua parte descritiva, a primeira meta, é a menos disputada. De modo geral, os estudos descritivos produzem resultados aditivos e eventuais conflitos dizem respeito a questões menores relativas às descrições de uma ou outra espécie. A segunda meta de ordenação do conhecimento tem sido buscada intuitivamente com base na semelhança geral entre os organismos (Amorim, 1997). Apenas no século XIX com a teoria da evolução houve uma ruptura deste paradigma e o conceito de ancestralidade comum passou a estar disponível como elemento ordenador da diversidade. Se o advento da evolução no século XIX clarificou a compreensão da origem da própria diversidade e da ordem subjacente a ela, absolutamente não interferiu diretamente no trabalho de construção de classificações biológicas. A corrente sistemática mais tradicional, ainda que atualmente com poucos defensores, entende que não deve haver uma base filosófica subjacente à atividade classificatória. As classificações seriam criadas por taxonomistas profissionais como atividade meramente catalogatória com base nas semelhanças e diferenças. Corresponderiam à fusão ou separação de táxons, seguindo critérios de maior ou menor semelhança (Amorim, 1997).

Por outro lado, existem aqueles que defendem que as classificações devem refletir de maneira precisa e inequívoca o conhecimento disponível sobre as relações filogenéticas entre os táxons incluídos na classificação, com base nas idéias de Hennig (1966), amplamente discutidas por outros autores. Em resumo, classificações devem, ou pelo menos deveriam, agrupar táxons, não apenas por semelhança, mas em grupos monofiléticos reconhecidos pelo compartilhamento de caracteres homólogos derivados ou sinapomorfias. Todas as informações entre os grupos-irmãos deveriam estar expressar. As classificações existentes contem dezenas de milhares de táxons associados ao nível de família e milhares ao nível de gênero, por exemplo. Muitos destes grupos podem de fato corresponder a grupos monofiléticos. Entretanto, apenas o uso de um método filogenético rigoroso pode demonstrar, com base nas sinapomorfias ou

caracteres derivados compartilhados, a provável condição monofilética do grupo (Amorim, 1997).

Análises filogenéticas ainda estão longe de serem comuns entre as publicações sobre poliquetas. Em consequência, problemas de classificação têm se acumulado em distintos níveis hierárquicos (Fauchald & Rouse, 1997). Atualmente mais de 80 famílias de poliquetas são reconhecidas. Entre elas apenas algumas têm sido analisadas utilizando os métodos cladísticos, como Nereididae (Fitzhugh, 1987; Glasby, 1991; Glasby 1999); Sabellidae (Fitzhugh, 1989; Rouse & Fitzhugh, 1994); Phyllodocidae (Pleijel, 1991); Superfamília Nereidoidea (Glasby, 1993); Pilargidae (Licher & Westheide, 1994); Alciopidae (Wu & Lu, 1994); Terebellidae (Mchugh 1995); Hesionidae (Pleijel, 1996, 1998; Pleijel & Dahlgren, 1998); poliquetas errantes (Almeida & Christoffersen, 2000). A primeira tentativa de uma análise cladística compreensiva de todas as famílias foi feita por Rouse & Fauchald (1997).

A classificação dos representantes da família Nereididae, grupo de estudo do presente trabalho, tem sido dificultada pela relativa uniformidade da morfologia externa e pela dificuldade de se identificar caracteres diagnósticos. Três linhas de pensamento surgiram na identificação do grupo: a) a primeira iniciada por Kinberg (1865) enfatizou o tipo e arranjo das paragnatas para separar gêneros; b) a segunda iniciada por Malmgren (1867) utilizou os parapódios e c) uma terceira, introduzida por Pettibone (1971) considerou as diferenças entre os parapódios e detalhes sobre a distribuição das setas. Atualmente, a identificação dos representantes do grupo utiliza todas essas abordagens em conjunto. Corrêa (1948) sugeriu a primeira proposta de classificação para os grupos internos da família, com o reconhecimento de uma subfamília para abrigar 4 gêneros de Nereididae. Desde então, alguns agrupamentos internos foram propostos, todos considerando grupos no nível de subfamílias em separado sem atentar para as relações entre elas, até que estudos mais recentes modificassem esse estado de coisas. Fitzhugh (1987) foi um dos primeiros a realizar uma análise cladística para os poliquetas e a propor classificações com base no método. Seu primeiro trabalho abordou as relações entre os membros da família Nereididae, a partir do qual propôs o estabelecimento de três subfamílias Namanereidinae, Gymnonereidinae e Nereidinae.

O presente trabalho tinha como objetivo original realizar uma análise cladística da subfamília Gymnonereidinae tal como proposta por Fitzhugh (1987). Entretanto, ao longo de seu desenvolvimento verificamos que nenhuma sinapomorfia havia sido indicada até então como suporte para uma presumida monofilia do grupo, o que vai contra os princípios das classificações propostas com base em sistemática filogenética. Com base nesta constatação, decidimos reavaliar a classificação dos agrupamentos

internos de Nereididae, com ênfase na posição de Gymnonereidinae, antes de conduzir uma análise mais detalhada deste grupamento menos inclusivo.

O presente projeto tem como objetivos reavaliar a proposta de Fitzhugh, testar a monofilia de Gymnonereidinae e indicar as sinapomorfias para a subfamília. Como desdobramento natural, irá em um segundo momento testar a monofilia dos gêneros de Gymnonereidinae e avaliar as relações entre as espécies do grupo.

O primeiro capítulo apresenta os resultados da análise cladística de Nereididae e a classificação proposta para os agrupamentos internos da família. Neste primeiro momento os resultados e discussão são especialmente voltados para o posicionamento do grupo denominado originalmente de Gymnonereidinae por Fitzhugh (1987), ainda que esteja claro que discussões mais detalhadas e uma reavaliação dos caracteres utilizados sejam necessárias para uma melhor compreensão das relações filogenéticas dentro da família. No segundo capítulo, são apresentados os resultados da análise cladística e uma revisão da tribo Gymnonereidini, idêntica à subfamília Gymnonereidinae originalmente proposta por Banse (1977), cujo status foi alterado para tribo a partir dos resultados obtidos na análise da família.

Literatura citada

- Almeida, W. O & Christoffersen, M. L. 2000. Análise cladística dos grupos basais de Metameria: uma nova proposta para o posicionamento de Arthropoda e grupos afins entre os poliquetos errantes. *Holos Editora, Ribeirão Preto*, 1(1):1-75.
- Amorim, D.S. 1997. *Elementos básicos de sistemática filogenética*. 2 ed., Holos Editora, Ribeirão Preto, 276 p.
- Fauchald, K. and Rouse, G. W. 1997. Polychaete systematics: past and present. *Zoologica Scripta*, 26 (2):71-138.
- Fitzhugh, K. 1987. Phylogenetic relationships within the Nereididae (Polychaeta): Implications at the subfamily level. *Bulletin of the Biological Society of Washington*, 7:174-183.
- Fitzhugh, K. 1989. A systematic revision of the Sabellidae-Caobangidae-Sabellongidae complex (Annelida: Polychaeta). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 192:1-104.
- Glasby, C. 1991. Phylogenetic relationships in the Nereididae (Annelida: Polychaeta), chiefly in the subfamily Gymnonereidinae, and the monophyly of the Namanereidinae. *Bulletin of Marine Science*, 48:559-573.
- Glasby, C. 1993. Family revision and cladistic analysis of the Nereidoidea (Polychaeta: Phyllodocida). *Invertebrate Taxonomy*, 7:1551-1573.

- Glasby, C. 1999. The Namanereidinae (Polychaeta: Nereididae). Part 1. Taxonomy and phylogeny; Part 2. Cladistic Biogeography. *Records of Australian Museum*, (suppl. 25):1-129.
- Hennig, W. 1966. Phylogenetic Systematics. Urbana, III. University of Illinois Press.
- Licher, F. and Westheide, W. 1994. The phylogenetic position of the Pilargidae with a cladistic analysis of the taxon - facts and ideas. *Memoires Museum Nat., Paris*, 162:223-235.
- McHugh, D. 1995. Phylogenetic analysis of the Amphitritinae (Polychaeta: Terebellidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 114:405-429.
- Pleijel, F. 1991. Phylogeny and classification of the Phyllodocidae (Polychaeta). *Zoologica Scripta*, 20:225-261.
- Pleijel, F. 1998. Phylogeny and classification of Hesionidae (Polychaeta). *Zoologica Scripta*, 27 (2):89-163.
- Pleijel, F. and Dahlgren, T. 1998. Position and delineation of Chrysopetalidae and Hesionidae (Annelida, Polychaeta, Phyllodocida). *Cladistics*, 14:129-150.
- Rouse, G. W. and K. Fauchald. 1997. Cladistics and polychaetes. *Zoologica Scripta*, 26 (2):139-204.
- Rouse G. W. and Fitzhugh, K. 1994. Broadcasting fables: Is external fertilization really primitive? Sex, size, and larvae in sabellid polychaetes. *Zoologica Scripta*, 23:271-312.
- Wu, B. L. and Lu, H. 1993. The phylogeny of Alciopidae (Polychaeta) - A cladistic study. *Acta Zoologica Sinica*, 39:23-29.

Capítulo I. Relações filogenéticas em Nereididae Johnston, 1845 (Annelida; Polychaeta) - considerações sobre a subfamília Gymnonereidinae Banse, 1977 sensu Fitzhugh (1987).

Introdução

Os Nereididae são um dos grupos mais conhecidos, freqüentes e amplamente distribuídos entre os poliquetas. Habitam desde ambientes marinhos até água doce, com algumas espécies encontradas em cavernas e buracos de árvores. O tamanho pode variar de poucos milímetros, em *Micronereis*, até além de 1 m, em *Neanthes virens*. Quando vivos, podem ser transparentes, marrons ou exibirem uma grande variedade de padrões de pigmentação em diferentes cores (Glasby 1999, Wilson 2000).

A família Nereididae é considerada monofilética, com base na presença de um prostômio em forma de T-invertido e notocerdas compostas (Glasby 1993, Rouse & Fauchald 1997), fazendo parte do clado Phyllodocida, nesse clado é considerada parte de Nereidiformia, que inclui as famílias Chrysopetalidae, Hesionidae, Syllidae e Pilargidae (Pleijel & Dahlgren 1998). A família abriga atualmente cerca de 550 espécies nominais, distribuídas em 42 gêneros e agrupadas em três subfamílias.

Seis subfamílias foram propostas ao longo da história taxonômica de Nereididae. Cronologicamente, o primeiro agrupamento proposto foi a subfamília Nereidinae Johnston, 1845 por designação original. Lycastinae Corrêa, 1948, a segunda subfamília, foi diagnosticada pela probóscide lisa e pelos notopódios pouco desenvolvidos ao longo de todo o corpo, e constituída por quatro gêneros: o gênero-tipo, *Lycastis* Savigny, 1922, *Lycastella* Feuerborn, 1931, *Lycastopsis* Augener, 1922 e *Lycastoides* Johnson, 1903 (Corrêa 1948). Consequentemente, todos os demais gêneros foram referidos à subfamília Nereidinae Johnston, 1845, caracterizada pela presença de parapódios com notopódios desenvolvidos e probóscide com papilas e/ou paragnatas.

Hartman (1959) redescreveu e renomeou a subfamília Lycastinae ao verificar que o nome *Lycastis* estava pré-ocupado. Sinonimizou *Lycastopsis*, *Lycastella* e *Lycastoides* com *Namanereis* Chamberlin, 1919 e descreveu o gênero *Namalycastis* para abrigar todas as espécies referidas a *Lycastis*. O novo nome Namanereidinae foi proposto para abrigar os táxons antes referidos a Lycastinae.

Pillai (1961) propôs a subfamília Dendronereinae caracterizada por táxons com

brânquias, incluindo três gêneros: *Tambalagama* Pillai, 1961, *Dendronereis* Peters, 1854 e *Dendronereides* Southern, 1921. Entretanto, Banse (1977a) argumentou que este agrupamento era artificial, uma vez que as chamadas brânquias não seriam homólogas, constituindo, na verdade, expansões de diferentes partes dos parapódios.

Quase uma década depois, Knox & Cameron (1970) propuseram a família Notophycidae para abrigar *Notophycus minutus*, descrito a partir de material da Nova Zelândia. Consideraram esta família próxima de Hesionidae, mas apresentando afinidades com os grupos pelágicos Iospilidae e Pontodoridae. Adicionalmente, *Phylodoce* foi incluído em Notophycidae por Fauchald & Belman (1972). Contudo, Banse (1977a) apontou que ambos os táxons pertenceriam à família Nereididae, mais especificamente ao gênero *Micronereis* Claparède, 1863, com base na presença de notocerdas compostas e cerdas internamente cameradas. A posição de *Micronereis* era até então considerada duvidosa. Devido à morfologia peculiar do gênero, Banse (1977a) propôs a subfamília Notophycinae contendo unicamente o gênero *Micronereis*.

Banse (1977b) reconheceu ainda um grupo, entre os Nereididae sem paragnatas, com cirro ventral bífido e cerdas distribuídas em feixes densos nos 10-15 primeiros setígeros. Sugeriu que esta associação constituiria um grupo natural e nomeou a subfamília Gymnonereidinae, incluindo *Gymnonereis*, *Ceratocephale*, *Micronereides* e *Tambalagama*.

A primeira análise cladística da família Nereididae, que resultou numa nova classificação, foi realizada por Fitzhugh (1987), tendo Hesionidae *Leocratides* Ehlers, 1908 como grupo-externo. A subfamília Namanereidinae, tal como formulada, foi considerada monofilética e diagnosticada pela ausência de cirróforos. O autor expandiu a subfamília Gymnonereidinae para incluir todos os táxons com parapódios totalmente birremes, probóscide lisa ou com papilas e cirro ventral único ou bífido, sem indicar, no entanto, qualquer sinapomorfia para o grupo. A subfamília Nereidinae teve sua monofilia indicada pela presença de paragnatas, incluindo *Micronereis*, que havia sido previamente referido a Notophycinae Banse (1977a). Posteriormente, Glasby (1991) avaliou o *status* e o delineamento de Namanereidinae investigando as relações entre 15 gêneros de Nereididae. Apontou os palpóstilos esféricos e a presença de duas acúlas no neuropódio como sinapomorfias para Namanereidinae, diferindo da proposta de Fitzhugh (1987).

Ainda que a classificação proposta por Fitzhugh (1987) represente um avanço para a sistemática do grupo, apenas o clado Namanereidinae parece bem definido. Por outro lado, Gymnonereidinae, tal como proposto naquela classificação, provavelmente não é monofilético.

Tomando por base todo este contexto taxonômico, o principal objetivo deste trabalho é reavaliar as relações entre os Nereididae, com especial referência a Gymnonereidinae, como base para uma análise futura da família.

Material e métodos

Análise cladística

As relações entre os Nereididae foram analisadas utilizando o método cladístico, que consiste na utilização da ferramenta computacional associada ao método filogenético, como originalmente proposto por Hennig (1966). Segundo Amorim (1997), não há oposição entre o que se convencionou chamar de “método manual” e “método numérico”. Há clareza de procedimentos ou procedimentos obscuros; há etapas da análise que podem ser formalizadas e transformadas em procedimentos computacionais e outras que dependem de uma avaliação heurística. Segundo o autor, ambos os conjuntos de procedimentos compõem o chamado método filogenético.

Codificação e análise

A codificação de caracteres representa a ligação entre o que é observado e o que é analisado e naturalmente influencia os resultados. É um dos pontos mais polêmicos do método cladístico e tem sido discutido por vários autores (Pleijel 1995, Hawkins 1997, Forey & Kitching 2000). O único ponto em que todos concordam é que os métodos utilizados apresentam prós- e contras. Apesar de estar além do escopo deste trabalho discutir estes métodos, consideramos importante mencionar que não existe um único método eleito como o melhor.

Os caracteres foram codificados de acordo com o método C (Pleijel 1995, Hawkins 1997), que adiciona um ausente/presente extra e codifica com “?” os caracteres inaplicáveis conectados aos ausentes. Um dos principais problemas relacionados a este método é a produção de muitas árvores quando existem muitos caracteres inaplicáveis. Caracteres desconhecidos também foram tratados com “?” e polimorfismos tratados como tal (01;012) e assinalados como polimorfismos no momento da análise, o que adiciona um passo extra a cada táxon terminal contendo o caráter polimórfico. Os caracteres foram tratados como não-ordenados, parcimônia de Fitch, e com pesos iguais. A análise de parcimônia e reconstrução

dos estados dos caracteres foi feita utilizando o programa MacClade 3.01 (Maddison & Maddison 1996) e o programa PAUP 3.1.1 (Swofford 1993). A matriz foi analisada com busca heurística, TBR, adição randômica com 100 réplicas. A polaridade foi determinada utilizando o método do grupo externo (Nixon & Carpenter 1993), com o Chrysopetalidae *Dysponetus caecum* e os Hesionidae *Micropodarke dubia* e *Ophiodromus flexuosus* como grupos-externos. Os ramos com comprimento zero foram colapsados, a opção MULPARS ativada e os caracteres otimizados sob ACCTRAN (accelerated transformation). O programa TreeView (Page 1996) foi alternativamente utilizado para visualização e diagramação dos cladogramas.

Monofília do grupo interno. A presença de um prostômio em T-invertido e notocerdas compostas é indicada como sinapomorfias de Nereididae (Glasby 1991, 1993; Fauchald & Rouse 1997).

Táxons terminais

Grupos externos

Nas análises cladísticas realizadas sobre os poliquetas até o presente, as famílias Hesionidae e Chrysopetalidae usualmente aparecem como grupos-irmãos de Nereididae (Glasby 1993, Pleijel & Dahlgren 1998). As sinapomorfias, dependendo da resolução da tricotomia, incluem um par de maxilas laterais, cirróforos nos cirros anteriores (=cirros tentaculares) e cerdas internamente cameradas. Para este estudo foram selecionados como grupos externos *Ophiodromus flexuosus* (delle Chiaje, 1925) e *Micropodarke dubia* Okuda, 1938, por apresentarem um número relevante de caracteres plesiomórficos entre os Hesionidae (Pleijel 1998). Pela mesma razão, *Dysponetus caecus* (Langerhans, 1880) foi selecionado entre os Chrysopetalidae (Dahlgren & Pleijel 1995).

Grupo interno

A família Nereididae atualmente inclui entre 500 e 550 espécies nominais. Devido ao grande número de táxons, apenas as espécies-tipo de cada gênero foram empregadas como táxons terminais, ainda que a monofília da maioria dos gêneros de Nereididae não tenha sido conclusivamente demonstrada. A aplicação do nome genérico será sempre clara, ainda que no futuro estes gêneros venham a ter a sua monofília negada. Uma das formas de codificar os caracteres em estudos dessa natureza é conduzir a análise com espécies representativas dos gêneros, digamos a espécie-tipo, e não ter que fazer suposições sobre a condição plesiomórfica para o gênero. Esta abordagem foi utilizada por Fitzhugh (1989) para

os Sabellidae, como um primeiro passo para análises posteriores mais detalhadas, em nível específico.

Apesar de existirem 42 gêneros nominais dentro da família Nereididae (Khlebovitch & Wu 1962, Nageswara Rao 1981, Fitzhugh 1987, Glasby 1999, León González & Solís-Weiss 2000), neste estudo foram utilizados 37 táxons como terminais do grupo-interno. *Cirronereis* Kinberg, 1866, *Kainonereis* Chamberlin 1919, *Dawbinia* Benham, 1950, *Paraleonnates* Khlebovitch & Wu, 1962 e *Lycastonereis* Nageswara Rao, 1981 foram excluídos por falta de informação, descrições ambíguas e impossibilidade de exame do material-tipo. *Nectoneanthes* Imajima, 1972, considerado sinônimo de *Neanthes* por Wilson (1988), foi utilizado como terminal, procedimento também adotado por Fitzhugh (1987). *Imajimainereis* León González & Solís-Weiss, 2000, táxon recém descrito, também foi incluído na análise. A posição dos gêneros nas classificações propostas até Fitzhugh (1987) é sumariada na Tabela 1. Detalhes sobre a obtenção de dados dos táxons terminais utilizados encontram-se na Tabela 2 e na Tabela 3.

A matriz final inclui 40 táxons terminais (Tabela 2) e 64 caracteres (Tabela 4).

Tabela 1. Classificação proposta por Fitzhugh (1987), alocação prévia dos gêneros, aqueles não incluídos na análise e aqueles descritos após 1987.

Classificação de Fitzhugh (1987)		Táxons não incluídos ou descritos após 1987	
Namanereidinae Hartman, 1959	Gymnonereidinae Banse, 1977	Nereidinae Johnston, 1845	
<i>Namafycastis</i> Hartman, 1959♥	<i>Australonereis</i> Hartman, 1954♣	<i>Ceratonereis</i> Kinberg, 1866a♣	<i>Kainonereis</i> Chamberlin, 1919
<i>Namanereis</i> (Blanchard, 1849) ♥	<i>Ceratocephale</i> Malmgren, 1867♣	<i>Cheilonereis</i> Benham, 1916♣	<i>Dawbinia</i> Benham, 1950
<i>Cryptonereis</i> Gibbs, 1971♥*	<i>Dendronereides</i> Southern, 1921♦	<i>Cirronereis</i> Kinberg, 1866a♣	<i>Paraleonnates</i> Khlebovitch & Wu, 1962
<i>Lycastoides</i> Johnson, 1903♥*	<i>Dendronereis</i> Peters, 1854♦	<i>Eunereis</i> Malmgren, 1867♣	<i>Sinonereis</i> Wu & Ruiping, 1979
<i>Lycastopsis</i> Augener, 1922♥*	<i>Gymnonereis</i> (Horst, 1919a) ♣	<i>Hediste</i> Malmgren, 1867♣	<i>Lycastonereis</i> Nageswara Rao 1981
	<i>Kinberginereis</i> Pettibone, 1971♣	<i>Micronereis</i> Claparède, 1863♣	<i>Laevispinereis</i> He & Wu, 1989
	<i>Laeonereis</i> Hartman, 1945♣	<i>Neanthes</i> Kinberg, 1866a♣	<i>Imajimainereis</i> León-González & Solís-Weiss, 2000
	<i>Leonnates</i> Kinberg, 1866a♣	<i>Nereis</i> Linnaeus, 1758♣	
	<i>Leptonereis</i> Kinberg, 1866a	<i>Nectoneanthes</i> Imajima, 1972♣	
	<i>Micronereides</i> Day, 1963♣	<i>Perinereis</i> Kinberg, 1866♣	
	<i>Nicon</i> Kinberg, 1866a♣	<i>Platynereis</i> Kinberg, 1866♣	
	<i>Olganereis</i> (Hartman, 1954) ♣	<i>Pseudonereis</i> Kinberg, 1866a♣	
	<i>Profundylcastis</i> (Hartman, 1965) ♣	<i>Solomonereis</i> Gibbs, 1971♣	
	<i>Rullierinereis</i> Pettibone, 1971♣	<i>Unanereis</i> Day, 1967♣	
	<i>Stenoninereis</i> Wesenberg-Lund, 1958♣		
	<i>Tambalagamia</i> Pillai, 1961♣♦		
	<i>Tylonereis</i> Fauvel, 1911♣		
	<i>Tylorhynchus</i> Grube, 1869♣		
	<i>Websterinereis</i> Pettibone, 1971♣		

♥ sempre considerado Namanereidinae; * considerado sinônimo de *Namafycastis* e *Namanereis* por Glasby (1999);

♣ subfamília Gymnonereidinae de acordo com Banse (1977a);

♣ considerado Nereidinae antes da análise de Fitzhugh (1987);

♦ considerado Dendronereidinae Pillai (1961).

Tabela 2. Material examinado e referências bibliográficas utilizadas como fonte de dados para obtenção dos caracteres.

Espécies	Referências e Material Examinados
GRUPO EXTERNO	
<i>Ophiodromus flexuosus</i> (delle Chiaje, 1825)	Pleijel (1998)
<i>Micropodarke dubia</i> Hessle, 1925	Imajima & Hartman (1964)
<i>Dysponetus caecus</i> (Langerhans, 1880)	Dahlgren & Pleijel (1995)
GRUPO INTERNO	
1. <i>Australonereis ehlersi</i> Hartman, 1954	Hartman (1954) Hutchings & Reid (1990); obs. pess. AM 24683
2. <i>Ceratonereis mirabilis</i> Kinberg, 1866	Hutchings & Turvey (1984); Imajima (1972) Perkins (1980)
3. <i>Cheilonereis cyclurus</i> (Harrington, 1897)	Imajima (1972); Wu et al. (1985)
4. <i>Cirronereis gracilis</i> Kinberg, 1866	Hartman (1948)
5. <i>Dawbinia aucklandica</i> Benham, 1950	Benham (1950)
6. <i>Dendronereis heteropoda</i> Southern, 1921	Hutchings & Reid (1990); obs. pess. AM 20316
7. <i>Dendronereis arborifera</i> Peters, 1854	Day (1967); obs. pess. MCEM
8. <i>Ceratocephale loveni</i> Malmgren, 1867	Banse (1977b); obs. pess.; LACM - SL4; Chain 87; SMNH 22378-79; type 449-2451. Horst (1918)
9. <i>Gymnonereis sibogae</i> (Horst, 1918)	Hartmann-Schröder (1996)
10. <i>Eunereis longissima</i> (Johnson, 1840)	Pettibone (1970); obs. pess. AM 22298
11. <i>Hediste diversicolor</i> (Muller, 1776)	León González & Solís-Weiss, 2000
12. <i>Imajimai nereis pacifica</i> León González & Solís-Weiss, 2000	Chamberlin (1919)
13. <i>Kainonereis alata</i> Chamberlin, 1919	Pettibone (1971)
14. <i>Kinberginereis inermis</i> (Hoagland, 1920)	Hartman (1945); Pettibone (1971); obs. pess. LACM AHF 912
15. <i>Laeonereis culveri</i> (Webster, 1879)	Day (1967)
16. <i>Leonnates persica</i> Wesenberg-Lund, 1949	
17. <i>Laevispinereis fujianensis</i> He & Wu, 1989	He & Wu (1989)
18. <i>Leptonereis laevis</i> Kinberg, 1866	Hartman (1945) Pettibone (1971)
19. <i>Lycastonereis indica</i> Nageswara Rao, 1981	Nageswara Rao (1981)
20. <i>Micronereides capensis</i> Day, 1963	Day (1963); Banse (1977); obs. pess. BMNH CR98-56t SMF 3778/1 Paxton (1983)
21. <i>Micronereis variegata</i> Claparède, 1863	
22. <i>Namalycastis abiuma</i> (Grube, 1872)	Glasby (1999); MCEM; AM 24249
23. <i>Namanereis quadraticeps</i> (Blanchard, 1849)	Glasby (1999)
24. <i>Neanthes vaali</i> Kinberg, 1866	Hutchings & Turvey (1984)
25. <i>Nectoneanthes oxypoda</i> (Marenzeller, 1879)	Imajima (1972)
26. <i>Nereis pelagica</i> Linnaeus, 1758	obs. pess.; AM 30, 31

27. <i>Nicon maculata</i> Kinberg, 1866	Pettibone (1971) obs. pess. AM 202509; TASM k1095;
28. <i>Olganereis edmondsi</i> (Hartman, 1954)	Hartman (1954); Hartmann-Schröder (1977); Hutchings & Reid (1990); obs. pess.; parátipo AM 18597; LACM-AHF Poly 845 Khlebovitch & Wu (1962)
29. <i>Paraleonnates uschakovi</i> Khlebovitch & Wu, 1962	
30. <i>Perinereis novahollandiae</i> Kinberg, 1866	Wu (1967)
31. <i>Platynereis dumerilli</i> Kinberg, 1866	obs. pess. MCEM
32. <i>Profundihyastis profundus</i> (Hartman, 1965)	Hartmann-Schröder (1977); obs. pess.; holótipo LACM-AHF Poly 841 Imajima (1972); Wu et. al. (1985); obs. pess. MCEM
33. <i>Pseudonereis gallapagensis</i> Kinberg, 1866	Pettibone (1971)
34. <i>Rullierinereis zebra</i> (Rullier, 1963)	
35. <i>Sinonereis heteropoda</i> Wu & Sun, 1979	Wu & Sun (1979)
36. <i>Solomonereis marauensis</i> Gibbs, 1971	Gibbs (1971) Hutchings & Reid (1991)
37. <i>Stenonereis martini</i> Wesenberg-Lund, 1958	Wesenberg-Lund (1948) obs. pess. BMNH
38. <i>Tambalagamia fauveli</i> Pillai, 1961	Pillai (1961); obs. pess. AHF- LACM 251 B; 11677; 11676 holótipo (BMNH – 1960:13:1)
39. <i>Tylonereis bogoyawleski</i> Fauvel, 1911	Wu et. al. (1985); obs. pess. AM 20273
40. <i>Tylorhynchus heterochetus</i> (Quatrefages, 1865)	Wu et. al. (1985); obs. pess. LACM AHF - N 5995-N 6820
41. <i>Unanereis macgregori</i> Day, 1967	Day (1967); obs. pess. holótipo BMNH 1961.14.4
42. <i>Websterinereis tridentata</i> (Webster, 1880)	Pettibone (1971)

Tabela 3. Instituições provedoras do material examinado.

Instituições	Sigla
Los Angeles County Museum, Allan Hancock Foundation	LACM-AHF
Australian Museum - Worms, Sydney	AM
British Museum of Natural History, London	BNHM
National Museum of Natural History, Washington D.C.	USMN
Museu do Centro de Estudos do Mar, Brasil	MCEM
Swedish Museum of Natural History	SMNH
Tasmanian Museum	TASM
Zoological Museum of Hamburg	ZMH

Resultados

Caracteres morfológicos

A seção a seguir apresenta um sumário de todos os dados morfológicos utilizados para gerar os caracteres para a análise cladística, indicados por números entre parênteses. Autapomorfias são incluídas, uma vez que fornecem informação diagnóstica para os terminais, podendo ser úteis para análises subsequentes de Nereididae.

Cabeça

Prostômio. O prostômio em *Ophiodromus* e *Dysponetus* é arredondado ou retangular e em *Micropodarke* é quadrangular, sempre sem sulcos ou fendas na região anterior. Nos Nereididae, a região anterior do prostômio (1) é usualmente inteira (Figuras 1a,b). Entretanto, alguns táxons (em *Ceratocephale*, *Dendronereides* e *Paraleonnates*) aparentemente apresentam uma profunda incisão (Figura 1b), que exhibe uma fina membrana de conexão quando examinada em espécimes com a probóscide evertida e o prostômio distendido. Discordamos de Glasby (1991), que codificou esta incisão como presente em *Stenonereis*, *Dendronereides*, *Tylorhynchus* e *Australonereis*. Todos os Nereididae possuem prostômio em forma de T-invertido (2), exceto *Micronereis* que tem prostômio arredondado.

Antenas. Entre os grupos externos, *Ophiodromus* e *Dysponetus* possuem três antenas, sendo um par lateral e uma antena mediana, enquanto *Micropodarke* possui apenas o par lateral. A maioria dos Nereididae tem um par de antenas laterais bem desenvolvidas, com exceção de *Namanereis malaitae* (Gibbs, 1971) e *Micronereis variegata* Claparède, 1863 que não possuem antenas, e *Unanereis macgregori* Day, 1963 que possui apenas uma antena mediana. Diferenças presença e número de antenas foram codificadas como: presença/ausência de antena mediana (3); antenas pareadas (4) e forma das antenas pareadas (5). Foram identificadas duas condições em relação à forma das antenas: cilíndricas e cônicas (Figuras 1a,b). Em alguns Nereididae, as antenas são inseridas próximo aos palpos (6) (Figura 1b), usualmente em táxons com a região anterior do prostômio fendida. Alguns Namanereidinae apresentam antenas inseridas próximo aos palpos, mas sem incisão anterior no prostômio.

Palpos. Todos os táxons terminais analisados, exceto *Micronereis*, têm palpos, com a porção basal chamada palpóforo e a porção distal chamada palpóstilo (7). Os palpos em

Micronereis diferem daqueles de outros Nereididae por ocuparem uma posição mais central e não possuírem palpóstilos. Foram denominados lábios superiores por Rullier (1954), lobos frontais por Fauchald & Belman (1972) e lobos epidermais por Banse (1977b). Entretanto, outros autores os têm considerado como palpos (Berkeley & Berkeley 1953, Hartman 1954, Reish 1961, Cantone 1971, Hartman-Schröder 1979, Paxton 1983). A forma dos palpóstilos pode mostrar alguma variação e Glasby (1991) referiu-se a eles como esféricos em *Namalycastis* e subcônicos nos demais (Figura 1a). Todos os táxons do grupo externo e a maioria do grupo-interno tem palpóstilos subcônicos. A forma dos palpóstilos (8) foi codificada como esférica, cônica e subcônica (Figura 1b).

Maxilas. Entre os grupos-externos, *Micropodarke* não possui maxilas (9) e *Dysponetus* tem maxilas que diferem daquelas encontradas nos Nereididae por serem mais delicadas e retas, possivelmente com uma orientação diferente. Contudo, as maxilas laterais pareadas de *Dysponetus* e aquelas de Nereididae são tratadas como homólogas. Há dentes (10) nas maxilas da maioria dos táxons de Nereididae (Figura 1c), como em *Nereis*, *Ceratonereis*, *Neanthes* e *Australonereis*.

Probóscide. Como em todos os Phyllodocida, a faringe dos Nereididae é uma probóscide axial muscular eversível (Rouse & Fauchald 1997), dividida em anéis oral e maxilar (Figura 1c). Entre os grupos-externos, *Micropodarke* e *Dysponetus* têm um anel oral terminal com papilas, enquanto em *Ophiodromus* o anel oral terminal possui apenas cílios. Em Nereididae, estes anéis podem ser lisos ou mostrar estruturas como paragnatas ou papilas, que aparecem em grupos em áreas denominadas de I-IV no anel maxilar e de V-VIII no anel oral. Papilas (11), como visualizadas nas Figuras 1b, d, podem estar presentes em vários táxons, como em *Ceratocephale*. Podem estar distribuídas nos diferentes anéis da probóscide (12-14) e aparecerem solitárias (Figuras 1b,d) ou em tufos (15). As paragnatas (16) são definidas como denticulos esclerotizados e sua presença também foi codificada para cada anel (17-18). Podem estar distribuídas de várias formas, apenas no anel oral, apenas no maxilar ou em ambos (Figura 1c). Quanto à forma, as paragnatas podem ser em barra (19), pectinadas (20), em bastão (31), cônica (22) e em coroa (23) (Figuras 1d).

As espécies do gênero *Micronereis* têm uma probóscide que não é totalmente eversível. Entretanto, possuem estrutura e maxilas similares aos demais Nereididae. Segundo Paxton (1983), as paragnatas da parte anterior do tubo bucal corresponderiam àquelas do anel oral típico dos Nereididae, e aquelas da parte posterior às do anel

maxilar. Em consequência, a nomenclatura convencionalmente utilizada para a família deveria ser igualmente aplicada a *Micronereis*. O presente trabalho adota este procedimento, considerando a probóscide de *Micronereis* homóloga a dos demais Nereididae.

Corpo

Região anterior. Os grupos-externos e a maioria dos Nereididae apresentam o corpo cilíndrico e de largura uniforme na região anterior, afilando-se na direção posterior. Por outro lado, *Australonereis* e *Laeonereis*, entre outros, possuem a região anterior alargada ou achatada (24).

Manchas glandulares. Alguns Nereididae podem apresentar manchas glandulares nos parapódios (25), como em *Nicon* e *Laeonereis*. Estas estão ausentes nos grupos-externos.

Anel aqueto. A região imediatamente atrás do prostômio forma um anel distinto e sem a presença de cerdas, evidente em todos os Nereididae (26) (Figuras 1a, b). Esta região é normalmente considerada peristomial (Fauchald 1977, Fitzhugh 1987, Glasby 1991, 1999). Em Nereididae, é aparentemente fundida ao primeiro segmento, como evidenciado pela origem distinta dos cirros dorsais anteriores (=cirros tentaculares) durante o desenvolvimento dos animais. Entretanto, não se sabe com segurança se esta região é de fato originada pela fusão do primeiro segmento com o peristômio, como descrito pela maioria dos autores (Blake 1975, Glasby 1993, Rouse & Fauchald 1997) ou se representa os dois primeiros segmentos, como sugerido por Pleijel & Dahlgren (1998). Baseado nos argumentos referentes ao cirro dorsal, no tópico a seguir, assume-se que o chamado anel aqueto representa os segmentos 1 e 2. Na maioria dos Nereididae, esse anel aqueto possui tamanho similar ao primeiro setígero, podendo ser menor, como em *Ceratocephale*, mas sempre formando um anel. Em *Eunereis* e *Laevispinereis*, esse anel é duas vezes maior que o primeiro setígero, projetando-se ventralmente (27). Nos grupos-externos, a região equivalente a este anel não é conspicua.

Cirros anteriores. A nomenclatura proposta por Pleijel (1998) foi seguida para essas estruturas que são modificadas quando comparadas com os cirros dos segmentos subsequentes. Com isto, o termo cirro tentacular é abandonado. A origem do primeiro par de cirros dorsais anteriores tem sido estudada por vários autores (Reish 1954, 1957, Gilpin-Brown 1959, Smith 1964, Mazurkiewicz 1975, Cazaux 1968, Blake 1975) que os

apontam como de origem pré-segmentar. Pleijel & Dahlgren (1998) consideram o tema controverso, sugerindo que os trabalhos anteriores estão baseados em generalizações. Adotou-se essa posição e o primeiro par de cirros dorsais anteriores foi tratado como homólogo àqueles encontrados em Hesionidae e Chrysopetalidae, que é de origem segmentar. Isto afeta a codificação dos caracteres sobre cirros dorsais nos segmentos seguintes (41-44). Cirros anteriores modificados (cirros tentaculares) (28-32) ocorrem dorsalmente dos segmentos 1 ao 5 e ventralmente dos segmentos 1 ao 3 em *Ophiidromus* e *Micropodarke*. No grupo interno, cirros anteriores modificados dorsais e ventrais ocorrem no anel aqueto (= segmentos 1 e 2), com o segundo par ventral ausente em *Namanereis*. Tanto os grupos-externos como o interno usualmente possuem cirróforos (33) suportando os cirros dorsais anteriores, condição ausente apenas em *Micronereides*.

Cirros dorsais e ventrais. Todos os terminais considerados têm parapódios com cirros dorsal e ventral. Cirro dorsal anelado (34) ocorre nos grupos externos *Micropodarke* e *Ophiidromus*. Entre os Nereididae, o cirro dorsal mostra considerável variação quanto à presença de cirróforo (36) e a forma do cirróforo (37), que pode ser ramificada, cilíndrica ou expandida. Alguns táxons têm cirróforos, definidos como uma “projeção basal no qual um cirro ou tentáculo é montado” (Glasby 2001). No entanto, o que se observa na literatura sobre a família é que não existe concordância sobre quais táxons seriam de fato providos de cirróforos. Fitzhugh (1987) considerou que os cirróforos estão presentes em *Stenonereis* (Figura 3a), *Tylorhynchus* (Figura 3b), *Ceratocephale* (Figura 3c), *Gymnionereis* (Figuras 3d-f), *Tambalagama* (similar à *Gymnionereis*) e *Micronereis*. Glasby (1991) considerou cirróforos apenas as estruturas encontradas em *Ceratocephale*, *Tambalagama* and *Gymnionereis*. De acordo com esse autor, as estruturas encontradas em *Tylorhynchus* estão situadas numa posição mais ventral que os demais cirróforos; sugeriu ainda que as mesmas corresponderiam à lígula notopodial, com base no trabalho de Pettibone (1971). Entretanto, Pettibone (1971: 43, 44) apesar de comentar sobre a posição, chamou-as de “large thick cirrophores” e as utilizou para caracterizar *Tylorhynchus*. Em *Stenonereis*, elas são em forma de folha, assemelhando-se àquelas encontradas em Namanereidinae. Embora concordemos com Glasby (1999) em relação à ausência de cirróforos em *Micronereides*, consideramos tanto *Stenonereis* quanto *Tylorhynchus* como portadores de cirróforos.

Fauvel (1936) introduziu o termo cirro dorsal para a estrutura que Horst (1918) chamou de lígula notopodial dorsal em sua descrição de *Gymnionereis*. Em sua descrição de *Tambalagama*, Pillai (1961) referiu-se à mesma estrutura como “cirro duplo”. O termo cirro dorsal duplo/acessório tem sido mantido também na literatura mais recente

(Hylleberg & Nateewathana 1988, Hutchings & Reid 1990). O termo cirro dorsal acessório não foi utilizado, uma vez que este não é conectado ao cirro, e a estrutura foi de denominada como uma projeção do cirróforo (38).

Entre os Nereididae, alguns táxons são providos de cirro ventral duplo (39) (Figura 3d,e). Assim como para as projeções notopodiais dos cirróforos, a terminologia varia imensamente para o cirro ventral duplo, incluindo 'cirro ventral bífido' (Banse 1977), 'lígula ventral + cirro ventral' (Hylleberg & Nateewathana 1988), 'lígula ventral próxima ao cirro ventral' (Pettibone 1970), 'cirro ventral bifurcado' (Imajima 1972) e 'cirro ventral duplo' (Hartman 1974, Hylleberg & Nateewathana 1988). Pettibone (1970) sugeriu que a projeção mais dorsal seria de fato homóloga à lígula neuropodial que teria migrado para a posição ventral. Entretanto, os táxons que possuem o cirro ventral duplo também possuem a lígula neuropodial ventral. Desta forma, o argumento parece pouco fundamentado. A despeito da sua origem, estas estruturas representam um argumento de homologia primária e a elas nos referimos como cirro ventral duplo.

Lígulas notopodiais. São chamadas de lígulas notopodiais quaisquer projeções dos lobos não diretamente suportadas por acículas (Figura 4a). Por outro lado, as projeções diretamente suportadas por acículas são chamadas lobos ou lóbulos. Lígulas notopodiais (40) estão ausentes nos grupos-externos. Entre os Nereididae, as lígulas notopodiais estão ausentes em Namanereidinae (Figura 4b), *Micronereis*, *Ceratocephale*, *Gymnonereis*, *Tambalagamia* e *Tylorhynchus*. Os caracteres utilizados aqui são a presença ou ausência das lígulas e a variação (41) de sua forma ao longo do corpo (Figura 4c). Alguns táxons, como *Nereis pelagica*, têm uma lígula notopodial mediana (42).

Lóbulo e lígulas neuropodiais. Os representantes dos grupos-externos não possuem lígulas como aquelas vistas no grupo interno, possuindo apenas um lóbulo neuropodial acicular. Por outro lado, os Nereididae possuem lóbulo neuropodial conspicuo (43), que pode ser único, como na maioria dos táxons, bilobado, multilobado ou lamelar e achatado. Uma lígula neuropodial (44) ocorre na maioria dos táxons, mas está ausente em *Namalycastis* e *Tylorhynchus* (Figuras 3b e 4b).

Projeções dorsais e ventrais. Todos os grupos-externos têm as regiões dorsal e ventral lisas, sem projeções. Alguns Nereididae possuem projeções dorsais (45-47), que podem ser dobras como em *Tambalagamia* ou apenas cristas como em *Ceratocephale*. A região ventral pode ter projeções ventrais carnosas como em *Australonereis*.

Cerdas e acículas

Tipos de cerdas e distribuição. As cerdas dos poliquetas originam-se em feixes parapodiais. Os Nereididae podem exibir diferentes padrões de distribuição destas feixes, como fileiras múltiplas curvadas ou fileiras simples (Glasby 1991). De acordo com Glasby (1999), todos os Namanereidinae têm feixes simples em posição subacicular e fileiras em posição supra-acicular. Entretanto, na maioria das vezes não é possível identificar tais padrões com base apenas nas descrições publicadas. Na ausência de representantes de todos os terminais, referimo-nos à posição das cerdas em relação à acícula como supra- e subaciculares (Figura 4a, c). Entre os terminais do grupo-interno, as cerdas são distribuídas uniformemente ao longo do corpo em feixes supra-aciculares no notopódio e supra- e subaciculares no neuropódio. No entanto, alguns táxons, como *Ceratocephale* e *Gymnonereis*, têm feixes numerosos de cerdas nos 10-15 primeiros setígeros (48) e são providos de feixes notopodiais subaciculares. Hutchings & Reid (1990) registraram a presença de notocerda subacicular quando descreveram *Ceratocephale pacifica* e *Gymnonereis myniami*. Entretanto, este caráter não havia sido notado como uma provável homologia, procedimento que adotamos aqui. Os grupos externos têm o mesmo padrão que a maioria dos táxons do grupo-interno, com feixes supra-aciculares no notopódio e supra- e subaciculares no neuropódio.

As cerdas podem ser compostas (49) ou simples (55) (Figuras 5a-e;f). Entre os grupos-externos, *Micropodarke* não tem notocerda, possuindo neurocerda compostas, enquanto *Ophiodromus* e *Dysponetus* têm notocerda simples e neurocerda compostas. Todos os representantes da família Nereididae têm cerdas compostas, tanto notopodiais quanto neuropodiais. Contudo, uma ou duas cerdas simples e robustas podem estar presentes em táxons como *Hediste*.

A presença e o tipo de articulação das cerdas compostas, a forma da lâmina e o serrilhamento da lâmina fornecem variações informativas. A articulação pode ser homogonfa (Figuras 5a,e), sesquigonfa (Figura 5c) ou heterogonfa (Figuras 5b e d). As lâminas podem ser espiníferas (Figuras a,b e c) ou falcíferas (Figuras 5 b,d,e). A maior parte das cerdas mostra serrilhamento na lâmina (Figuras 5 a-e), que pode estar ausente em alguns táxons. Alguns táxons, como *Rullierinereis* e *Ceratonereis*, têm cerdas com dentes (Figura 5e).

Diversos caracteres foram delineados de acordo com a posição e tipo de articulação, como por exemplo notocerda supra-acicular homogonfa (50), posição e tipo de lâmina e notocerda supra-acicular espinífera (51). No total foram codificados 14 caracteres para a ocorrência de cerdas (49-62).

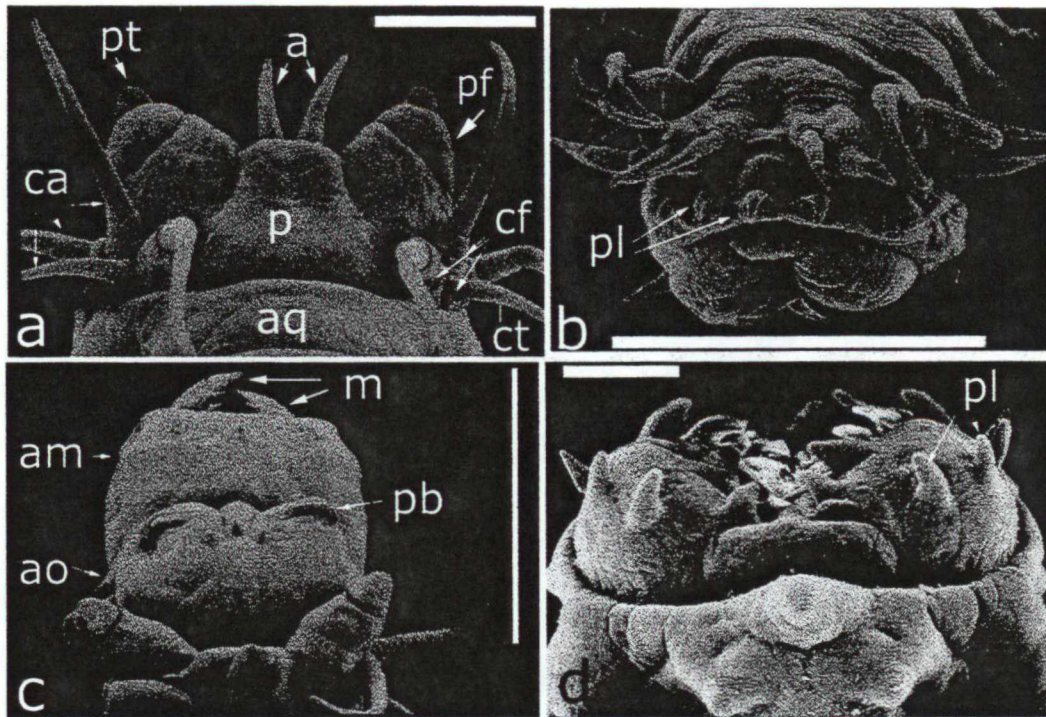
Acículas. O número e a forma das acículas não mostram muita variabilidade em Nereididae. Contudo, a posição e o primeiro setífero em que aparecem podem ser informativos. Os grupos-externos têm noto- e neuroacícula em lobos distintos, como na maioria dos Nereididae (Figura 6a), com exceção de *Namalycastis* e *Namanereis*. A notoacícula aparece a partir do segmento 5 nos grupos-externos *Micropodarke* e *Ophiadromus*, e a partir do segmento 3 em *Dysponetus*. Namanereidinae tem uma notoacícula ventralmente posicionada, sustentando o neuropódio junto com a neuroacícula, ao longo do corpo (Figura 6b). Além de Namanereidinae, alguns táxons como *Stenoninereis*, *Tylorhynchus*, *Paraleonnates* e *Leonnates*, podem ter notoacícula no neuropódio, limitada aos segmentos 3 e 4. Em todos os outros, a notoacícula suporta o lóbulo notopodial, aparecendo a partir do segmento 5. Dessa forma, a característica notoacícula (63-64) foi codificada quanto à presença e quanto à posição.

Caracteres morfológicos não utilizados

Cirros anais. Todos os Nereididae e grupos-externos têm um único par de cirros anais, cuja forma admite pouca variação. A maioria dos táxons apresenta cirros anais cônicos, com alguma variação no comprimento e largura. Glasby (1999) identificou diferenças entre estes cirros e os utilizou em sua análise; entretanto, como não foi possível obter informações sobre o caráter para muitos dos táxons aqui analisados, o caráter não foi considerado.

Forma do pigídio. Glasby (1999) reconheceu um pigídio com margem com várias incisões para *Namalycastis* e um com borda tripartida e dois largos lobos laterais em *Namanereis*. Não utilizamos o caráter devido à dificuldade de conseguir informações para todos os terminais, uma vez que é comum que o animal autotomize a região posterior durante os processos rotineiros de coleta e triagem.

Mecanismos reprodutivos e caracteres sexuais. Há muita informação disponível sobre mecanismos reprodutivos de Nereididae, infelizmente concentrada em poucos táxons.



Figuras 1 a-d. *Perinereis* sp. (MCEM), a. Vista dorsal anterior; *Gymmonereis crosslandi* (MCEM), b. vista dorsal da região com extremidade anterior da faringe evertida; *Perinereis* sp. c. vista dorsal da região anterior, mostrando paragnatas; *Dendronereis arborifera* (MCEM), d. vista dorsal da proboscide, com papilas. Escalas: a-c. 1 mm; d. 0.1 mm. **a.** antenas; **ao.** anel oral; **am.** anel maxilar; **aq.** anel aqueto; **ca.** cirros anteriores; **cf.** cirróforo; **ct.** cirróstilo; **p.** prostômio; **m.** maxilas; **pl.** papilas; **pb.** paragnatas em barra; **pf.** palpóforo, **pt.** palpóstilo.

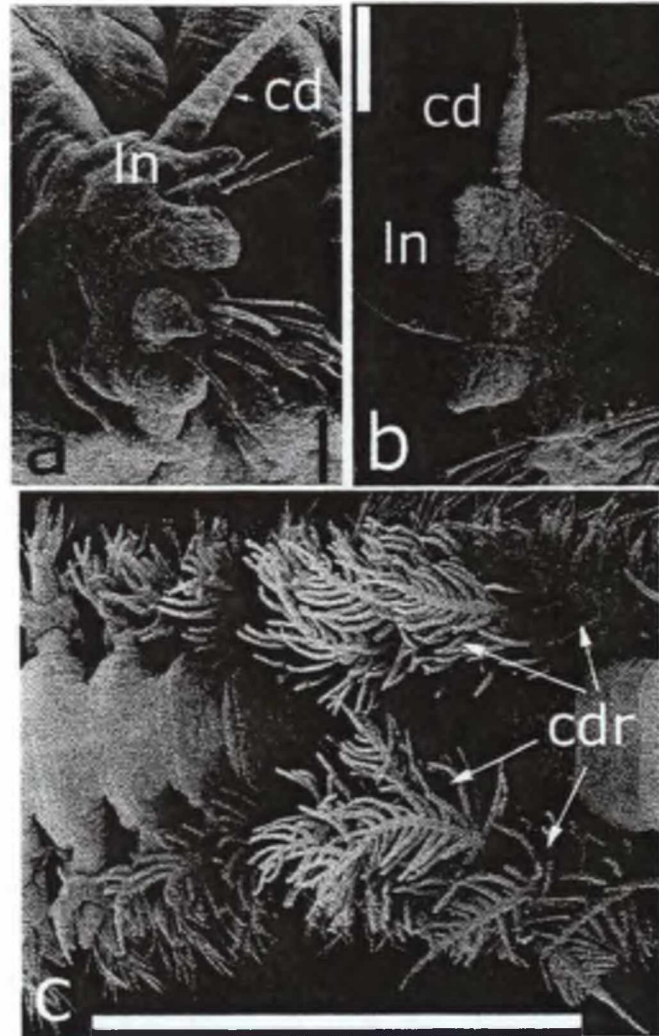


Figura 2 a-c. a. Parapódio com cirro dorsal inserido na base da lígula notopodial em *Australonereis ehlersi*; b. parapódio com cirro dorsal inserido na região distal em *Perinereis* sp.; c. cirro dorsal ramificado em *Dendronereis arborifera* (MCEM); Escalas: a-b. 0.1 mm; c. 1 mm. **cd**. cirro dorsal; **ln**. lígula notopodial; **cdr**. cirro dorsal ramificado.

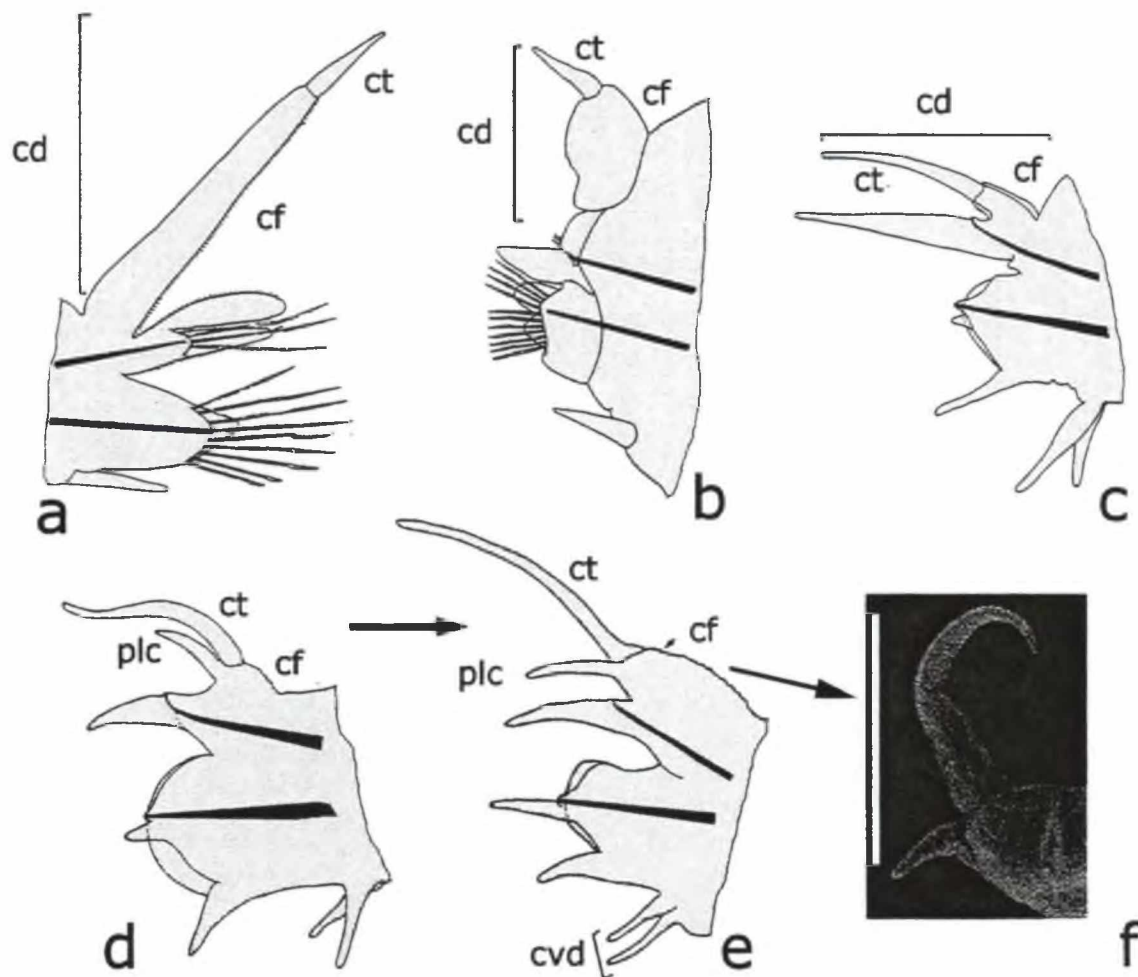


Figura 3 a-f. Cirróforos notopodiais em Nereididae. a. *Stenoninereis martini*; b. *Tylorhynchus heterochaetus*; c. *Ceratocephale andaman*; d-e. *Gymnonereis phuketensis*; f. *Gymnonereis crosslandi* (MCEM). a-b. Modificado a partir de Pettibone (1970) e d-e a partir de Hylleberg & Nateewathana (1988). Escalas: f. 1 mm. **cd.** cirro dorsal; **ct.** cirróstilo; **cf.** cirróforo; **cvd.** cirro ventral duplo; **plc.** projeção lateral do cirróforo (= cirro dorsal acessório).

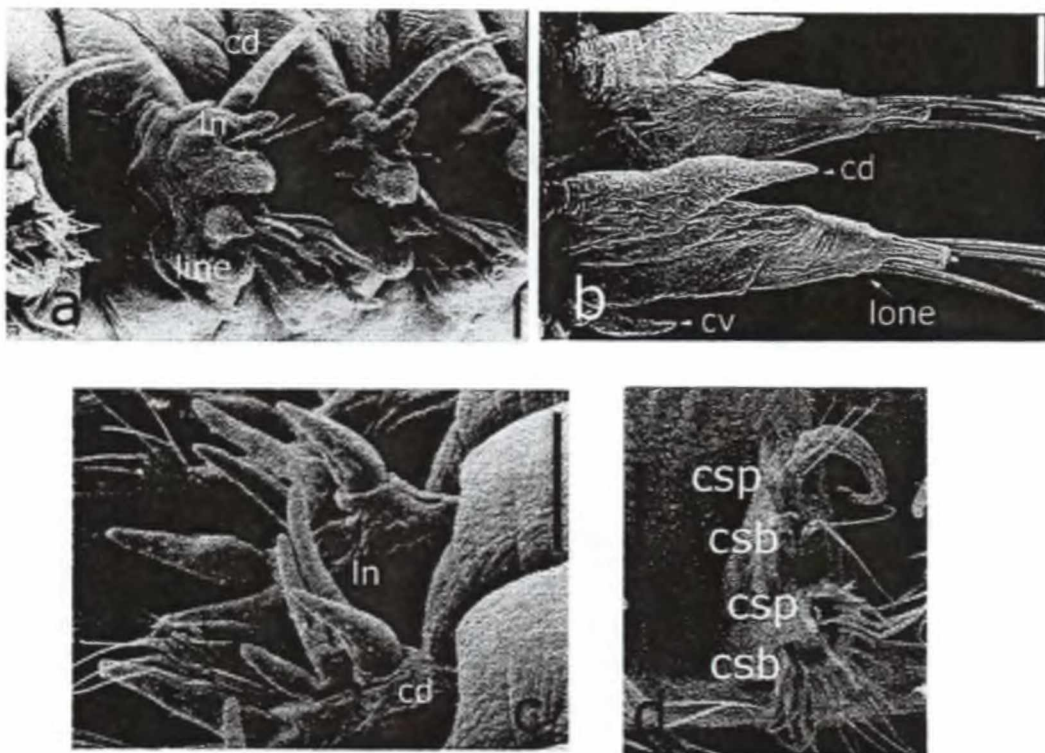


Figura 4 a-d. a. Parapódios com noto- e neuropódio em *Australonereis ehlersi*; b. parapódios com neuropódio conspícuo e notopódio limitado em *Namalycastis abiuma* (AMW); c. lígula notopodial modificada em *Dendronereides zululandica* (MCEM); d. parapódio mostrando distintos feixes de cerdas supra- e subaciculares. Escalas: a-d. 0.1 mm. **cd.** cirro dorsal; **cv.** cirro ventral; **csb.** cerdas subacicular; **csp.** cerdas supra-acicular; **ln.** lígula notopodial; **lone.** lóbulo neuropodial; **line.** lígula neuropodial;

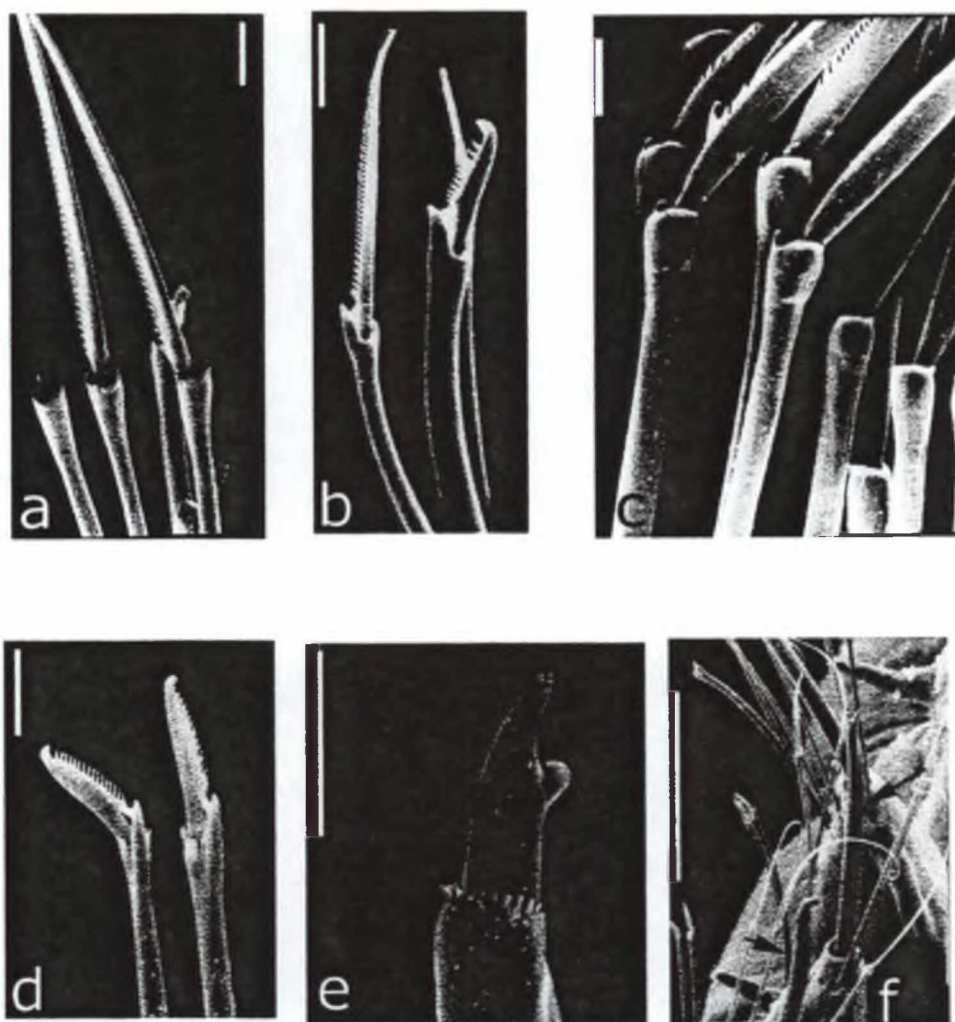


Figura 5 a-f. Cerdas homogonfas espinígeras; b. cerda heterogonfa espinígera; c. sesquigonfa espinígera; d. cerda heterogonfa falcígera; e. cerda homogonfa falcígera ; f. cerda simples. Escalas: a-e. 10 mm e f. 0.1 mm.

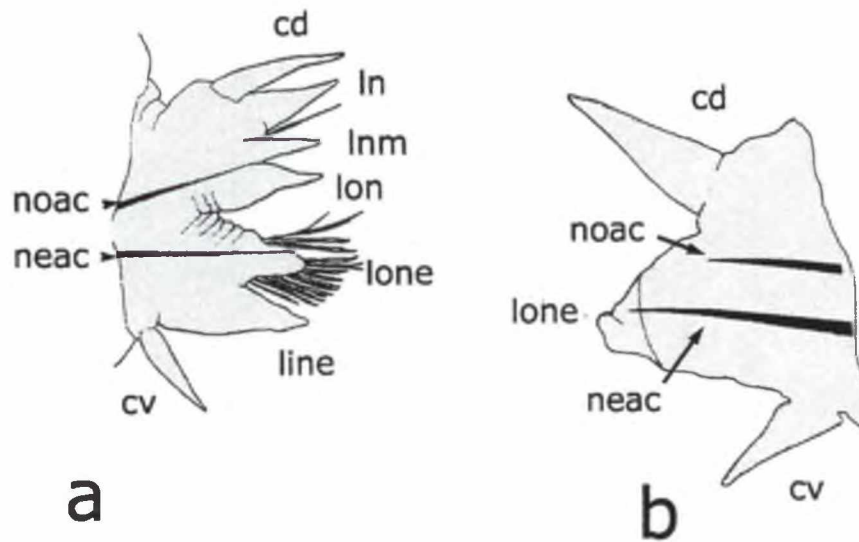


Figura 6 a-b. a. Parapódio com noto- e neuroacícula em lobos distintos (Modificado de Imaijima (1972); b. parapódio com noto- e neuroacícula no neuropódio (modificado de Glasby (1999). **cd.** cirro dorsal; **cv.** cirro ventral; **ln.** lígula notopodial; **lnm.** lígula notopodial mediana; **lon.** lóbulo notopodial; **lone.** lóbulo neuropodial; **line.** lígula neuropodial; **noac.** notoacícula; **neac.** neuroacícula.

Tabela 4. Caracteres utilizados na análise cladística de Nereididae e grupos externos. CDA. cirro anterior; CVA. cirro ventral anterior; CV. cirro ventral.

- | | |
|----------------------------------|---|
| 1. Região anterior do prostômio | 17. Paragnatas no anel oral |
| 0 inteiro | 0 ausentes |
| 1 fendido | 1 presentes |
| 2. Forma do prostômio | 18. Paragnatas no anel maxilar |
| 0 quadrangular | 0 ausentes |
| 1 T-invertido | 1 presentes |
| 3. Antena mediana | 19. Paragnatas em forma de barras |
| 0 ausente | 0 ausentes |
| 1 presente | 1 presentes |
| 4. Antenas pareadas | 20. Paragnatas pectinadas |
| 0 ausentes | 0 ausentes |
| 1 presentes | 1 presentes |
| 5. Forma das antenas pareadas | 21. Paragnatas em forma de bastão |
| 0 cilíndricas | 0 ausentes |
| 1 cônicas | 1 presentes |
| 6. Inserção das antenas pareadas | 22. Paragnatas cônicas |
| 0 distante da base dos palpos | 0 ausentes |
| 1 próxima a base dos palpos | 1 presentes |
| 7. Palpóstilos | 23. Paragnatas em forma de coroa |
| 0 ausentes | 0 ausentes |
| 1 presentes | 1 presentes |
| 8. Forma dos palpóstilos | 24. Região anterior (setígeros 1-15) |
| 0 esféricos | 0 cilíndrica |
| 1 subcônicos | 1 achatada dorso-ventralmente |
| 2 cônicos | 25. Manchas glandulares |
| 9. Maxilas | 0 ausentes |
| 0 ausentes | 1 presentes |
| 1 presentes | 26. Anel aqueto |
| 10. Borda das maxilas | 0 ausente |
| 0 lisa | 1 presente |
| 1 serrilhada | 27. Tamanho do anel aqueto |
| 11. Papilas na faringe | 0 similar ao segmento que se segue |
| 0 ausentes | 1 muito mais largo do que o segmento seguinte |
| 1 presentes | 2 mais curto do que o segmento seguinte |
| 12. Papilas em anel terminal | 28. CDA segmento 3 |
| 0 ausentes | 0 ausente |
| 1 presentes | 1 presente |
| 13. Papilas no anel oral | 29. CDA segmento 4 |
| 0 ausentes | 0 ausente |
| 1 presentes | 1 presente |
| 14. Papilas no anel maxilar | 30. CDA segmento 5 |
| 0 ausentes | 0 ausente |
| 1 Presentes | 1 presente |
| 15. Distribuição das papilas | 31. CVA segmento 2 |
| 0 solitárias | 0 ausente |
| 1 agregadas | 1 presente |
| 16. Paragnatas | 32. CVA segmento 3 |
| 0 ausentes | 0 ausente |
| 1 presentes | 1 presente |
| | 33. Cirróforos CDA |
| | 0 ausentes |
| | 1 presentes |

Tabela 4. Caracteres utilizados na análise cladística de Nereididae e grupos externos. CDA. cirro anterior; CVA. cirro ventral anterior; CV. cirro ventral.

- | | |
|----------------------------------|---|
| 1. Região anterior do prostômio | 17. Paragnatas no anel oral |
| 0 inteiro | 0 ausentes |
| 1 fendido | 1 presentes |
| 2. Forma do prostômio | 18. Paragnatas no anel maxilar |
| 0 quadrangular | 0 ausentes |
| 1 T-invertido | 1 presentes |
| 3. Antena mediana | 19. Paragnatas em forma de barras |
| 0 ausente | 0 ausentes |
| 1 presente | 1 presentes |
| 4. Antenas pareadas | 20. Paragnatas pectinadas |
| 0 ausentes | 0 ausentes |
| 1 presentes | 1 presentes |
| 5. Forma das antenas pareadas | 21. Paragnatas em forma de bastão |
| 0 cilíndricas | 0 ausentes |
| 1 cônicas | 1 presentes |
| 6. Inserção das antenas pareadas | 22. Paragnatas cônicas |
| 0 distante da base dos palpos | 0 ausentes |
| 1 próxima a base dos palpos | 1 presentes |
| 7. Palpóstilos | 23. Paragnatas em forma de coroa |
| 0 ausentes | 0 ausentes |
| 1 presentes | 1 presentes |
| 8. Forma dos palpóstilos | 24. Região anterior (setígeros 1-15) |
| 0 esféricos | 0 cilíndrica |
| 1 subcônicos | 1 achatada dorso-ventralmente |
| 2 cônicos | 25. Manchas glandulares |
| 9. Maxilas | 0 ausentes |
| 0 ausentes | 1 presentes |
| 1 presentes | 26. Anel aqueto |
| 10. Borda das maxilas | 0 ausente |
| 0 lisa | 1 presente |
| 1 serrilhada | 27. Tamanho do anel aqueto |
| 11. Papilas na faringe | 0 similar ao segmento que se segue |
| 0 ausentes | 1 muito mais largo do que o segmento seguinte |
| 1 presentes | 2 mais curto do que o segmento seguinte |
| 12. Papilas em anel terminal | 28. CDA segmento 3 |
| 0 ausentes | 0 ausente |
| 1 presentes | 1 presente |
| 13. Papilas no anel oral | 29. CDA segmento 4 |
| 0 ausentes | 0 ausente |
| 1 presentes | 1 presente |
| 14. Papilas no anel maxilar | 30. CDA segmento 5 |
| 0 ausentes | 0 ausente |
| 1 Presentes | 1 presente |
| 15. Distribuição das papilas | 31. CVA segmento 2 |
| 0 solitárias | 0 ausente |
| 1 agregadas | 1 presente |
| 16. Paragnatas | 32. CVA segmento 3 |
| 0 ausentes | 0 ausente |
| 1 presentes | 1 presente |
| | 33. Cirróforos CDA |
| | 0 ausentes |
| | 1 presentes |

34. Anelacção nos cirros dorsais
 - 0 ausente
 - 1 presente
35. Forma dos cirros dorsais
 - 0 cilíndrica
 - 1 expandida
 - 2 ramificada
36. Cirróforos nos cirros dorsais
 - 0 ausentes
 - 1 presentes
37. Forma dos cirróforos
 - 0 cilíndricos/afilados
 - 1 expandidos
 - 2 ramificados
38. Expansão do cirróforo
 - 0 ausente
 - 1 presente
39. CV
 - 0 único
 - 1 duplo
40. Lígula notopodial
 - 0 ausente
 - 1 presente
41. Forma da lígula notopodial
 - 0 cônica/subcônica
 - 1 expandida
 - 2 ramificada
42. Lígula notopodial mediana
 - 0 ausente
 - 1 presente
43. Lóbulo neuropodial pós-cerdal conspícuo
 - 0 ausente
 - 1 unilobado
 - 2 bilobado
 - 3 multilobado
 - 4 lamelar e arredondado
44. Lígula neuropodial
 - 0 ausente
 - 1 presente
45. Projeções transverso-dorsais
 - 0 ausente
 - 1 presente
46. Forma das projeções dorsais
 - 0 cristas
 - 1 dobras
 - 2 papilas
47. Projeções carnosas ventrais
 - 0 ausente
 - 1 presente
48. Feixes cerdais na região anterior
 - 0 esparsos
 - 1 densos
49. Notocerca composta
 - 0 ausente
 - 1 presente
50. Notocerca composta supracicular
 - 0 homogonfa
 - 1 sesquigonfa
 - 2 heterogonfa
51. Notocerca composta supracicular
 - 0 espinígera
 - 1 falcígera
52. Notocerca composta subacicular
 - 0 ausente
 - 1 presente
53. Notocerca composta subacicular
 - 0 homogonfa
 - 1 sesquigonfa
 - 2 heterogonfa
54. Notocerca composta subacicular
 - 0 espinígera
 - 1 falcígera
55. Notocerca simples
 - 0 ausente
 - 1 presente
56. Neurocerdae composta supracicular
 - 0 ausente
 - 1 presente
57. Neurocerda composta supracicular
 - 0 homogonfa
 - 1 sesquigonfa
 - 2 heterogonfa
58. Neurocerdae composta supracicular
 - 0 espinígera
 - 1 falcígera
59. Neurocerda composta subacicular
 - 0 ausente
 - 1 presente
60. Neurocerda composta subacicular
 - 0 homogonfa
 - 1 sesquigonfa
 - 2 heterogonfa
61. Neurocerda subacicular composta
 - 0 espinígera
 - 1 falcígera
62. Neurocerda simples
 - 0 ausente
 - 1 presente
63. Notoacícula
 - 0 ausente em todos os segmentos
 - 1 ausente nos segmentos 1-4
 - 2 ausente nos segmentos 1-2
64. Posição da notocícula
 - 0 situada centralmente em todos em os segmentos
 - 1 situada ventralmente nos segmentos 3-4
 - 2 situada ventralmente em todos os segmentos

Tabela 5. Matriz de táxons e caracteres utilizados na análise cladística de Nereididae e grupos-externos.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34		
GRUPO EXTERNO																																				
<i>Dysponetus caecus</i>	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	?	0	0	0	1	0	1	0	
<i>Ophiodromus flexuosos</i>	0	0	1	1	0	1	1	1	0	?	0	?	0	0	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	?	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Micropodarke dubia</i>	0	0	0	1	0	1	1	1	0	?	1	1	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	?	1	1	1	1	1	1	1	
GRUPO INTERNO																																				
<i>Namalycastis abiuma</i>	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	1	2	0	0	0	1	0	1	0	
<i>Namanereis quadraticeps</i>	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	
<i>Tylorrhynchus heterochaetus</i>	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	
<i>Stenoninereis martini</i>	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	
<i>Australonereis ehlersi</i>	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	
<i>Websterinereis tridentata</i>	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	
<i>Rullierinereis zebra</i>	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	
<i>Olgonereis edmondsi</i>	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	
<i>Nicon maculata</i>	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	
<i>Dendronereides heteropoda</i>	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	
<i>Laeonereis culveri</i>	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	
<i>Tylonereis bogoyalwesi</i>	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	
<i>Micronereis variegata</i>	0	1	0	?	?	?	?	?	1	1	0	0	?	?	?	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	
<i>Sinonereis heteropoda</i>	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	
<i>Profundilycastis profundus</i>	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	
<i>Laevispinereis fujianensis</i>	0	1	0	1	0	0	1	1	1	?	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	
<i>Leonnates persica</i>	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	
<i>Dendronereis arborifera</i>	1	1	0	1	1	1	1	2	1	1	0	0	?	0	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	
<i>Kinberginereis inermis</i>	1	1	0	1	1	1	1	2	1	1	1	0	1	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	
<i>Micronereides capensis</i>	1	1	0	1	1	1	1	2	1	1	1	0	1	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	2	0	0	0	1	0	0	0	
<i>Ceratocephale loveni</i>	1	1	0	1	1	1	1	2	1	1	1	0	1	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	2	0	0	0	1	0	1	0	
<i>Gymnonereis sibogae</i>	1	1	0	1	1	1	1	2	1	0	1	0	1	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	
<i>Tambalagama fauveli</i>	1	1	0	1	1	1	1	2	1	0	1	0	1	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	2	0	0	0	1	0	1	0	
<i>Imajimanereis pacifica</i>	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	
<i>Unanereis macgregori</i>	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	?	?	?	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0
<i>Ceratonereis mirabilis</i>	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	?	0	?	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	0	1	0	
<i>Solomonereis marauensis</i>	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	?	?	?	1	0	1	0	0	0	0	?	?	0	1	1	2	0	0	0	1	0	1	0	
<i>Cheilonereis cyclurus</i>	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	?	0	?	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	
<i>Leptonereis laevis</i>	0	1	0	1	0	0	1	1	1	?	0	0	?	0	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	
<i>Eunereis longissima</i>	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	?	?	?	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	
<i>Hediste diversicolor</i>	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	?	?	?	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	
<i>Perinereis novahollandiae</i>	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	?	?	?	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	
<i>Platynereis dumerilli</i>	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	?	?	?	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	
<i>Pseudonereis galapagensis</i>	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	?	?	?	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	
<i>Nereis pelagica</i>	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	?	?	?	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	
<i>Neanthes vaali</i>	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	?	?	?	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	
<i>Nectoneanthes oxypoda</i>	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	?	?	?	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	

Tabela 5. Matriz de táxons e caracteres utilizados na análise cladística de Nereididae e grupos-externos. Continuação

	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	
GRUPO EXTERNO																															
<i>Dysponetus caecus</i>	0	1	0	0	0	0	?	0	0	0	0	?	0	0	0	?	?	0	?	?	1	1	2	1	1	2	1	0	1	0	
<i>Ophiodromus flexuosos</i>	0	1	0	0	0	0	?	0	0	0	0	?	0	0	0	?	?	0	?	?	1	1	2	0	1	2	0	0	1	0	
<i>Micropodarke dubia</i>	0	1	0	0	0	0	?	0	0	0	0	?	0	0	0	?	?	0	?	?	0	1	0	1	1	2	1	0	0	?	
GRUPO INTERNO																															
<i>Namalycastis abiuma</i>	2	0	?	0	0	0	?	0	0	0	0	?	0	0	1	1	0	0	?	?	0	1	?	?	1	2	?	0	2	2	
<i>Namanereis quadraticeps</i>	0	0	?	0	0	0	?	0	0	0	0	?	0	0	1	1	0	0	?	?	0	1	2	?	1	2	1	0	2	2	
<i>Tylorrhynchus heterochaetus</i>	0	1	0	0	0	0	?	0	2	0	0	?	0	0	1	1	0	0	?	?	0	1	?	0	1	2	0	0	1	0	
<i>Stenoninereis martini</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	?	0	0	1	0	0	0	?	?	0	1	?	0	1	2	?	0	2	1	
<i>Australonereis ehlersi</i>	0	0	?	0	0	1	0	1	0	1	0	?	1	0	1	0	0	0	?	?	0	1	0	?	1	?	?	0	1	0	
<i>Websterinereis tridentata</i>	0	0	?	0	0	1	0	1	1	1	0	?	0	0	1	0	0	0	?	?	0	1	?	?	1	2	?	1	1	0	
<i>Rullierinereis zebra</i>	0	0	?	0	0	1	0	0	0	1	0	?	0	0	1	0	?	0	?	?	0	0	0	0	1	?	?	0	1	0	
<i>Olganereis edmondsi</i>	0	0	?	0	0	1	0	0	0	1	0	?	0	0	1	0	0	0	?	?	0	1	?	?	1	2	?	0	1	0	
<i>Nicon maculata</i>	0	0	?	0	0	1	0	0	0	1	0	?	0	0	1	0	0	0	?	?	0	1	?	?	1	?	?	0	1	0	
<i>Dendronereides heteropoda</i>	0	0	?	0	0	1	2	0	0	0	0	?	0	0	1	0	0	0	?	?	0	1	0	?	1	0	?	0	1	0	
<i>Laeonereis culveri</i>	0	0	?	0	0	1	0	1	1	1	0	?	0	0	1	0	0	0	?	?	0	1	0	0	1	0	?	0	1	0	
<i>Tylonereis bogoyalweski</i>	0	0	?	0	0	1	1	0	0	1	0	?	0	0	1	1	0	0	?	?	0	1	0	0	1	?	0	0	1	0	
<i>Micronereis variegata</i>	0	0	?	0	0	0	?	0	0	0	0	?	0	0	1	0	0	0	?	?	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	
<i>Sinonereis heteropoda</i>	1	0	?	0	0	0	0	0	1	1	0	?	0	0	1	0	0	0	?	?	0	1	?	0	1	?	0	0	1	0	
<i>Profundilycastis profundus</i>	0	0	?	0	0	0	?	0	0	1	0	?	0	0	1	0	?	0	?	?	0	1	?	?	1	?	?	0	1	0	
<i>Laevispinereis fujianensis</i>	0	0	?	0	0	1	0	1	2	1	0	?	0	0	1	0	0	0	?	?	0	1	0	0	1	0	?	0	1	0	
<i>Leonnates persica</i>	0	0	?	0	0	1	0	1	0	1	0	?	0	0	1	0	0	0	?	?	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0
<i>Dendronereis arborifera</i>	0	1	2	0	0	1	0	1	3	1	0	?	0	0	1	1	0	0	?	?	0	1	?	0	1	?	0	0	1	0	
<i>Kinberginereis inermis</i>	0	0	?	0	0	1	0	0	2	1	0	?	0	0	1	0	0	0	?	?	0	1	0	0	1	1	0	0	2	1	
<i>Micronereides capensis</i>	0	0	?	0	1	0	?	0	0	1	0	?	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	
<i>Ceratocephale loveni</i>	1	1	1	0	1	0	0	0	4	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	
<i>Gymnonereis sibogae</i>	0	1	1	1	1	0	?	0	4	1	0	?	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	?	0	0	1	0	
<i>Tambalagama fauveli</i>	0	1	1	1	1	0	?	0	4	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	
<i>Imajimanereis pacifica</i>	0	0	?	0	0	1	0	0	0	1	0	?	0	0	1	0	0	0	?	?	0	1	?	?	1	?	?	0	1	0	
<i>Unanereis macgregori</i>	0	0	?	0	0	1	0	0	1	1	0	?	0	0	1	?	?	0	?	?	0	1	?	?	1	1	2	?	0	1	0
<i>Ceratonereis mirabilis</i>	0	0	?	0	0	1	0	0	1	1	0	?	0	0	1	1	?	0	?	?	0	1	?	?	1	2	?	0	1	0	
<i>Solomonereis marauensis</i>	0	0	?	0	0	1	0	0	1	1	0	?	0	0	1	0	?	0	?	?	0	1	?	?	1	2	1	0	1	0	
<i>Cheilonereis cyclurus</i>	0	0	?	0	0	1	1	0	1	1	0	?	0	0	1	0	0	0	?	?	0	1	?	?	1	2	?	0	1	0	
<i>Leptonereis laevis</i>	0	0	?	0	0	1	1	0	0	1	0	?	0	0	1	0	0	0	?	?	0	1	0	0	1	2	?	0	1	0	
<i>Eunereis longissima</i>	0	0	?	0	0	1	0	1	0	1	0	?	0	0	1	1	0	0	?	?	0	1	0	0	1	2	?	0	1	0	
<i>Hediste diversicolor</i>	0	0	?	0	0	1	0	1	0	1	0	?	0	0	1	1	0	0	?	?	0	1	?	?	1	2	?	0	1	0	
<i>Perinereis novahollandiae</i>	0	0	?	0	0	1	0	0	0	1	0	?	0	0	1	1	0	0	?	?	0	0	0	0	1	2	1	0	1	0	
<i>Platynereis dumerilli</i>	0	0	?	0	0	1	1	0	0	1	0	?	0	0	1	1	0	0	?	?	0	0	0	0	1	2	?	0	1	0	
<i>Pseudonereis galapagensis</i>	0	0	?	0	0	1	1	0	0	1	0	?	0	0	1	1	0	0	?	?	0	0	0	0	1	2	?	0	1	0	
<i>Nereis pelagica</i>	0	0	?	0	0	1	0	0	0	1	0	?	0	0	1	1	0	0	?	?	0	0	0	0	1	2	?	0	1	0	
<i>Neanthes vaali</i>	0	0	?	0	0	1	0	1	0	1	0	?	0	0	1	1	0	0	?	?	0	0	0	1	1	2	?	0	1	0	
<i>Nectoneanthes oxyopoda</i>	0	0	?	0	0	1	0	1	0	1	0	?	0	0	1	1	0	0	?	?	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	

A análise resultou em 3230 árvores mais parcimoniosas, com 225 passos, índice de consistência 0,56 e índice de retenção 0,64. O alto número de árvores mais parcimoniosas e consequentemente a baixa resolução das árvores de consenso resultam do alto número de homoplasias, exibido por muitos caracteres.

A informação contida nos cladogramas foi resumida utilizando consenso estrito (Figura 7) e consenso da maioria: que mantem todos os grupos encontrados em em uma determinada porcentagem, neste caso 50%, das árvores mais parcimoniosas resultantes (Figuras 8 e 9) e fornece a porcentagem de ocorrência para todos os clados. Existem inúmeras discussões sobre a utilização de árvores de consenso (ver Andenberg & Theler 1990 para uma visão a favor e Myiamoto 1985 para uma opinião contrastante).

Cinco grandes clados se repetiram em mais de 50% dos cladogramas obtidos (Figura 8). Alguns táxons apresentaram posição instável nas árvores mais parcimoniosas e se reuniram numa grande politomia basal na árvore de consenso, em relação ao nó 63. São eles, *Tylorhychus*, *Stenoninereis*, *Australonereis*, *Websterinereis*, *Rullierinereis*, *Olganereis*, *Nicon* e *Dendronereides*.

O clado Namanereidinae (Fig. 8) ocorreu em todos os cladogramas e teve sua monofilia indicada pela presença de palpóstilos esféricos (8), probóscide lisa (11), notoacícula ausente nos segmentos 1 e 2 (63) e ventral em todos os demais setígeros (64). Os Namanereidinae aparecem como grupo-irmão de todos os demais Nereididae, que formam um clado indicado pela presença de lígulas notopodiais e notoacículas dorsalmente dispostas ao longo do corpo. *Laeonereis* e *Tylonereis* formaram um clado indicado pela presença de papilas em tufo (15) e de manchas glandulares (25). O clado formado por *Laevispinereis* <-> *Gymmonereis* é indicado pela presença de papilas no anel oral (14), presença de paragnatas (16) e presença de lígula mediana (42).

O agrupamento originalmente proposto por Banse (1977) como *Gymmonereidinae*, formado pelos táxons *Ceratocephale*, *Tambalagama*, *Gymmonereis* e *Micronereides*, aparece em 100% dos cladogramas (Figura 8). Este clado é indicado por um anel aqueto mais curto que os seguintes (27), cirro ventral duplo (39), ausência de lígula notopodial (40), feixes de cerdas densos na região anterior (48) e presença de notocerdas subaciculares (52).

O clado mais apical entre os Nereididae (nó 54 nas Figuras 7-8) é sustentado pela ausência de papilas no anel maxilar (14), presença de paragnatas (16), presença de neurocerda subacicular heterogonfa (60) e presença de neurocerda subacicular falcígera (61).

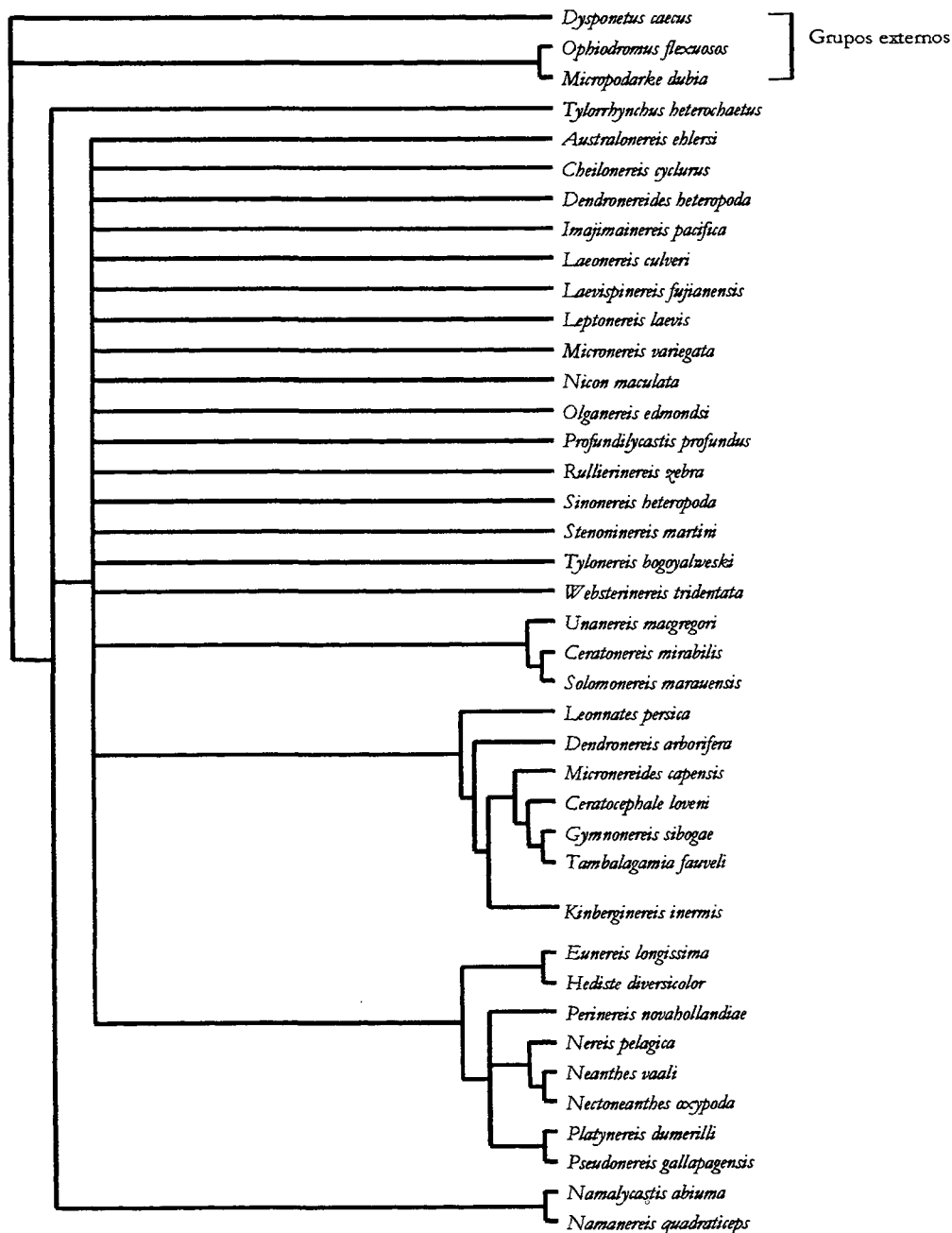


Figura 7. Árvore de consenso estrito obtida a partir de 3230 árvores mais parcimoniosas na análise de Nereididae e grupos externos, utilizando 64 em estados múltiplos e 40 táxons. A chave menor representa a subfamília Gymnonereidinae tal como proposta por Banse (1977b).

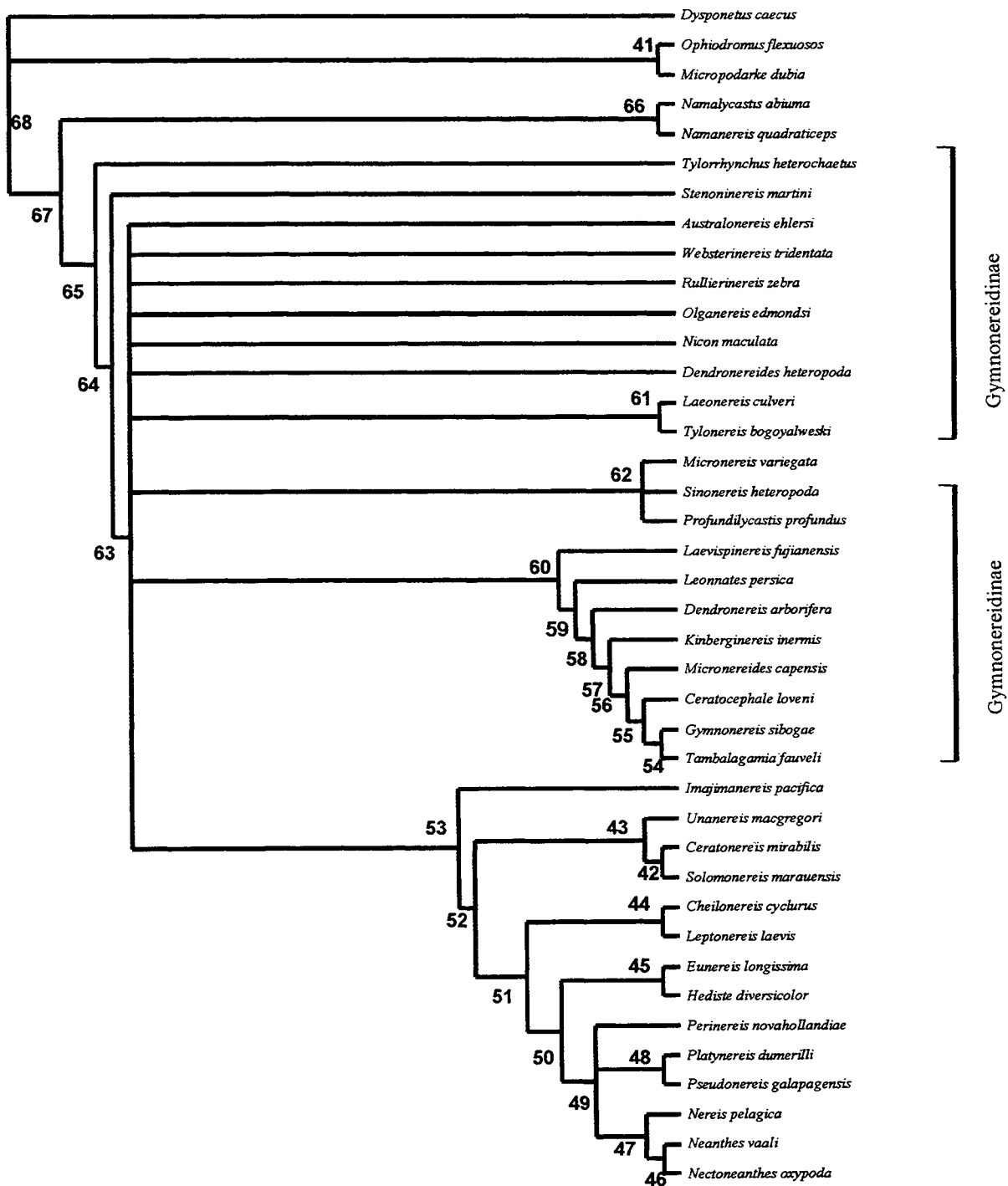


Figura 8. Árvore de consenso de maioria obtida a partir de 3230 árvores mais parcimoniosas na análise de Nereididae e grupos externos, utilizando 64 em estados múltiplos e 40 táxons. Os números em negrito representam os nós, cujos caracteres e transformações são apresentados na tabela 4. As chaves indicam a subfamília *Gymnonereidinae* conforme proposta de Fitzhugh (1987).

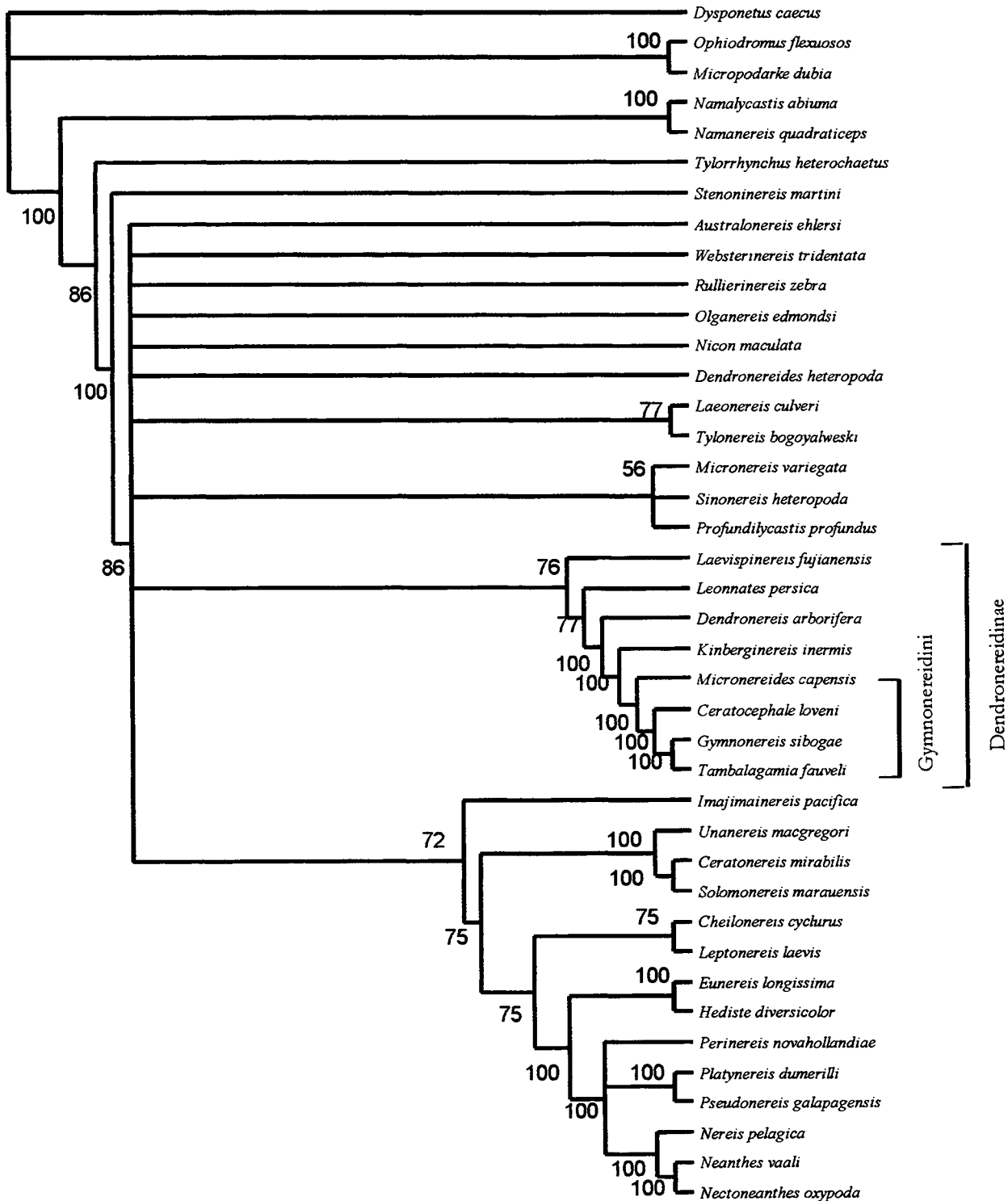


Figura 9. Árvore de consenso de maioria (50%) obtida a partir de 3230 árvores mais parcimoniosas na análise de Nereididae e grupos externos, utilizando 64 em estados múltiplos e 40 táxons. Os números representam a porcentagem de ocorrência para cada clado. A chave menor representa a subfamília Gymnonereidinae tal como proposta por Banse (1977b).

Tabela 4. Lista distribuição dos caracteres para o cladograma nas figuras 8 e 9. Todas as transformações (T) são especificadas. Otimização foi feita sob rotina ACCTRAN. **P.** passos; **CI.** índice de consistência; **T.** transformação.

Ramo	Táxon	Caráter	P	CI	T
nó 68 → <i>D. caecus</i>		3.	1	0.250	0 → 1
		55.	1	0.333	0 → 1
		58.	1	0.824	0 → 1
nó 68 → nó 41		9.	1	1.000	1 → 0
		28.	1	1.000	0 → 1
		29.	1	1.000	0 → 1
		30.	1	1.000	0 → 1
		32.	1	1.000	0 → 1
		34.	1	1.000	0 → 1
nó 41 → <i>O. flexuosus</i>		3.	1	0.250	0 → 1
		11.	1	0.125	1 → 0
		55.	1	0.333	0 → 1
		61.	1	0.852	1 → 0
nó 41 → <i>M. dubia</i>		57.	1	0.889	2 → 0
		58.	1	0.824	0 → 1
		63.	1	0.500	1 → 0
nó 68 → nó 67		2.	1	1.000	0 → 1
		12.	1	1.000	1 → 0
		13.	1	0.500	0 → 1
		14.	1	0.250	0 → 1
		26.	1	1.000	0 → 1
		49.	1	1.000	0 → 1
nó 67 → nó 65		6.	1	0.250	1 → 0
		61.	1	0.852	1 → 0
nó 65 → nó 64		40.	1	0.333	0 → 1
		50.	1	0.333	1 → 0
		57.	1	0.889	2 → 0
nó 64 → nó 63		36.	1	0.250	1 → 0
		37.	1	1.000	0 → 1
		44.	1	0.333	0 → 1
		60.	1	0.733	2 → 0
nó 63 → <i>A. ehlersi</i>		13.	1	0.500	1 → 0
		24.	1	0.200	0 → 1
		42.	1	0.143	0 → 1
		47.	1	1.000	0 → 1
nó 63 → nó 53		14.	1	0.250	1 → 0
		16.	1	0.200	0 → 1
		60.	1	0.733	0 → 2
		61.	1	0.852	0 → 1
nó 53 → nó 52		11.	1	0.125	1 → 0

Ramo	Táxon	Caráter	P	CI	T
nó 52 → nó 43		17.	1	0.333	1 → 0
		43.	1	0.400	0 → 1
		57.	1	0.889	0 → 1
		58.	1	0.824	0 → 1
nó 43 → nó 42		1.	1	0.500	0 → 1
		27.	1	0.333	0 → 2
nó 42 → <i>C. mirabilis</i>		6.	1	0.250	0 → 1
		50.	1	0.333	0 → 1
nó 42 → <i>S. marauensis</i>		22.	1	0.250	1 → 0
		25.	1	0.125	0 → 1
nó 43 → <i>U. macgregori</i>		3.	1	0.250	0 → 1
		4.	1	0.500	1 → 0
		24.	1	0.200	0 → 1
nó 52 → nó 51		10.	1	0.500	1 → 0
nó 51 → nó 44		41.	1	0.500	0 → 1
nó 44 → <i>C. cyclurus</i>		8.	1	0.667	1 → 0
		25.	1	0.125	0 → 1
		27.	1	0.333	0 → 1
		43.	1	0.400	0 → 1
nó 44 → <i>L. laevis</i>		16.	1	0.200	1 → 0
nó 51 → nó 50		50.	1	0.333	0 → 1
nó 50 → nó 45		42.	1	0.143	0 → 1
nó 45 → <i>E. longissima</i>		17.	1	0.333	1 → 0
		21.	1	1.000	0 → 1
		22.	1	0.250	1 → 0
		25.	1	0.125	0 → 1
nó 50 → nó 49		56.	1	0.500	1 → 0
nó 49 → nó 47		5.	1	0.500	0 → 1
		61.	1	0.852	1 → 0
nó 47 → nó 46		42.	1	0.143	0 → 1
nó 46 → <i>N. vaali</i>		58.	1	0.824	0 → 1
nó 46 → <i>N. oxypoda</i>		60.	1	0.733	2 → 1
nó 47 → <i>N. pelagica</i>		25.	1	0.125	0 → 1
nó 49 → <i>P. novahollandiae</i>		19.	1	0.500	0 → 1
nó 49 → nó 48		20.	1	1.000	0 → 1
		41.	1	0.500	0 → 1
nó 48 → <i>P. dumerilii</i>		3.	1	0.250	0 → 1
		22.	1	0.250	1 → 0
		25.	1	0.125	0 → 1
nó 48 → <i>P. gallapagensis</i>		19.	1	0.500	0 → 1
nó 63 → nó 60		14.	1	0.250	1 → 0
		16.	1	0.200	0 → 1
		42.	1	0.143	0 → 1
nó 60 → nó 59		1.	1	0.500	0 → 1
		5.	1	0.500	0 → 1
		17.	1	0.333	1 → 0
nó 59 → nó 58		6.	1	0.250	0 → 1
		8.	1	0.667	1 → 2

Ramo	Táxon	Caráter	P	CI	T
		16.	1	0.200	1 → 0
nó	58 → nó 57	24.	1	0.200	0 → 1
		42.	1	0.143	1 → 0
nó	57 → nó 56	27.	1	0.333	0 → 2
		39.	1	1.000	0 → 1
		40.	1	0.333	1 → 0
		48.	1	1.000	0 → 1
		52.	1	1.000	0 → 1
nó	56 → nó 55	36.	1	0.250	0 → 1
		43.	1	0.400	0 → 4
		45.	1	0.500	0 → 1
nó	55 → <i>C. loveni</i>	35.	1	0.667	0 → 1
nó	55 → nó 54	10.	1	0.500	1 → 0
		38.	1	1.000	0 → 1
		46.	1	1.000	0 → 1
nó	54 → <i>G. sibogae</i>	27.	1	0.333	2 → 0
		45.	1	0.500	1 → 0
		55.	1	0.333	0 → 1
nó	56 → <i>M. capensis</i>	33.	1	1.000	1 → 0
nó	57 → <i>K. inermis</i>	43.	1	0.400	0 → 2
		60.	1	0.733	0 → 1
		63.	1	0.500	1 → 2
		64.	1	0.667	0 → 1
nó	58 → <i>D. arborifera</i>	1.	1	0.125	1 → 0
		36.	1	0.250	0 → 1
		37.	1	1.000	1 → 2
		43.	1	0.400	0 → 3
		50.	1	0.333	0 → 1
nó	59 → <i>L. persica</i>	61.	1	0.852	0 → 1
nó	60 → <i>L. fujianensis</i>	27.	1	0.333	0 → 1
		43.	1	0.400	0 → 2
nó	63 → <i>D. heteropoda</i>	6.	1	0.250	0 → 1
		41.	1	0.500	0 → 2
		44.	1	0.333	1 → 0
nó	63 → nó 61	15.	1	1.000	0 → 1
		25.	1	0.125	0 → 1
nó	61 → <i>L. culveri</i>	24.	1	0.200	0 → 1
		42.	1	0.143	0 → 1
		43.	1	0.400	0 → 1
nó	61 → <i>T. bogoyalweski</i>	41.	1	0.500	0 → 1
		50.	1	0.333	0 → 1
nó	63 → nó 62	11.	1	0.125	1 → 0
		22.	1	0.250	1 → 0
		23.	1	1.000	0 → 1
		40.	1	0.333	1 → 0
nó	62 → <i>M. variegata</i>	4.	1	0.500	1 → 0
		7.	1	1.000	1 → 0
		16.	1	0.200	0 → 1

Ramo	Táxon	Caráter	P	CI	T
		44.	1	0.333	1 → 0
nó 62	→ <i>S. heteropoda</i>	35.	1	0.667	0 → 1
		43.	1	0.400	0 → 1
nó 63	→ <i>N. maculata</i>	11.	1	0.125	1 → 0
nó 63	→ <i>O. edmodsi</i>	60.	1	0.733	0 → 2
nó 63	→ <i>R. zebra</i>	11.	1	0.125	1 → 0
		25.	1	0.125	0 → 1
		56.	1	0.500	1 → 0
nó 63	→ <i>W. tridentata</i>	14.	1	0.250	1 → 0
		42.	1	0.143	0 → 1
		43.	1	0.400	0 → 1
		60.	1	0.733	0 → 2
		62.	1	1.000	0 → 1
nó 64	→ <i>S. martini</i>	11.	1	0.125	1 → 0
		24.	1	0.200	0 → 1
		63.	1	0.500	1 → 2
		64.	1	0.667	0 → 1
nó 65	→ <i>T. heterochaetus</i>	25.	1	0.125	0 → 1
		43.	1	0.400	0 → 2
nó 67	→ nó 66	8.	1	0.667	1 → 0
		11.	1	0.125	1 → 0
		36.	1	0.250	1 → 0
		63.	1	0.500	1 → 2
		64.	1	0.667	0 → 2
nó 66	→ <i>N. abiuma</i>	27.	1	0.333	0 → 2
		35.	1	0.667	0 → 2

Discussão

Existe uma hipótese explícita de filogenia dos Nereididae, que inclui todos os gêneros, proposta por Fitzhugh (1987) e que identificou algumas tendências evolutivas: a) a transformação dos parapódios com notopódios reduzidos em Namanereidinae até parapódios totalmente birremes em Gymnonereidinae e Nereidinae; b) o progressivo aumento nas lígulas parapodiais, ausentes em Namanereidinae e c) a progressiva ocorrência de estruturas probosciciais, ausentes em Namanereidinae, mas presentes sob a forma de papilas em alguns gêneros de Gymnonereidinae e de paragnatas em Nereidinae. Namanereidinae foi considerada monofilética, sem a indicação explícita de qualquer sinapomorfia. A presença de paragnatas foi indicada como sinapomorfia para Nereidinae e todos os táxons restantes foram referidos a Gymnonereidinae, sem indicação de sinapomorfias (Fitzhugh 1987). Ao analisar o cladograma de Fitzhugh, verificamos que a ausência de cirróforos sustentaria o clado tal como proposto por ele, característica que poderia ser indicada como a sinapomorfia para o grupo. A discussão a seguir considerará a validade destas interpretações evolutivas, com base no trabalho posterior de Glasby (1991) e em nossos próprios resultados.

Glasby (1991) fez uma análise dos Namanereidinae e Gymnonereidinae, incluindo oito dos 14 gêneros considerados por Fitzhugh (1987). Entre os táxons excluídos, estavam *Micronereides*, *Tambalagama*, *Ceratocephale* e *Gymnonereis*. O resultado mais importante de sua análise foi a indicação de “palpóstilos esféricos” e “notoacícula ventral ao longo de todo o corpo”, como sinapomorfias para Namanereidinae. A condição reduzida do notopódio foi considerada apomórfica, de modo que os demais Nereididae compartilhariam a condição plesiomórfica, notopódio desenvolvido, com os Hesionidae. Neste contexto, Glasby (1991) discordou claramente de Fitzhugh (1987) quanto à interpretação evolutiva do caráter notopódio reduzido. Consideram-se superficiais os argumentos de Glasby (1991) em relação aos Gymnonereidinae, uma vez que sua análise foi primariamente direcionada para os Namanereidinae, tanto que nenhuma sinapomorfia foi indicada para os Gymnonereidinae. Namanereidinae, grupo-irmão dos demais Nereididae de acordo com os resultados de nossa análise, compartilha com os grupos externos a ausência de lígulas notopodial e neuropodial (44). As lígulas surgem, portanto, como sinapomorfia para o clado formado por todos os outros Nereididae. Esta decisão implica a aceitação da perda secundária desse caráter em *Profundilycastis*, *Tylonereis* e *Micronereides* <-> *Tambalagama*.

A ausência de cirróforos (33) nos cirros anteriores, caráter considerado pela primeira vez na presente análise, é uma autapomorfia do gênero *Micronereides*. Os demais Nereididae compartilham com os táxons do grupo externo a condição plesiomórfica presença de cirróforos. Por outro lado, o próprio conceito de “cirróforo” nos cirros dorsais (36) é objeto de discussão entre os especialistas, como já visto na descrição dos caracteres. A postura de Glasby (1991), que considera os cirróforos ausentes em *Tylorhynchus* e *Stenonereis*, tornaria a distribuição do caráter mais parcimoniosa. A ausência seria uma sinapomorfia para a família e a presença seria a condição apomórfica em *Gymnionereis*, *Ceratocephale* e *Tambalagamia*. Como discutido neste capítulo, discordamos desta interpretação e consideramos como cirróforos as estruturas presentes tanto em *Tylorhynchus* como em *Stenonereis*. Desta forma, a presença de cirróforos é aqui considerada homoplástica, compartilhada com o grupo externo por *Tylorhynchus*, *Stenonereis*, *Dendronereis* e *Gymnionereidini* (com reversão em *Micronereides*).

A presença de projeções dorsais (45) pode ser considerada sinapomorfia adicional de *Ceratocephale*, *Tambalagamia* e *Gymnionereis*, se aceita como reversão em *Gymnionereis*. Todos os demais Nereididae compartilham a condição plesiomórfica região dorsal lisa.

A questão das relações filogenéticas entre papilas e paragnatas probosciciais parece ser particularmente polêmica nos Nereididae. Alguns táxons (*Leonnates* e *Paraleonnates*) podem apresentar o que parece ser uma papila com a região distal quitinizada, o que poderia sugerir que pertencessem a uma série de transformação. No entanto, a questão só será satisfatoriamente resolvida com a realização de análises ontogenéticas. Em relação às estruturas probosciciais, o arranjo proposto por Fitzhugh (1987) considera probóscide lisa, sem papilas ou paragnatas, como estado plesiomórfico e característico de *Namanereidinae*. Papilas surgiriam logo a seguir e a presença de paragnatas seria o estado apomórfico, característico dos *Nereidinae*. Segundo Glasby (1999), juvenis de *Namanereis amboinensis* (Pflugfelder, 1933) e *N. hummelick* Augener (1933) apresentam uma fileira de papilas diminutas, ainda que não visualizadas nos adultos. Para Glasby (1999), estas papilas parecem corresponder, devido à sua localização, àquelas presentes no anel oral de outros táxons. No entanto, seu alinhamento em fileira única ao redor do anel traz dúvidas quanto à sua homologia com as papilas de outros nereidídeos. Nestes, as papilas estão distribuídas em áreas bem definidas da probóscide, o que contraria o arranjo proposto por Fitzhugh (1987). Em resumo, a presença de papilas não se mostrou informativa no nível de generalidade analisado. Sua presença, indicada como caráter diagnóstico de *Gymnionereidinae* por Fitzhugh (1987), surge como homoplástica na presente

análise, estando presente independentemente em táxons com e sem paragnatas. As paragnatas, sinapomorfia de Nereidinae nas análises de Fitzhugh (1987) e Glasby (1991), também aparecem como homoplásticas em nossa análise.

A presença de dentes nas maxilas é condição plesiomórfica para o grupo-interno e maxilas lisas sugeriram duas vezes independentemente, em *Cheilonereis* e *Gymnonereis* <-> *Tambalagamia*.

A presença de densos feixes de cerdas na região anterior (48) e a presença de um feixe de notocerdas subaciculares (52) são sinapomorfias para Gymnonereidini. Todos os demais Nereididae compartilham as condições plesiomórficas, feixes esparsos na região anterior e um único feixe de cerdas notopodiais. Notocerdas homogonfas aparecem como a condição plesiomórfica no grupo-interno e notocerdas sesquigonfas aparecem como condição apomórfica, com evolução independente em *Unanereis* e Gymnonereidini. Por outro lado, a presença de cerdas exclusivamente homogonfas nos noto- e neuropódios, ao contrário do postulado por Banse (1977), é uma apomorfia, homoplástica, caracterizando os táxons *Laevispinereis* <-> *Tambalagamia* e *Laeonereis*+*Tylonereis*. Segundo Banse (1977), cerdas homogonfas seriam encontradas em “grupos mais primitivos” de Nereididae por serem o primeiro tipo de cerda a aparecer nas larvas da família. Cerdas homogonfas e heterogonfas ocorrem em todos os táxons analisados, tanto no feixe supra- quanto no subacicular, assim como cerdas espiníferas e falcíferas, exceto pela ausência apomórfica de cerdas heterogonfas e cerdas falcíferas *Laevispinereis* <-> *Tambalagamia*. O polimorfismo das neurocerdas dificultou o estabelecimento de uma série de transformação para o caráter.

O cirro ventral duplo (39) é sinapomorfia para *Micronereides* <-> *Tambalagamia* enquanto os demais Nereididae compartilham a condição plesiomórfica cirro ventral único. Alguns autores questionaram a homologia entre o cirro ventral duplo e o cirro ventral único (Pettibone 1970, Hylleberg & Nateewhatana 1988), sem entretanto fornecer evidências de que estas estruturas não são homólogas.

Considera-se que apesar da baixa resolução para vários táxons, os resultados de nossa análise são consistentes quanto ao arranjo de Gymnonereidinae *sensu* Banse (1977b). Por isso, mantemos o grupo como válido, assumindo a hipótese de sua monofilia, com base na presença de cirros ventrais duplos e de numerosas cerdas na região anterior, já apontadas por Banse (1977b), além da presença de notocerdas subaciculares, característica que amplia a diagnose da subfamília, a partir da presente análise. Discussões mais aprofundadas sobre os demais

agrupamentos internos de Nereididae serão realizadas posteriormente, já que o objetivo principal desta análise era o teste da monofilia de Gymnonereidinae. Consideramos ainda que métodos alternativos de codificação devem ser tentados. Apesar disto, apresentamos a seguir uma proposta preliminar de classificação filogenética de Nereididae, com base nos resultados da presente análise.

Classificação

Adotamos a classificação por sequenciação, na qual os ramos inclusivos de pares sucessivos de grupos-irmãos permanecem sem denominação própria e sucessivos ramos laterais são associados à mesma categoria taxonômica. Este procedimento permite considerar todos os grupos monofiléticos na mesma categoria. Segundo Amorim (1997), a principal vantagem da classificação por sequenciação é a de permitir que, com um número relativamente pequeno de categorias, se possa erigir a classificação de grupos muito grandes. Outras vantagens seriam: a) o número de nomes redundantes é menor do quando se utiliza a classificação por subordinação, na qual níveis hierárquicos subordinados sempre têm categorias taxonômicas de nível menor do que aquele mais inclusivo; b) é possível preservar a maior parte dos nomes e categorias associadas às classificações tradicionais; c) é necessário apenas um pequeno número de novas categorias, e d) a introdução de novos ramos em uma filogenia demanda um número muito pequeno de alterações em uma classificação por sequenciação pré-existente. Como todo sistema classificatório, a sequenciação também apresenta desvantagens: a) ausência de significado ontológico ou evolutivo na aplicação da mesma categoria para táxons diferentes, possivelmente pertencentes a níveis muito distintos; b) um grande número de táxons inclusivos permanecem sem nome e c) não é possível indicar na classificação, sem lançar mão de artifícios metodológicos, que há politomias na filogenia. Algumas soluções foram sugeridas por Wiley (1979) para tentar suprir as limitações dos procedimentos de sequenciação: a) o acréscimo da expressão "*sedis mutabilis*" ao nome de cada uns dos táxons da politomia e b) a utilização de letras para nomear a categoria, p. ex. Subclasse B, no caso de clados não nomeados.

A aplicação formal da categorização lineana de subfamília para os subgrupos de Nereididae criaria obviamente uma série de novos nomes. Considerando o atual conhecimento

do grupo, que é insatisfatório, além das instabilidades nas árvores, optamos por deixar alguns clados sem nomes formais.

Com base na árvore de consenso de maioria, sugerimos a seguinte classificação para os agrupamentos internos de Nereididae.

Família **Nereididae** Johnston, 1845. Gênero-tipo *Nereis* Linnaeus 1758. *Namalycastis* <-> *Neanthes*.

Subfamília **Namanereidinae** Hartman, 1959. Gênero-tipo *Namanereis*. *Namalycastis* <-> *Namanereis*.

Subfamília **Dendronereidinae**. Gênero Tipo *Dendronereis*. *Laevispinereis* <-> *Tambalagama*.

Tribo **A**. Monotípica para *Laevispinereis*

Tribo **B**. Monotípica para *Leonnates*

Tribo **C**. Monotípica para *Dendronereis*.

Tribo **B**. Monotípica para *Kinberginereis*.

Tribo **Gymnonereidini** Banse, 1977. Gênero Tipo *Gymnonereis*. *Micronereides* <-> *Tambalagama*.

Comparadas às propostas de Fitzhugh (1987) e Glasby (1991, 1999) para subfamílias de Nereididae, a classificação resultante da presente análise mostra concordância geral apenas para Namanereidinae, que é, de fato, o clado mais estável da família.

Por outro lado, Gymnonereidinae sensu Fitzhugh (1987) é claramente não monofilético. O nome correto para designar este clado mais inclusivo provavelmente seria Dendronereidinae, proposto por Pillai (1961), entretanto o caso requer maiores investigações. *Dendronereis*, foi utilizado por Pillai (1961) como gênero-tipo da subfamília Dendronereidinae, estava incluído no agrupamento originalmente proposto por Fitzhugh (1987) como Gymnonereidinae, o que tornaria o nome Dendronereidinae disponível para nomear o clado reconhecido por Fitzhugh (1987) como Gymnonereidinae.

Como implicação taxonômica da presente análise cladística, o nome Gymnonereidinae é definitivamente abandonado. O nome Dendronereidinae é retomado e utilizado para nomear o clado de Nereididae caracterizado pela presença de região anterior fendida, papilas no anel oral e cerdas homogonfas espiníferas e falcíferas. Gymnonereidini, que recebe o status de tribo na presente análise, é idêntico ao conceito originalmente empregado por Banse (1977b)

para o grupo de Dendronereidinae indicado pela presença de cirro ventral duplo e notocerdas subaciculares.

Referências

- Amorim, D.S., 1997, *Elementos básicos de sistemática filogenética*, (Holos Editora), Ribeirão Preto, 276 pp.
- Banse, K., 1977a, A new subfamily Notophycinae (Polychaeta: Nereididae), for *Micronereis* Claparede and *Quadricirra* new genus. *Essays on Polychaetous Annelids in Memory of Dr. Olga Hartman* (Los Angeles, University of Southern California, Allan Hancock Press), 115-141.
- Banse, K., 1977b, Gymnonereidinae new subfamily the Nereididae (Polychaeta) with bifid parapodial neurocirri. *Journal of Natural History*, **11**, 609-628.
- Benham, W. B., 1950, Polychaeta of the Auckland and Campbell Islands. *New Zealand Department of Scientific and Industrial Research Cape Expedition Series Bulletin*, **10**, 1-26.
- Berkeley, E. and Berkeley, C., 1953, *Micronereis nanaimoensis* sp. n., with some notes on its life history. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **10**, 85-95.
- Blake, J. A., 1975, The larval development of Polychaeta from the northern California coast. III. eighteen species of Errantia. *Ophelia*, **14**, 23-84.
- Cantone, G., 1971, Ricerche sulla fauna e sulla zoogeografia della Sicilia. 51. Ricerche sui Policheti della Sicilia. I. *Bolletino delle Sedute Accademia Gioenia di Scienze Naturali in Catania*, **10**, 914-944.
- Cazaux, C., 1968, Etude morphologique du developpement larvaire d'annelides polychetes (Basin d'Arcachon). I. Aphroditidae, Chrysopetalidae. *Archives de Zoologie Experimentale et Generale notes et Revues*, **109**, 477-543.
- Chambers, S. and Garwood, P. R., 1992, Polychaetes from Scottish waters. A guide to identification: Part 3 Family Nereidae. *National Museum of Scotland*, 1-66.
- Chamberlin, R., 1919, The Annelida Polychaeta. *Memories of Comparative Zoology of Harvard*, **48**:1-514.
- Corrêa, D. D., 1948, A polychaete from the Amazon region. *Faculdade de Filosofia Ciências e Letras Universidade de São Paulo*, **13**, 245-252.
- Dahlgren, T. and Pleijel, F., 1995, On the generic allocation of *Chrysopetalum caecum* Langerhans, 1880 (Polychaeta, Chrysopetalidae). *Mitteilungen aus der Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut*, **92**, 159-173.
- Day, J. H., 1963, The Polychaete fauna of South Africa. Part 8: new species and records from grab samples and dredgings. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology*, **10**, 384-445.

- Day, J. H., 1967, *A monograph on the Polychaeta of Southern Africa*, (London: British Museum (Natural History)), 878 pp.
- de Pinna, M., 1991. Concepts and tests 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. *Natural History Museum of Los Angeles County Science Series*, **28**, 1-188.
- Fauchald, K and Belman, B. W., 1972, A notophycid polychaete from California. *Bulletin Southern California Academic Science*, **71**, 107-108.
- Fauvel, P., 1936, Polychetes d'Expedition antarctique Belgique. ?01-44.
- Fitzhugh, K., 1987, Phylogenetic relationships within the Nereididae (Polychaeta): implications at the subfamily level. *Bulletin of the Biological Society of Washington*, **7**, 174-183.
- Fitzhugh, K., 1989, A systematic revision of the Sabellidae-Caobangidae-Sabellongidae complex (Annelida: Polychaeta). *Bulletin of the American Museum Natural History*, **192**, 1-104.
- Forey, P.L. & Kitching, I. J., 2000, Experiments in coding multistate characters, in Scotland, R. and Pennington, T. (eds), *Taylor & Francis* (London), pp.214.
- Gibbs, P. E., 1971, The polychaete fauna of the Solomon Islands. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, *Zoology*, **21**, 101-211.
- Gilpin-Brown, J. B., 1959, The reproduction and larval development of *Nereis fucata* (Savigny). *Journal of the Marine Biological Association of United Kingdom*, **38**, 65-80.
- Glasby, C. J., 1991, Phylogenetic relationships in the Nereididae (Annelida: Polychaeta), chiefly in the subfamily Gymnonereidinae, and the monophyly of the Namanereidinae. *Bulletin of Marine Science*, **48**, 559-573.
- Glasby, C. J., 1993, Family revision and cladistic analysis of Nereidoidea (Polychaeta: Phyllodocida). *Invertebrate Taxonomy*, **7**, 1151-73.
- Glasby, C., 1999, The Namanereidinae (Polychaeta: Nereididae). Part 1. taxonomy and phylogeny; Part 2. cladistic biogeography. *Records of Australian Museum*, (suppl. **25**), 1-129.
- Glasby, C., 2001, <http://www.keil.ukans.edu/~worms/annelid.html>.
- Hartman, O., 1945, The marine annelids of North Carolina. *Duke University Marine Station Bulletin*, **2**, 1-54.
- Hartman, O., 1948, The marine annelids erected by Kinberg. with some notes on some other types in the Swedish State Museum. *Arkiv for Zoologi*, **42A** (1), 1-137.

- Hartman, O., 1954, Australian Nereidae. Including descriptions of three new species and one genus, together with summaries of previous records and keys to species. *Transaction Royal Society of South Australia*, **77**, 1-41.
- Hartman, O., 1959, Capitellidae and Nereidae (marine annelids) from the gulf side of Florida with a review of freshwater Nereidae. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean*, **9**(2), 153-168.
- Hartman, O., 1974, Polychaetous annelids of the Indian Ocean including an account of species collected by members of the International Indian Ocean Expeditions, 1963-1964 and a catalogue and bibliography of the species from India. *Journal of Marine Biological Association of India*, **16** (1), 191-252.
- Hartmann-Schröder, G., 1977, The genera *Ceratocephale* Malmgren, *Olganereis* n. gen., and *Profundilycastis* n. gen. (Nereidae, Polychaeta) with a key to the nereid genera without chitinous paragnaths, in D. J. Reish, and K. Fauchald (eds). *Essays on Polychaetous Annelids in Memory of Dr. Olga Hartman* (Los Angeles, University of Southern California, Allan Hancock Press), 141-155.
- Hawkins, J.A., Hugues, C. E. and Scotland, R.W., 1997, Primary homology assessment, characters and character states. *Cladistics*, **13**, 275-283.
- Hennig, W. 1966. Phylogenetic Systematics. Urbana, III. University of Illinois Press.
- He, M. and Wu, Q., 1989, A new genus and a new species of Nereidae. *Acta Oceanologica Sinica*, **8**, 441-443.
- Horst, R., 1918, On a species of *Lycastis* and three aberrant forms of Nereidae from the Dutch East Indies, *Zoologische Mededelingen*, **4**, 246-250.
- Hutchings P. A. and Murray, A., 1984, Taxonomy of polychaetes from the Hawkesbury River and the southern estuaries of New South Wales, Australia, *Records of the Australian Museum*, **36**, 1-119.
- Hutchings, P. and Rainer, S. F., 1979, The polychaete fauna of Careel Bay, Pittwater, New South Wales, Australia. *Journal of Natural History*, **13**, 745-796.
- Hutchings, P. A. and Reid, A., 1990, The Nereididae (Polychaeta) from Australia - Gymnonereidinae *sensu* Fizhugh, 1987: *Australonereis*, *Ceratocephale*, *Dendronereides*, *Gymnonereis*, *Nicon*, *Olganereis* and *Websterinereis*. *Records of Australian Museum*, **42**, 69-100.

- Hutchings, P. and Reid, A., 1991, The Nereididae (Polychaeta) from Australia - *Leonnates*, *Platynereis* and *Solomonereis*. *Records of Australian Museum*, **43**, 47-62.
- Hutchings, P. and Turvey, S. P., 1982, The Nereididae of South Australia. *Transactions of the Royal Society of South Australia*, **106** (3), 93-144.
- Hylleberg, J. and Nateewathana, A., 1988, Polychaetes of Thailand. Nereididae (Part 2): *Ceratocéphale* and *Gymnonereis*, with description of two new species and notes on the subfamily Gymnonereidinae. *Phuket Marine Biological Center, Research Bulletin*, **49**, 1-20.
- Imajima, M., 1972, Review of the annelid worms of the family Nereidae of Japan, with descriptions of five new species or subspecies, *Bulletin of National Science Museum, (Tokyo)*, **15**, 37-153.
- Imajima, M. & Hartman, O., 1964, The polychaetous annelids of Japan. *Occasional Paper Allan Hancock Foundation*, **26**:1-452.
- International Commission on Zoological Nomenclature, 2000, International Code of Zoological Nomenclature. *International Trust para Zoological Nomenclature in Association with British Museum (Natural History)* (London), 338 pp.
- Khlebovitch, V. V. and Wu, Bao-Ling, 1962, Polychaetes from the Yellow Sea. Part 5, additions to the nereid fauna. *Acta Zoologica Sinica*, **14** (2), 267-274.
- Knox, G. A. & Cameron, D. B. (1970). Polychaeta from the Snares Islands, New Zealand. *see Transactions of the Royal Society of New Zealand*, **12**:73-85,.
- León González, J.A. & Solís-Weiss, V., 2000, A review of the polychaete family Nereididae from Western Mexico. *Bulletin of Marine Science*, **67**(1), 549-569.
- Mazurkiewicz, M., 1975, Larval development and habits of *Laeonereis culveri* (Webster) (Polychaeta: Nereidae). *Biological Bulletin. Marine Biological Laboratory*, **149**, 186-204.
- Nageswara Rao, C. A., 1981, On two new polychaetes (Nereidae: Annelida) from estuarine waters of India, *Bulletin Zoological Survey India*, **3**, 213-217.
- Nixon, K. C. and Carpenter, J. M., 1993, On outgroups. *Cladistics*, **9**, 413-426.
- Page, R. D. M., 1996, TREEVIEW: *An application to display phylogenetic trees on personal computers*. *Computer Applications in the Biosciences*, **12**, 357-358.
- Paxton, H., 1983, Revision of the genus *Micronereis* (Polychaeta: Nereididae: Notophycinae). *Records of Australian Museum*, **35**, 1-18.

- Perkins, T. H., 1980, Review of the species previously referred to *Ceratonereis mirabilis*, and descriptions of new species of *Ceratonereis*, *Nephtys*, and *Goniada* (Polychaeta). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, **93**, 01-49.
- Pettibone, M. H., 1970, Polychaeta Errantia of the Siboga Expedition. Part IV. Some additional polychaetes of the Polynoidae, Hesionidae, Nereidae, Goniadidae, Eunicidae, and Onuphidae, selected as new species by the late Dr. Hermann Augener with remarks on other related species. *Sibogae Expeditie*, **24**, 1-72.
- Pettibone, M. H., 1971, Revision of some species referred to *Leptonereis*, *Nicon* and *Laeonereis* (Polychaeta: Nereididae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, **104**, 1-53.
- Pillai, T. G., 1961, Annelida Polychaeta of Tambalagam Lake, Ceylon. *Ceylon Journal of Science Biological Science*, **4**, 1-40.
- Pleijel, F., 1995, On character coding for phylogeny reconstruction. *Cladistics*, **11**, 309-315.
- Pleijel, F., 1998, Phylogeny and classification of Hesionidae (Polychaeta). *Zoologica Scripta*, **27**, 89-163.
- Pleijel, F. and Dahlgren, T., 1998, Position and delineation of Chrysopetalidae and Hesionidae (Annelida, Polychaeta, Phyllodocida). *Cladistics*, **14**, 129-150.
- Reish, D. J., 1954, The life history and ecology of the polychaetous annelid *Nereis grubei* (Kinberg). *Occasional Papers of the Allan Hancock Foundation*, **14**, 1-75.
- Reish, D. J., 1957, The life history of the polychaetous annelid *Neanthes caudata* (delle Chiaje), including a summary of development in the family Nereidae. *Pacific Science*, **11**, 216-228.
- Reish, D. J. 1961, A new species of *Micronereis* (Annelida, Polychaeta) from the Marshall Islands. *Pacific Science*, **15** (2), 273-277.
- Rouse, G. W. and Fauchald, K., 1997, Cladistics and polychaetes. *Zoologica Scripta*, **26** (2), 139-204.
- Rullier, F., 1954, Recherches sur la morphologie et la reproduction du Nereidien *Micronereis variegata* Claparede. *Archives de Zoologie Experimentale et Generale notes et Revues*, **91**, 195-233.
- Smith, R. I., 1964, On the early development of *Nereis diversicolor* in different salinities. *Journal of Morphology*, **114**, 3, 437-463.
- Wesenberg-Lund, E., 1948, Lesser Antillean polychaetes, chiefly from brackish water, with a survey and a bibliography of fresh and brackish-water polychaetes, *Studies of Fauna Curaçao*, **8**, 1-41.

- Wiley, E. O., 1979, An annotated Linnaean hierarchy, with comments on natural taxa and competing systems. *Systematic Zoology*, **28**:308-337.
- Wilson, R. S., 1988, Synonymy of the genus *Nectoneanthes* Imajima, 1972 with *Neanthes* Kingberg, 1866 (Polychaeta: Nereididae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, **101**, 04-10.
- Wilson, R. S., 2000, Family Nereididae. Pp. 138-141 in Beesley, P.L., Ross, G.J.B. & Glasby, C.J. (eds) *Polychaetes & Allies: the Southern Synthesis. Fauna of Australia. Vol. 4a, Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula*. (CSIRO) Melbourne xii 465 p.p
- Wu, B., Sun, Ruiping and Yang Deijan, 1985, *Nereidae (Polychaetous Annelids) of the Chinese Coast* .(Beijing: China Ocean Press Beijing), 234 pp.
- Wu, B.-L., and Sun, R., 1979, Revision of the genera *Nicon* and *Rullierinereis*, with description of a new genus *Sinonereis* (Polychaeta: Nereidae). *Oceanic Selections*, **2**, 95-112.
- Wu, S.-K., 1967, The nereid worms of Taiwan. *Bulletin of the Institute of Zoology Academia Sinica*, **6**, 47-76.

Capítulo II. Revisão e Análise Cladística da Tribo *Gymnonereidini* Banse, 1977

Introdução

A subfamília *Gymnonereidinae*, considerada por Banse (1977b) como o único grupo natural entre os *Nereididae* sem paragnatas probosciciais, foi posteriormente expandida por Fitzhugh (1987) passando a agrupar táxons com e sem papilas probosciciais e com parapódios birremes.

O delineamento da subfamília *sensu* Fitzhugh (1987) foi avaliado por Santos (capítulo 1 desta tese), através de uma análise cladística. Os resultados obtidos indicaram a monofilia do grupo originalmente proposto por Banse (1977b) e colocaram em questão o sistema proposto por Fitzhugh (1987). Foram identificadas três sinapomorfias para o grupo: presença de cirros ventrais duplos, densos aglomerados de cerdas na região anterior e notocerdas subaciculares. A partir do resultado obtido, este agrupamento natural foi retomado como tribo e nomeado como *Gymnonereidini*.

O grupo é formado por espécies que ocorrem predominantemente na região sublitoral, desde poucos metros de profundidade até regiões abissais, com apenas duas espécies proveniente de região entremarés, *Gymnonereis fauveli* Hartmann-Schröder, 1962 e *Ceratocephale aureola* Hutchings & Reid, 1990. A maior parte das espécies ocorre em pequenas populações, com indivíduos pequenos e delicados, facilmente danificados durante os processos rotineiros de tratamento de amostras bênticas. Por exemplo, Hayashi & Hanaoka (2000) em 20 anos de coletas periódicas na Baía de Wakasa (Japão) encontraram apenas seis espécimes de *C. wasakaensis*, padrão que parece se repetir para a maioria dos táxons. Estas características dificultam a obtenção de material em bom estado.

O grupo compreende 22 espécies distribuídas em quatro gêneros, caracterizados a seguir. *Ceratocephale*, o gênero mais antigo, com *Ceratocephale loveni* Malmgren, 1867 como espécie tipo, é diagnosticado pela presença de papilas no anel oral, maxilas com dentes, cirros dorsais medianos com cirróforos alongados e vascularizados, presença ou ausência de dobras dorsais medianas e pela presença de lígulas neuropodiais. Durante algum tempo, houve certa confusão em tomo da grafia do nome, já que Malmgren propôs *Ceratocephale* (1867a) em um livro e *Ceratocephala* (1867b), nome pré-ocupado por um gênero de trilobitas, em um periódico.

Como vários autores conheciam apenas o periódico, a grafia *Ceratocephala* apareceu em diversos trabalhos até que *Ceratocephale* fosse definitivamente adotada. Banse (1977b) revisou o gênero e reconheceu quatro espécies: *Ceratocephale loveni*, *Ceratocephale pacifica* Hartman, 1960, *Ceratocephale hartmanae* Banse, 1977 e *Ceratocephale oculata* Banse, 1977. A separação em nível específico baseia-se na presença de dobras dorsais, ocorrência do primeiro cirro ventral duplo e a presença de olhos (Banse, 1977b). Hylleberg & Nateewathana (1988) descreveram *Ceratocephale andaman*, considerada muito próxima de *Ceratocephale hartmanae*, que apresenta dobras dorsais, principal diferença entre as duas. Posteriormente, Hutchings & Reid (1990) descreveram *Ceratocephale aureola* e *Ceratocephale setosa*, a partir de material da Austrália. Estas espécies foram consideradas próximas entre si por apresentarem três tipos de cerdas, enquanto as demais espécies do gênero apresentam no máximo dois tipos. No entanto, podem ser diferenciadas pelo setígero de origem do primeiro cirro ventral duplo e pelo número de setígeros com cirróforos expandidos. *Ceratocephale papillata* León-González & Gongora-Garza, 1992 foi descrita na costa ocidental mexicana e caracterizada pela presença de papilas mediano-dorsais bem desenvolvidas. Recentemente, Hayashi & Hanaoka (2000) descreveram *C. wakasaensis*, espécie com olhos e cirro ventral duplo a partir do setígero 1. Segundo os autores, a espécie é similar a *C. pacifica* e *C. pacifica sensu* Hutchings & Reid (1990), dela se diferenciando pela presença de olhos, local de aparecimento do cirro ventral duplo e profundidade de ocorrência, as duas primeiras em regiões abissais e *C. wakasaensis* a 100 m. Hartman & Fauchald (1971) descreveram a espécie *Pisionura abyssorum*, como representante da família Pisionidae, a partir de material coletado em profundidades abissais no Atlântico Norte. Hartmann-Schroder (1977) transferiu a espécie para *Ceratocephale*, com base na presença de cirro ventral duplo, cerdas compostas homogonfas, notopódio sem lígula e cirros dorsais com longos cirróforos. Banse (1977b) argumentou que a espécie deveria ser referida a *Micronereides*, devido à ausência de lígulas pré-setais e de vascularização no cirro dorsal, recomendando, no entanto, exame de mais espécimes tanto de *M. capensis* quanto de *Pisionura*, já que ambas eram representadas apenas pelos holótipos. Hylleberg & Nateewathana (1988) também consideraram que esta espécie deveria ser transferida para o gênero *Micronereides*, com base na presença de lígulas e papilas probosciciais diminutas.

O gênero *Gymnonereis* (Horst, 1919), indicado como tipo para a tribo, foi originalmente nomeado como *Gymnorhynchus* Horst, 1918. A mudança para *Gymnonereis* foi feita pelo próprio autor do gênero, após verificar que *Gymnorhynchus* estava pré-ocupado. *Gymnonereis sibogae*

(Horst, 1918), designada espécie-tipo, é caracterizada pela presença de projeção lateral do cirróforo em alguns setígeros e pela ausência de cerdas falcígeras. Hylleberg & Natewathana (1988) descreveram *Gymnonereis phuketensis* a partir de material anteriormente referido a *Tambalagamia fauveli* por Hartman (1974). Hutchings & Reid (1990) descreveram *G. yuriei* e *G. minyami*, da Austrália, quando propuseram que a diagnose do gênero fosse expandida para incluir espécies com cerdas homogonfas ou sesquigonfas falcígeras.

O gênero *Tambalagamia* foi descrito por Pillai (1961) para abrigar *T. fauveli*, caracterizada pela presença de dobras dorsais bem desenvolvidas. Pillai (1961) relacionou o gênero a *Dendronereis* e *Dendronereides* devido à presença de “brânquias”, definidas como uma modificação do cirro dorsal. Com base nesta característica, o autor propôs a subfamília Dendronereinae que agruparia os três gêneros. Segundo Pillai (1961), o cirro ventral duplo de *Tambalagamia* seria um caráter aberrante quando comparado aos outros gêneros considerados correlatos, mas ainda assim manteve a proposta da nova subfamília. Hartman (1974) descreveu *T. orientalis* e relacionou o gênero a *Tylonereis* pela presença de papilas no anel oral e pelo prostômio fendido. O agrupamento proposto por Pillai (1961) foi considerado artificial por Banse (1977b), para quem as brânquias de *Tambalagamia* seriam meras lígulas notopodiais expandidas, como acontece em algumas espécies de *Neanthes* Kinberg, 1866. Desta forma, *Dendronereis* e *Dendronereides* compartilhariam brânquias que podem não ser homólogas. Portanto, seria inadequado estabelecer uma nova subfamília para abrigar os três gêneros, uma vez que este procedimento pressuporia a monofilia do grupo (Banse 1977b). Atualmente, o gênero compreende quatro espécies, *T. fauveli* Pillai, 1961, espécie-tipo, *T. orientalis* Hartman, 1974, *T. sinica* Shen & Wu, 1993 e *T. americana* (Hartman, 1952). Esta última foi proposta por Shen & Wu (1993) como uma combinação nova. De acordo com Hylleberg & Natewathana (1988), *T. orientalis* deveria ser transferida para *Ceratocephale*, uma vez que não possui cirros dorsais acessórios, presente em todas as espécies de *Tambalagamia*. Da mesma forma, transferiram *Tambalagamia fauveli* para o gênero *Gymnonereis*, por considerarem *Tambalagamia* sinônimo-júnior de *Gymnonereis*.

Os gêneros *Gymnonereis* e *Tambalagamia* Pillai (1961) vêm sendo sucessivamente considerados sinônimos-júnior de *Ceratocephale*, e sinônimos entre si por diversos autores. Gallardo (1968) considerou as diferenças existentes entre *Tambalagamia* e *Gymnonereis* insuficientes para eleger novos gêneros e os sinonizou com *Ceratocephale*, propondo as novas combinações *C. fauveli* (Pillai, 1961) e *C. sibogae* (Horst, 1919). Em seguida, Pettibone (1970)

considerou *Tambalagamia* Pillai, 1961 sinônimo de *Gymnonereis* e expandiu a diagnose deste último para incluir *G. hartmannschroderae* n. sp., anteriormente denominada *C. sibogae fauveli*. Banse (1977b), ao contrário de Pettibone (1970), considerou *Gymnonereis* e *Tambalagamia* gêneros distintos e expandiu a diagnose de *Gymnonereis* para incluir táxons sem dobras dorsais vascularizadas e com cirróforos dorsais alongados. Hylleberg & Nateewathana (1988) também consideraram *Tambalagamia* sinônimo de *Gymnonereis* e expandiram a diagnose do gênero para abrigar táxons com maxilas serrilhadas. Hutchings & Reid (1990) concordaram que *Gymnonereis* e *Tambalagamia* poderiam ser sinonimizados, mas preferiram reconhecê-los como gêneros válidos até que fossem revisados.

O gênero *Micronereides* Day, 1963 caracteriza-se pela ausência de olhos, pela presença de cerdas exclusivamente homogonfas, pela presença de lígulas e lóbulos parapodiais diminutos e pela presença de dois pares de cirros tentaculares, estando representado por uma única espécie, *M. capensis* Day, 1963. Posteriormente, Banse (1977b) expandiu a diagnose do gênero acrescentando a presença de papilas no anel oral da probóscide e ausência de dobras dorsais vascularizadas ou lígulas longas.

Do ponto de vista filogenético, adotado neste trabalho, apenas caracteres apomórficos indicam grupos monofiléticos e a taxonomia do grupo deveria refletir sua filogenia. Com base nestas considerações, este trabalho tem como objetivos avaliar a monofilia dos gêneros da tribo *Gymnonereidini*, analisar suas relações filogenéticas e fazer uma revisão taxonômica das espécies.

Material e métodos

Obtenção e exame de material

Os animais foram obtidos por empréstimos a partir de diversas instituições (Tabela I). O material foi examinado principalmente através de microscopia ótica. Entretanto, foi possível observar alguns espécimes sob microscopia eletrônica de varredura, no Centro de Microscopia Eletrônica da Universidade de Sydney, utilizando um Microscópio Philips 505.

As descrições e re-descrições fornecidas neste trabalho são baseadas em caracteres morfológicos externos. Os procedimentos rotineiros de exame dos representantes do grupo envolveram contagem do número de setígeros, dissecação da faringe, montagem de lâminas com parapódios e medida do comprimento total e da largura dos espécimes. O número e a posição dos parapódios examinados foi limitado pelo estado de conservação do material. Por exemplo, não foi possível examinar, de forma padronizada, o parapódio número três de todas as espécies. Dessa forma, para cada táxon foram examinados os parapódios disponíveis. Lâminas semi-permanentes foram montadas em gelatina-glicerina e Gurr Aquamount (Pleijel, com. pess.*), seladas com esmalte de unhas, identificadas e armazenadas nas coleções de origem do material. A maior parte das ilustrações foi feita a partir de microscópio ótico Leitz e microscópio estereoscópio Wild, ambos equipados com câmara-clara.

Além das descrições, são fornecidas listas de sinonímias para cada espécie, incluindo citações de espécies em listas de referência, informações sobre habitat compiladas a partir da literatura e observações pessoais, informações sobre distribuição obtidas a partir da literatura e de material examinado e uma chave para as espécies.

As descrições da tribo e dos gêneros são o mais detalhadas possível, de modo que caracteres comuns a estes agrupamentos mais inclusivos não serão repetidos nas descrições de cada espécie. Por exemplo, a presença de feixes densos de cerdas na região anterior será mencionada apenas na diagnose da tribo, uma vez que é comum para todo o grupo. As sinapomorfias para a tribo e os gêneros aparecem em *itálico*.

Tabela I. Intituições provedoras de material.

Instituição	Sigla
Australian Museum - Worms, Sydney	AM
British Museum of Natural History, London	BNHM
Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg, Frankfurt	SMF
Instituto de Biologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro	IBUFRJ
Los Angeles County Museum, Allan Hancock Foundation	LACM-AHF
Los Angeles County Museum	LACM
Museu do Centro de Estudos do Mar, Bentos-Polychaeta, Brasil	MCEM
Naturhistorisches Forschungsinstitut Museum für Naturkund, Berlin	ZMB
National Museum of Natural History, Washington D.C.	USNM
Swedish Museum of Natural History	SMNH
Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität Hamburg	ZMH

*Análise cladística**Codificação e Análise*

As relações entre os táxons de *Gymnonereidini* foram analisadas utilizando métodos cladísticos. Os caracteres (Tabela III) foram codificados em estados múltiplos (34), tratados como não ordenados, parcimônia de Fitch, e com pesos iguais (Wilkinson, 1995). Caracteres que exibiram polimorfismos foram codificados como tal e assinalados como polimorfismos no programa PAUP, que aceita esse tipo de codificação (ver Kornet & Turner 1999, para discussão mais ampla sobre codificação de polimorfismos). Caracteres desconhecidos, incertos ou inaplicáveis foram codificados como “?” para caracteres desconhecidos ou incertos, “-” para caracteres inaplicáveis e “*” para polimorfismos. A matriz (Tabela IV) foi construída no programa MacClade 3.01 (Maddison & Maddison 1996) e analisada com busca heurística, adição randômica, com 100 réplicas no programa PAUP 3.1.1 (Swofford 1993). Os ramos com comprimento zero foram colapsados, MULPARS ativado e caracteres otimizados sob ACCTRAN. A polaridade foi determinada utilizando o método do grupo-externo (Nixon &

Carpenter, 1993). As árvores foram visualizadas nos programas Macclade e TreeView (Page, 1996).

Táxons terminais

Grupos Externos. Para este estudo foram selecionados cinco táxons como grupos externos. Entre os Nereididae, os táxons foram escolhidos de acordo com a classificação apresentada no capítulo 1, incluindo representantes de todos os clados: *Dendronereis arborifera* e *Kinberginereis inermis* (Dendronereinae), *Nereis oligohalina* (subfamília não nominada) e *Namalycastis abiuma* (Namanereidinae). O hesionídeo *Ophiodromus flexuosus* (delle Chiaje, 1925), que apresenta uma série de caracteres plesiomórficos para a família, foi escolhido entre os grupos-irmãos da família. Os caracteres para os grupos-externos foram obtidos a partir do exame de material e literatura (Tabela II).

Grupo Interno. O grupo interno é composto por todas as espécies consideradas válidas (Tabela II). *Ceratocephale rocaensis* (Santos & Lana, 2001) e *Micronereides* sp., ambas coletadas durante a execução deste trabalho, também foram incluídas na análise a fim de avaliar as suas afinidades. Todos os caracteres foram baseados na observação direta de espécimes, ou alternativamente na literatura ou na combinação da literatura e exame de espécimes. Num total de 27 táxons terminais.

Tabela II. *Espécies analisadas, organizadas em ordem cronológica da descrição. O material-tipo examinado é indicado. As referências indicadas foram utilizadas quando não foi possível obter material. Detalhes sobre material adicional examinado são fornecidos na seção de taxonomia.*

Espécies	Material examinado ou referências utilizadas
Grupo Externo	
<i>Ophiodromus flexuosus</i> (delle Chiaje, 1825)	Pleijel (1998)
<i>Dendronereis arborifera</i> Peters, 1854	Day (1967), obs. pess.
<i>Namalycastis abiuma</i> (Grube, 1872)	Glasby (1999); MCEM; AM W
<i>Kinberginereis inermis</i> Pettibone, 1971	Pettibone (1971)
<i>Nereis oligohalina</i> (Rioja, 1946)	Rioja (1946)
Grupo Interno	
<i>Ceratocephale loveni</i> Malmgren, 1867	Sintipos, SMNH
<i>Gymnonereis sibogae</i> (Horst, 1918)	Horst (1918, 1919)
<i>Gymnonereis crosslandi</i> (Monro, 1933)	Holótipo, BHNH
<i>Ceratocephale pacifica</i> Hartman, 1960	Holótipo, LACM -AHF -
<i>Tambalagamia fauveli</i> Pillai, 1961	Holótipo e parátipos, BHNH; AHF
<i>Gymnonereis fauveli</i> (Hartmann-Schröder, 1962)	Holótipo, ZMH
<i>Micronereides capensis</i> Day, 1963	Holótipo, BHNH
<i>Ceratocephale abyssorum</i> (Hartman & Fauchald, 1971)	Holótipo, -LACM-AHF
<i>Ceratocephale orientalis</i> (Hartman, 1974)	Hartman (1974)
<i>Ceratocephale oculata</i> Banse, 1977b	Parátipos, USNM
<i>Ceratocephale hartmanae</i> Banse, 1977b	Holótipo - AHF
<i>Ceratocephale andaman</i> Hylleberg & Nateewathana, 1988	Hylleberg & Nateewathana (1988)
<i>Gymnonereis phuketensis</i> Hylleberg & Nateewathana, 1988	Parátipos, BHNH; USNM
<i>Gymnonereis yuriei</i> Hutchings & Reid, 1990	Holótipo, AM; parátipo USNM
<i>Gymnonereis minyami</i> Hutchings & Reid, 1990	Holótipo, AM; parátipos USNM; AM
<i>Ceratocephale aureola</i> Hutchings & Reid, 1990	Holótipo, AM
<i>Ceratocephale setosa</i> Hutchings & Reid, 1990	Parátipo, BHNH
<i>Ceratocephale papillata</i> León-González & Góngora-Garza, 1992	Holótipo, USNM
<i>Tambalagamia simica</i> Shen & Wu, 1993	Shen & Wu (1993)
<i>Ceratocephale wasakaensis</i> Hayashi & Hanaoka, 2000	Hayashi & Hanaoka (2000)
<i>Gymnonereis</i> sp. nov. Glasby, 2001	Glasby (no prelo)

Resultados

Morfologia e caracteres

Na seção a seguir é apresentado um sumário de todos os caracteres morfológicos utilizados na análise cladística. Os caracteres, codificados por números entre parênteses no texto a seguir, foram tratados como estados múltiplos. Alguns dos caracteres utilizados para a análise de *Gymnonereidini* tiveram definição e terminologia discutidas no capítulo 1 e são indicados por “*”. Os demais caracteres utilizados exclusivamente para *Gymnonereidini* são discutidos a seguir. As autapomorfias são incluídas, uma vez que fornecem informação diagnóstica para os táxons terminais.

Cabeça

*Antenas**. A posição das antenas em relação ao palpos (1) varia entre os representantes da família Nereididae, inserindo-se próximo à base dos palpos (Fig. 1A) ou na região anterior do prostômio. Nos táxons do grupo-externo, com exceção de *Ophiodromus flexuosus*, estão inseridas na região anterior do prostômio,.

*Prostômio**. O prostômio (2) apresenta-se em forma de T-invertido em todos os representantes da família Nereididae e arredondado no Hesionidae *Ophiodromus flexuosus*.

Palpos. Os palpos dos Nereididae são rotineiramente tratados como bi-articulados, com a região basal denominada palpóforo e a distal palpóstilo (Fig. 1A,B). Entretanto, para Harper (1979) a região distal é na verdade eversível e não articulada. Na maioria dos Nereididae a linha entre o palpóstilo e o palpóforo é conspicua (3), enquanto em alguns táxons não é possível visualizá-la. Na ausência de mais informações sobre esses táxons, com a observação de espécimes vivos, não é possível afirmar que neste caso os palpóstilos não são eversíveis. Entretanto até que informações adicionais sejam adquiridas o caráter é tratado como potencialmente informativo e utilizado na análise. O grupo-externo apresenta a linha conspicua entre o chamado palpóstilo e palpóforo.

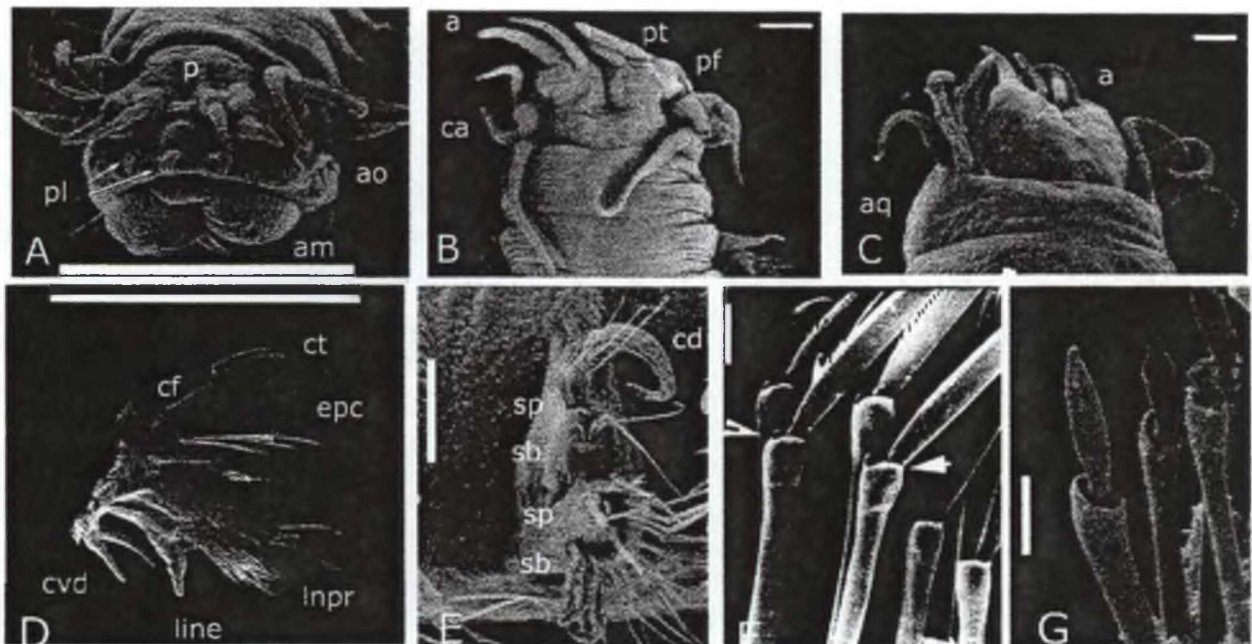


Fig. 1. Microscopia eletrônica de varredura de: — A. *Gymnonereis crosslandi*, região anterior. — B. *Ceratocephale rocaensis*, região anterior. — C. *Micronereides capensis*, região anterior. — D. *Gymnonereis phuketensis*, parapódio, vista anterior. — E. *Micronereides capensis*, cerdas sesquigonfas espiníferas, com borda da articulação lisa. — F. *Ceratocephale rocaensis*, cerdas sesquigonfas falcíferas, com borda da articulação lisa. a. antena; aq. anel aqueto; am. anel maxilar; ao. anel oral; ca. cirros anteriores; cd. cirro dorsal; cf. cirróforo; ct. cirróstilo; cvd. cirro ventral duplo; epc. Expansão ou projeção lateral do cirróforo; line. lígula neuropodial; lnpr. lígula neuropodial pré-setal; p. prostômio; pf. palpóforo; pl. papilas; pt. palpóstilo; sp. cerdas supra-aciculares; sb. cerdas subaciculares. Escalas. A e D 1 mm, B, C e E 0,1 mm, F-E 10 μ m.

Olhos. Como a maioria dos outros Nereididae, os *Gymnonereidini* possuem dois pares de olhos (4) dispostos na metade posterior do prostômio. Em algumas espécies do grupo-interno, entretanto, eles podem ser ausentes. Todos os representantes do grupo-externo possuem olhos.

Maxilas. A presença de dentes (5) nas maxilas é comum entre os Nereididae. Entretanto, estas são lisas na maioria dos terminais do grupo interno, como em *G. crosslandi* (Fig. 1A). No grupo externo as maxilas podem estar ausentes, p. ex. *Ophiodromus flexuosus*, ou apresentar dentes como em *Nereis*.

Probóscide. A probóscide dos Nereididae fornece muitas informações, por causa da diversidade e distribuição das estruturas que ocorrem em sua superfície (Glasby, 1999). O grupo interno caracteriza-se por possuir papilas cônicas, solitárias, distribuídas exclusivamente no anel oral (7) (Fig. 1A). Por outro lado, o número de papilas por área pode variar entre as áreas V-VI e VII-VIII entre os representantes do grupo interno (8,9). Entre os representantes do grupo externo, a probóscide pode ser lisa, apresentar paragnatas ou papilas (6), como em *Olganereis edmondsi*.

Cirros anteriores. A nomenclatura e origem dos cirros dorsais anteriores foram extensivamente discutidas no capítulo 1. Adicionalmente verificou-se que alguns táxons não possuem cirróforos sustentando os cirróstilos nos cirros dorsais anteriores (10) (Fig. 1C). O comprimento relativo dos cirros dorsais posteriores (11) varia de espécie para espécie, podendo ser subigual ou até duas vezes mais longo do que os demais cirros. Os táxons do grupo-externo possuem cirróforos nos cirros dorsais anteriores e o cirro postero-dorsal subigual em comprimento.

Corpo

Parapódios. Sugeriu-se uma padronização da nomenclatura utilizada para os parapódios, simplificada em relação à proposta de Hylleberg & Nateewathana (1988), adotada no presente trabalho para a descrição de caracteres e para a seção de taxonomia (Fig. 2). No diagrama apresentado o parapódio dos *Gymnonereidini* é comparado ao parapódio dos demais táxons

da família. Hylleberg & Nateewathana (1988) fizeram referência ao gênero *Gymnonereis* em seu diagrama. Entretanto, levando em consideração a proposta de Fitzhugh (1987), que expandiu o grupo para agrupar mais 14 táxons, além daqueles considerados por Banse (1977b), o padrão proposto por Hylleberg & Nateewathana (1988) seria incorreto para representar toda a subfamília Gymnonereidinae. A proposta de Hylleberg & Nateewathana (1988) é considerada adequada em relação à morfologia geral, se considerarmos o agrupamento tal como proposto por Banse (1977b), por outro lado, vários nomes propostos são considerados dispensáveis. Os caracteres codificados para os parapódios serão detalhados a seguir:

Cirróforos nos cirros dorsais *. Com exceção do gênero *Micronereides*, no qual os cirróforos (12) estão ausentes, todos os demais táxons do grupo-interno exibem a estrutura (Fig. 1D). Entre os demais táxons do grupo-interno os cirróforos podem se expandidos (13), e/ou apresentar o chamado projeção lateral do cirróforo (14) (ver discussão no capítulo 1). Entre táxons do grupo-externo apenas *Ophiodromus* possui cirróforos.

Cirro ventral *. Todos os táxons do grupo-interno possuem cirro ventral duplo (15) (Fig. 1D), enquanto no grupo-externo o cirro ventral é único. No capítulo 1 foram discutidas a nomenclatura e possível origem do cirro ventral duplo. Entre os terminais do grupo interno, o cirro ventral duplo pode apresentar variações quanto ao setígero em que aparece e quanto à região do corpo em que ocorre (16).

Notopódio *. O grupo interno caracteriza-se pela ausência de lígula notopodial (17), que pode estar presente ou ausente no grupo-externo.

Neuropódio *. Os lóbulos pré- e pós-setal podem exibir diferentes graus de desenvolvimento nos terminais analisados. O lóbulo pré-setal pode ser acicular ou cônico (18), enquanto o lóbulo pós-setal (19) pode ser acicular, cônico ou lamelar e arredondado (Figs.1D, 2). A lígula neuropodial pode estar presente ou ausente tanto no grupo interno quanto no grupo externo (20).

Região dorsal do corpo. De um modo geral os representantes da família Nereididae apresentam a região dorsal lisa, sem projeções, enquanto representantes da tribo Gymnonereidini constituem

uma exceção. Verifica-se entre os membros do grupo a presença de projeções que vão desde cristas discretas, como as cristas (=ridges) em *Ceratocephale oculata*, até projeções mais pronunciadas em forma de dobras dorsais achatadas, como em *Tambalagama fauveli*, ou mesmo papilas, presentes em *Ceratocephale papillata* (21). O setígero em que estas projeções começam a aparecer parece constituir um caráter informativo e por isso é tentativamente utilizado (22-24). Todos os terminais do grupo-externo possuem região dorsal lisa.

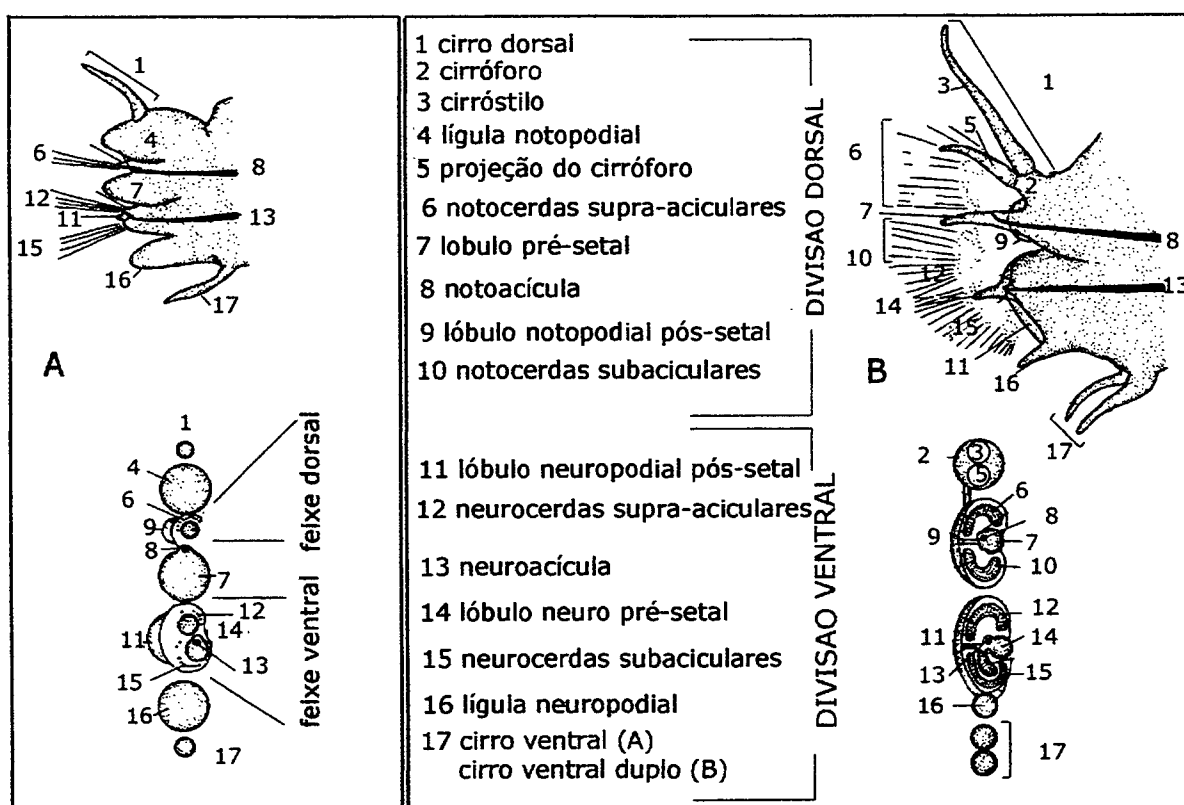


Fig. 2. Diagrama de caracterização dos parapódios de *Gymnonereidini* modificado a partir de Hylleberg & Nateewathana (1988). — A. demais *Nereididae*. — B. *Gymnonereidini*.

Cerdas*

Notocerdas. A maioria dos táxons dentro da família Nereididae possui apenas um feixe de notocerdas, chamado supracicular, por se localizar acima da notoacícula (25-27). Por outro lado, existem alguns táxons com mais de um feixe de cerdas no notopódio, localizado abaixo da acícula (28-29) e denominado subacicular (Fig. 1E), presente apenas nos gêneros *Gymnonereis*, *Tambalagamia*, *Ceratocephale* e *Micronereides*. De fato, Hutchings & Reid (1990) fazem menção a esta característica em suas descrições, entretanto sem considerar a possibilidade de que seja uma sinapomorfia do grupo. A partir da análise cladística da família Nereididae realizada no capítulo 1, a presença de notocerdas subaciculares surge como uma sinapomorfia para o grupo. Entre os *Gymnonereidini* as notocerdas subaciculares podem ser sesquigonfas ou homogonfas mas sempre espiníferas (Figs. 1F). Notocerdas compostas subaciculares estão ausentes em todos os táxons do grupo-externo.

Neurocerdas *. Entre os *Gymnonereidini* as neurocerdas supra- e subaciculares (30-33). podem ser homogonfas e sesquigonfas, falcíferas (Fig. 1G) e espiníferas. Neurocerdas heterogonfas estão ausentes em todos os táxons do grupo interno, mas presentes na maioria do grupo-externo, como em *Nereis* e *Namalycastis*.

Borda do artículo basal das cerdas. Ao examinar o material utilizando microscopia eletrônica de varredura verificamos que a borda do artículo basal das cerdas (34) dos Nereididae pode ser lisa (Fig. 1F, G) ou serrilhada. Glasby (1999, p 15) mostrou cerdas heterogonfas falcíferas com borda lisa, enquanto uma ilustração feita por Hartman (1954), ao descrever *Australonereis ehlersi*, mostrou uma borda serrilhada. Entretanto, nenhum dos autores fez menção à característica e seu possível potencial informativo entre os Nereididae. Todos os táxons do grupo interno possuem borda lisa, enquanto a maioria dos representantes do grupo externo possuem bordas serrilhadas, com exceção de *Namalycastis* e *Ophiodromus*, que possuem borda lisa.

Caracteres não utilizados

Pigmentação. Além do padrão documentado neste trabalho, não existem informações sobre pigmentação em *Gymnonereidini* e por isso o caráter não foi utilizado.

Estratégia sexual. Não existem dados sobre a estratégia sexual dos *Gymnonereidini*. Conforme discutido no capítulo 1, a reprodução de algumas espécies de *Nereididae* é bem conhecida, mas infelizmente sabe-se pouco a respeito da biologia reprodutiva da maioria dos táxons, o que dificulta a utilização de caracteres relacionados.

Pigídio e cirros anais. Entre os representantes da família *Nereididae*, apenas os *Namanereidinae* têm pigídios e cirros anais com morfologia distinta e informativa. Nos poucos representantes de *Gymnonereidini* com espécimes completos foi possível observar que os pigídios e cirros anais são muito parecidos.

Tabela III. Caracteres e estados (0-3) utilizados na análise cladística de *Gymnonereidini* e grupos-externos; . cirros anteriores; CVD. cirro ventral duplo

1. Antenas pareadas - inserção 0 longe dos palpos 1 próximas aos palpos	13. 1º cirróforo expandido 0 ate o setígero 11 1 a partir do setígero 14	24. Papilas dorsais 0 ausentes 1 a partir dos setígeros 7-9
2. Forma do prostômio 0 quadrangular 1 em forma de T	14. Projeção lateral do cirróforo 0 ausente 1 1º-2º setígeros 2 10-13 primeiro setígeros	25. Notocerdas compostas 0 ausente 1 presente
3. Palpóstilos e palpóforos 0 com articulação distinta 1 sem articulação distinta	15. Cirro ventral 0 único 1 duplo	26. Notoseta composta supra-acicular 0 homogonfa 1 sesquigonfa 2 heterogonfa
4. Olhos 0 ausentes 1 presentes	16. Ocorrência do CVD 0 ausente 1 ao longo do corpo 2 restrita - a partir do setígero 3 restrita-a partir do setígero 3	27. Notoseta composta supracicular 0 espinígera 1 falcígera
5. Maxilas 0 ausente 1 com dentes 2 lisa	17. Lígula notopodial 0 ausente 1 presente	28. Notoseta composta subacicular 0 ausente 1 homogonfa 2 sesquigonfa 3 heterogonfa
6. Probóscide 0 lisa 1 com paragnatas 2 com papilas	18. Lóbulo neuropodial pré-setal 0 acicular 1 cônica	29. Notoseta composta subacicular 0 ausente 1 espinígera 2 falcígera
7. Papilas 0 ausentes 1 presente no anel oral 2 presente no anel maxilar 3 ambos	19. Lóbulo neuropodial pós-setal 0 acicular 1 cônico 2 lamelar e arredondado	30. Neuroseta supra acicular 0 homogonfa 1 sesquigonfa 2 heterogonfa
8. Papilas no anel oral (V,VI) 0 ausente 1 3 papilas 2 5 papilas	20. Lígula neuropodial 0 ausente 1 presente	31. Neuroseta supracicular 0 espinígera 1 falcígera
9. Papilas no anel oral (VII-VIII) 0 ausente 1 5-8 papilas 2 10 papilas	21. Região dorsal 0 lisa 1 com cristas(ridges) 2 com dobras 3 com papilas	32. Neuroseta subacicular 0 homogonfa 1 sesquigonfa 2 heterogonfa
10. Cirróforos CA 0 ausente 1 presente	22. Cristas (ridges) dorsais 0 ausentes 1 a partir dos setígeros 7-9 2 a partir dos setígeros 13-15	33. Neuroseta subacicular 0 espinígera 1 falcígera
11. Comprimento do cirro anterior postero- dorsal 0 subigual ao demais 1 duas vezes mais longo que os de	23. Dobras dorsais 0 ausentes 1 a partir dos setígeros 7-9 2 a partir dos setígeros 13-15	34. Borda da articulação da seta 0 lisa 1 serrilhada
12. Cirróforos Cirros dorsais 0 ausentes 1 cilíndricos 2 expandidos		

Tabela IV. Caracteres e estados de caracteres utilizados na análise cladística de *Gymnonereidini* (grupo interno) e grupo-externo. Caracteres incertos ou desconhecidos foram codificados como "?", caracteres inaplicáveis como "-" e polimorfismos como "*".

Táxons	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34
GRUPO EXTERNO																																		
<i>Ophiodromus flexuosus</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	?	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	0	0	2	1	2	1	0
<i>Namalycastis abiuma</i>	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nereis oligobalina</i>	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	?	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	*	0	0	*	*	2	*	1
<i>Dendronereis arborifera</i>	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	?	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Kinberginereis inermis</i>	1	1	0	1	1	2	1	1	0	1	1	0	?	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0
GRUPO INTERNO																																		
<i>Ceratocephale abyssorum</i>	1	1	1	0	1	?	?	?	?	0	0	0	?	0	1	?	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Micronereides capensis</i>	1	1	1	0	1	2	1	1	1	0	0	0	?	0	1	2	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Micronereides</i> sp.	1	1	1	0	1	2	1	1	1	0	0	0	?	0	1	2	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Ceratocephale aureola</i>	1	1	0	1	1	2	1	1	1	1	0	2	0	0	1	?	0	1	2	1	1	1	0	0	1	0	0	2	1	*	*	0	*	0
<i>Tambalagamia orientalis</i>	1	1	0	1	1	2	1	1	1	1	0	2	0	0	1	?	0	1	2	1	?	?	?	?	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Gymnonereis yurieli</i>	1	1	0	1	1	2	1	1	1	1	1	2	0	2	1	2	0	1	2	1	1	2	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Gymnonereis minyami</i>	1	1	0	1	1	2	1	1	1	1	0	2	0	2	1	1	0	1	2	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	*	0
<i>Ceratocephale rocaensis</i>	1	1	0	1	1	2	1	1	1	1	1	2	0	0	1	2	0	1	2	1	0	0	0	0	1	0	0	*	1	*	*	*	*	0
<i>Ceratocephale wakasaensis</i>	1	1	0	1	1	2	1	1	1	1	0	2	0	0	1	?	0	1	2	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Ceratocephale setosa</i>	1	1	0	1	1	2	1	1	1	1	0	2	0	0	1	?	0	1	2	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Ceratocephale oculata</i>	1	1	0	1	1	2	1	1	1	1	0	2	0	0	1	2	0	1	2	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Ceratocephale hartmanae</i>	1	1	0	0	1	2	1	1	1	1	0	2	0	0	1	?	0	1	2	1	3	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Ceratocephale papillata</i>	1	1	0	1	1	2	1	1	1	1	0	2	0	0	1	2	0	1	2	1	3	0	0	1	1	0	0	*	1	*	0	*	0	0
<i>Gymnonereis</i> sp. nov.	1	1	0	1	1	2	1	1	1	1	?	2	1	2	1	?	0	1	2	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Gymnonereis phuketensis</i>	1	1	0	1	1	2	1	1	1	1	1	2	1	2	1	2	0	1	2	1	2	0	2	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Tambalagamia fauveli</i>	1	1	0	1	2	2	1	2	1	1	1	2	1	2	1	2	0	1	2	1	2	0	2	0	1	0	0	1	1	*	0	*	0	0
<i>Gymnonereis crosslandi</i>	1	1	0	1	2	2	1	1	1	1	0	1	0	1	1	2	0	1	2	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Gymnonereis sibogae</i>	1	1	0	1	2	2	1	1	1	1	0	2	0	2	1	2	0	1	2	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	*	0	*	0	0
<i>Gymnonereis fauveli</i>	1	1	0	1	2	2	1	2	1	1	0	2	1	2	1	2	0	1	2	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Ceratocephale andaman</i>	1	1	0	*	1	2	1	1	1	1	0	2	0	0	1	2	0	1	2	1	*	1	2	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Ceratocephale loveni</i>	1	1	0	0	1	2	1	1	2	1	0	2	0	0	1	2	0	1	2	1	1	1	0	0	1	0	0	*	1	0	0	0	0	0
<i>Ceratocephale pacifica</i>	1	1	0	0	1	2	1	?	1	?	0	2	0	0	1	?	0	1	2	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0

Análise Cladística

A análise resultou em 5919 árvores mais parcimoniosas, com 86 passos, índice de consistência 0,53 e índice de retenção 0,68. O alto número de árvores mais parcimoniosas e conseqüentemente a baixa resolução das árvores de consenso resultam do alto nível de homoplasias exibido por muitos caracteres. Além de evolução convergente, estas incongruências podem ser também resultado da interpretação equivocada de alguns caracteres, como homologias primárias (de Pinna 1991).

A informação contida nos cladogramas foi resumida utilizando dois tipos de consenso: (1) consenso estrito que mantém os grupos consistentes em todas as árvores mais curtas encontradas, sendo portanto útil para encontrar clados inequivocamente suportados (Fig. 3); (2) consenso da maioria que contém todos os grupos encontrados em 50% das árvores mais parcimoniosas resultantes (Fig. 4). Existem inúmeras discussões sobre a utilização de árvores de consenso (ver Andenberg & Theler (1990) para uma visão a favor e Myamoto (1985) para uma opinião contrastante). A distribuição dos caracteres na árvore de consenso de maioria é sumariada na Tabela IV.

A monofilia de *Gymnonereidini* é indicada pela presença de cirros ventrais duplos, pela presença de densos aglomerados de cerdas na região anterior e pela presença de notocerdas subaciculares (Tabela IV e Figs. 3-4). Esta diagnose difere da proposta de Fitzhugh (1987), que incluiu no grupo todos os táxons sem paragnatas, com probóscide lisa ou com papilas, parapódios birremes e cirro ventral único ou duplo. *Dendronereis* e *Kinberginereis* aparecem como grupos-irmãos de *Gymnonereidini*, repetindo o delineamento obtido no capítulo 1.

A classificação genérica de *Gymnonereidini* é reavaliada tomando como base os resultados obtidos na análise cladística. Apesar de não representar a solução mais parcimoniosa, a árvore de consenso de maioria foi escolhida para embasar a nova classificação (Fig. 4), que também é sustentada pela árvore de consenso estrito. A árvore de consenso de maioria apresentou 96 passos, índice de consistência 0.47 e índice de retenção 0.609.

Apenas dois clados aparecem em 100 % das árvores mais parcimoniosas. Os resultados obtidos indicam a monofilia de *Micronereides*, suportada pelos palpóstilos e palpóforos sem articulação conspícua (3), pela ausência de cirróforos nos cirros dorsais anteriores (10), pela ausência de cirróforos nos cirros dorsais ao longo do (12), pela ausência de lígula neuropodial pós-setal lamelar e arredondada (19) e pela região dorsal lisa (21). A partir deste delineamento,

C. abyssorum deve ser transferida para *Micronereides*, afinidade informalmente sugerida por Banse (1977b).

O segundo clado é indicado pela presença de cirróforos (12) e reúne *Ceratocephale*, *Gymnonereis* e *Tambalagamia*, conforme as árvores de consenso estrito e de consenso de maioria (Figs. 3 e 4). De acordo com os resultados, estes gêneros são parafiléticos e *Gymnonereis* e *Tambalagamia* deveriam ser considerados sinônimos-júnior de *Ceratocephale*. A projeção lateral do cirróforo (= projeção lateral do cirróforo) (14), tradicionalmente utilizada para diagnosticar *Gymnonereis* e posteriormente, *Tambalagamia*, mostrou-se um caráter homoplástico e teve sua hipótese de homologia primária refutada. Da mesma forma, a presença de dobras dorsais medianas (21), anteriormente utilizada como diagnóstica para *Tambalagamia*, apresentou o mesmo delineamento.

Dentro do clado *Ceratocephale*, apenas o agrupamento formado por *Gymnonereis phuketensis* e *Tambalagamia fauveli*, espécies que ocorrem no Oceano Índico, apresentou 100 % de ocorrência, suportado pela presença de dobras dorsais e pela distribuição das dobras dorsais (23). *Gymnonereis* sp. n., que ocorre no Nordeste da Austrália, aparece como grupo irmão de *G. phuketensis* e *T. fauveli* devido ao comprimento do cirro dorsal anterior postero-dorsal (11), mais longo que os demais cirros, e ao cirróforo expandido (13). *Ceratocephale hartmanae* e *C. papillata*, espécies que ocorrem no México e Califórnia, formam um clado indicado pela presença de papilas dorsais (24). A ausência de projeções dorsais é compartilhada por *G. crosslandi*, *G. sibogae* e *G. fauveli*, espécies com distribuição distinta. *Gymnonereis crosslandi* é anfiamericana, *G. fauveli* ocorre no Atlântico ocidental sul e *G. sibogae* ocorre no Índico. O clado mais apical (Fig. 4) é suportado pela ausência de olhos (4), compartilhada pelas espécies *C. andaman*, *C. pacifica* e *C. loveni*. As demais espécies formam uma politomia, que indica falta de conhecimento sobre as relações filogenéticas precisas entre os ramos nesse nível. No sentido dado pela sistemática filogenética, uma politomia expressa a suposição de ocorrência de um evento de especiação múltipla simultânea. Entretanto a mera existência de uma politomia em um cladograma não é indício suficiente para a suposição de ocorrência de especiação múltipla na árvore (Amorim, 1997). Esses indícios só podem ser obtidos através de uma análise biogeográfica, através da atribuição de uma suposta relação de causalidade entre determinados eventos simultâneos de quebra no ambiente e o padrão de quebra observado no cladograma. Através de uma colaboração com Chris Glasby * (em andamento), os resultados obtidos a partir de nossa

análise servirão de base para uma análise biogeográfica do grupo, cujos resultados estarão disponíveis em breve.

A supressão do nome *Gymnonereis*, até então considerado o gênero-tipo da antiga subfamília, deveria provocar a mudança do nome do agrupamento, agora considerado tribo, de *Gymnonereidini* para *Ceratocephalini*, uma vez que *Ceratocephale* será a partir de agora considerado o gênero-tipo do agrupamento. Entretanto, seguindo o artigo 40 (a) do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, nomes propostos antes de 1960 e aceitos pela comunidade científica devem permanecer inalterados.

De um modo geral, os representantes da tribo apresentam uma morfologia extremamente homogênea, assim como uma preferência por habitats parecidos, em altas profundidades, o que explica sua escassez em coleções zoológicas. Apenas duas das espécies conhecidas foram coletadas em ambientes entremarés. A distribuição conhecida das espécies pode ser tanto um artefato devido à escassez de coletas quanto representar uma condição natural do grupo. Por exemplo, os *Namanereidinae* são conhecidos por seu sucesso em ambientes usualmente não habitados por poliquetas, incluindo a região supra-litoral de praias e manguezais, águas subterrâneas, banhados e ambientes de água doce. Considera-se ainda que trabalhos de taxonomia alfa, utilizando material vivo, associado ao conhecimento da biologia e fisiologia dos animais, devem ser o foco de estudos futuros.

Apesar do baixo grau de resolução da análise, considera-se que este trabalho representa um importante avanço no conhecimento do grupo, em especial em relação ao reconhecimento do grupo monofilético formado por *Gymnonereis*, *Tambalagama* e *Ceratocephale*, resultando na proposta de sinonimização dos dois primeiros ao último, possibilidade anteriormente discutida na literatura mas deixada em suspenso pela maioria dos autores.

* Dr Christopher J. Glasby
Museum & Art Galleries of the Northern Territory,
GPO Box 4646, Darwin, NT,
AUSTRALIA 08011

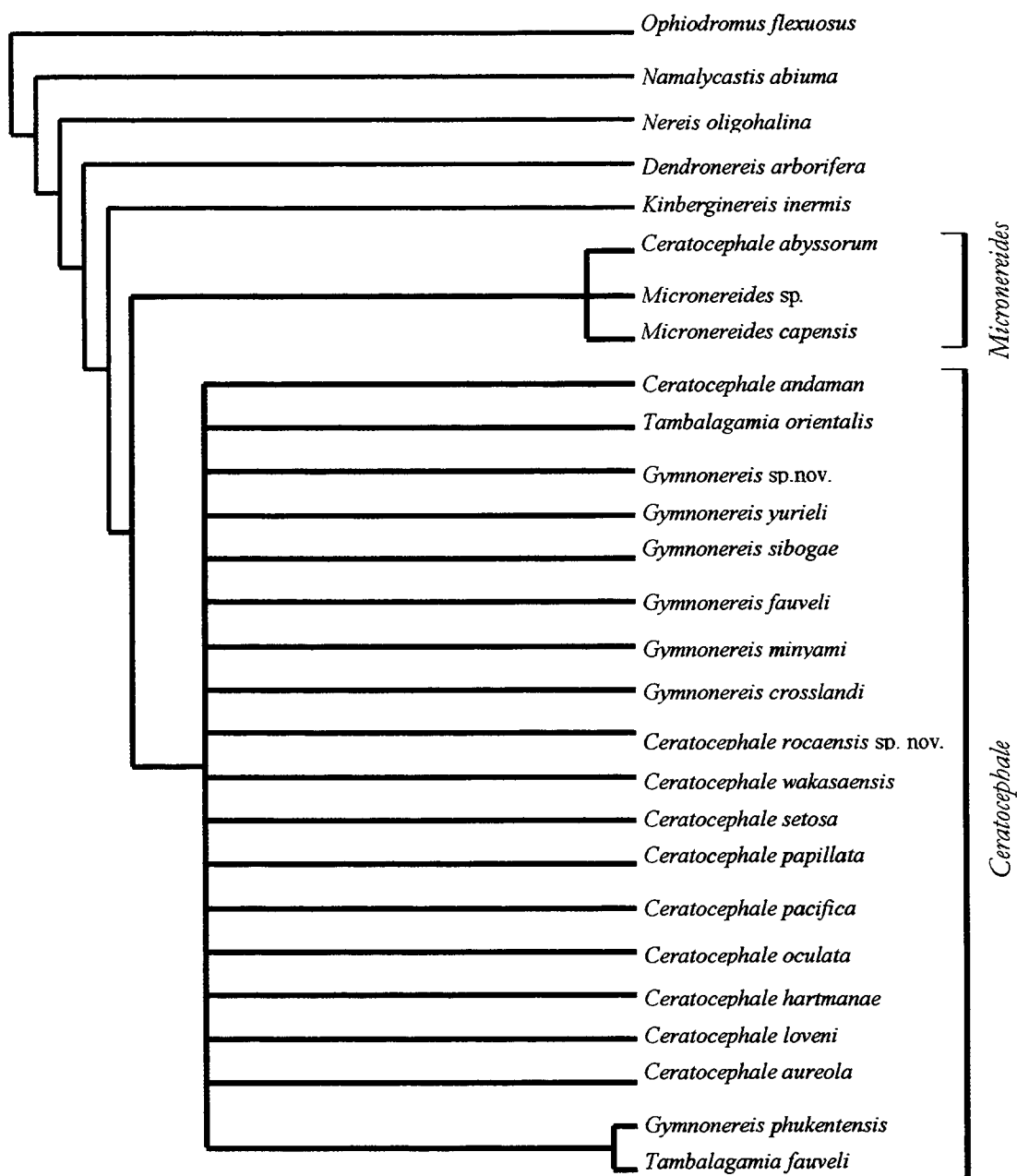


Fig. 3. Árvore de consenso estrito sumariando as relações filogenéticas obtidas em 5919 árvores mais parcimoniosas, resultantes da análise de *Gymnonereidini* e 5 grupos-externos.

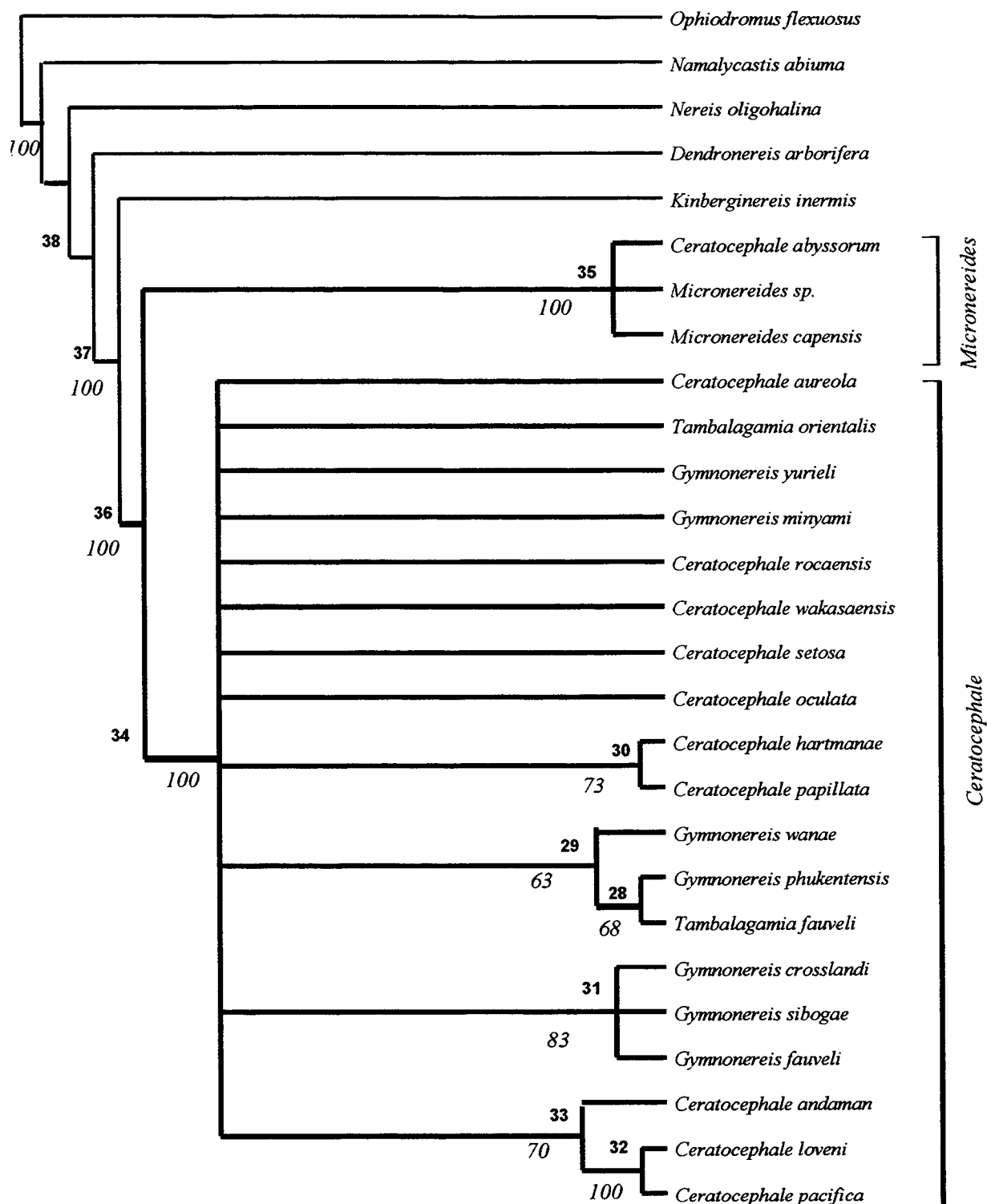


Fig. 4. Árvore de consenso de maioria (50%) sumariando as relações filogenéticas obtidas em 5919 árvores mais parcimoniosas, resultantes da análise de Gymnonereidini e 5 grupos-externos. Os números em itálico representam a % obtida no consenso de maioria e os números em negrito representam os números dos nós. 96 passos, índice de consistência: 0,47, índice de retenção: 0,609.

Tabela V. Lista de apomorfias para o cladograma na figura 4. Todas as transformações (T) são especificadas. Otimização foi feita sob rotina ACCTRAN. CI. índice de consistência.

Ramo	Caráter	Passos	CI	T
nó 35 → <i>O. flexuosus</i>	1.	1	0.500	0 → 1
	3.	1	1.000	1 → 0
	5.	1	0.400	1 → 0
	11.	1	0.667	0 → 1
	22.	1	1.000	1 → 0
	27.	1	1.000	0 → 2
	28.	1	1.000	0 → 1
	29.	1	0.667	0 → 2
	30.	1	1.000	0 → 1
	20.	1	1.000	0 → 1
nó35 → nó34	32.	1	0.667	0 → 1
nó34 → nó33	1.	1	0.500	0 → 1
	21.	1	0.500	0 → 1
nó33 → nó32	6.	1	1.000	0 → 2
	7.	1	1.000	0 → 1
	8.	1	0.667	0 → 1
nó32 → <i>K. inermis</i>	29.	1	0.667	0 → 1
	34.	1	0.200	0 → 1
nó32 → nó31	9.	1	1.000	0 → 1
	12.	1	1.000	0 → 1
	13.	1	1.000	0 → 2
	14.	1	0.500	1 → 0
	25.	1	1.000	0 → 1
	26.	1	1.000	0 → 1
	32.	1	0.667	1 → 0
	11.	1	0.667	0 → 2
nó31 → nó29	15.	1	0.300	0 → 1
	32.	1	0.667	0 → 2
	16.	1	0.250	0 → 1
nó29 → <i>C. andaman</i>	17.	1	0.500	0 → 2
nó29 → <i>C. aureola</i>	16.	1	0.250	0 → 1
	25.	1	1.000	1 → 2
nó29 → <i>C. loveni</i>	4.	1	0.250	1 → 0
	9.	1	1.000	1 → 2
	16.	1	0.250	0 → 1
nó29 → <i>C. hartmanae</i>	4.	1	0.250	1 → 0
	15.	1	0.300	1 → 3
	18.	1	0.500	0 → 1
nó29 → <i>C. oculata</i>	16.	1	0.250	0 → 1
nó29 → <i>C. pacifica</i>	4.	1	0.250	1 → 0
	16.	1	0.250	0 → 1
nó29 → <i>C. papillata</i>	15.	1	0.300	1 → 3
	18.	1	0.500	0 → 1

nó29 → <i>C. setosa</i>	16.	1	0.250	0 → 1
nó29 → <i>C. wakasaensis</i>	15.	1	0.300	1 → 0
nó29 → <i>C. rocaensis</i>	15.	1	0.300	1 → 0
	34.	1	0.200	0 → 1
nó29 → <i>G. crosslandi</i>	5.	1	0.400	1 → 2
	11.	1	0.667	2 → 1
	15.	1	0.300	1 → 0
	19.	1	0.286	0 → 1
nó29 → <i>G. minyami</i>	13.	1	1.000	2 → 1
	16.	1	0.250	0 → 1
	19.	1	0.286	0 → 2
nó29 → <i>G. fauveli</i>	5.	1	0.400	1 → 2
	8.	1	0.667	1 → 2
	15.	1	0.300	1 → 0
	19.	1	0.286	0 → 2
	33.	1	0.333	0 → 1
nó29 → nó28	15.	1	0.300	1 → 2
	17.	1	0.500	0 → 2
	19.	1	0.286	0 → 2
	33.	1	0.333	0 → 1
	34.	1	0.200	0 → 1
nó28 → <i>T. fauveli</i>	5.	1	0.400	1 → 2
	8.	1	0.667	1 → 2
nó29 → <i>G. sibogae</i>	5.	1	0.400	1 → 2
	15.	1	0.300	1 → 0
	19.	1	0.286	0 → 2
nó29 → <i>G. yurieli</i>	16.	1	0.250	0 → 2
	19.	1	0.286	0 → 2
	34.	1	0.200	0 → 1
nó29 → <i>G. wanae</i>	15.	1	0.300	1 → 0
	19.	1	0.286	0 → 2
	33.	1	0.333	0 → 1
nó31 → nó30	2.	1	1.000	0 → 1
	4.	1	0.250	1 → 0
	10.	1	1.000	1 → 0
	21.	1	0.500	1 → 0
nó34 → <i>N. oligohalina</i>	6.	1	1.000	0 → 1
	29.	1	0.667	0 → 2
	31.	1	1.000	0 → 1
	34.	1	0.200	0 → 1
nó35 → <i>N. abiuma</i>	14.	1	0.500	1 → 0

Classificação

A seguir uma classificação revisada de *Gymnonereidini* é proposta com base nos resultados da análise cladística. *Tambalagamia sinica* Shen & Wu, 1993 foi excluída da análise devido à sua descrição pouco informativa. Sua posição dentro da subfamília permanece desconhecida. Mudanças no *status* das espécies, aqui propostas pela primeira vez, são indicadas como “comb. nov.”

Prévia	Proposta neste trabalho
<i>Micronereides</i> Day, 1963	<i>Micronereides</i> Day, 1963
<i>Micronereides capensis</i> Day, 1963	<i>Micronereides capensis</i>
<i>Ceratocephale</i> Malmgren, 1867	<i>Ceratocephale</i> Malmgren, 1867
<i>Ceratocephale aureola</i> Hutchings & Reid, 1990	<i>Ceratocephale aureola</i>
<i>Ceratocephale orientalis</i> (Hartman, 1974)	<i>Ceratocephale orientalis</i>
<i>Gymnonereis yurieli</i> Hutchings & Reid, 1990	<i>Ceratocephale yurieli</i> comb. nov.
<i>Gymnonereis minyami</i> Hutchings & Reid, 1990	<i>Ceratocephale minyami</i> comb. nov.
<i>Ceratocephale rocaensis</i> Santos & Lana, 2001	<i>Ceratocephale rocaensis</i> .
<i>Ceratocephale wakasaensis</i> Hayashi & Hanaoka, 2000	<i>Ceratocephale wakasaensis</i>
<i>Ceratocephale setosa</i> Hutchings & Reid, 1990	<i>Ceratocephale setosa</i>
<i>Ceratocephale oculata</i> Banse, 1977	<i>Ceratocephale oculata</i>
<i>Ceratocephale hartmanae</i> Banse, 1977	<i>Ceratocephale hartmanae</i>
<i>Ceratocephale papillata</i> León-González & Góngora-Garza, 1992	<i>Ceratocephale papillata</i>
<i>Gymnonereis</i> sp. n. Glasby, 2001	<i>Ceratocephale</i> sp. n. comb. nov.
<i>Gymnonereis phuketensis</i> Hylleberg & Nateewathana, 1988	<i>Ceratocephale phuketensis</i> comb. nov.
<i>Tambalagamia fauveli</i> Pillai, 1961	<i>Ceratocephale fauveli</i> , comb. nov.
<i>Gymnonereis crosslandi</i> (Monro, 1933)	<i>Ceratocephale crosslandi</i> comb. nov.
<i>Gymnonereis sibogae</i> (Horst, 1818)	<i>Ceratocephale sibogae</i>
<i>Gymnonereis fauveli</i> (Hartmann-Schröder, 1962)	<i>Ceratocephale hartmannschroderae</i> comb. nov.
<i>Ceratocephale andaman</i> Hylleberg & Nateewathana, 1988	<i>Ceratocephale andaman</i>
<i>Ceratocephale loveni</i> Malmgren, 19867	<i>Ceratocephale loveni</i>
<i>Ceratocephale pacifica</i> Hartman, 1960	<i>Ceratocephale pacifica</i>

Taxonomia

Na seção a seguir são fornecidas redescritções de todos os táxons de *Gymnonereidini*, considerando também aqueles para os quais não foi possível obter material. Nestes casos, as descrições disponíveis na literatura foram revistas e reformuladas seguindo o padrão de descrição proposto a seguir, a partir da análise das diversas descrições disponíveis ou da própria descrição original. As ilustrações foram totalmente refeitas apenas quando o estado do material permitiu dissecação e preparação de novas lâminas. Para algumas espécies dispúnhamos apenas do holótipo, normalmente espécimes pequenos, incompletos, previamente dissecados, por isso achamos mais adequado examinar o material, sem dissecá-lo e tentar utilizar ilustrações existentes mas adequando-as às nossas observações. Em alguns casos escolhemos as ilustrações consideradas melhores e as confrontamos com o material examinado, sugerindo pequenas modificações. Nestas situações, a fonte das ilustrações é devidamente fornecida ao final de cada legenda. Apresentamos ainda pranchas que combinam ilustrações de terceiros com ilustrações próprias. Os táxons considerados incertos são comentados no final da seção. As sinapomorfias para a tribo e gênero aparecem em *itálico* nas diagnoses.

A chave fornecida não tem qualquer implicação filogenética, visando apenas facilitar o trabalho rotineiro de identificação de material.

Chave para as espécies de *Micronereides* e *Ceratocephale*

- 1a. Cirros anteriores e dorsais sem cirróforos, região dorsal lisa.... *Micronereides capensis* (p. 76)
- 1b. Cirros anteriores e dorsais dotados de cirróforos, região dorsal com ou sem projeções.....2
- 2a. (1b) Notopódio com projeção lateral do cirróforo.....3
- 2b. (1b) Notopódio sem projeção lateral do cirróforo.....4
- 3a. (2a) Projeção lateral do cirróforo restrita aos dois primeiros setígeros*C. crosslandi* (p. 113)
- 3b. (2a) Projeção lateral do cirróforo distribuída de outra forma.....13
- 4a. (2b) Neurocerdas falcíferas presentes.....5
- 4b. (2b) Neurocerdas falcíferas ausentes.....7
- 5a. (4a) Região dorsal lisa ou com cristas, cirro ventral duplo a partir do setígero 1.....6
- 5b. (4a) Região dorsal com cristas, cirro ventral duplo a partir do setígero 3.....*C. setosa*(p. 95)
- 6a. (5a) Região dorsal lisa, neurocerdas falcíferas ocorrendo do setígero 1-6/9.....*C. rocaensis* (p. 91)
- 6b. (5a) Região dorsal com cristas, neurocerdas falcíferas restritas aos 3-4 primeiros setígeros*C. aureola* (p. 81)
- 7a. (4b) Olhos ausentes.....8
- 7b. (4b) Olhos presentes.....11
- 8a. (7a) Cirro ventral duplo a partir do setígero 1.....9
- 8b. (7a) Cirro ventral duplo a partir do setígero 3.....10
- 9a. (8a) Região dorsal com projeções dorsais.....*C. andaman* (p. 124)
- 9b. (8a) Região dorsal sem projeções dorsais.....*C. pacifica* (p. 130)
- 10a. (8b) Região dorsal com projeções em formato de papila, áreas VII-VII. 1 fileira de papilas....*C. hartmanae* (p 100)
- 10b. (8b) Região dorsal com projeções em formato de dobras, áreas áreas VII-VII. 2 fileiras de papilas.....*C. loveni* (p. 125)
- 11a. (7b) Região dorsal com cristas discretas e cirróforos delicadamente expandidos.....12
- 11b. (7b) Região dorsal com papilas conspicuas, cirróforos conspicuamente expandidos com cirróstilos curtos apresentando 1/5 do comprimento do cirróforos.....*C. papillata* (p. 102)

- 12a.(11a) Cristas presentes a partir do setígero 5, cirróforos delicadamente expandidos.....*C. wakasaensis* (p. 92)
- 12b. (11a) Cristas dorsais presentes a partir do setígero 10, cirróforos conspicuamente expandidos com cirróstilos mais longos que os cirróforos*C. oculata* (p. 99)
- 13a. (3b) Maxilas serrilhadas.....14
- 13b. (3b) Maxilas lisas.....16
- 14a. (13a) Neurocerdas falcíferas presentes, projeção lateral do cirróforo do setígeros 1-11*C. minyami* (p. 88)
- 14b (13a) Neurocerdas falcíferas ausentes.....15
- 15a (14b) Dobras dorsais medianas presentes.....*C. phuketensis* (p. 107)
- 15b. (14b) Dobras dorsais medianas ausentes.....*C. yuriei* (p. 85)
- 16a (13b) Áreas V-VI com 5 papilas, projeção lateral do cirróforo dos setígeros 1-14.....*C. fauveli* (p. 110)
- 16b (13b) Áreas V-VI com 3 papilas, região dorsal lisa.....17
- 17a.(16b) Olhos puntiformes, formas robustas com região expandida dos cirróforos extremamente robusta, carnosa, projeção lateral do cirróforo dos setígero 3-14.....*C. hartmannschroderae* (p. 116)
- 17b (16b) Projeção lateral do cirróforo dos setígeros 1-9, cirróforos não expandidos...*C. sibogae* (p.115)

Gymnonereidini Banse, 1977b

Gymnonereidinae Banse, 1977b: 611; Hylleberg & Nateewathana 1988: 3; Hutchings & Reid, 1990 (em parte).

Diagnose. Corpo com 10 a 15 primeiros setígeros caracterizados pela presença de densos feixes de cerdas, o que confere aspecto peculiar as espécies do grupo. Região anterior do prostômio com um sulco profundo que se assemelha a uma fenda quando a probóscide está invertida. Entretanto, é possível visualizar uma fina membrana entre os palpos quando a probóscide está evertida e distende o prostômio (Fig. 1). Prostômio em T-invertido, com ou sem olhos, dispostos em trapézio ou em retângulo na sua metade posterior. Um par de antenas inseridas junto à base dos palpos. Quatro pares de cirros dorsais anteriores, com ou sem cirróforos (Figs. 1 A, B e C). Palpos com palpóstilos cônicos e palpóforos cilíndricos. Probóscide com *papilas cônicas, solitárias no anel oral*, anel maxilar liso e um par de maxilas lisas ou serrilhadas. Anel aqueto visível; parapódios dos dois primeiros setígeros unirremes e demais birremes; cirros dorsais com ou sem cirróforos, que podem ou não se expandir numa determinada região do corpo; lígulas

notopodiais ausentes; lóbulo neuropodial pré-setal cônico; lóbulo neuropodial pós-setal lamelar e arredondado (Fig.1D), conspicuo na região anterior e mediana, passando a acicular nos setígeros posteriores, exceto em *Micronereides* que apresenta o lóbulo neuropodial acicular ao longo de todo o corpo, sem a formação de lóbulos pré- e pós-setais distintos; lígula neuropodial cônica presente, *cirro ventral duplo* (Fig. 1D), que pode aparecer a partir de setígeros diferentes e apresentar os ramos dorsal e ventral de distintos tamanhos. Notocerdas supra-aciculares espiníferas homogonfas; *notocerdas subaciculares espiníferas homo- ou sesquigonfas* (Fig. 1E); neurocerdas supra-aciculares espiníferas e falcíferas homo- e sesquigonfas; neurocerdas subaciculares espiníferas e falcíferas homo- ou sesquigonfas (Figs.1 E,F). Região dorsal lisa ou com projeções em forma de cristas (*ridges*), dobras ou papilas, restritas a uma região do corpo. *Gênero-tipo. Ceratocephale* Malmgren, 1867

***Micronereides* Day, 1963**

Micronereides Day, 1963; 404, Figs. 6a-e; 1967: 298, Figs. 14.2 a-b; Banse, 1977b: 624, Fig. 4.

Pisionura Hartman & Fauchald, 1971: 33, prancha 4, Figs. a,b.

Ceratocephale Hartmann-Schröder, 1977: 146-147, pranchas 1a-c.

Diagnose (emendada). Prostômio sem olhos, linha entre os palpóstilos e palpóforos não conspicua; *cirros dorsais anteriores sem cirróforos*; *cirros dorsais ao longo do corpo sem cirróforos*; papilas diminutas no anel oral V. 1, VI. 1+1, VII-VII. 5-7, lóbulos neuropodiais pré- e pós-setal aciculares ao longo de todo o corpo, região dorsal lisa. As notocerdas e neurocerdas supra- e subaciculares são espiníferas homogonfas.

***Micronereides capensis* Day, 1963 (Figs. 5,6)**

Micronereides capensis Day, 1963: 404, Figs. 6a-e; 1967: 298, Figs. 14.2 a-b; Banse, 1977: 624, Fig. 4.

Pisionura abyssorum Hartman & Fauchald, 1971: 33-34, prancha 4, Figs. a,b.

Ceratocephale abyssorum Hartmann-Schröder, 1977: 146-147, pranchas 1a-c.

Material examinado. *Micronereides capensis*, holótipo, África do Sul, Banco Agulhas, 36° 28' S-21° 1' E, 83 m, 04.12.60, BHNM, CR 98/56t; SMF 3778/1, 1 ex.; Brasil, Costa sul, MCEM 1249-1268, 53 exs., entre 100 e 500 m de profundidade, REVIZEE*; *C. abyssorum*, holótipo, LACM-AHF poly 890.

Descrição. O holótipo de *M. capensis* é um espécime pequeno, delicado e esbranquiçado em álcool a 70%, completo, com 33 setígeros e 5 mm de comprimento. O holótipo de *C. abyssorum* é um espécime incompleto com 18 setígeros, medindo 2 mm e 0,3 mm na altura do setígero 10 (Figs. 5A-D). Os espécimes são delicados e brancos em álcool 70 %, o prostômio possui sulco mediano pouco pronunciado e as antenas são cônicas e estão inseridas junto à base dos palpos. Os palpos tem palpóforos cilíndricos e palpóstilos delgados cônicos, sem articulação aparente. O anel aqueto é aparentemente bi-anelado. O prostômio não possui olhos e tem quatro pares de cirros anteriores subiguais, com o par mais longo atingindo o setígero 2 quando distendido. A probóscide tem papilas diminutas e de difícil visualização no anel oral: V. 1, VI. 1+1; VII-VIII. 5 papilas e maxilas com 6-7 dentes conspícuos. O cirro dorsal é cilíndrico ao longo de todo o corpo e encontra-se inserido na base do lóbulo notopodial. O notopódio é representado por um lóbulo notopodial pré-setal cônico tão longo quanto o cirro dorsal ao longo de todo o corpo. O neuropódio possui lóbulo acicular, sem formação de lóbulos pré- e pós-setal (5B e D), e lígula neuropodial cônico-arredondada, mais curta que o lóbulo ao longo de todo o corpo. Parapódios posteriores com sinais glandulares no notopódio. Cirro ventral duplo do setígero 3 ao setígero 15, com ramos subiguais nos primeiros setígeros e com ramo ventral diminuindo subsequentemente até desaparecer. A região dorsal é lisa sem projeções ou bandas ciliares. As notocerdas supra e subaciculares são espiníferas homogonfas, e as neurocerdas supra- e subaciculares são espiníferas homogonfas.

* REVIZEE. Programa de Levantamento dos Recursos Vivos da Zona Econômica Exclusiva

Ocorrência. Em altas profundidades, em sedimento arenoso. O holótipo de *M. capensis* foi coletado a 183 m de profundidade e o de *C. abyssorum* a 5000 m. O material proveniente da costa brasileira foi obtido entre 100 e 500 m de profundidade.

Distribuição. Atlântico: África do Sul e Atlântico Nordeste e Sul; Índico: Madagascar e Mar Vermelho (?).

Varição. O material coletado na costa sul do Brasil apresenta a lígula neuropodial mais desenvolvida, chegando a ser ligeiramente mais longa que o lóbulo neuropodial nos dois primeiros setígeros (Figs. 5B-D)

Comentários. As descrições de Day (1963, 1967) não mencionam a presença do cirro ventral duplo e equivocadamente citam dois pares de cirros anteriores (=cirros tentaculares) na diagnose do gênero, embora sejam ilustrados 4 pares. Day relacionou a espécie ao gênero *Micronereis*, provavelmente por causa do tamanho reduzido de ambos. *Micronereis*, no entanto, possui probóscide não eversível e não possui antenas, enquanto *Micronereides* tem ambos. Banse (1977b) reexaminou a espécie e a incluiu na subfamília *Gymnonereidinae* com base na presença dos cirros ventrais duplos, além de acrescentar à descrição a presença de papilas nas áreas VII-VIII, no anel oral.

Segundo Banse (1977b), *Ceratocephale abyssorum* (Hartman & Fauchald, 1971) deveria ser incluída no gênero *Micronereides*, uma vez que compartilham a ausência de lígulas neuropodiais desenvolvidas, de olhos, de cirróforos expandidos e de projeções dorsais. Apesar do holótipo de *C. abyssorum* não estar em boas condições, foi possível verificar que não existem diferenças morfológicas que justifiquem mantê-la como espécie válida. Por isso decidiu-se por considerá-la sinônimo-júnior de *M. capensis*. Ao comparar as ilustrações (Fig. 5) fornecidas por Hartman & Fauchald (1971) e Hartmann-Schröder (1977), durante a revisão da espécie, algumas inconsistências se destacaram: a) no primeiro foi omitida a presença da lígula neuropodial e a presença do cirro ventral duplo, e ilustradas acículas sustentando as antenas; b) Hartmann-Schröder (1977) registrou a presença das lígulas, por outro lado ilustrou a presença de cirróforos, que não foram visualizados no holótipo. A obtenção de vários espécimes de *M. capensis*, material coletado durante os cruzeiros do projeto REVIZEE (Figs. 5A-D), ao longo da

costa sul do Brasil, aumentou significativamente o número de exemplares disponíveis e pode esclarecer alguns caracteres, como ausência de cirróforos nos cirros dorsais anteriores e a presença de um feixe de notocerdas subaculares. Os exemplares provenientes da costa sul do Brasil poderiam ser confundidos com *C. pacifica* levando em consideração a lígula neuropodial mais desenvolvida, entretanto *C. pacifica* possui cirróforos, que se expandem ao longo do corpo, enquanto o material examinado não possui cirróforos, característica típica de *Micronereides*. Portanto essa condição, lígula neuropodial mais longa, é considerada uma variação populacional. Principalmente porque o exame dos holótipos revelou que apesar de mais curtas que os lóbulos, as lígulas neuropodiais não são tão curtas quanto ilustradas por Banse (1977) para *M. capensis* e como ilustrado por Hartmann-Schröder (1977) para *C. abyssorum*.

Tanto o material referido a *C. abyssorum* quanto a *M. capensis* é proveniente de altas profundidades, e com ocorrência no Oceano Atlântico. Acrescentamos à descrição original a presença de papilas diminutas nas áreas V e VI da probóscide, ausência de cirróforos nos cirros dorsais anteriores e presença de notocerdas subaculares.

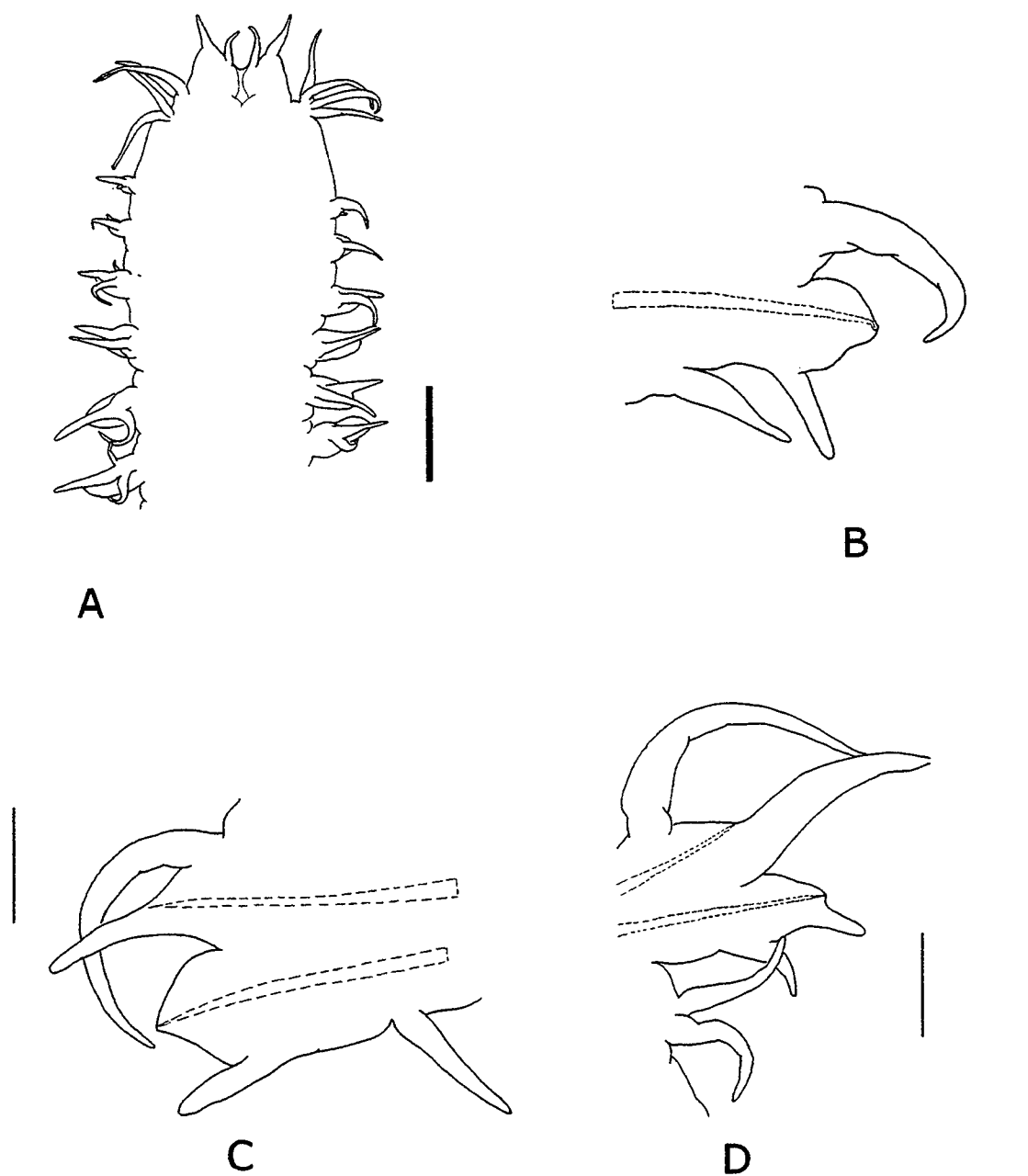


Fig. 5. *Micronereides capensis*. Costa sul do Brasil, MCEM. — A. região anterior, vista dorsal; — B. parapódio 1, vista posterior; — C. parapódio 3, vista anterior. — D. parapódio 10, vista posterior. Escalas: 0,1mm.

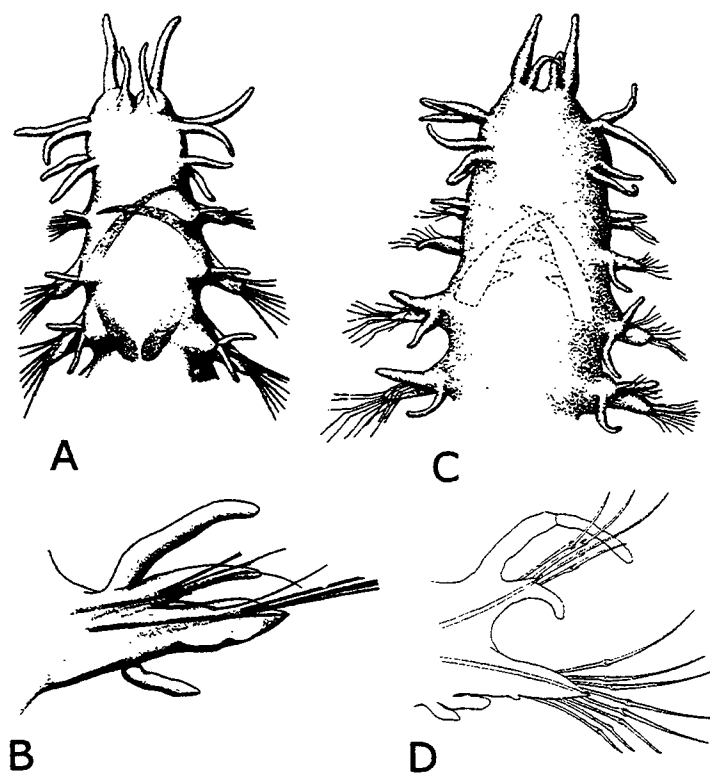


Fig. 6. *Micronereides capensis*. Holótipo *Ceratocephale abyssorum*. — A. região anterior, vista dorsal; — B. parapódio 3; — C. região anterior, vista dorsal; — D. parapódio. A e B modificados de Hartman & Fauchald (1971); C e D modificados de Hartmann-Schröder (1977). As escalas não foram fornecidas.

***Ceratocephale* Malmgren, 1867**

Ceratocephale Malmgren, 1867a:60; Gallardo, 1968:63; Banse, 1977b:613-614; Hartmann-Schröder, 1977:144; Hutchings & Reid, 1990: 80; Hylleberg & Nateewathana, 1988: 4.

Gymnorhynchus Horst, 1918: 247.

Gymnonereis Horst, 1919:248; Pettibone, 1970:234; Banse, 1977b:621-622; Hylleberg & Nateewathana, 1988; Hutchings & Reid, 1990: 86.

Chaunorhynchus Monro, 1933:46.

Ceratocephala [sic] Fauvel, 1936: 24. Uschakov, 1958: 81.

Tambalagama Pillai, 1961:2-3; Pettibone, 1970:234; Imajima, 1972: 43; Hartman, 1974: 216; Banse, 1977b: 625.

Diagnose (emendada). Prostômio com ou sem olhos; *quatro pares de cirros anteriores com cirróforos* (Fig. 1A). *Cirros dorsais ao longo do corpo dotados de cirróforos*, que podem ou não se expandir em uma determinada região do corpo (Fig. 8E); projeção lateral do cirróforo (=projeção lateral do cirróforo) presente ou não (Fig. 8B,D); *lóbulo neuropodial pré-setal cônico*; *lóbulo neuropodial pós-setal lamelar e arredondado*, conspícuo na região anterior e mediana, passando a acicular nos setígeros posteriores; *lígula neuropodial cônica* presente. Notocerdas supra-aciculares espiníferas homogonfas; notocerdas subaciculares espiníferas homo- ou sesquigonfas; neurocerdas supra-aciculares homo- e sesquigonfas espiníferas e falcíferas; neurocerdas subaciculares espiníferas e falcíferas homo- ou sesquigonfas. Região dorsal lisa ou com projeções em forma de cristas, dobras ou papilas, restritas a uma região do corpo

Espécie-tipo. *Ceratocephale loveni* Malmgren, 1867

***Ceratocephale aureola* Hutchings & Reid, 1990 (Fig. 7)**

Ceratocephale aureola Hutchings & Reid, 1990: 81-82, Fig. 6a-f.

Material examinado. *Ceratocephale aureola*, holótipo, Austrália, AM 02515; AM 24300 1 ex.

Diagnose. Espécie com olhos, maxilas denteadas, região dorsal com cristas dos setígeros 10 ao 25, cirróforos expandidos a partir do setígero 9/10, cirro ventral duplo a partir do setígero 1, neurocerdas subaciculares falcígeras sesquigonfas presentes.

Descrição. O holótipo é um espécime incompleto com 29 setígeros e medindo 5 mm de comprimento total, com aspecto delicado e branco em álcool a 70%. O prostômio possui a região anterior fendida, com antenas cônicas e delicadas inseridas junto aos palpos e mais curtas que estes. Existem dois pares de olhos dispostos em trapézio na metade posterior do prostômio, negros e circulares. Os palpos possuem palpóforos cônicos e palpóstilos cilíndricos (Fig. 7A). A probóscide tem um par de maxilas levemente queratinizadas com 8 dentes em cada, e papilas cônicas no anel oral: V.1, VI. 1+1, VII-VIII. 7. O anel aqueto tem quatro pares de cirros anteriores, com o mais longo atingindo o setígero 2 quando distendido. Cirro dorsal com cirróforo expandido a partir do setígero 9-10, presente ao longo de todo o fragmento. O cirróforo expandido é lamelar e translúcido, com um aglomerado glandular presente na base do cirróforo (Fig. 7C). Os notopódios possuem lígula pré-setal cônica conspícua mais longa que o lóbulo neuropodial. O lóbulo neuropodial pré-setal é cônico e conspícuo, mais longo que o lóbulo pós-setal, arredondado e lamelar (Figs. 7 B,C). A lígula neuropodial é cônica conspícua e tão longa quanto o lóbulo nos primeiros setígeros diminuindo gradativamente. Os parapódios tendem a ser mais delicados em direção à região posterior (Fig. 7D). Cirro ventral duplo (Figs. 7 B-D) a partir do setígero 1, onde o ramo ventral possui metade do tamanho do ramo dorsal. O ramo ventral aumenta progressivamente até tornar-se subigual ao dorsal por volta do setígero 10 e a partir do setígero 11 diminui de tamanho. No último setígero onde está presente o ramo ventral possui metade do tamanho do ramo dorsal. Segundo Hutchings & Reid (1990) a região dorsal possui cristas proeminentes dos setígeros 10-25. Notocerdas supra-aciculares espinígeras homogonfas e subaciculares espinígeras sesquigonfas. Neurocerdas supra-aciculares espinígeras homo- e sesquigonfas. Neurocerdas subaciculares falcígeras homogonfas e sesquigonfas, nos setígeros anteriores, substituídas por espinígeras nos setígeros seguintes.

Ocorrência. Planícies de maré em frente a manguezais.

Distribuição. Pacífico: Ilhas Dampier, Austrália Ocidental.

Comentários. Cerdas falcíferas foram registradas em apenas três espécies de *Ceratocephale*, sem projeção lateral do cirróforo. *Ceratocephale aureola* difere de *Ceratocephale setosa*, espécie que também ocorre na Austrália e possui cerdas falcíferas, pela presença de cirro ventral duplo a partir do setígero 1, enquanto em *C. setosa* ele ocorre a partir do setígero 3. Difere ainda de *C. rocaensis*, conhecida da costa nordeste brasileira, espécie a qual se assemelha em morfologia parapodial, pela presença de cristas dorsais, ausente em *C. rocaensis*. Adicionalmente, *C. rocaensis* foi encontrada em poças de maré com substrato calcário, enquanto *C. aureola* foi coletada em ambiente bastante diferente, planícies de marés em frente a manguezais.

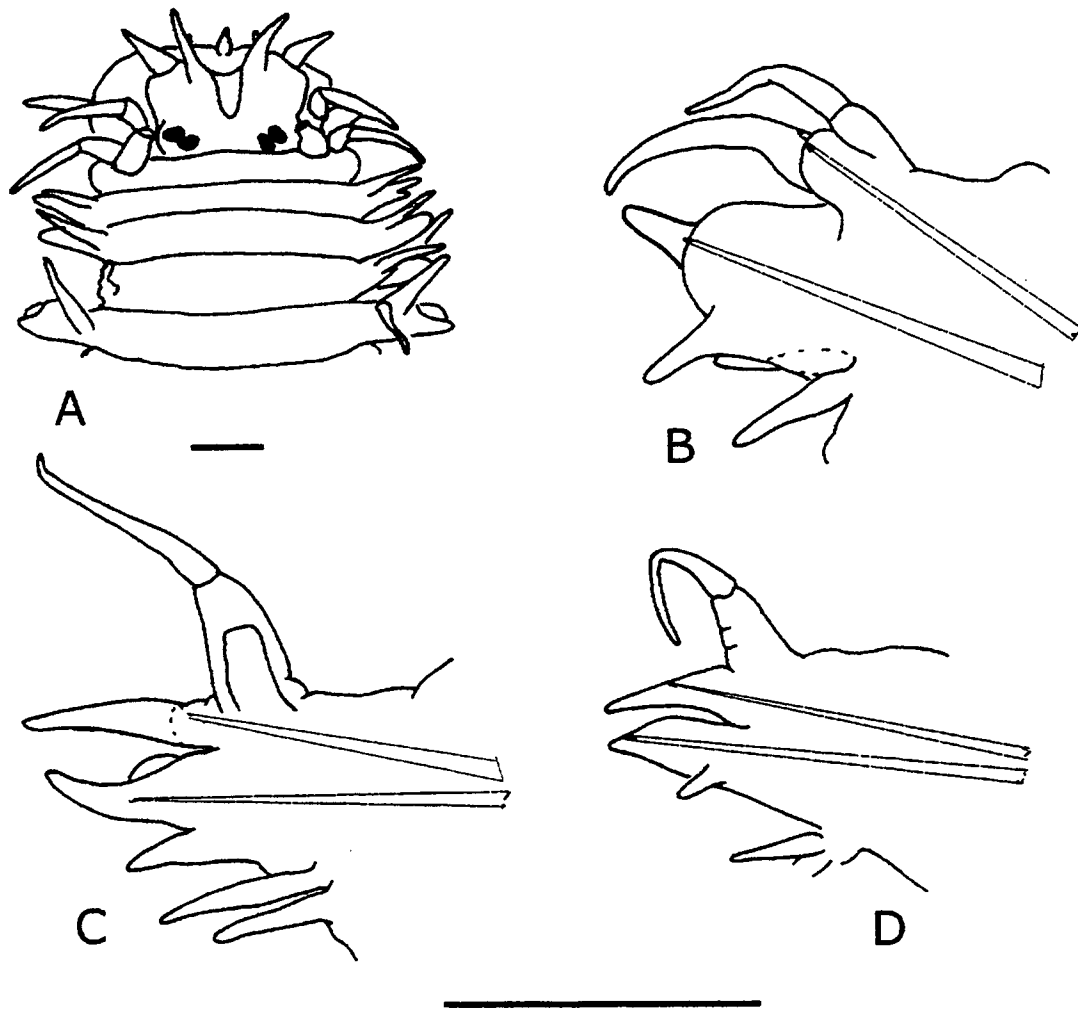


Fig. 7. *Ceratocephale aureola*. AM 24300. — A. região anterior, vista dorsal; — B. parapódio 3, vista posterior; — C. parapódio 11, vista anterior; — D. parapódio 14, vista posterior. Escalas A. 0,16 mm; B,C e D. 0,7 mm.

***Ceratocephale yurieli* Hutchings & Reid, 1990 comb. nov. (Fig. 8.)**

Gymnonereis yurieli Hutchings & Reid, 1990: 88-89, Fig. 10 a-d.

Material examinado. *Gymnonereis yurieli*, Austrália, holótipo, AM 202025, Queensland, Halifax Bay, 19 10 S-146 37 E, 5 m 01.77; parátipo, BNMH 1988.11, Queensland, Halifax Bay, 19 10 S-146 37 E, 5 m 01.77; parátipo, USNM 120510; Queensland, Halifax Bay, 19 10 S-146 37 E, 5 m 01.77, AM 20262 1 ex.; epítoco, AM 202622, 1 ex.; AM 202620 1 ex.; AM 202014 1 ex., Todos os exemplares estão incompletos, com exceção do parátipo depositado no Museu Britânico.

Diagnose. Espécie com olhos, maxilas com numerosos dentes delicados, cristas dorsais a partir do setígero 10, substituídas por dobras conspícuas a partir do setígero 15, projeção lateral do cirróforo dos setígeros 1-10, cirróforo dorsal expandido dos setígeros 11-22, cirro ventral duplo a partir do setígero 1, noto- e neurocerdas espiníferas homo- e sesquigonfas.

Descrição. Os espécimes examinados são pequenos, delicados e brancos em álcool a 70 %. Apenas um parátipo completo com 90 setígeros, 7 mm de comprimento total e 0,8 mm de largura incluindo as cerdas na altura do setígero 5. O prostômio é mais largo do que longo com quatro pares de olhos dispostos na sua metade posterior, com o primeiro par reniforme e o segundo circular (Fig.8 A). A região anterior do prostômio é incisa, com antenas cônicas inseridas junto à base dos palpos, tão longas quanto os palpos, que possuem palpóforos cilíndricos e palpóstilos cônicos. A probóscide possui 1 par de maxilas âmbar com numerosos dentes e papilas cônicas no anel oral distribuídas da seguinte forma: área V. I; VI. 1+1; VII-VIII. 8. O anel aqueto é estreito, com metade do comprimento do setígero 1 com quatro pares de cirros anteriores subiguais em comprimento, com o mais longo atingindo o setígero 3-4 quando distendido. O projeção lateral do cirróforo ocorre dos setígeros 1 ao 10 (Figs. 8 B,C). O cirro dorsal é cônico, com cirróforo expandido dos setígeros 11 ao 20, e cirróstilo com 1/2 do tamanho da região expandida (Fig. 8E). O lóbulo notopodial pré-setal é cônico e mais longo que o lóbulo neuropodial ao longo de todo o corpo (Figs. 8 B-E). O lóbulo neuropodial pré-setal é cônico e duas vezes mais longo que o pós-setal na região anterior e tornando-se acicular por volta do setígero 20 (Figs. 8 D,E). O lóbulo pós-setal é arredondado e lamelar e

também se torna acicular por volta do setígero 20. Dobras dorsais medianas presentes dos setígeros 15-38, formando discretas projeções mediano-triangulares. O cirro ventral duplo ocorre do setígero 1 até os últimos setígeros (Figs. 8B-D), com os ramos dorsal e ventral similares em comprimento nos primeiros setígeros, após os quais o ramo ventral diminui. Notocerdas supra-aciculares espiníferas homogonfas e subaciculares espiníferas sesquigonfas. Neurocerdas supra- e subaciculares espiníferas homogonfas e sesquigonfas.

Ocorrência. Planícies de maré.

Distribuição. Pacífico: Austrália, Queensland.

Comentários. A série tipo encontra-se em mau estado de conservação, com o holótipo completamente contorcido e alguns parátipos cobertos por partículas, o que dificultou o manuseio e exame do material. Existem algumas inconsistências entre a descrição e as ilustrações fornecidas por Hutchings & Reid (1990). Por exemplo, na Fig. 10a (p. 89) as cristas que de acordo com a descrição, deveriam aparecer a partir do setígero 10, e os cirróforos expandidos que deveriam aparecer a partir do setígero 11, são ilustrados em setígeros posteriores. A forma como os cirros dorsais expandidos aparecem ilustrados (Fig. 8 A) leva a crer que não existe uma porção distal afilada, que na verdade é o cirróstilo. Entretanto, há de fato uma porção distal afilada, que permaneceu em uns poucos setígeros e provavelmente caiu na maioria deles. Os cirróforos dos cirros dorsais no exemplar epítoco apresentam-se inflados, em vez de expandidos e translúcidos, como nos espécimes átocos. O aparecimento dos cirros dorsais expandidos varia entre os setígeros 11 e 14, e continuam presentes até o setígero 22 ou mesmo adiante. As dobras ou *ridges* foram visualizadas em apenas um espécime. Entre outras variações não citadas, um dos exemplares apresenta o ramo ventral maior que o dorsal nos cirros ventrais duplos dos 2-3 primeiros setígeros.

Segundo Hutchings & Reid (1990), o número de cerdas e o grau de desenvolvimento das dobras dorsais transversais apresentariam variação em função do tamanho. Espécimes maiores apresentariam numerosas cerdas e dobras transversais mais desenvolvidas. Hutchings & Reid (1990) descreveram ainda notocerdas homogonfas e sesquigonfas com diferentes serrilhas, mas não fornecem informação sobre a disposição destas, se são supra- ou subaciculares.

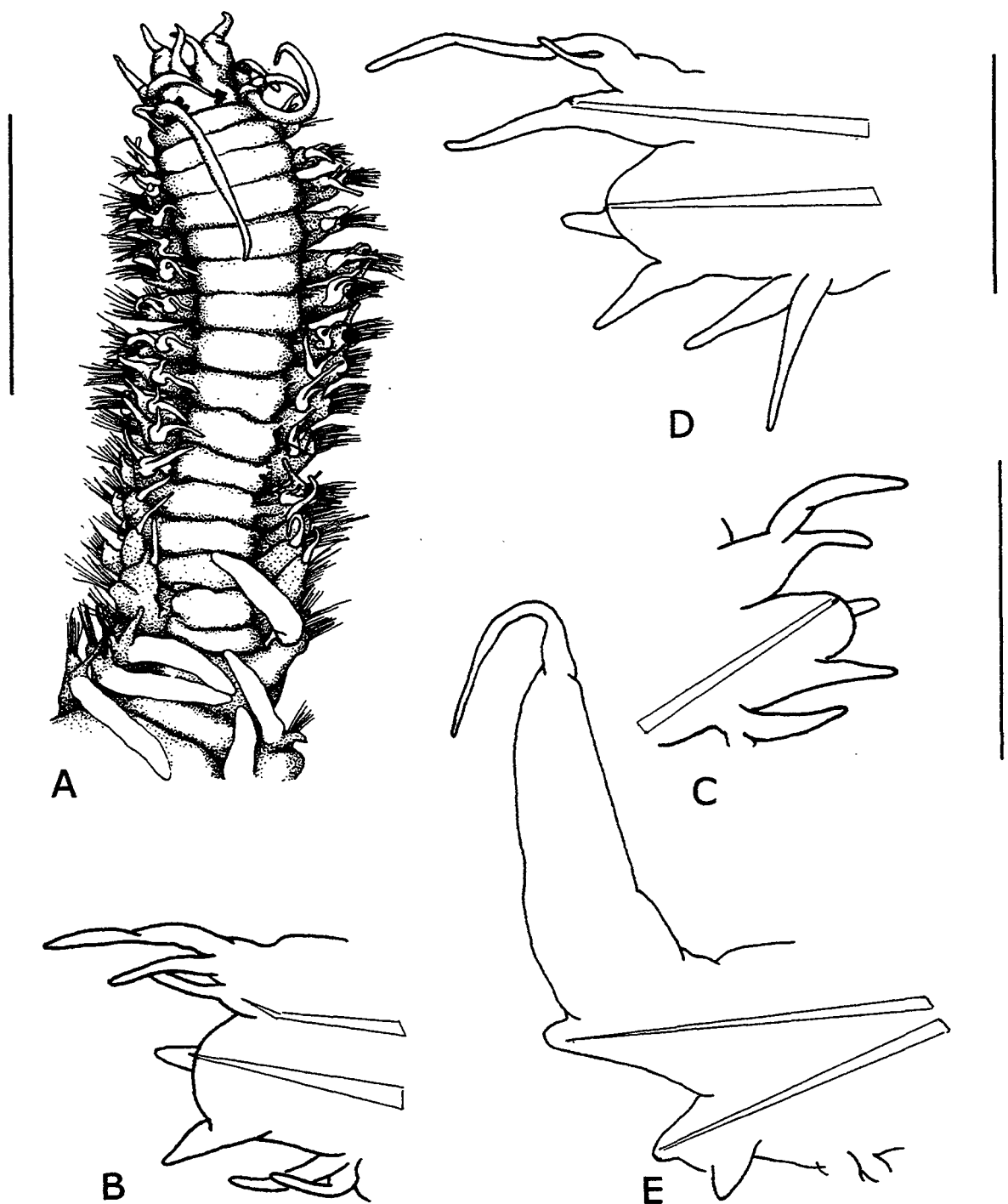


Fig. 8. *Ceratocephale yuriei*. — A. região anterior, vista dorsal; parátipo USNM: — B. parapódio 1, vista posterior; — C. parapódio 2, vista anterior; — D. parapódio 10, vista posterior; — E. parapódio 23, vista posterior. A. modificado de Hutchings & Reid (1990), Escalas A. 1 mm B, C, D e E 0,7 mm.

***Ceratocephale minyami* Hutchings & Reid, 1990** comb. nov. (Fig. 9)

Gymnonereis minyami Hutchings & Reid, 1990: 86-87, Fig. 9a-f.

Material examinado. *Gymnonereis minyami*, holótipo, Austrália, Upper Spencer Gulf, AM W202517, 9,3 m; parátipo, USNM 120511, mesma localidade; AM 202518 1 ex., mesma localidade a 7,3 m.

Diagnose. Espécie com olhos, maxilas denteadas, projeção lateral do cirróforo do setígero 1 ao 10, cirróforo expandido do setígero 11 ao 35, cristas dorsais conspícuas a partir do setígero 10, cirro ventral duplo a partir do setígero 1, neurocerdas falcíferas subaciculares presentes.

Descrição. Os espécimes são branco-amarelados em álcool a 70%. O prostômio é profundamente inciso anteriormente, com antenas cônicas inseridas junto a base dos palpos, mais longas que estes. Dois pares de olhos dispostos em trapézio. Os palpos possuem palpóforos globulares e palpóstilos cônicos (Fig. 9A). O anel aqueto é estreito e com quatro pares de cirros anteriores subiguais, com o mais longo atingindo o setígero 3 quando distendido. A probóscide possui maxilas estreitas fortemente queratinizadas, com 10-15 dentes em cada margem e papilas cônicas presentes no anel oral: área V. 1, VI.1+1; VII-VIII. 5. Projeção lateral do cirróforo presente dos setígeros 1-10 (Figs. 9 B e C), com 2/3 do comprimento do cirro dorsal na região anterior, posteriormente tem metade do comprimento do cirro dorsal. Cirróforos dorsais expandidos a partir do setígero 11 (Fig. 9D), presentes até o setígero 35. A região expandida é muscular, diferindo da maioria das espécies onde esta é laminar, com uma região distal curta, 1/3 do tamanho da região expandida (Fig. 9D). O cirro ventral duplo está presente a partir do setígero 1, com o ramo ventral mais curto que o dorsal nos primeiros setígeros aumentando progressivamente até tornar-se subigual ao ramo dorsal. As cristas dorsais são conspícuas a partir do setígero 10. O lóbulo neuropodial pré-setal é cônico e conspícuo nos dois primeiros setígeros, e escondido pelas numerosas cerdas neuropodiais nos setígeros seguintes. Quando as cerdas diminuem o lóbulo apresenta-se duas vezes mais longo que o lóbulo pós-setal. O lóbulo pós-setal é lamelar e arredondado nos setígeros medianos e posteriores, tornando-se acicular nos setígeros posteriores, similar ao que ocorre em todas as demais espécies do gênero. As língulas e lóbulos tornam-se mais delicados parapódios posteriores (Fig. 9 C), apresentando-se larga, subtriangular, ligeiramente mais longa

que o lóbulo em alguns parapódios (Fig. 9D). Notocerdas supra-aciculares espiníferas homogonfas e subaciculares espiníferas sesquigonfas. Neurocerdas supra-aciculares espiníferas homogonfas fina e pesadamente serrilhadas, e falcíferas sesquigonfas finamente serrilhadas, presentes do setígero 2-7; neurocerdas subaciculares do mesmo tipo que as supra-aciculares.

Ocorrência. Areia média a grossa, entre 6 e 60 m.

Distribuição. Pacífico: Sul da Austrália, Victoria.

Comentários. De acordo com os autores da descrição original, o nome da espécie deriva de "minyama", palavra aborígene significando "muito", referindo-se ao grande número de cerdas encontrado na região anterior do corpo. Entretanto, todas as espécies do gênero apresentam a região anterior com densos aglomerados de cerdas, o que toma o nome da espécie sem significado especial. Segundo os autores, os cirros dorsais acessórios podem ocorrer até o setígero 9 ou 10, e o ramo ventral do cirro ventral duplo é tão delicado que facilmente desprende-se em espécimes pequenos. Segundo os autores, cristas dorsais podem ocorrer a partir do setígero 5 ou 8. Entretanto, no material examinado eles são conspícuos apenas a partir do setígero 10. A ocorrência do cirro ventral duplo pode variar indo até o setígero 27 em um exemplar e até o setígero 32 em outro, enquanto de acordo com os autores eles aparecem em todos os setígeros.

C. myniami difere das congêneres *C. aureola*, *C. setosa* e *C. rocaensis*, que também possuem cerdas falcíferas, pela presença de cirros dorsais acessórios.

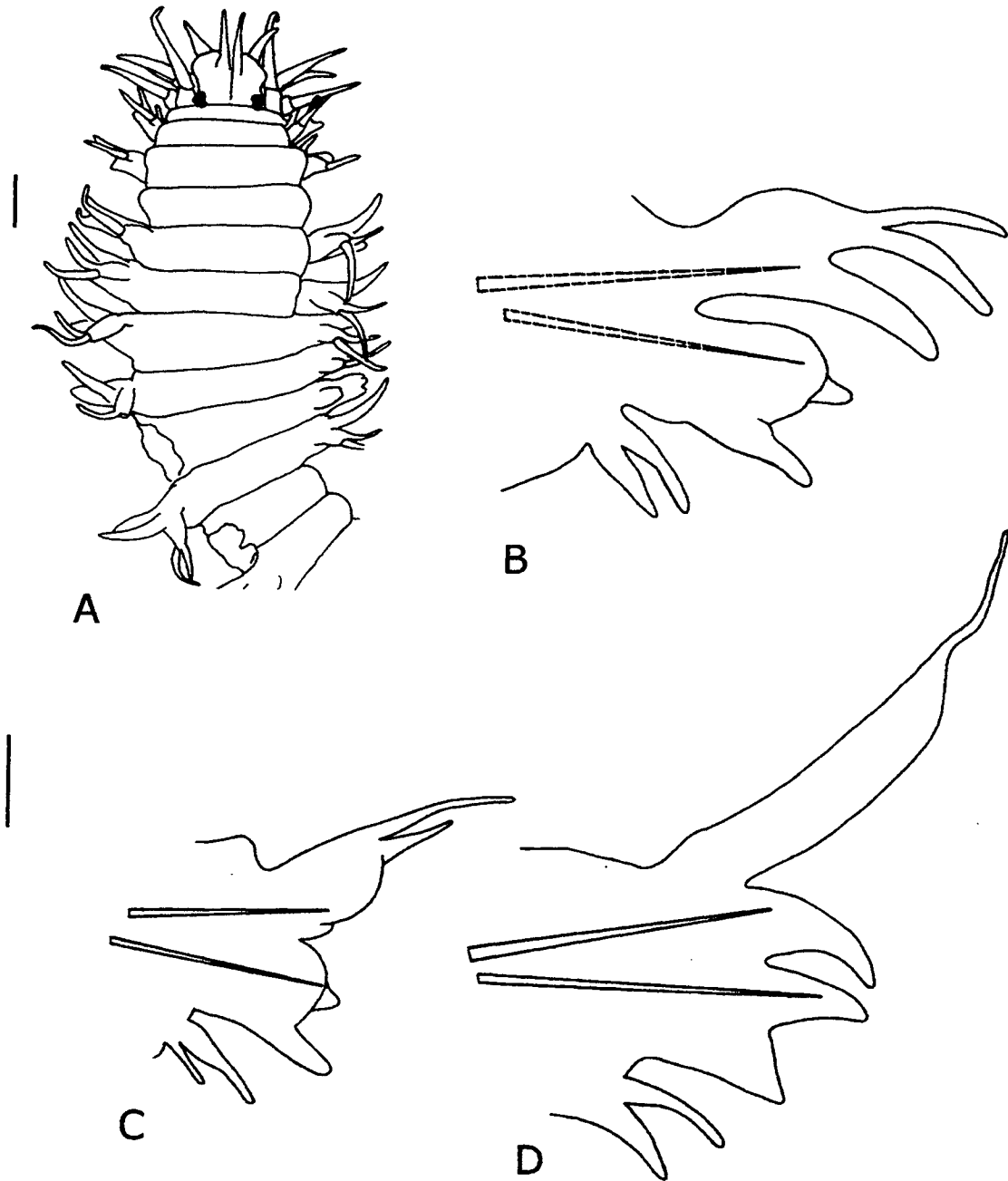


Fig. 9. *Ceratocephale myniami*. parátipo. — A. região anterior, vista dorsal; AM. — B. parapódio 3, vista anterior; — C. parapódio 10, vista posterior; — D. parapódio 20, vista posterior. Escalas. A. 0,5 mm, B,C-D. 0,14 mm. C-D. modificado de Hutchings & Reid (1990).

***Ceratocephale rocaensis* Santos & Lana, 2001** (Fig. 10)

Material examinado. *Ceratocephale rocaensis*: holótipo, MCEM 1006, Atol das Rocas, Rio Grande do Norte, Brasil; parátipos, MCEM 1006a, 5 exs., provenientes do mesmo local.

Diagnose. Espécie com olhos, cirróforos expandidos dos setígeros 10 ao 18, região dorsal lisa; cirro ventral duplo a partir do setígero 1, com ramo ventral pequeno e quase invisível; neurocerdas falcígeras entre os setígeros 1-6/9.

Descrição. O holótipo é um espécime incompleto com 26 setígeros e 5 mm de comprimento, medindo 0,7 mm de largura sem os parapódios e 1,25 mm com os parapódios. Coloração amarelada em álcool a 70 %. O prostômio é anteriormente fendido com um par de antenas cirriformes, situadas junto a base dos palpos, atingindo o mesmo comprimento dos palpos (Fig.10). Possui um par de palpos delicados, com palpóforos cilíndricos e longos e palpóstilos cônicos e dois pares de olhos conspícuos, dispostos em trapézio na metade posterior do prostômio(Fig. 10A), o primeiro par em forma de meia-lua, segundo par circular. O anel aqueto sustenta quatro pares de cirros anteriores curtos, com o mais longo atingindo o setígero 2. A probóscide parcialmente evertida; o estado de conservação do espécime não permitiu a visualização das áreas em separado. O parapódio 1 é representado pelo cirro dorsal com cirróforo, lóbulo neuropodial, lígula e cirro ventral duplo, o ramo ventral nos primeiros setígeros é extremamente delicado e de difícil visualização. O cirro dorsal possui cirróforo expandido dos setígeros 10 ao 18, com cirróstilo mais longo que o cirróforo. O lóbulo notopodial é cilíndrico aproximadamente do mesmo tamanho do cirro em parapódios anteriores (Fig. 10C), mais curto que este em parapódios medianos e posteriores. O neuropódio possui lóbulo pós-setal arredondado mais curto que o lóbulo notopodial e que a lígula neuropodial inferior. A partir do setígero 12-14 o lóbulo neuropodial torna-se cônico, passando a acicular por volta dos setígeros 17-18 (Fig. 10D). Lígula neuropodial arredondada em parapódios anteriores e afilada em parapódios medianos e posteriores. Cirro ventral duplo a partir do setígero 1 (Fig. 10B), onde o ramo inferior é extremamente delicado e de difícil visualização. A partir do 3º-4º setígero apresenta-se com 1/3 do comprimento do ramo superior, aumenta gradativamente nos parapódios anteriores e medianos, até atingir aproximadamente o mesmo tamanho do superior em parapódios posteriores. Notocerdas

falcíferas sesquigonfas serrilhadas (Fig. 10E), espiníferas homogonfas e sesquigonfas em parapódios anteriores; notocerdas falcíferas ausentes em parapódios medianos e posteriores. Neurocerdas supra- e subaculares falcíferas ao longo 6 a 9 primeiros setígeros, neurocerdas espiníferas sesquigonfas e homogonfas ao longo do corpo. Os cinco primeiros parapódios apresentam neuroacículas extremamente robustas e escuras.

Ocorrência. Em poças de maré com substrato calcário.

Distribuição. Atlântico Oriental: Brasil, Rio Grande do Norte, Atol das Rocas.

Comentários. As espécies mais próximas, em termos de morfologia parapodial, tipo e distribuição de cerdas, são *C. setosa* Hutchings & Reid, 1990 e *C. aureola* Hutchings & Reid, 1990. A primeira apresenta cirro ventral duplo a partir do setígero 3 e a segunda apresenta cristas. *C. setosa* foi descrita a partir de um único exemplar, que se encontra em mau estado de conservação, o que impede exames morfológicos mais detalhados ou maiores discussões. No entanto, a presença de cirro ventral duplo a partir do setígero 1, a presença de cerdas falcíferas nos 6-9 primeiros setígeros e a região dorsal lisa são tão distintivas, quando comparadas com as espécies congêneres, que justificam a descrição de uma nova espécie.

***Ceratocephale wakasaensis* Hayashi & Hanaoka, 2000 (Fig. 11)**

Diagnose. Espécie com olhos, maxilas denteadas, região dorsal com cristas a partir do setígero 5, cirróforos delicadamente expandidos, cirro ventral duplo a partir do setígero 1.

Descrição. Todos os exemplares examinados pelo autor são fragmentos anteriores. O holótipo, o maior deles, possui 42 setígeros, 10,4 mm de comprimento e 1,5 mm de largura incluindo parapódios. O corpo é subcilíndrico, branco-creme sem qualquer padrão de pigmentação em espécimes preservados. Prostômio inciso com palpóstilos longos e finos e palpóforos cilíndricos. Um par de longas antenas, inseridas próximas ao lado lateral interno dos bulbos distais do prostômio e dois pares de olhos marrom-avermelhados arranjados diagonalmente; par anterior elíptico e par posterior esférico (Fig. 11A). A probóscide possui maxilas amareladas e denteadas, 11 dentes em cada, e papilas cônicas no anel oral: V. 1, VI. 1+1, VII-VIII. 6 em fileira única (Fig. 11 B). Mais uma papila adicional possivelmente localizada mais

ventralmente no lado direito da área VII-VIII a julgar a partir da localização das outras papilas. Anel aqueto mais estreito do que os setígeros seguintes. Quatro pares de cirros anteriores subiguais em comprimento e o par mais longo atinge o setígero 3 quando distendido. Cirróforos não são bem desenvolvidos, com menos de um terço do comprimento do cirróstilo. O cirróstilo é digitiforme inserido em cirróforos delicadamente vascularizados e cirro ventral duplo a partir do setígero 1 (Fig. 11C). O ramo inferior do cirro ventral é uma projeção delicada nos dois primeiros setígeros, então tornando-se maior e atingindo o máximo comprimento por volta do setígero 15, onde possui mais de dois terços do tamanho do lóbulo superior. Diminui a partir daí e está presente até o setígero 25. Os parapódios com acícula marrom-escura, cuja extremidade curva-se para cima. O lóbulo notopodial aparece a partir do setígero 3 tornando-se mais longo posteriormente até o setígero 10 atingindo mais de dois terços do cirro dorsal (Fig. 11D), e então diminuindo em comprimento; delicados processos afilados nos setígeros posteriores dos fragmentos. Lígula neuropodial pré-setal conspicua a partir do setígero 1 (Fig. 11 B) e se desenvolvendo posteriormente até o setígero 10, com largos lóbulos triangulares, a partir de onde reduzem-se a delicadas projeções afiladas (Fig. 11 E). Os lóbulos neuropodiais pré-setais muito reduzidas em nos dois primeiros setígeros do holótipo. A lígula neuropodial presente a partir do setígero 1 até o setígero 20 e tornando-se pequenos lóbulos cônicos após. As cristas dorsais seriam visíveis a partir do setígero 5, mas não aparecem na ilustração original (Fig. 11A). Notocerdas espiníferas. homogonfas e sesquigonfas, com apêndices de dois tipos, um com lâmina distal curta e outra com apêndice longo; a lâmina curta atingindo um $1/3$ do base enquanto o mais longo atinge quase o mesmo comprimento, neurocerdas supra- e subaciculares espiníferas homo- e sesquigonfas.

Ocorrência. Entre 76 e 135 m de profundidade.

Distribuição. Pacífico: Baía de Wakasa, Mar do Japão, Japão.

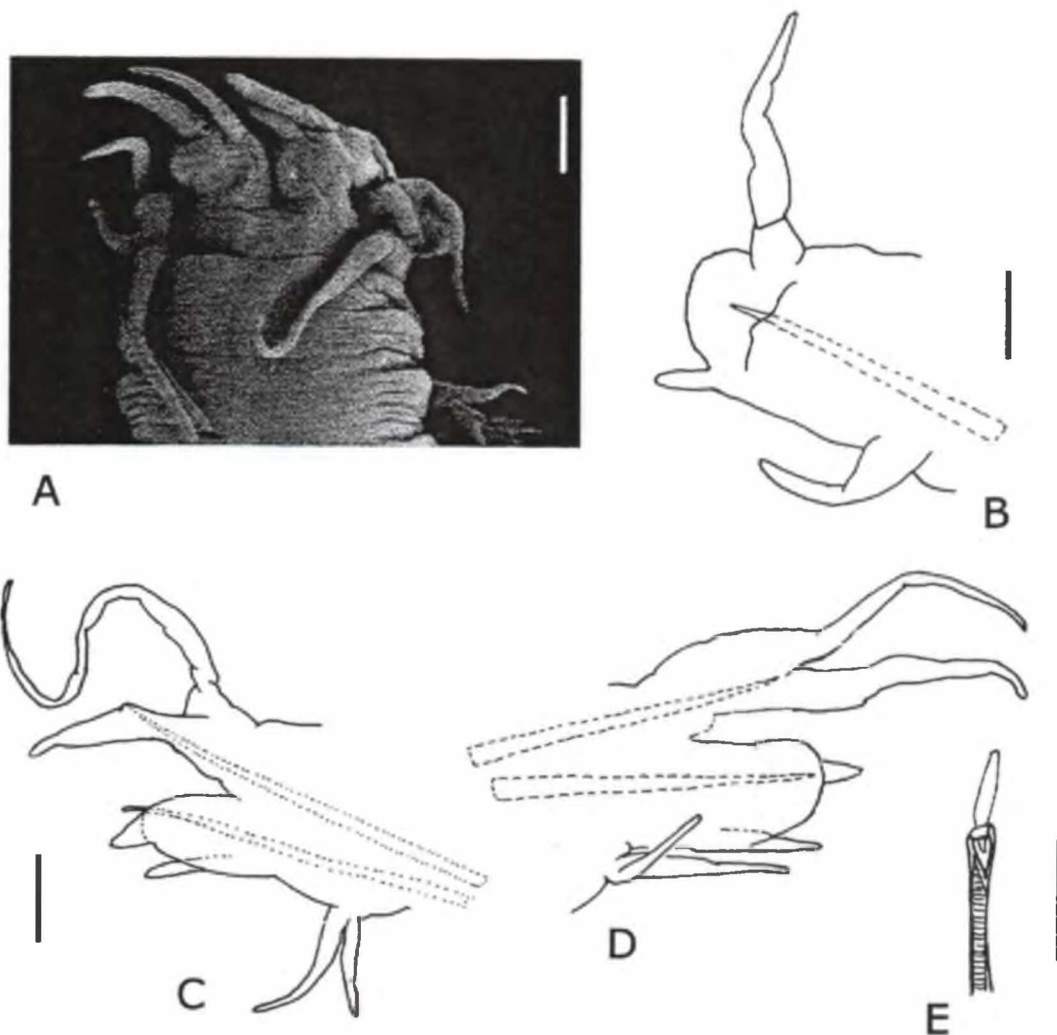


Fig. 10. *Ceratocephale rocaensis*. Parátipo. — A. região anterior, vista dorsal; holótipo MCEM. — B. parapódio 1, vista posterior; — C. parapódio, vista posterior; — D. parapódio, vista posterior. Escalas A. 0,1 mm B,C e D. 0,5 mm E.0,05 mm

Comentários. Segundo os autores, *C. wakasaensis* assemelha-se a *C. pacifica* (Hartman, 1960) e *C. pacifica sensu* Hutchings & Reid, 1990 pela ausência de papilas mediano-dorsais, pela presença de cirros ventrais duplos a partir do setígero 1 e pela presença de sesquigonfas espiníferas. Difere destas pela presença de olhos e pela morfologia do cirróforo expandido, delicadamente expandido. O autor considera que a presença de olhos constante em *C. wakasaensis* é suficiente para distinguir o novo táxon. Além disso a profundidade de ocorrência das espécies é distinta, já que *C. wakasaensis* ocorre a cerca de 100 m de profundidade, enquanto as congêneres mencionadas ocorrem em profundidades abissais tanto na Austrália quanto na Califórnia. O autor não informa a partir de qual setígero ocorre o cirróforo expandido e suas ilustrações trazem dúvidas quanto a expansão do cirróforo. Em consulta direta ao autor, uma vez que não houve tempo para solicitar material, o mesmo confirmou a condição expandida do cirróforo, ainda que delicadamente, mas não se pronunciou em relação ao setígero de ocorrência. A curvatura distal das acículas, registradas também em *C. andaman*, pode na verdade ser um artefato de fixação e conservação.

Durante 20 anos de amostragem na Baía de Wakasa, apenas 6 espécimens de *C. wakasaensis* foram coletados, o que torna a espécie uma das mais raras entre os poliquetas da região.

***Ceratocephale setosa* Hutchings & Reid, 1990 (Fig. 12)**

Ceratocephale setosa Hutchings & Reid, 1990: 84-85, Fig. 8a-e.

Material examinado. *Ceratocephale setosa*, parátipo, Austrália, Port Philip Bay, BNHM 1988.13 1 ex.; AM 16092 3 exs.

Diagnose. Espécie com olhos, maxilas denteadas, região dorsal lisa, cirróforo expandido a partir do setígero 11, cirro ventral duplo a partir dos setígeros 3-4, neurocerdas subaciculares falcíferas sesquigonfas presentes.

Descrição. O parátipo é um espécime incompleto com 30 setígeros e 10 mm de comprimento. O material examinado encontra-se em mau estado de conservação, o que dificultou o manuseio e exame. O corpo é achatado dorso-ventralmente nos 10-15 primeiros setígeros. O prostômio é mais largo do que longo e possui uma fenda mediana que se prolonga até a altura do primeiro

par de olhos; que são conspícuos e estão dispostos em trapézio, com o primeiro par reniforme e o segundo circular (Figs. 12 A e B). As antenas são cônicas, estão inseridas junto a base dos palpos e atingem o mesmo comprimento dos palpos, que apresentam um palpóforo cilíndrico e palpóstilos cônicos similares em comprimento. O anel aqueto possui quatro cirros anteriores, o maior atinge o setígero 3 quando distendido e o menor o setígero 2 (Figs. 12 A e B). A probóscide possui papilas cônicas no anel oral: área V. 1, áreas VI.1+1, áreas VII-VIII. 7 papilas cônicas. O notopódio apresenta lóbulo notopodial pré-setal discretamente mais longo que o cirro dorsal (Fig. 12C) nos primeiros setígeros e torna-se conspicuamente menor que este à medida que os cirros dorsais se expandem. O lóbulo notopodial pré-setal é distintamente mais longo que o pós-setal ao longo de todo o corpo (Figs. 12 C e D). Este último apresenta-se como um lóbulo arredondado e lamelar. O neuropódio possui lóbulo pós-setal arredondado e lóbulo neuropodial pré-setal cônico e conspícuo nos dois primeiros setígeros, ficam escondidos pelo grande número de cerdas nos setígeros seguintes e tornam-se conspícuos novamente a partir do setígero 10. A lígula neuropodial é cônica e tão longa quanto o lóbulo pós-setal a partir do 5-6 setígero. O cirro dorsal é cilíndrico até o setígero 10, a partir do setígero 11 o cirróforo expande-se progressivamente ao longo do pedaço examinado (Fig. 12 D). A região expandida é translúcida e com aspecto delicado. Não existem cristas ou dobras dorsais. O cirro ventral é duplo a partir do setígero 3-4, onde o ramo ventral é pequeno e delicado, nos primeiros setígeros. Os ramos do cirro ventral duplo atingem aproximadamente o mesmo tamanho por volta do setígero 13 e ocorre até o setígero 30. Não foi possível verificar se a estrutura ocorre até o final do corpo ou se está restrita a uma região. Notocerdas supra-aciculares espiníferas homogonfas e subaciculares espiníferas homogonfas e neurocerdas supra e subaciculares espiníferas homogonfa e falcíferas sesquigonfas.

Comentários. A espécie foi nomeada como referência ao grande número de cerdas presentes na região anterior, o que parece inconsistente, uma vez que todas as espécies do gênero possuem o mesmo aspecto, assim como as espécies dos gêneros *Gymnonereis*, *Tambalagamia* e *Micronereides*. *C. setosa* difere das congêneres sem projeção lateral do cirróforo e com cerdas falcíferas, pela presença de cirro ventral duplo a partir do setígero 3, enquanto nas demais ele aparece a partir do setígero 1.

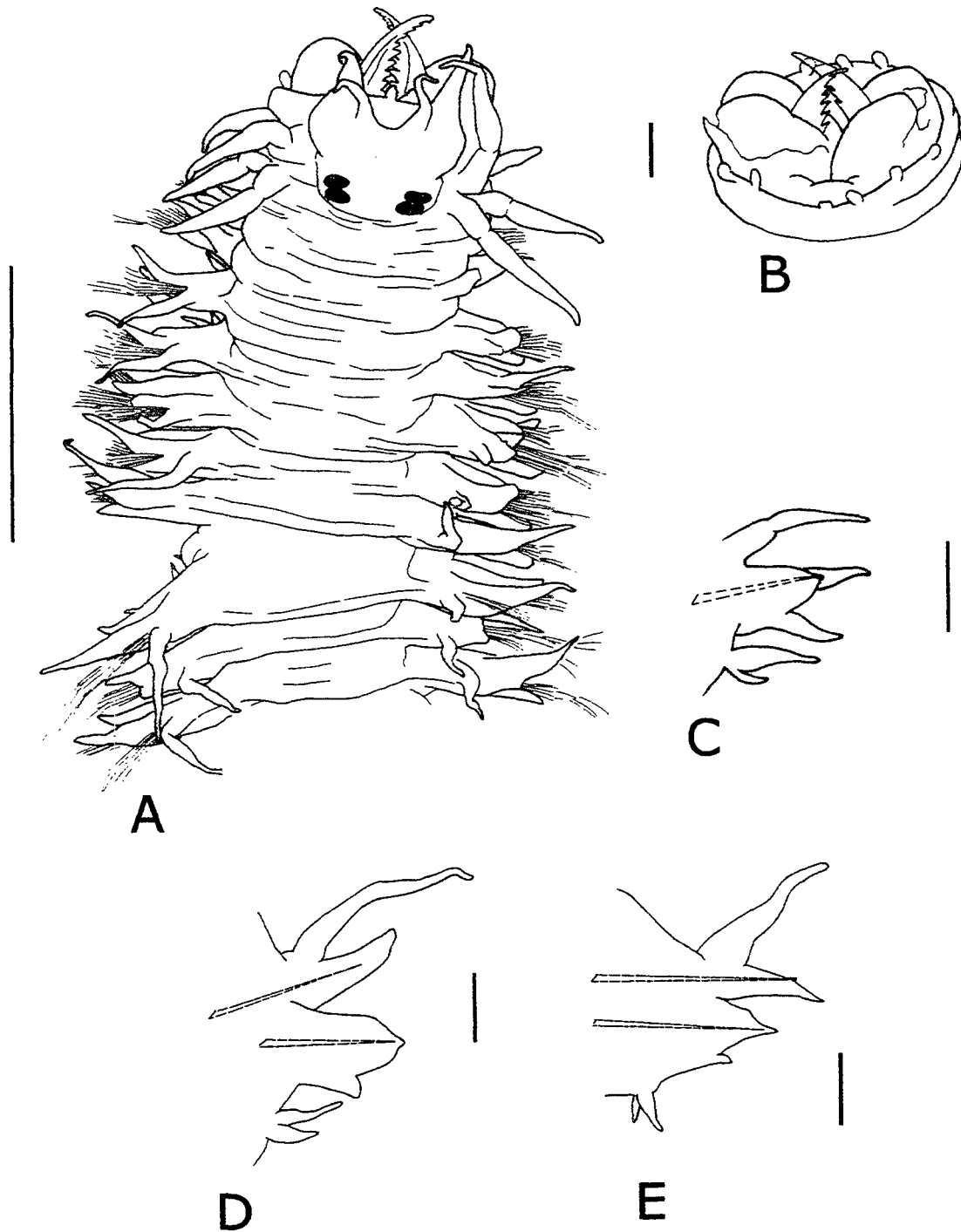


Fig. 11. *Ceratocephale wakasaensis*. holótipo. — A. região anterior, vista dorsal; — B. probóscide mostrando papilas no anel oral, áreas VII-VIII; — C. parapódio 1, vista posterior; — D. parapódio 13, vista posterior; — E. parapódio 23, vista posterior. Escalas. A. 0,5 mm B. 0,1 mm C-E. 10 μ m. Modificado de Hayashi & Hanaoka (2000).

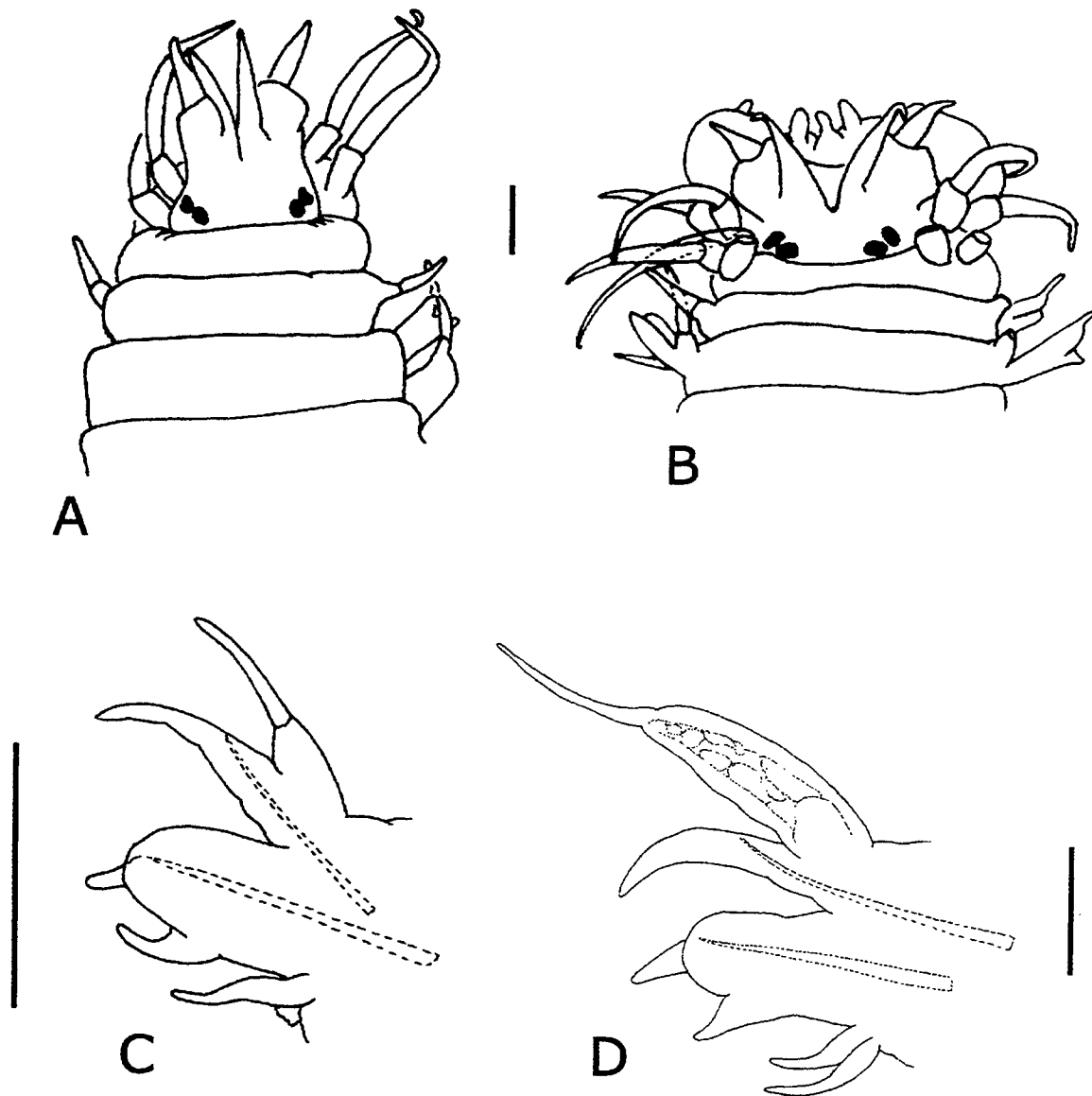


Fig. 12. *Ceratocephale setosa*. holótipo. — A. vista dorsal da região anterior com probóscide invertida; parátipo. — B. vista dorsal da região anterior com a probóscide parcialmente evertida; — C. parapódio 9, vista anterior; — D. parapódio 13, vista posterior. Escalas A e B. 0,16 mm C e D. 0,7 mm.

***Ceratocephale oculata* Banse, 1977** (Figs. 13)

Ceratocephale loveni Day, 1973: 38 [not Malmgren 1867].

Ceratocephale oculata Banse, 1977: 620, Fig. 3a-f.; Taylor, 1984: 31-9, Figs. 31-5, 6a-e.; León-González, 1997: 29-31, Figs. 10 a-d, 11a-b.

Material examinado. *Ceratocephale oculata*, parátipo, USNM 52096; *Ceratocephala* [sic] *oculata*, Pacífico Norte, México, LACM, K126, Vel. 6177, 6179 3 exs.; Brasil, Sergipe, Estuário do Rio Japarutuba, MCEM 985-100, 7 exs.; Estuário do Rio Piauí, MCEM 963-984; MCEM 987; MCEM 990-999, 100 exs; Estuário do Rio Real, MCEM 989-1004, 43 exs.; Bahia: Recife de Timbabas, IBUFRJ 0095, 21 exs.

Diagnose. Espécie com olhos, maxilas denteadas, cristas dorsais a partir do setígero 10, cirróforo expandido a partir do setígero 10, dobras dorsais ausentes, cirro ventral duplo a partir do setígero 1, noto- e neurocerdas espiníferas homogonfas.

Descrição. O corpo é achatado dorso-ventralmente nos 10-15 primeiros setígeros e cilíndrico daí até o pigídio, uniforme, amarelo-pardo. O prostômio é tão longo quanto largo, fendido anteriormente com dois pares de olhos conspícuos marrom-avermelhados, em arranjo trapezoidal, sendo o par anterior reniforme e o posterior circular; um par de antenas cônicas inseridas junto a base dos palpos e menores que estes, que possuem palpóforos cilíndricos e palpóstilos cônicos. Anel aqueto com quatro pares de cirros anteriores, o maior atingindo o setígero 2-3 quando distendido (Fig. 13A). Probóscide com papilas no anel oral: V. 1, VI.1+1, VII-VIII. 7 e um par de maxilas âmbar, denteadas. O cirro dorsal cilíndrico aproximadamente do mesmo tamanho da lígula notopodial em parapódios anteriores, com cirróforos expandidos (Figs. 13C,) dos setígeros 10 ao 30 e cirróstilos duas vezes mais longos que os cirróforos. O neuropódio tem lóbulos pré-setal cônico mais longo que pós-setal lamelar e arredondado. Cirros ventrais duplos a partir do setígero 1, com ramos superior e inferior equivalentes em tamanho até o setígero 28-29, a partir dos quais o ramo superior é mais longo, presentes até o setígero 40. (Figs. 13A e B; 14B e C) Notocerdas supra e subaculares espiníferas homogonfas. Neurocerdas supra- e subaculares espiníferas homogonfas ao longo de todo o corpo.

Varição. As cristas dorsais podem aparecer desde o setígero 10 até o setígero 13, sendo particularmente difíceis de visualizar em alguns espécimens. A ocorrência do primeiro cirróforo expandido variou entre os setígeros 10 e 11.

Ocorrência. Em substrato siltico-argiloso com areia biodetrítica e salinidade entre 20 e 30, em região sublitoral estuarina e em recifes de corais a 15 m de profundidade.

Distribuição. Atlântico Ocidental: Carolina do Norte, Golfo do México, Nordeste do Brasil: Sergipe e Bahia.

Comentários. O nome da espécie faz referência à presença de olhos, já que quando descrita era a única do gênero com olhos. Entretanto, outras espécies com olhos e morfologia similar foram descritas posteriormente, como *C. andaman*, *C. aureola*, *C. setosa* e *C. papillata*. *C. oculata* difere destas por ter cirro ventral duplo a partir do setígero 1 e todas as cerdas homogonfas espiníferas. O material examinado não apresenta cristas conspícuas, como descrito por Banse (1977b) considera-se que pode tratar-se de uma variação. A determinação do setígero onde aparecem as cristas, ou até mesmo a existência destes, é extremamente difícil quando os espécimes apresentam algum grau de retorção, o que é bastante comum no material fixado. O material proveniente da região nordeste não apresenta variações significativas em relação ao material descrito para a Carolina do Norte e Golfo do México. O material referido a *C. oculata* por Lana (1984, 1987) foi re-examinado e identificado e inicialmente identificado como *Gymnonereis crosslandi*, devido à presença de projeção lateral do cirróforo nos dois primeiros setígeros. Após a análise cladística e sinonimização de *Gymnonereis* a *Ceratocephale* o material é referido a *Ceratocephale crosslandi*.

***Ceratocephale hartmanae* Banse, 1977b (Figs. 14)**

Ceratocephale loveni pacifica Hartman, 1968: 501 em parte (ver também *C. pacifica*).

Ceratocephale hartmanae Banse, 1977: 617, Fig. 2b-f.; León-González, 1997: 26, Fig. 8; León-González & Solís-Weiss, 2000: 549.

Material examinado. *Ceratocephale hartmanae*, holótipo, AHF Poly 1130, Sudeste da Califórnia, estação 2886-54, 33 27 N, 118 00'W, 482m, 07/1954.

Diagnose. Olhos ausentes; maxilas denteadas, cristas dorsais presentes a partir do setígero 8, dobras mediano-dorsais triangulares a partir do setígero 10, cirro ventral duplo a partir do setígero 3, noto- e neurocerdas espiníferas.

Descrição. O holótipo é um espécime incompleto com 19 setígeros, amarronzado em álcool a 70 %. Possui 7 mm de comprimento e 2,5 mm de largura com parapódios e 1,0 mm sem parapódios na região anterior. O prostômio é fendido, sem olhos, tão longo quanto largo, com antenas cônicas inseridas junto a base dos palpos, que possui palpóstilos cônicos e mais longos que as antenas (Fig. 14A). O anel aqueto com quatro pares de cirros anteriores curtos, o mais longo atinge o setígero 1 quando distendido. A probóscide com papilas cônicas distribuídas nas áreas V. 1; VI. 1+1, VII-VII. 7 papilas em fileira única, e maxilas âmbar com 6-7 dentes. O notopódio é representado por um lóbulo notopodial pré-setal cônico e alongado, presente ao longo de todo o corpo um lóbulo pós-setal lamelar e arredondado (Fig. 14B). O neuropódio apresenta lóbulo pós-setal lamelar e arredondado nos 10 primeiros setígeros, tornando-se acicular nos setígeros subsequentes. A lígula neuropodial é cônica, aproximadamente do mesmo comprimento do lóbulo, e diminui gradativamente ao longo do corpo. O cirro dorsal apresenta cirróforo expandido a partir do setígero 8, já no setígero 13 ele atinge duas vezes o comprimento apresentado no setígero 8 (Fig. 14C). Os cirróstilos de todos os outros cirros foram perdidos. Aparentemente os cirróforos expandidos vão até o setígero 13, e a região expandida não apresenta aspecto foliáceo como nas demais espécies do gênero. O cirro ventral duplo aparece a partir do setígero 3 (Fig. 14B), onde o ramo ventral possui menos da metade do comprimento do ramo dorsal. O ramo ventral aumenta gradativamente até tornar-se subigual (Fig. 14C) ao ramo dorsal por volta do setígero 10, a partir daí diminui gradativamente (Fig. 14D). Não é possível saber se os cirros ventrais duplos ocorrem em todo o corpo uma vez que o exemplar está incompleto. Região dorsal com cristas dorsais presentes a partir do setígero 8, que se tornam dobras conspícuas no setígero 10, onde formam projeções triangulares medianas. Similar ao que acontece com os cirros ventrais não é possível determinar em quantos setígeros essas dobras ocorrem. Notocerdas supra e subaciculares homogonfas espiníferas. As neurocerdas supra e subaciculares são homogonfas espiníferas. As cerdas são delicadamente serrilhadas, de difícil visualização em microscópios óticos.

Distribuição. Pacífico: Sudeste da Califórnia até a Baía de Acapulco (México).

Comentários. No material identificado por León-González (1997), proveniente da costa mexicana, a projeção lateral do cirróforo aparece no setígero 10 e as papilas dorsais são pouco desenvolvidas. Segundo este autor, a partir do setígero 10 aparece uma linha transversal que poderia ser uma banda ciliar. Segundo Hilbig (1997), *C. hartmanae* é sinônima de *C. loveni*. Entretanto, *C. loveni* não possui dobras dorsais conspícuas, o que justifica manter a espécie como válida.

***Ceratocephale papillata* León-González e Góngora-Garza, 1992 (Fig. 15)**

Ceratocephale papillata León-González & Góngora-Garza, 1992: 418-422, Figs. 1-3.

Material examinado. *Ceratocephale papillata*, holótipo, México, USNM 142032.

Diagnose. Espécie com olhos, maxilas denteadas, região dorsal com papilas a partir do setígero 9, cirróforo expandido a partir do setígero 7, noto- e neurocerdas supra- e subaciculares espiníferas.

Descrição. O holótipo é um espécime completo com 103 setígeros, amarelado com 100 setígeros e 26 mm de comprimento, setígero 10 com 3 mm de largura incluindo as cerdas. O prostômio é mais longo do que largo e com incisão mediana, com antenas afiladas e inseridas junto à base dos palpos, que possuem palpóforos cilíndricos, robustos e palpóstilos afilados mais longos que as antenas (Fig. 15A) e dois pares de olhos marron-avermelhados dispostos na sua metade posterior, com o par anterior reniforme. O anel aqueto tem comprimento similar ao primeiro setígero e quatro pares de cirros anteriores providos de cirróforos, com o mais longo chegando ao setígero 4 quando distendido. A probóscide possui maxilas marrons denteadas, com papilas cônicas distribuídas conforme descrito a seguir: V. 1, VI. 1+1, VII-VII. 7 papilas. Dois primeiros setígeros unirremes, entretanto em um dos deles foi possível observar a presença de uma acícula adicional, como em *Namalycastis*. Apesar da descrição original não mencionar, o primeiro de um dos lados parapódio apresenta projeção lateral do cirróforo (Fig. 15D). Os demais parapódios são birremes, sem projeção lateral do cirróforo e sem lígula notopodial. O

notopódio é caracterizado por um lóbulo cônico e alongado (Fig. 15E). Cirro dorsal provido de cirróforo que se expande a partir do setígero 7 (Fig. 15A), quando se torna foliáceo e com as bordas margeadas por um tipo de ciliação (Fig. 15B), com cirróstilos curtos e cônicos, com 1/5 do comprimento do cirróforo expandido. Os neuropódios tem lóbulo pré-setal cônico conspícuo e lóbulo pós-setal arredondado conspícuo nos setígeros anteriores. Região dorsal com papilas a partir do setígero 9 (Figs. 15A e C). Nos setígeros medianos o lóbulo torna-se cônico e as projeções pré- e pós-setal desaparecem (Fig. 15E). Lígula neuropodial cônica, mais curta que o lóbulo pré-setal. O cirro ventral é duplo a partir do setígero 1, com o ramo inferior ligeiramente mais longo que o superior nos primeiros setígeros. O ramo ventral desaparece por volta dos setígeros 42- 43. As notocerdas supra-aciculares são espiníferas homogonfas ao longo de todo o corpo e as notocerdas subaciculares são espiníferas homo- e sesquigonfas. As neurocerdas supra e subaciculares espiníferas homo- e sesquigonfas.

Ocorrência. Entre 52 e 220 m de profundidade, em sedimento arenoso.

Distribuição. Pacífico: Sul da Baixa Califórnia; Atlântico: Golfo do México.

Comentários. Apesar de detalhar a distribuição das cerdas, contando-as em cada fascículo em 8 setígeros diferentes, León-González & Góngora-Garza (1992) não fizeram menção ao feixe notopodial subacicular, cuja presença como nas demais espécies do gênero, foi confirmada ao examinar o holótipo. Por outro lado, a presença de um projeção lateral do cirróforo em um dos parapódios (Fig.16D) é mais delicada, uma vez que na época em que a espécie foi descrita o projeção lateral do cirróforo era tida como característica de *Gymnonereis*. O autor examinou 155 espécimens e não faz menção a ocorrência do cirro. Exemplares adicionais foram solicitados diretamente ao autor, mas infelizmente não foram disponibilizados. Dessa forma os comentários ficam restritos ao exame da descrição original e do holótipo.

A espécie difere de *C. hartmanae*, espécie similar, pela presença de olhos, pela configuração dos cirróforos expandidos e pelo cirro ventral duplo a partir do setígero 1.

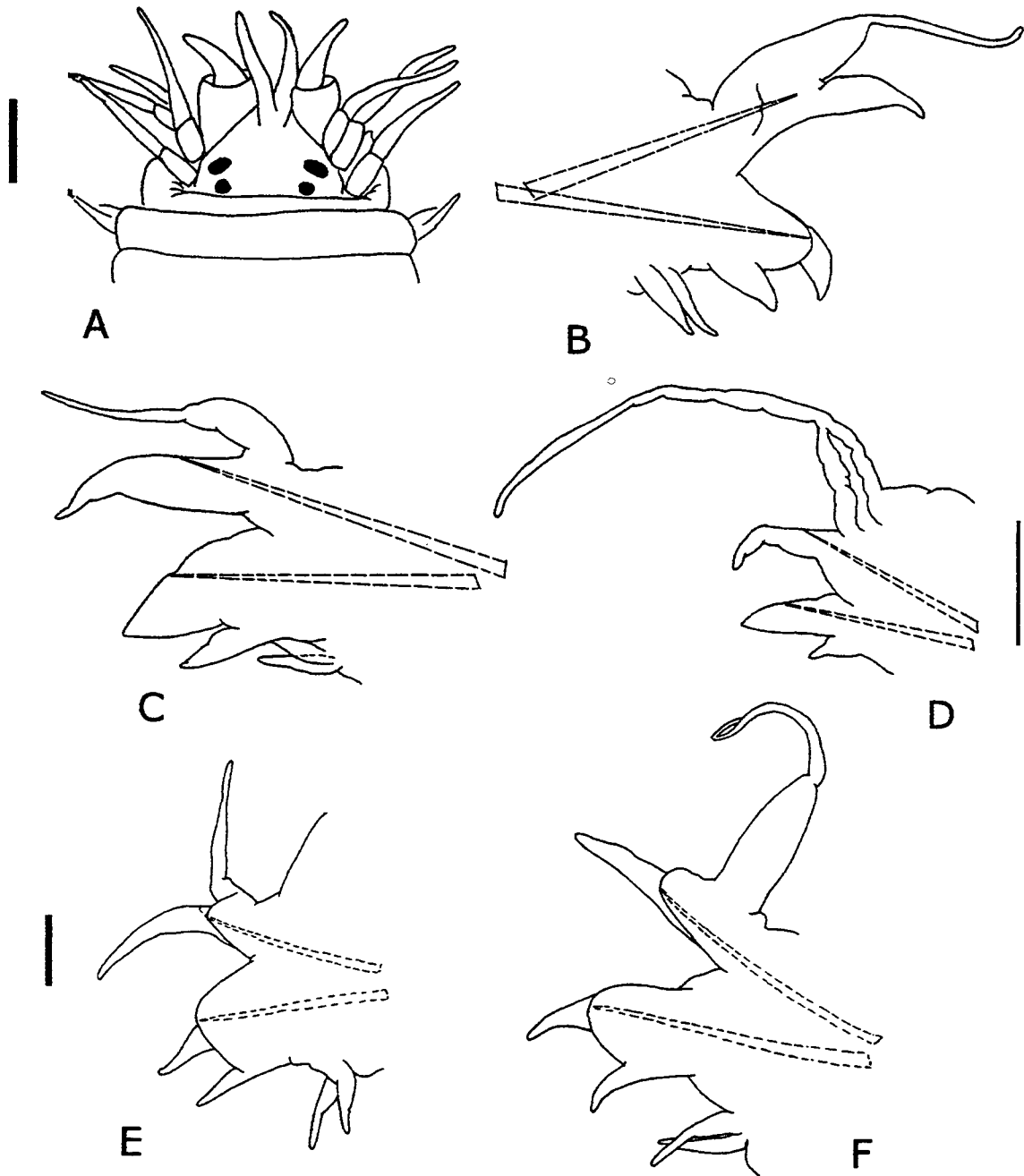


Fig. 13. *Ceratocephale oculata*. MCEM, Nordeste do Brasil. — A. região anterior, vista dorsal; — B. parapódio do setígero 4, vista anterior; — C. parapódio do setígero 14, vista posterior; — D. parapódio do setígero 29, vista anterior, cirro ventral duplo não ilustrado. Escala: 0,2 mm. *Ceratocephale oculata*. LACM. Califórnia. — A. parapódio 4, vista posterior; — B parapódio 11, vista posterior; Escalas. A-B 0,8 mm.

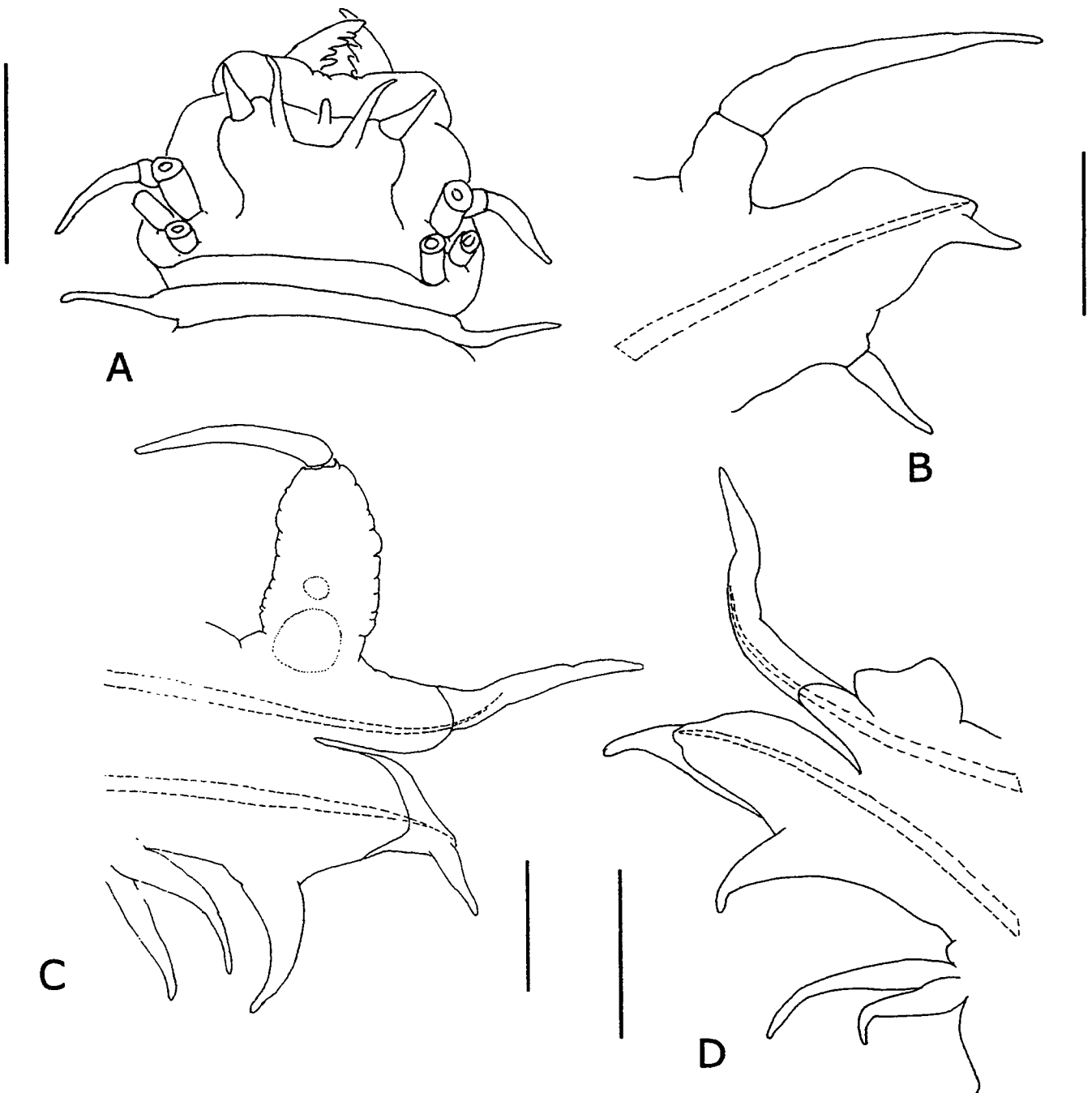


Fig. 14. *Ceratocephale hartmanae*. Holótipo. — A. região anterior, vista dorsal; — B. parapódio 2, vista posterior; — C. parapódio 10, vista posterior; — D. parapódio posterior, vista posterior. Escalas A. 1 mm, B-D. 0,7 mm.

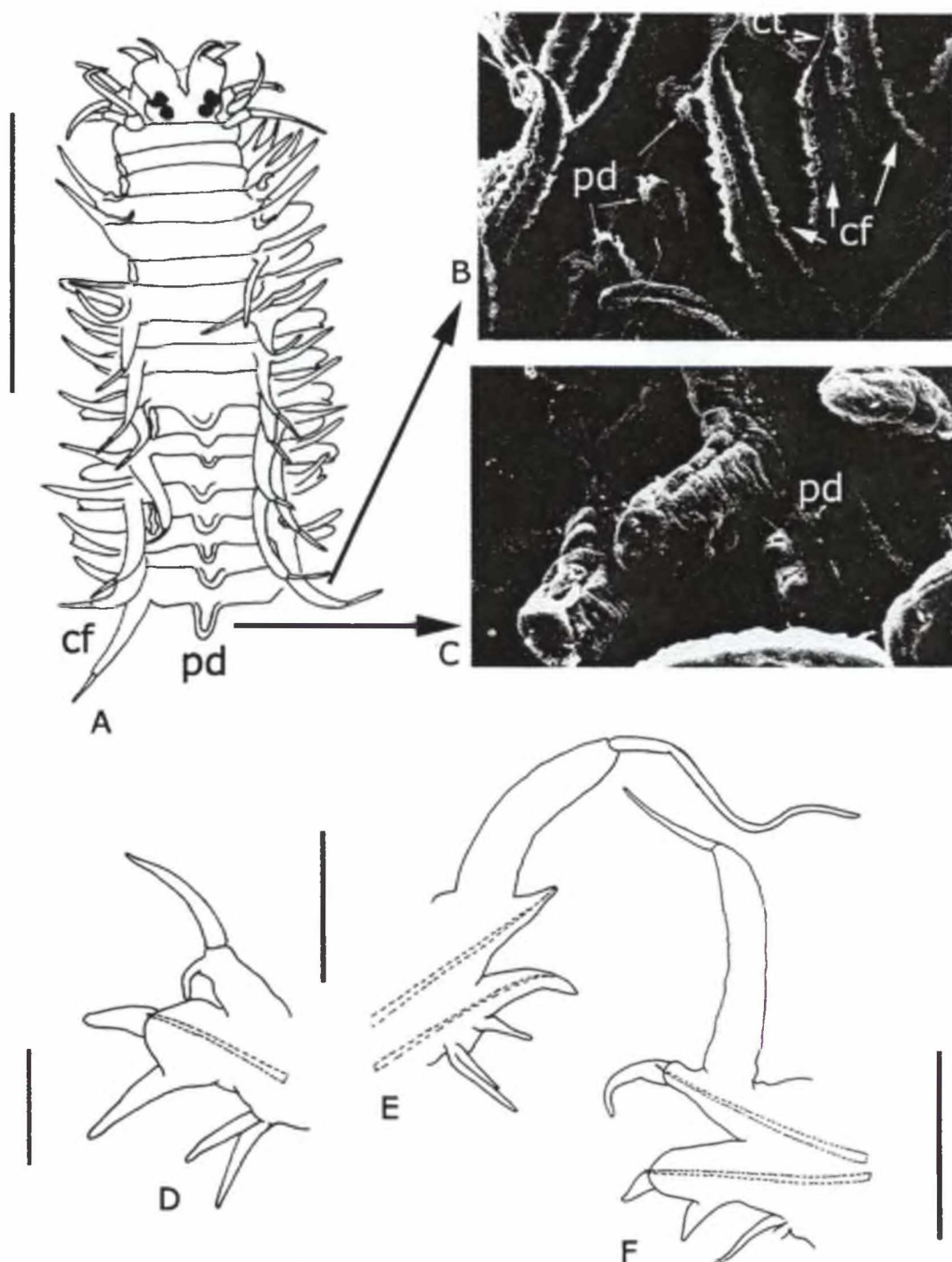


Fig. 15. *Ceratocephale papillata*. holótipo. — A. vista dorsal da região anterior, — B. região dorsal mostrando cirróforos (cf) e papila dorsal (pd), — D. parapódio 1, vista posterior; — E. parapódio 11, vista anterior; — F. parapódio 17, vista posterior. (B e C modificados a partir de León-González & Góngora-Garza (1992). Escalas A. 1,25 mm D-F. 0,7 mm.

***Ceratocephale phuketensis* Hylleberg & Nateewathana, 1988 comb. nov. (Fig. 16)**

Tambalagama fauveli Hartman, 1974 : 216-217, Fig. 5F.

Gymnonereis phuketensis Hylleberg & Nateewathana, 1988: 15-17, Fig. 7 A-N.

Gymnonereis cf. *phuketensis* Hylleberg & Nateewathana, 1988: 17, Fig. 8 A-M.

Material examinado. *Gymnonereis phuketensis*, parátipo, Tailândia, Bang Tao Bay, Phuket Islands, BHNM ZB 1988, 10 m, areia fina; parátipo, USNM 118349.

Diagnose. Espécie com ou sem olhos, maxilas serrilhadas, projeção lateral do cirróforo dos setígeros 1-13, cirróforo expandido a partir do setígero 14, dobras dorsais triangulares a partir do setígero 14; cirro ventral duplo a partir do setígero 1-14/24, com redução gradual do ramo inferior, e par postero-dorsal dos cirros anteriores 2 a 3 vezes mais longo que os demais.

Descrição. Os parátipos examinados são espécimes incompletos com 51 e 39 setígeros, 12 e 6 mm de comprimento total, com o corpo achatado dorso-ventralmente na região anterior. O prostômio é duas vezes mais largo do que longo, com a região anterior fendida até o primeiro par de olhos, dois pares circulares dispostos em trapézio na metade posterior do prostômio. As antenas são cônicas e inseridas junto a base dos palpos, que possuem palpóforos cilíndricos e palpóstilos cônicos duas vezes mais longos que os palpóforos (Fig. 16A). A probóscide não foi observada, entretanto de acordo com os autores possuem papilas cônicas no anel oral nas áreas V. 1, VI. 1+1; VII-VIII. 7 e maxilas com dentes (Figs. 16A e C). O anel aqueto apresenta o mesmo comprimento do primeiro setígero e quatro pares de cirros anteriores, o mais longo atinge o setígero 4 quando distendido. As notoacículas com extremidade curvada para cima em todos os parapódios, empurrando a musculatura e formando uma espécie de papila notopodial. O projeção lateral do cirróforo ocorre nos setígeros 1 a 13 (Fig. 16D). Os cirróforos expandidos entre os setígeros 14 e 30, com cirróstilos curtos (Fig. 16). O lóbulo notopodial é cônico e mais longo que o lóbulo neuropodial. O lóbulo neuropodial pré-setal cônico é duas vezes mais longo que o lóbulo pós-setal, que lamelar e arredondado no setígeros anteriores e medianos, tornando-se acicular nos posteriores (Fig. 16E). A lígula neuropodial é cônica e mais curta que o lóbulo ao longo de todo o corpo, apresentando aspecto papilar nos últimos setígeros (Fig. 16F). As dobras dorsais transversais ocorrem dos setígeros 14 ao 33. O cirro

ventral é duplo a partir do setígero 1, onde o ramo ventral é conspicuamente menor que o dorsal, a partir do setígero dois os ramos tornam subiguais (Figs. 16D-J). Notocerdas supra-aciculares espiníferas homogonfas e subaciculares espiníferas sesquigonfas. Neurocerdas supra e subaciculares espiníferas homogonfas.

Distribuição. Índico: Mar de Andaman e Mar Árabe (?).

Comentários. Os autores descreveram os ramos do cirro ventral duplo como subiguais e ilustraram o ramo dorsal conspicuamente menor que o ventral (Hylleberg & Nateewathana, 1988 p. 16, Fig. 3). As ilustrações referentes aos parapódios 14, 15 e 16 mostram uma estrutura entre o cirróstilo e o cirróforo expandido que não é descrita, assim como não foi visualizada no parátipo examinado. Considera-se que são artefatos de fixação e conservação, da mesma forma que a ponta das acículas voltada para cima. Desaconselha-se, por causa disto, a utilização dessa característica como diagnóstica.

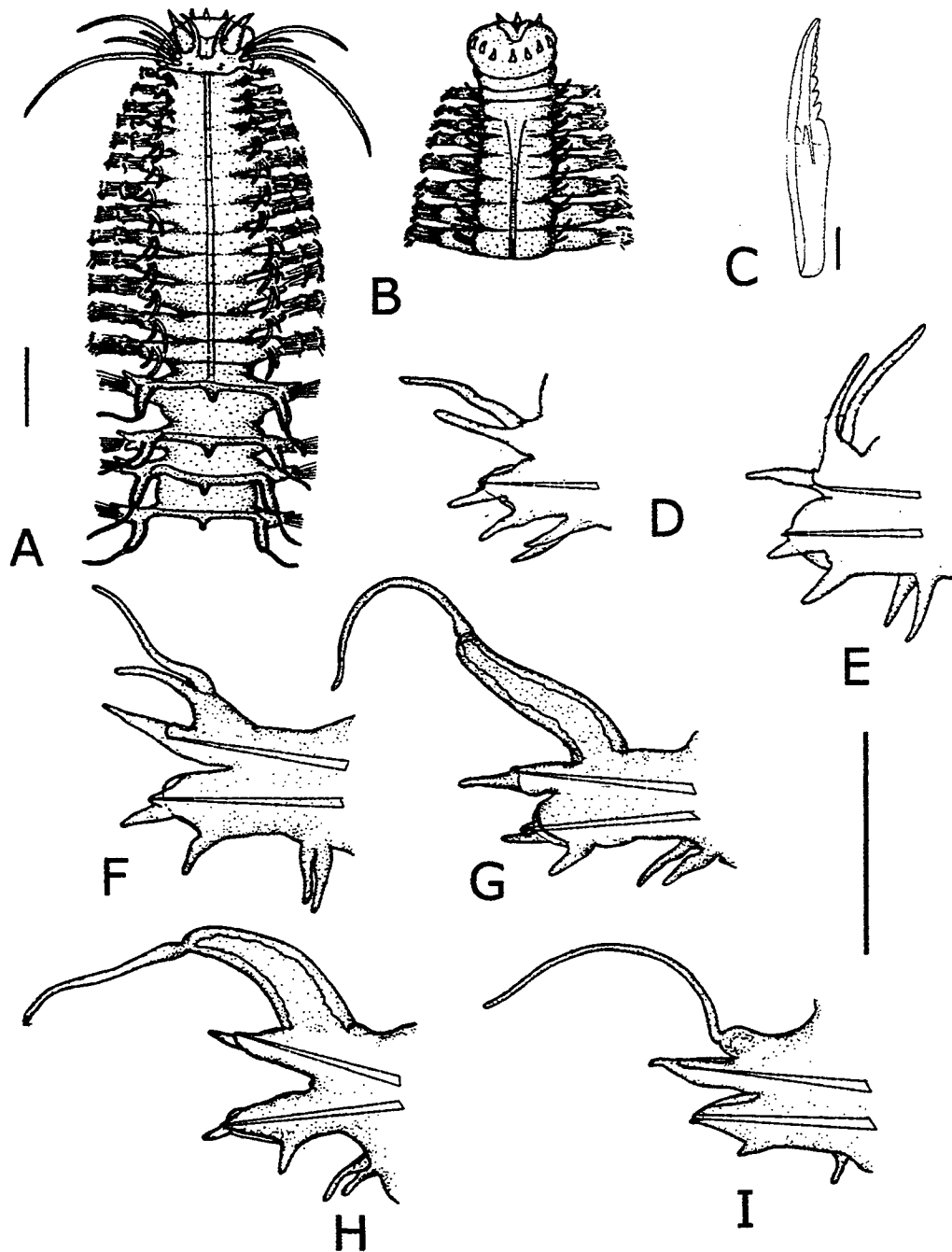


Fig. 16. *Ceratocephale phuketensis*. — A. vista dorsal da região anterior; — B. vista ventral da região anterior; — C. maxila; — D. parapódio 1; — E. parapódio 3; — F. parapódio 13; — G. parapódio 14; — H. parapódio 15; — I. parapódio; — J. parapódio 34. (modificado a partir de Hylleberg & Nateewathana (1988). Todos os parapódios em vista anterior. Escalas A-B. 1 mm; C. 0,1 mm; D, E, F, G, H e I. 0,5 mm.

***Ceratocephale fauveli* (Pillai, 1961) (Fig. 17)**

Tambalagamia fauveli Pillai, 1961: 3, Fig. 1A-G, Fig. 2 A-F; Imajima, 1972:44., Fig. 3a-i; Banse, 1977: 625.

Ceratocephale fauveli Gallardo, 1968: 63-64, prancha 13, Figs. 7-8.

Gymnonereis fauveli Pettibone, 1970: 239, Fig. 35a-d, Fig. 36a-d, Fig. 37a-g.; Hylleberg & Nateewathana, 1988: 8, Fig. 3.

Gymnonereis cf. *fauveli* Hylleberg & Nateewathana, 1988: 10, Fig. 4-6.

Material examinado. *Tambalagamia fauveli*, holótipo, Ceilão, Lago Tambalagam, BHNM 1960.3:13:3.; parátipos, 1960.13: 2 -5CR 98/56, 3 exs., mesma localidade; *Ceratocephala* [sic] *fauveli*, AHF-LACM 11676, 11677, 2 exs.; *Tambalagamia fauveli*, LACM 251B, 1 ex.

Diagnose. Espécie com olhos, maxilas lisas, dobras dorsais conspicuas entre os setígeros 20 e 60, projeção lateral do cirróforo dos setígeros 1 ao 17, cirróforos expandidos entre os setígeros 15 e 60; e cirro ventral duplo a partir do setígero 1.

Descrição. O holótipo é um espécime completo com 99 setígeros e 35 mm, achatado dorso-ventralmente nos 20 primeiros setígeros. Os parátipos possuem 48, 55 e 71 setígeros, com comprimento total de 18, 30 e 35 mm, respectivamente. O prostômio é duas vezes mais largo do que longo, com a região anterior profundamente fendida e 4 pares de olhos dispostos em trapézio, sendo o par anterior reniforme (Fig. 17A). As antenas são cônicas e inseridas junto a base dos palpos, que possuem palpóforos cilíndricos e palpóstilos cônicos. O anel aqueto sustenta 4 pares de cirros anteriores, com o par postero-dorsal atingindo o setígero 6 quando distendido e o mais curto atingindo o setígero 1. A probóscide possui papilas cônicas no anel oral: área V. 3, VI. 1+1; VII-VIII. 8 papilas e maxilas lisas (Fig. 17B). O cirróforo dos cirros dorsais apresenta-se expandido do setígero 15 ao setígero 60 no holótipo, formando uma espécie de lamela, e entre os setígeros 15-55 e 17-60 nos parátipos. Aparentemente possui sinais glandulares na base dos cirros dorsais expandidos. O notopódio possui projeção lateral do cirróforo dos setígeros 1-17 (Fig. 17C). O lóbulo notopodial pré-setal é cônico e duas vezes mais longo que o pós-setal, que é arredondado e lamelar ao longo de todo o corpo. O neuropódio tem lóbulo pré-setal neuropodial cônico, conspicuamente mais longo que o lóbulo

pós-setal a partir dos setígeros 9-11. O lóbulo pós-setal neuropodial é arredondado e lamelar nas regiões anterior e mediana do corpo, e depois torna-se acicular (Fig. 17D). Dobras dorsais transversais discretas aparecendo no setígero 20, tornam-se gradativamente mais conspícuas formando projeções medianas triangulares que desaparecem por volta do setígero 60. Nos parátipos eles aparecem entre os setígeros 22-63 e 22-55. O cirro ventral duplo aparece dos setígeros 1 ao 50, com os ramos subiguais até os setígeros 17-18, a partir dos quais o ramo ventral diminui gradativamente até desaparecer. Notocerdas supra-aciculares espiníferas homogonfas finamente serrilhadas e notocerdas subaciculares espiníferas sesquigonfas. Neurocerdas supra-aciculares espiníferas homogonfas e subaciculares espiníferas sesqui- e homogonfas.

Varição. No material identificado por Gallardo (1968) a projeção lateral do cirróforo ocorre até os setígeros 15-16.

Ocorrência. Em lago de água salobra, construindo galerias em conchas de ostras mortas.

Distribuição. Oceano Índico: Ceilão; Pacífico: Nha Trang (Vietnam); Baía Maizuru e Mar de Ariake (Japão).

Comentários. *C. fauveli* difere de *C. phuketensis*, espécie morfologicamente próxima, pela presença de 3 papilas na área V e pelas maxilas lisas. Hylleberg & Nateewathana (1988) referiram seu material a *C. fauveli* com dúvidas, considerando a possibilidade de serem diferentes por ter o cirro dorsal apenas até o setígero 14, pelos cirróforos menos desenvolvidos e pelas maxilas levemente crenuladas. A partir da variação observada na série-tipo e nos exemplares examinados por Gallardo (1968), considera-se que este material deve ser referido a *C. fauveli*.

Segundo Pillai (1961), que examinou material vivo, as dobras dorsais têm clara função de movimentação da água através das galerias e sobre o corpo do poliquetas, mais especificamente sobre os cirróforos expandidos por ele chamados de brânquias, auxiliando na respiração.

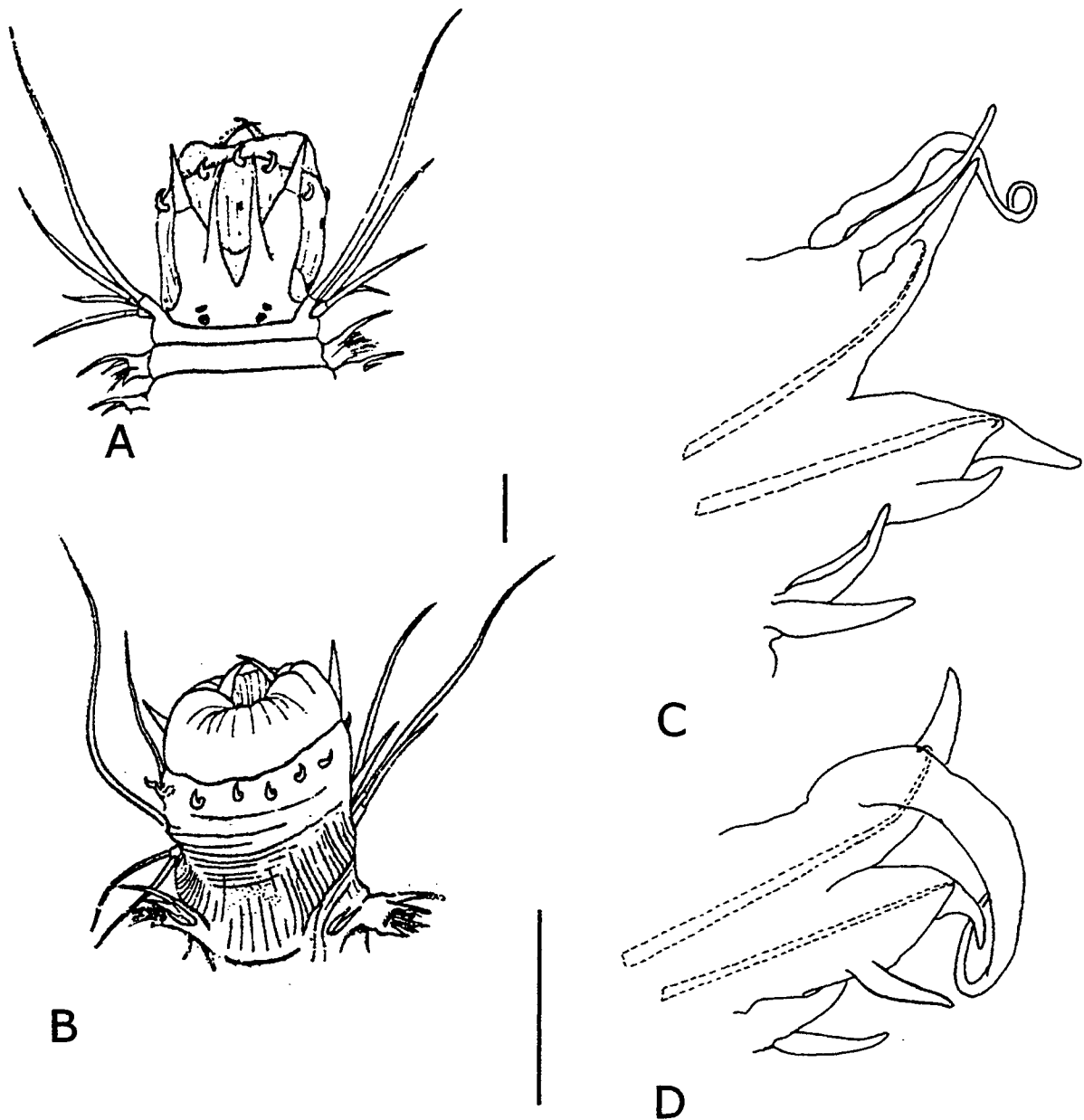


Fig. 17. *Ceratocephale fauveli*. — A. região anterior, vista dorsal mostrando papilas nas áreas V-VI; — B. região anterior, vista ventral mostrando papilas nas áreas VII-VIII; LACM. — C. parapódio 13, vista posterior; — D. parapódio 14, vista posterior. (A e B) modificados de Pillai (1961). Escalas A-B 1 mm C-D 0,7 mm.

***Ceratocephale crosslandi* (Monro, 1933) comb. nov. (Figs. 18, 19, 20)**

Chaunorhynchus crosslandi Monro, 1933

Ceratocephala crosslandi Hartman, 1952; Hartmann-Schröder, 1977 not *Ceratocephale crosslandi* Uschakov, 1958.

Ceratocephale crosslandi americana Hartman, 1968.

Gymnonereis crosslandi Banse, 1977b: 623; Steiner, 2000:12, Fig. 2 a-u.

Ceratocephale oculata Lana, 1984: 113, Figs. 109-111.

Material examinado. *Chaunorhynchus crosslandi*, holótipo; BHNM 1932.12.24.106 CR 98/56 T Gorgona Island St. George, Expedição do Pacífico 1923-1924; *Ceratocephala* [sic] *crosslandi americana*, holótipo, (Poly 0846), Pacífico Norte, México, Baixa Califórnia; *Ceratocephala* [sic] *crosslandi americana*, LACM VEL. 13427 91 exs., Sudeste da Califórnia; *Gymnonereis crosslandi*, USNM 90095 1 ex.; Brasil, Costa sudeste, São Paulo: Litoral Norte, Projeto BIOTA 9 exs.; Baía de Paranaguá, Paraná, sublitoral, 4-5 m, MCEM-1226-1227, 1234-1241 14 exs.; Matinhos, Paraná, MCEM 1242 1 ex.; Costa Sul, Santa Catarina, Itapoá.

Diagnose. Espécie com olhos, maxilas lisas, projeção lateral do cirróforo presente nos dois primeiros setígeros, projeções dorsais ausentes; cirróforos não expandidos, cirro ventral duplo a partir do setígero 1, noto- e neurocerdas espiníferas homo- e sesquigonfas.

Descrição. O holótipo é um espécime incompleto, medindo 5 mm. Possui prostômio mais largo do que longo e a região anterior do prostômio apresenta um sulco profundo, que dá a impressão de uma fenda, até a altura do primeiro par de olhos (Prostômio com um par de antenas cônicas com base inserida junto aos palpos, atingindo aproximadamente o mesmo tamanho dos palpos. Assim como as antenas, os palpos apresentam um aspecto delgado com palpóforos cilíndricos e palpóstilos cônicos. Quatro pares de olhos dispostos em retângulo e quatro pares de cirros anteriores subiguais, com o mais longo atingindo o setígero 2 quando distendido (Fig.18A). Probóscide com par de maxilas sem dentes e papilas distribuídas de acordo com a seguinte fórmula: V. 1 papila ; áreas VI. 1+1; áreas VII-VIII. 7 papilas em fileira e abaixo destas existem três pares de projeções moles em forma de barras horizontais.

Notopódios dos dois primeiros parapódios possuem cirro dorsal e projeção lateral do cirróforo (Fig. 19B); o neuropódio dos mesmos parapódios apresentam lígula neuropodial e cirro ventral conspícuo. O cirro dorsal cilíndrico ao longo de todo o corpo (Figs. 18B-D), tanto cirróforo quanto o cirróstilo. Lóbulos notopodiais pré-setais conspícuos, cônicos e duas vezes mais longos que o lóbulo pós-setal. O lóbulo neuropodial pré-setal é cônico longo duas vezes mais longo que o pós-setal, arredondado e lamelar (Fig. 18C). A lígula neuropodial é cônica, conspícuo ao longo de todo o corpo (Figs. 18 C e D). Cirro ventral duplo presente do setígero 1 ao 37 (1-18), similares em tamanho nos primeiros setígeros com o ramo ventral atingindo metade do tamanho do dorsal por volta do setígero 18 ate tornar-se uma papila por volta do setígero 60, após o qual desaparece. Notocerdas supra-aciculares e subaciculares. espinígeras homogonfas. Neurocerdas supra- e subaciculares espinígeras homogonfas e sesquigonfas com cerdas finamente e pesadamente serrilhadas.

Variação. Segundo Monro (1933), alguns exemplares apresentam uma faixa mediano-ventral iridescente na região correspondente aos 16-17 primeiros setígeros. O material coletado na costa paranaense (Figs. 19A-D e 20 A e B) variou entre 6 e 19 mm, todos incompletos. Não foram verificadas variações em relação ao número das papilas ou à ocorrência da projeção lateral do cirróforo em todo o material analisado.

Comentários. *C. crosslandi* pode ser diferenciada das espécies congêneres por apresentar projeções laterais dos cirróforos restritas aos dois primeiros setígeros, pela ausência de cirróforos expandidos e pela região dorsal lisa. Gallardo (1968) notou a presença de um projeção lateral do cirróforo no material identificado por Hartman (1952) como *C. crosslandi*, sem entretanto propor qualquer mudança. Banse (1977b) transferiu a espécie para o gênero *Gymnonereis* com base na presença destes cirros dorsais acessórios e acrescentou a presença de uma fileira de três papilas baixas nas áreas VII-VII da probóscide à descrição da espécie. Ao examinar o holótipo de *Chaunorhynchus crosslandi* foi possível verificar a presença de estruturas moles horizontais abaixo da fileira de papilas cônicas conspícuas descritas por Monro (1933), situadas nas laterais das áreas VII-VIII. No holótipo de *C. crosslandi americana* existem as mesmas estruturas, mas em número de são três, duas laterais e uma mediana como descrito por Banse (1977b). Hartman (1968) e Taylor (1984) referiram material coletado na Califórnia e no Golfo do México à

espécie e ilustraram claramente a presença da fileira adicional de papilas moles no anel oral. Taylor (1984) referiu-se a duas pequenas papilas duplas nas laterais das áreas VII-VIII.

A espécie tem distribuição anfi-americana. No Pacífico existem registros desde a Califórnia até a Ilha Gorgona, localidade-tipo. No Atlântico existem registros no Golfo do México. O material coletado na costa sudeste e sul do Brasil é referido à *G. crosslandi*, ainda que possam ser levantados questionamentos a respeito da distribuição da espécie. O exame de um espécime vivo coletado na Baía de Paranaguá revelou um padrão de pigmentação nunca reportado para as espécies do gênero, ou talvez correspondendo às faixas que Monro (1933) reportou como ventrais. A região dorsal apresenta duas faixas brancas paralelas que aparecem por volta dos setígeros 10-15 e correm paralelas ao vaso sanguíneo dorsal (Fig. 21). Provavelmente, a ausência de registros de pigmentação deve-se à falta de observações *in vivo*, uma vez que é comum a perda de padrões de pigmentação entre os poliquetas após a fixação. Um espécime obtido na Baía de Paranaguá, por exemplo, perdeu totalmente a pigmentação após 42 horas de imersão em formalina a 10 %.

***Ceratocephale sibogae* (Horst, 1918) (Fig. 21)**

Gymnorhynchus sibogae Horst, 1918: 247.

Gymnonereis sibogae Horst, 1924 148, pl. 3, Figs. 1-3.

Ceratocephale sibogae Gallardo, 1968, p. 64.

Gymnonereis sibogae Pettibone, 1970: 37-39, Figs. 30-34.

Diagnose. Espécie com olhos, maxilas lisas, região dorsal lisa, projeção lateral do cirróforo dos setígeros 1-9/10, cirróforo expandido a partir do setígero 16, cirro ventral duplo a partir do setígero 1, noto- e neurocerdas espiníferas homo- e sesquigonfas.

Descrição. A descrição original foi baseada em espécimes epítocos, sendo um espécime completo medindo 16 mm e um outro quebrado em dois pedaços. O prostômio é quase duas vezes mais largo que longo, com dois pares de olhos coalescentes, com o par anterior menor que o par posterior. Os palpos são providos de palpóstilos cônicos, delgados, quase tão longos quanto as antenas. Os cirros anteriores são curtos, o mais longo atinge o quarto setígero quando distendido (Fig. 21A). A probóscide possui papilas no anel oral distribuídas nas áreas

V. 1; VI. 1+1; VII-VII. 7 e um par de maxilas lisas, com a margem interna indistintamente crenulada (Figs. 21A e B). O projeção lateral do cirróforo ocorre dos setígeros 1 ao 9/10 (Fig. 21 C-F). E os cirróforos expandidos aparecem a partir do setígero 16, com cirróstilos cilíndricos. O lóbulo notopodial cônico é mais longo que o lóbulo neuropodial. O lóbulo neuropodial lóbulo pré-setal é cônico e pós-setal lamelar e arredondado nos primeiros setígeros (Fig. 21 C-F). A lígula neuropodial é curta, cônica, subigual ao lóbulo neuropodial. Cirro ventral duplo a partir do setígero 1 (Fig. 21C) Notocerdas supra-aciculares espiníferas homogonfas e subaciculares espiníferas sesquigonfas. Neurocerdas supra e subaciculares espiníferas homo- e sesquigonfas. Pigídio com cirros anais.

Distribuição. Pacífico: Estreito de Makassar (Indonésia).

Comentários. *Ceratocephale sibogae* foi descrita com base apenas em espécimes epítocos obtidos em amostras de plâncton. Difere das congêneres *C. crosslandi* e *C. hartmannschroderae*, que também possuem região dorsal lisa, pelo cirro dorsal restrito aos dois primeiros setígeros em *C. crosslandi* e pela ocorrência do cirróforo expandido na segunda. Sua distribuição é restrita ao Pacífico.

***Ceratocephale hartmannschroderae* Hartmann-Schröder, 1962 comb. nov. (Fig. 22)**

Ceratocephala [sic] *sibogae* Fauvel, 1936: 24, Figs. 1-2 non *Gymnonereis sibogae* Horst, 1919.

Ceratocephale sibogae fauveli Hartmann-Schröder, 1962: 390, Figs. 1-6.

Ceratocephale fauveli Hartman, 1967.

Gymnonereis hartmannschroderae Pettibone, 1970:241, Figs. 38-39.

Gymnonereis fauveli Banse, 1977: 622.

Material examinado. *Gymnonereis hartmannschroderae*, holótipo, San Julian Argentina, 11.02.1960 ZMH P19583.

Diagnose. Olhos puntiformes, maxilas lisas, região dorsal lisa, projeção lateral do cirróforo dos setígeros 1-10, cirróforos robustos expandidos do setígero 13 ao 60, cirro ventral duplo a partir

do setígero 1 com ramos subiguais, noto- e neurocerdas espiníferas homogonfas e sesquigonfas.

Descrição. O holótipo é um espécime robusto, amarronzado, dividido em três pedaços com 145 mm de comprimento total e 8 mm de largura na altura do setígero 5. O prostômio é mais largo do que longo e profundamente sulcado na região anterior, o que dá a impressão de uma fenda (Fig. 22A). As antenas são cônicas inseridas junto aos palpos e aproximadamente do mesmo tamanho destes. Os palpos possuem palpóforos cilíndricos e palpóstilos cônicos aproximadamente do mesmo comprimento. O prostômio tem quatro pares de olhos puntiformes dispostos em trapézio na metade posterior (Fig. 22A). A probóscide possui papilas cônicas no anel oral nas áreas: V. 3, VI. 1+1, VII-VIII. 7 e maxilas lisas de cor âmbar. O anel aqueto possui quatro pares de cirros anteriores subiguais, curtos e robustos, o mais longo chega ao setígero 2 quando distendido e o mais curto ao setígero 1. Possui projeção lateral do cirróforo nos setígeros 1 ao 12 (Fig. 22B). Os lóbulos pré-setais noto- e neuropodiais robustos com a região terminal afilada (Figs. 22 C-F). O cirróforo é expandido do setígero 13 ao setígero 60, com a região expandida carnosa e com inúmeras anelações superficiais (Figs. 22 D e E); a partir do setígero 60, os cirróforos dorsais são curtos, e os cirróstilos são longos e filiformes. Noto- e neuropódios com lóbulos pós-setais lamelares. Notoacículas dos setígeros 15-16 com a ponta ligeiramente curvada para cima. Cirro ventral duplo presente a partir do setígero 1 onde os ramos são subiguais (Fig. 22 B), o ramo ventral diminui gradativamente ao longo do corpo, entretanto não desaparece. Não foi possível estabelecer se o cirro duplo ocorre ao longo do corpo inteiro em uma região determinada por dispormos de um único exemplar incompleto. Dobras dorsais medianas e cristas ausentes. Notocerdas supra-aciculares espiníferas homogonfas ao longo de todo o corpo e subaciculares espiníferas sesquigonfas. Neurocerdas supra- e subaciculares espiníferas homogonfas e sesquigonfas, algumas com serrilha fina e outras pesadamente serrilhadas.

Ocorrência. Coletado entre conchas de *Mytilus* em salinidade 30 na região entremarés.

Distribuição. Atlântico: Argentina, Estreito de Magalhães.

Comentários. *Ceratocephale hartmannschroderae* foi originalmente referida a *Ceratocephala sibogae* por Fauvel (1936), ainda que o autor apontasse diferenças entre o material coletado no Estreito de Magalhães e o material do Estreito de Makassar, Indonésia, localidade-tipo de *C. sibogae*. Hartmann-Schröder (1962) coletou material em San Julian, Argentina, ao norte do Estreito de Magalhães, semelhante ao material descrito por Fauvel (1936). Decidiu eleger uma nova subespécie, *C. sibogae fauveli*, para abrigar o material da América do Sul, Argentina e Chile. Hartman (1967) considerou a subespécie suficientemente distinta e propôs a nova espécie *Ceratocephale fauveli*, além de referir alguns espécimes coletados no Chile, entre 631 e 1025 metros, à espécie. Pettibone (1970) examinou o material tipo e transferiu a espécie para o gênero *Gymnonereis*, devido à presença de projeção lateral do cirróforo. Um vez que Pettibone considerou *Tambalagama* sinônimo-júnior de *Gymnonereis*, o nome estava pré-ocupado por *Gymnonereis fauveli* (Pillai, 1961). A autora propôs o novo nome *Gymnonereis hartmannschroderae* para os espécimes do Estreito de Magalhães e Argentina. Os espécimes descritos por Fauvel (1936) eram um pouco menores, com espécimes medindo acima de 70 mm de comprimento total e 5 mm em largura, e possuíam um par de cirros anais.

A nova combinação é proposta a partir da sinonimização de *Gymnonereis* com *Ceratocephale* e pelo fato do epíteto ‘fauveli’ estar pré-ocupado.

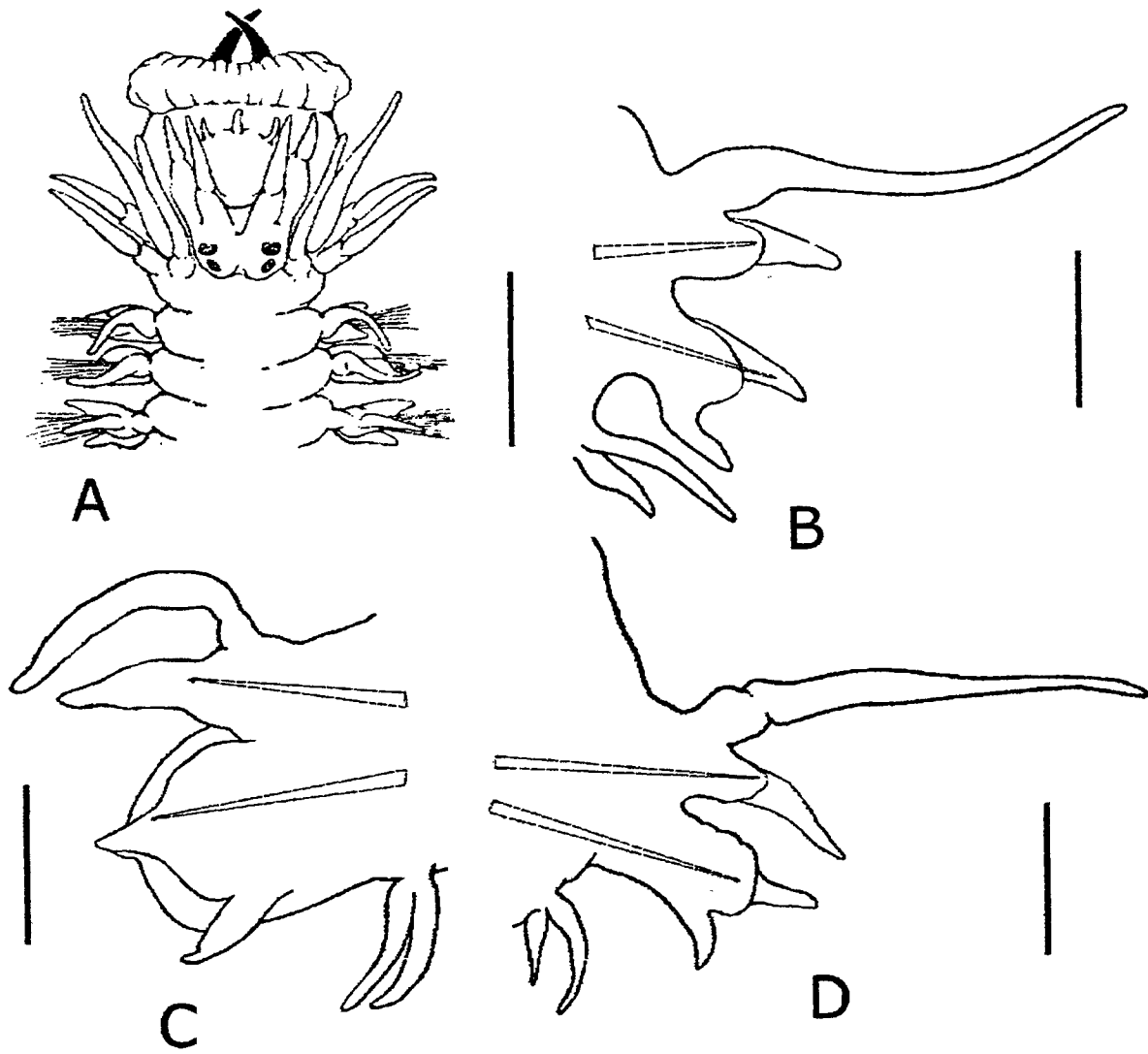


Fig. 18. *Ceratocephale crosslandi*. *Chaunorhynchus crosslandi*. holótipo. — A região anterior, vista dorsal; — B. parapódio 6, vista posterior; — C. parapódio 25, vista anterior; — D. parapódio 36, vista posterior (modificado de Monro, 1933). Escalas. 1 mm.

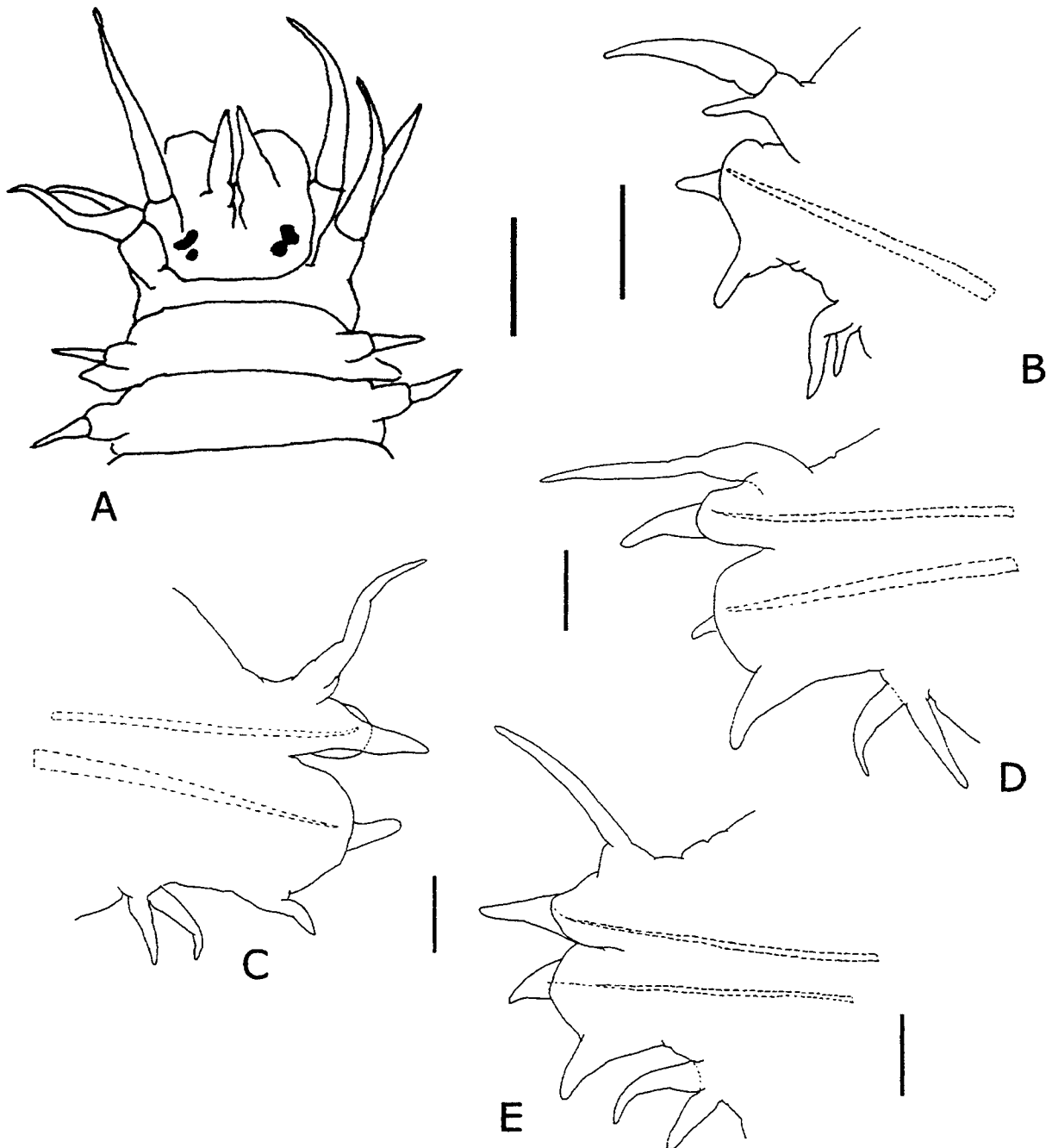


Fig. 19. *Ceratocephale crosslandi*. Baía de Paranaguá, MCEM. — A. região anterior, vista dorsal; — B. parapódio 2, vista posterior; — C. parapódio 7, vista anterior; — D. parapódio 12, vista posterior; — E. parapódio 22, vista posterior. Escalas. A. 0,4 mm; B,C,D e E. 0,2 mm. Os palpóforos e as antenas na figura A estão voltados para baixo e por isso não foram ilustrados.

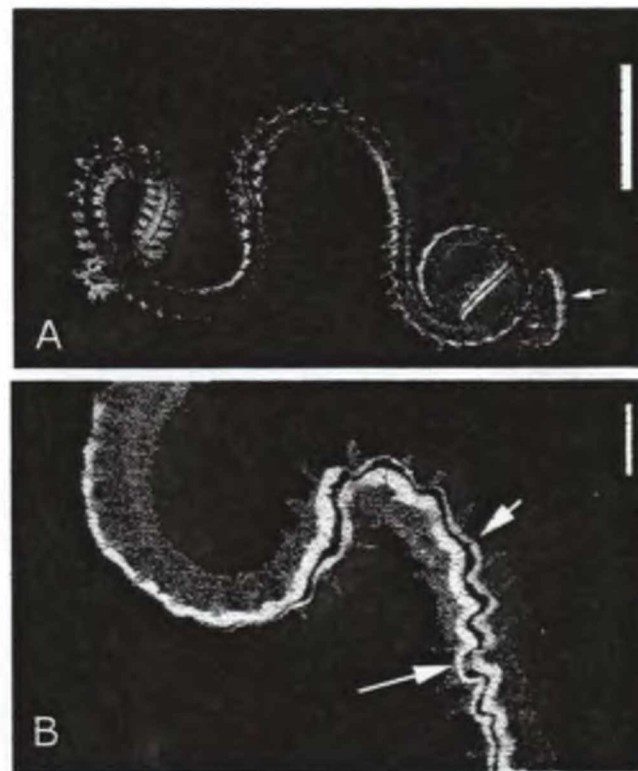


Fig. 20. *Ceratocephale crosslandi*. Baía de Paranaguá, MCEM — A. espécime anestesiado, com seta indicando pigmentação dorsal . — B. detalhe da região dorsal mostrando as faixas de pigmentação paralelas. Escalas. A. 1 cm B. 1 mm.

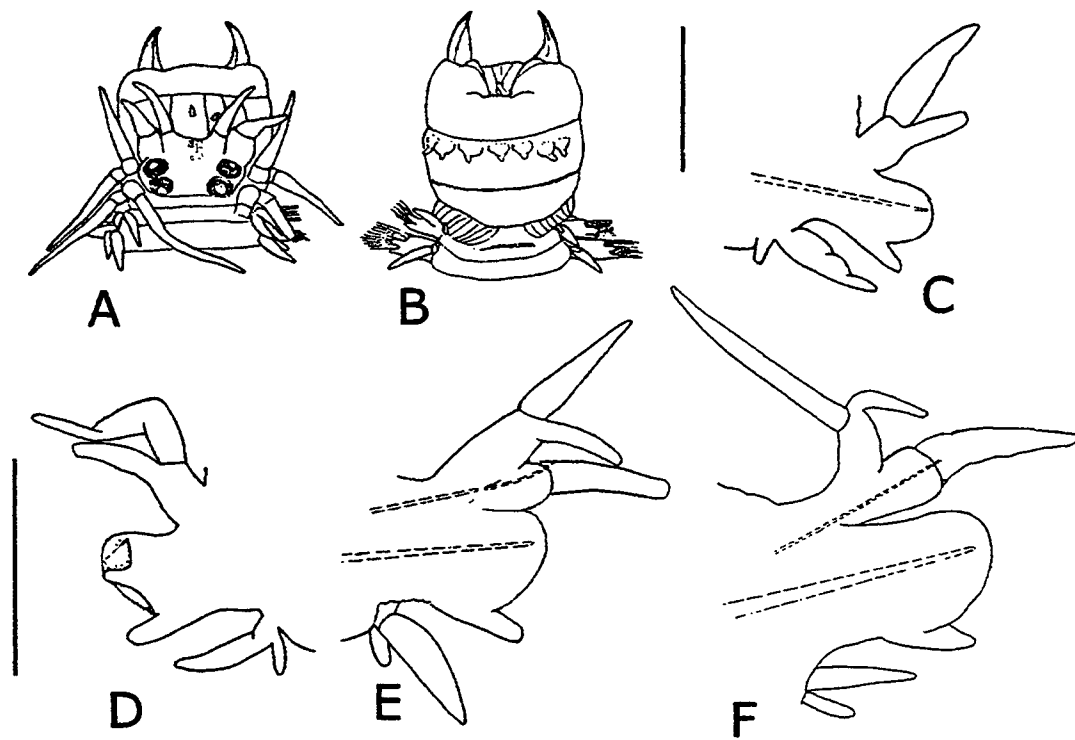


Fig. 21. *Ceratocephale sibogae*. ZMA (epítoco). — A. região anterior, vista dorsal; — B. região anterior, vista ventral; — C. parapódio 1, vista posterior; — D. parapódio 2, vista anterior; — E. parapódio 3, vista posterior; — F. parapódio 8, vista posterior. Escalas A e B 1,0 mm C-F 0,5 mm (Modificado de Pettibone, 1970). Lígula neuropodial pré-setal não ilustrada nas Fig.s B, E, e F.

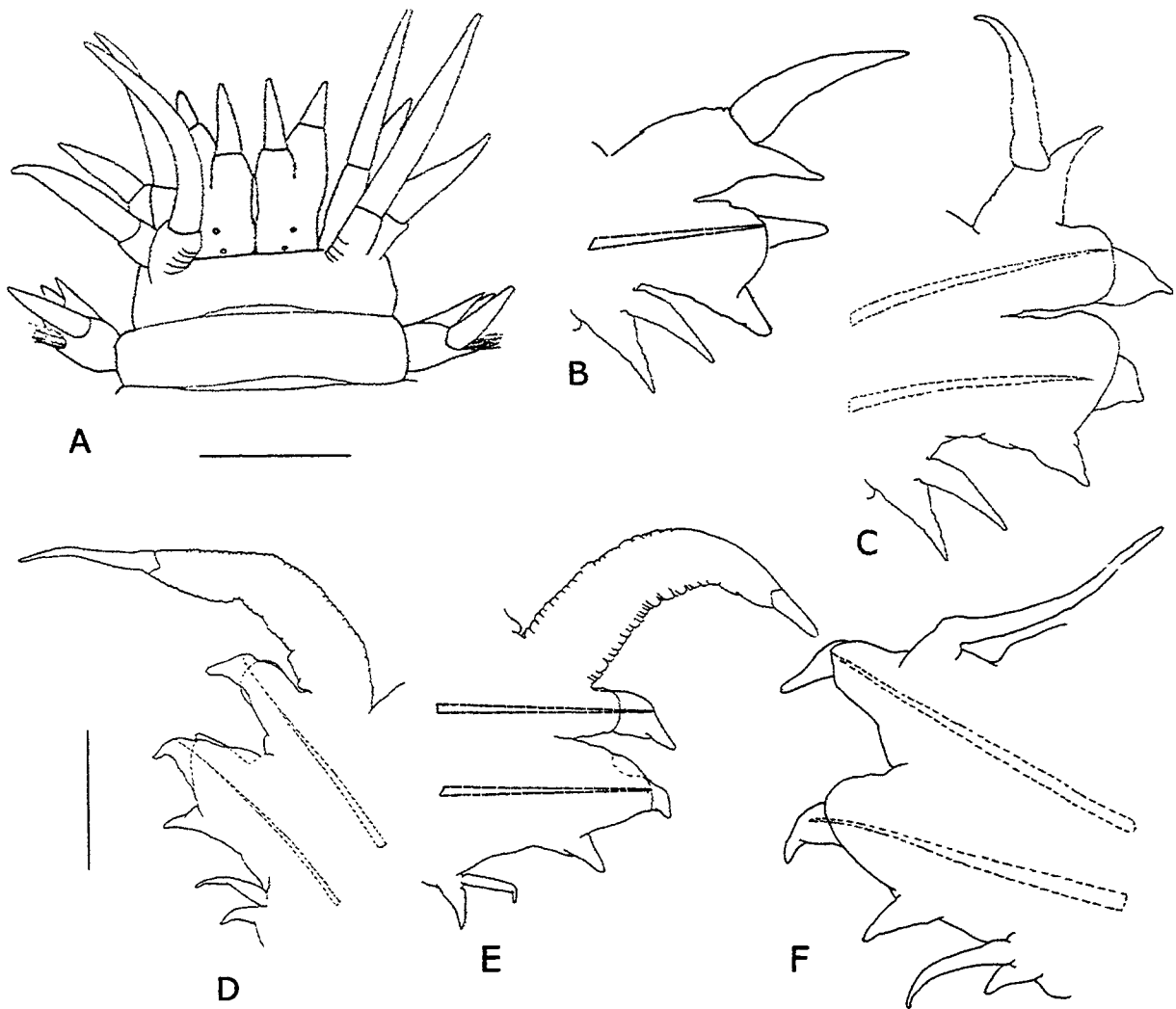


Fig. 22. *Ceratocephale hartmannschroderae*. holótipo. — A. região anterior, vista dorsal; — B. parapódio 1. — C. parapódio da região anterior; — D. parapódio da região mediana; — E. parapódio da região mediana, — F. parapódio da região posterior. Escalas. A. 1 mm B, C, D, E e F. 0,8 mm.

***Ceratocephale andaman* Hylleberg & Nateewathana, 1988 (Fig. 23)**

Ceratocephale andaman Hylleberg & Nateewathana, 1988; 4-7, Fig. 2a-m.

Ceratocephale cf. *andaman* Núñez *et al.*, 2000: 30-32, Fig. 4 a.i.

Material examinado. Nenhum. Todo o material existente está depositado no Phuket Marine Biological Center, na Tailândia e não foi disponibilizado para empréstimo.

Diagnose. Espécie com olhos, maxilas denteadas, região dorsal com cristas a partir do setígero 5, cirróforo expandido do setígero 9 ao setígero 30, cirro ventral duplo a partir do setígero 1 .

Descrição. Todos os espécimes encontrados estão incompletos. O holótipo é um espécime com 24 setígeros e 5,2 mm e o parátipo possui 24 setígeros e 4,2 mm de comprimento total. Espécimes brancos em álcool a 70%. O prostômio é fendido, com antenas cônicas inseridas junto à base dos palpos, subiguais em comprimento os palpos. Um par de palpos com palpóforos cilíndricos e palpóstilos cônicos. O anel aqueto sustenta quatro pares de cirros anteriores curtos, o mais longo atingindo o setígero 1 quando distendido (Fig. 23A). A probóscide tem um par de maxilas serrilhadas (Fig. 23 B) e papilas cônicas no anel oral: V. 1. VI. 1+1. VII-VIII. 7. Os notopódios apresentam cirróforos expandidos a partir dos setígero 8/9, que atingem seu maior comprimento tamanho nos setígeros 10 a 12 (Figs. 23 C-F). O lóbulo notopodial é cônico e subigual em comprimento ao cirro dorsal (cirróforo+cirróstilo) ao longo do corpo. O neuropódio tem lóbulo neuropodial pós-setal arredondado e lamelar e lóbulo pré-setal cônico, digitiforme, tão longa quanto a lígula neuropodial nos setígeros 1 e 3, tornando-se mais curta no setígeros a seguir, acicular no setígero 8 e tão longa quanto a lígula neuropodial no setígero 9 (Figs. 23 E e F). Lígula neuropodial digitiforme, presente ao longo de todo o corpo. O cirro ventral é duplo dos setígeros 1 ao 26, com o ramo ventral apresentando metade do comprimento do ramo dorsal, algumas vezes até 1/10, em setígeros anteriores. O ramo ventral aumenta em comprimento até tornar-se subigual ao ramo dorsal por volta do setígero 8, a partir do qual volta a diminuir até desaparecer (Fig. 23 G). As cristas dorsais estão presentes a partir do setígero 5 e indo até o setígero 12. Alguns espécimes, no entanto, possuem dobras dorsais, que se desenvolvem em projeções triangulares mediano-

dorsais em setígeros posteriores. Notocerdas supra-aciculares e subaciculares espiníferas homogonfas; neurocerdas supra- e subaciculares espiníferas. homogonfas

Ocorrência. entre 16 e 68 m, talvez entre 1007-1040 m.

Distribuição. Índico: Mar de Andaman , Tailândia; ?Oceano Atlântico: Baía de Biscay .

Comentários. É possível separar *C. andaman* de *C. hartmanae* pelo cirro ventral duplo a partir do setígero 1. O tamanho reduzido de *C. andaman*, a configuração do cirróforo e da lígula neuropodial pré-setal, são as principais características distinguindo *C. andaman* das outras espécies similares e sem olhos, *C. loveni* e *C. pacifica*. Em *C. andaman* o lóbulo neuropodial pré-setal é acicular no setígero 8 e tão longo quanto a lígula neuropodial no setígero 9. A ausência de cerdas e acícula no setígero 2, diferença apontada pelos autores para separar *C. andaman* de *C. orientalis* é absolutamente inconsistente, na medida que nenhum Nereididae possui notocerdas nos dois primeiros setígeros. Os autores reconhecem que a ocorrência do cirróforo expandido varia mesmo dentro da espécie, o que torna delicada a utilização exclusiva do caráter para separar espécies. Núñez et al. (2000) referiram material coletado em altas profundidades no Oceano Atlântico a *C. andaman*, com dúvidas. A principal diferença está na presença de cirro ventral bifido até o setígero 27, enquanto no material coletado no Oceano Índico o cirro ventral bifido ocorre até o setígero 26. Como diferenças deste tipo já haviam sido registradas entre indivíduos da mesma população em outros trabalhos, os autores optaram por referir o material a *C. andaman*, com base nas outras características.

***Ceratocephale loveni* Malmgren, 1867 (Fig. 24)**

Ceratocephale loveni Malmgren, 1867a: 61.

Ceratocephala loveni Malmgren, 1867b: 176; Uschakov, 1958: 82, prancha 3, Figs. a-e.

Ceratocephale fauveli [not *C. sibogae fauveli* Hartmann-Schröder, 1962 = *G. fauveli sensu* Banse (1977) e *G. hartmannschroderae sensu* Pettibone, 1970 nec *C. fauveli* Gallardo, 1968 = *Tambalagamia fauveli* Pillai, 1961].

Ceratocephale borealis Wesenberg-Lund, 1950: 18.

Ceratocephale websteri Hartman, 1942.

not *C. loveni pacifica* Hartman, 1960: (= *C. pacifica* and *C. hartmanae* Banse, 1977 *in part*) nec *C. loveni* Day, 1973 (= *Ceratocephale oculata* Banse, 1977).

Material examinado. *Ceratocephale loveni*, síntipos, Costa oeste da Suécia, SMNH 367, 2449-2451 7 exs.; SMNH 22378-223790 2 exs.; LACM-AHF 17234 10 exs.; LACM SL4 40 exs.; Nova Inglaterra, LACM Chain 87 2 exs.; ZMB Q.40091 1 ex.

Diagnose. Espécie sem olhos, maxilas denteadas, região dorsal com cristas dorsais a partir do setígero 11, cirros dorsais com cirróforos expandidos a partir do setígero 9 indo até o 26, cirro ventral duplo a partir do setígero 1, noto- e neurocerdas espiníferas.

Descrição. Síntipos incompletos medindo entre 8 e 18 mm de comprimento total e 1,8-3,0 mm de largura, com cerca de 24 setígeros. Prostômio profundamente inciso na sua metade anterior, e com dois pares de olhos na metade posterior e com um par de antenas cônicas inseridas junto à base dos palpos, que apresentam palpóforos cilíndricos e palpóstilos cônicos. O anel aqueto sustenta quatro pares de cirros anteriores subiguais, o mais longo atinge o setígero 3 quando distendido (Fig. 24 A). A probóscide possui um par de maxilas com cerca de 8 dentes e papilas cônicas no anel oral nas áreas V. 1, VI. 1+1, VII-VIII. 7 e fileira inferior com 3 papilas menores. Cirros com cirróforos dorsais expandidos dos setígeros 9 ao 26 (Figs. 24 B,C e D). O lóbulo notopodial é cônico duas vezes mais longo que o pós-setal arredondado e lamelar, nos setígeros anteriores e medianos passando a acicular nos posteriores. O lóbulo neuropodial pré-setal é cônico duas vezes mais longo que o pós-setal (Fig. 24C). A lígula neuropodial é cônica e está presente ao longo de todo o corpo (Figs. 24 B-E). As cristas dorsais estão presentes dos setígeros 11 ao 30 e cirro ventral duplo a partir do setígero 3, com ramo ventral medindo menos de 1/3 do comprimento do ramo dorsal. Notocerdas supra-aciculares espiníferas homogonfas e subaciculares espiníferas sesquigonfas. Neurocerdas supra-aciculares espiníferas homogonfas e subaciculares espiníferas sesquigonfas.

Variação. A ocorrência do cirróforo expandido no material examinado (síntipos e material não tipo) variou entre os setígeros 8 e o 25 e entre os setígeros 11 e 32; o cirro ventral duplo correu desde o setígero 3 até 17, e desde o setígero 3 até o 53; as cristas dorsais do aparecem entre os setígero 11-17 e dos setígeros 11 ao 30.

Ocorrência. Dragado em sedimento lamoso, com areia grossa e gravetos.

Distribuição. Atlântico Norte: Nova Inglaterra entre 300 e 2900 m, Bermuda entre 200 e 2500 m, Nordeste da América do Sul entre 770 e 1500 m e amplamente distribuído em regiões Árticas (Suécia, Noruega). Nordeste do Atlântico no Canyon Capreton, em águas profundas, e no Mediterrâneo (?); Pacífico Oriental: Ilhas Kurilas, Rússia.

Comentários. Apesar da série tipo estar em mau estado de conservação, com exemplares contorcidos e esfacelados, foi possível visualizar as variações registradas acima. Por outro lado, não vi as bandas ciliares descritas por Banse (1977b) entre os setígeros 6 e 20, que seriam mais acentuadas a partir do setígero 14 no material de Hartmann-Schröder (1974). O mesmo autor faz referências às cristas aparecendo a partir dos setígeros 9 e 10, além de bandas simples e duplas e a variação entre o primeiro setígero a apresentar cirro ventral duplo nos dois lados do corpo. Entre os caracteres citados, o único que não apresentou variação foi o primeiro setígero com cirro ventral duplo entre os lados do corpo. O autor descreve a probóscide com papilas cônicas no anel oral: área V. 1, áreas VI.1; áreas VII-VIII. fileira superior com 7 papilas mas não ilustra. Banse (1977b) examinou os sítipos de *C. websteri* e *C. borealis* e as considerou sinônimas de *C. loveni*. Da mesma forma que Uschakov (1958), verificamos a presença de uma fileira adicional inferior de papilas moles nas áreas VII-VIII com três projeções pequenas.

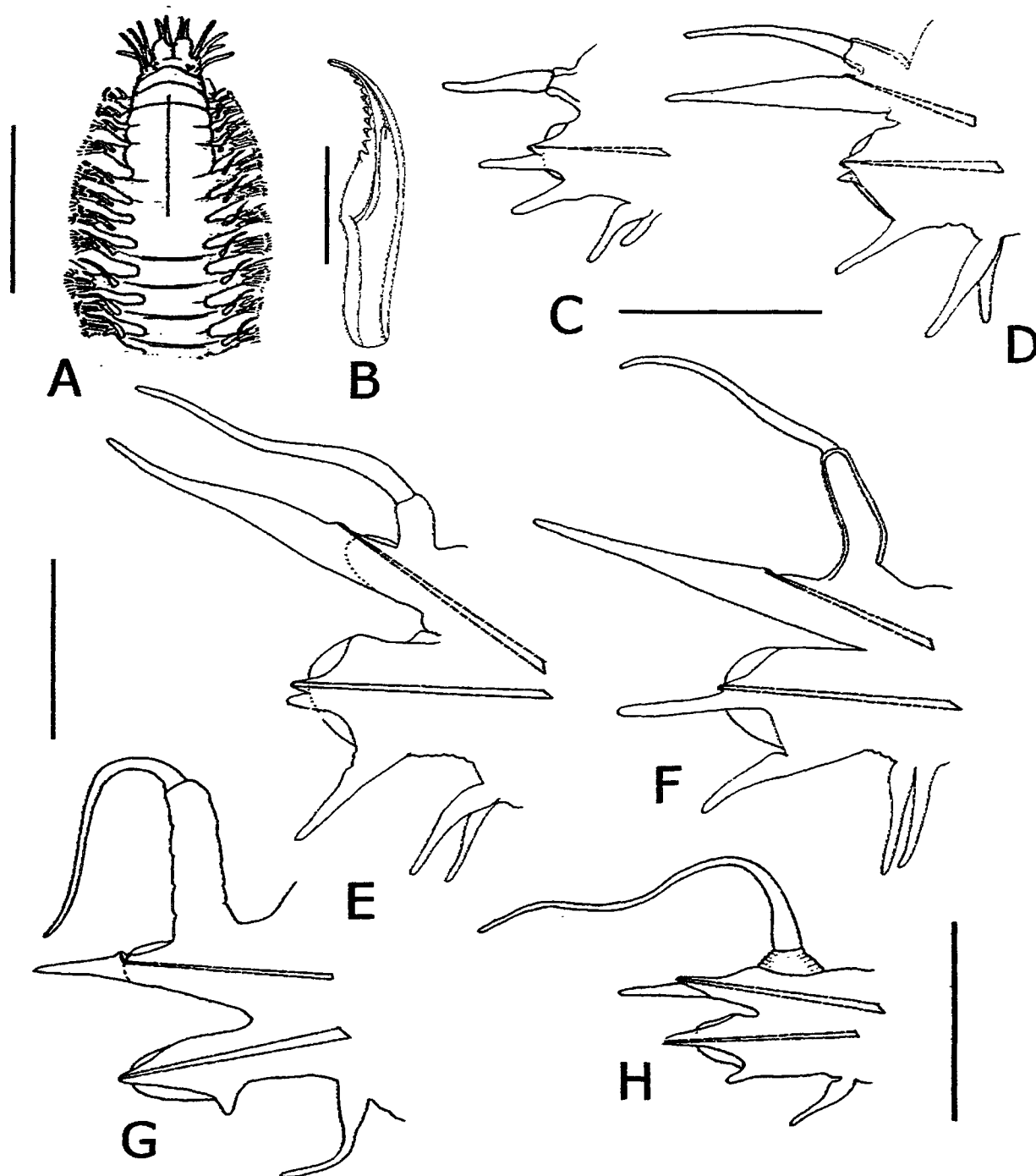


Fig. 23. *Ceratocephale andaman*. — A. região anterior, vista dorsal; — B. maxila; — C. parapódio 1, vista anterior; — D. parapódio 3, vista anterior; — E. parapódio 8, vista anterior; — F. parapódio 9, vista anterior; — G. parapódio 22, vista anterior; — H. parapódio 39, vista anterior. Modificados de Hylleberg & Nateewathana (1988). Escalas A-B 1 mm C,D,E,F,G, e H 0,25 mm.

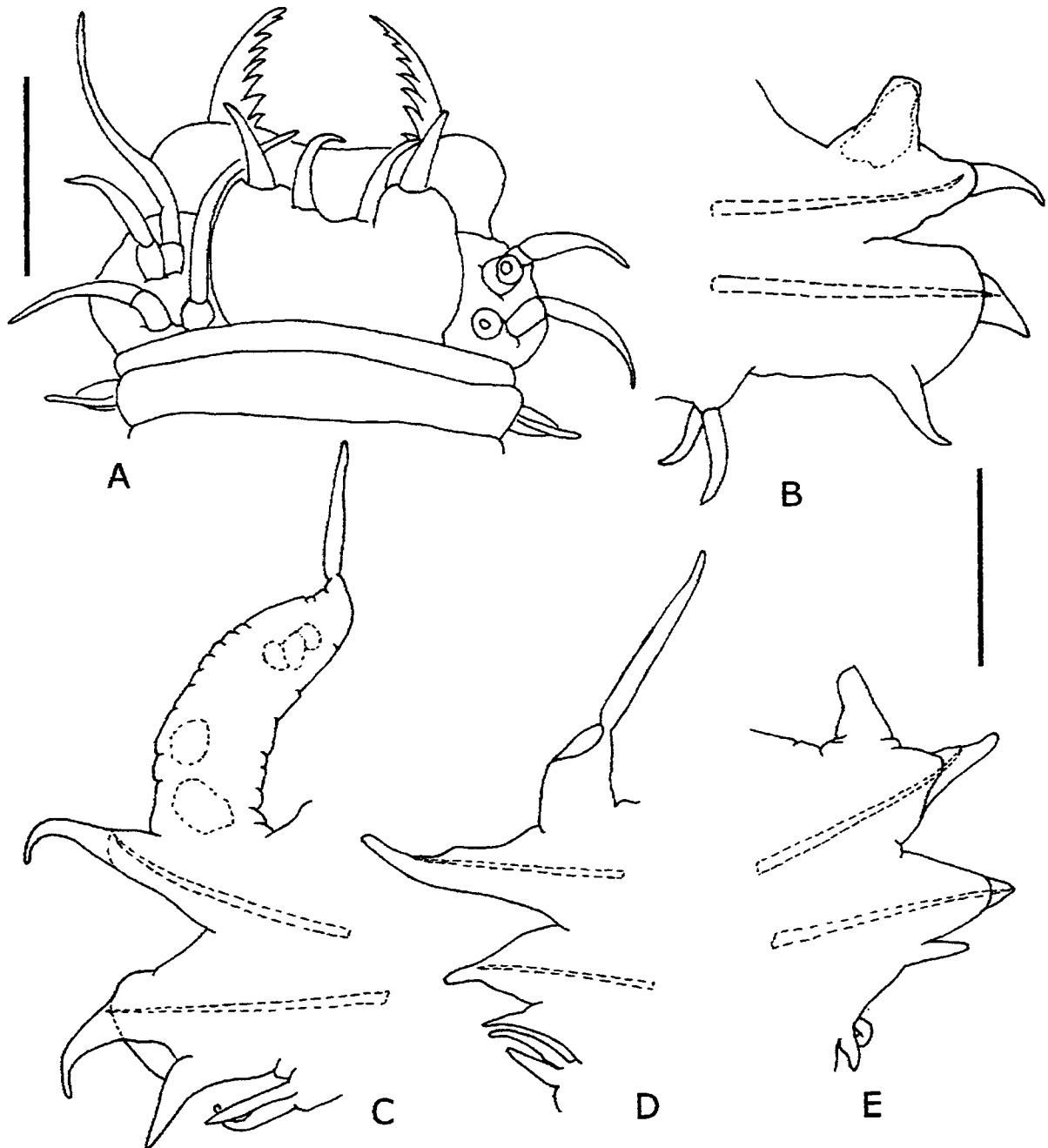


Fig. 24. *Ceratocephale loveni*. LACM. — A. região anterior, vista dorsal; — B. parapódio 7, vista posterior; — C. parapódio 17, vista anterior; — D. parapódio 38, vista anterior; — E. parapódio 44, vista posterior. Escalas A. 1 mm B,C,D e E 0,8 mm.

***Ceratocephale pacifica* Hartman, 1960 (Fig. 25)**

Ceratocephale loveni pacifica Hartman, 1960: 94-96, Figs. 1,2; 1968: 501 *in part* .

Ceratocephale pacifica Banse, 1977: 617, Fig. 2a.

Ceratocephale cf. *pacifica* Núñez *et al.* 2000: 28-30, Fig. 3.

Material examinado. *Ceratocephale loveni pacifica*, holótipo, AHF - LACM Poly 0847.

Diagnose. Espécie sem olhos, maxilas denteadas, região dorsal lisa, cirróforo expandido a partir do setígero 6 indo até o setígero 15, cirro ventral duplo a partir do setígero 1.

Descrição. O holótipo não possui olhos e a região anterior do prostômio é profundamente incisa, com antenas cônicas inseridas junto à base dos palpos. Os palpos possuem palpóstilos cônicos e palpóforos cilíndricos. Não existem informações sobre a probóscide e o material examinado encontra-se em mau estado para ser submetido à dissecações, mas a descrição original apesar de não descrever a probóscide, descreve maxilas denteadas (Fig. 25A). O anel aqueto possui quatro pares de cirros anteriores subiguais, o mais longo atinge o setígero 1 quando distendido. O cirro dorsal possui cirróforo expandido a partir do setígero 6-8 até o 15 (Fig. 25B). Neuropodial com lóbulo pré-setal cônico mais longo que o lóbulo pós-setal arredondado. O cirro ventral duplo ocorre a partir do setígero 1 e está presente em todo o corpo a partir do setígero 1, com o ramo ventral apresentando metade do comprimento do ramo dorsal, tornam-se subiguais por volta do setígero 10, a partir do qual o ramo ventral diminui gradativamente. Região dorsal lisa. Notocerdas espiníferas homo- e sesquigonfas. Neurocerdas supra-aciculares espiníferas homo- e sesquigonfas. Neurocerdas subaciculares espiníferas homo- e sesquigonfas.

Ocorrência. Coletado em sedimento lamoso no sudeste da Califórnia a partir de 1800 m e entre 1200 e 2350 m na Austrália

Distribuição. Pacífico: México à Califórnia central; Austrália (Bass Strait) e Nova Zelândia. Atlântico: Baía de Biscay (Espanha).

Comentários. Banse (1977b) considerou a espécie válida com base na presença de cirro ventral duplo a partir do setígero 1, enquanto a congênere *C. loveni*, que também não possui olhos, possui cirro ventral duplo a partir do setígero 3. Hutchings & Reid (1990) tentativamente referiram material proveniente de Victoria à espécie e descreveram a probóscide como lisa, quando na descrição original e na revisão de Banse (1977) não existem informações sobre a estrutura. Segundo Hutchings & Reid (1990), a espécie é similar a *C. setosa*, descrita no mesmo trabalho. No entanto, pode ser diferenciada pela presença de falcígeras sesquigonfas em *C. setosa* e pela probóscide lisa da primeira. Ainda assim, o material é referido a *C. pacifica* com certa reserva; o nome da espécie é grafado com uma interrogação entre os epítetos genérico e específico devido a ocorrência de cristas. A principal diferença seria a presença de cristas a partir do setígero 10, enquanto no material descrito por Hartman (1960) estas ocorrem a partir do setígero 8. Núñez *et al.* (2000) também registraram variação em material proveniente de Baía de Biscay (Espanha) (Figs. 25C e D), identificado como *C. pacifica*. Segundo os autores, o espécime examinado apresenta variações em relação à descrição original, tais como cirróforo expandido a partir do setígero 9 e cirro ventral duplo até o setígero 25, enquanto no holótipo o cirróforo expandido ocorre a partir do setígero 8 e o cirro ventral duplo ocorre até o setígero 20. Contudo, em todas as espécies do grupo para as quais foi possível examinar mais de um exemplar da mesma população houve variação tanto no setígero onde o cirróforo expandido aparece, quanto no limite de ocorrência do cirro ventral duplo. Núñez *et al.* (2000) consideram o espécime semelhante àquele descrito por Hutchings & Reid (1990). Núñez *et al.* não fizeram considerações sobre a presença de papilas no material do Atlântico e ausência no material descrito por Hutchings & Reid (1990). Contudo, estes últimos deixaram claro que os espécimes são muito pequenos e um deles estava com a cabeça achatada dorso-ventralmente, o que dificultaria a visualização das papilas mesmo que elas estivessem presentes.

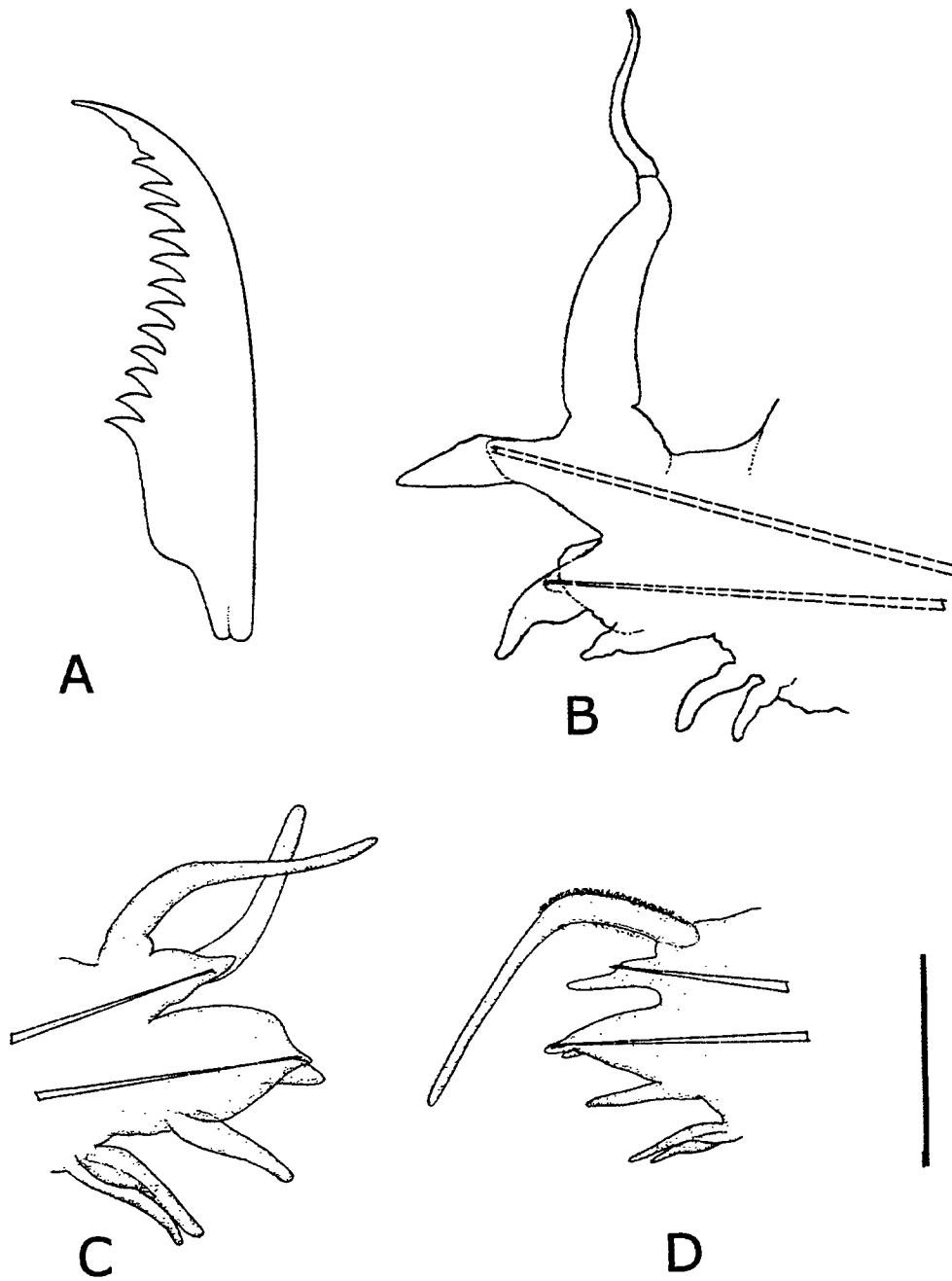


Fig. 25. *Ceratocephale pacifica*. *Ceratocephale loveni pacifica*. — A. maxila. — B. parapódio 13, vista anterior; *Ceratocephale cf. pacifica*, — C. parapódio 7, vista posterior, — D. parapódio 20, vista anterior. A e B modificado de Hartman (1960), C e D. modificado de Núñez *et al.* 2001. Escala. A e B não fornecida C e D. 0,19 mm.

Espécies “incertae sedis”

Ceratocephale orientalis Hartman (1974)

Comentários. A espécie foi originalmente descrita como *Tambalagama* e posteriormente transferida para *Ceratocephale* por Hylleberg & Nateewathana (1988). Mesmo não dispondo de material-tipo ou de material da localidade de ocorrência, foi incluída na análise com base na descrição original, ainda como *Tambalagama*. Na presente análise cladística, *T. orientalis* faz parte da grande politomia dentro do clado *Ceratocephale*. Entretanto após análise cuidadosa de todas as espécies, material e descrições disponíveis, acreditamos que a espécie deveria ser referida a *C. andaman* Hylleberg & Nateewathana (1988), ou melhor, *C. andaman* seria sinônima de *C. orientalis*, pela lei da prioridade. A separação das duas na análise cladística provavelmente se deve à codificação presença de olhos em *C. orientalis* e polimorfismo para *C. andaman*. Hylleberg & Nateewathana (1988) reconheceram que as espécies são extremamente similares, mas justificaram a descrição de *C. andaman* com base na diferença do comprimento da lígula pré-setal neuropodial em *C. orientalis*, que seria três vezes mais longa que a lígula neuropodial, e pela ausência de cerdas e acícula notopodiais no setígero 2, característica na verdade comum a todos os Nereididae. Aparentemente não examinaram material de *C. orientalis* e foram guiados pela ilustração do parapódio 12, única provida por Hartman (1974). Na mesma descrição, estes autores haviam se referido ao comprimento da lígula neuropodial pré-setal dos setígeros 9 a 12 que seria muito longo em *C. andaman*, e paralelamente chamaram a atenção para a ausência de informações sobre a mesma estrutura, na mesma região, em *C. orientalis*. Logo em seguida, usaram contraditoriamente esta mesma característica, comprimento da lígula neuropodial pré-setal, que nos parece extremamente similar ao comparar as ilustrações, para separar as duas espécies. É importante chamar a atenção para a interpretação de Hylleberg & Nateewathana, porque a descrição original se limita a dizer que os dois primeiros parapódios são unirremes e os demais birremes, significando que a presença de lígulas neuropodiais pré-setais longas em *C. orientalis* poderia estar restrita a uma região (setígeros 8 a 12) assim como em *C. andaman*. Os detalhes fornecidos estão restritos à con- Fig.ção do cirróforo dorsal expandido a partir do setígero 7, e em *C. andaman* eles ocorrem a partir do setígero 8.

No entanto, até que possamos examinar o material de *C. orientalis* e confirmar ou não nossas suspeitas, não serão tomadas decisões formais em relação a sinonimização.

***Ceratocephale americana* (Hartman, 1968) comb. nov. Shen & Wu (1993)**

Comentários. Segundo Shen & Wu (1993), a diferença entre *Tambalagamia* e *Ceratocephale* seria a presença de cirro dorsal bífido e de cerdas falcíferas homogonfas na primeira, característica que utilizaram para justificar a nova combinação. Aparentemente não tiveram acesso ao trabalho de Banse (1977) que referiu os exemplares de *C. crosslandi americana* Hartman, 1952, registrados no trabalho de Hartman (1968), a *Gymnonereis crosslandi* (Monro, 1933), como nova combinação, com base na presença de cirros dorsais acessórios e na ausência de dobras dorsais desenvolvidas, típicas de *Tambalagamia*. Provavelmente também não tiveram acesso à descrição de *C. aureola* Hutchings & Reid, 1990 que possui cerdas falcíferas. A nova combinação proposta é inadequada e não deve ser utilizada.

***Tambalagamia sinica* Shen & Wu, 1993**

Comentários. Segundo os autores, a espécie difere da congênera *T. fauveli* por apresentar cirros dorsais “pseudo-duplos”, o chamado projeção lateral do cirróforo, nos primeiros 14 a 16 setíferos, presentes nos 12 primeiros da segunda. Difere também de *T. orientalis* pela posição do cirro dorsal em relação ao lóbulo notopodial. Acrescentam ainda a ausência de olhos como característica singular à espécie. A descrição omite uma série de detalhes, inclusive caracteres considerados diagnósticos para o gênero. Os autores não mencionam o intervalo de ocorrência dos cirros ventrais duplos ou presença/ausência de lamelas mediano-dorsais, caráter utilizado para separar *Tambalagamia* de *Gymnonereis*. Consideram que as papilas da região dorsal da faringe estão todas na área V, enquanto em todas as outras descrições elas aparecem distribuídas nas áreas V e VI, não descrevem o grau de expansão e intervalo de ocorrência dos cirróforos e acrescentam o termo “pseudo-duplo” à confusa lista de termos utilizados para descrever o “projeção lateral do cirróforo”. Aparentemente a descrição foi feita com base em apenas um exemplar incompleto, com apenas 15 setíferos. Caracteres como as lamelas dorsais aparecem a partir do setífero 16 em algumas espécies, o que torna delicada a descrição de uma espécie nova com base num fragmento tão curto. Compararam a espécie à *Tambalagamia orientalis*, espécie transferida para *Ceratocephale* por Hylleberg & Nateewathana (1988), por causa da ausência de cirros dorsais acessórios. Como a descrição é incompleta e não foi possível obter material-tipo ou próximo da localidade-tipo, recomendamos que a espécie seja considerada incerta.

Referências

- Anderberg, A. & Tehler, A. (1990). Consensus trees, a necessity in taxonomic practice. *Cladistics*, 6, 399-402.
- Banse, K. (1977a). A new subfamily, Notophycinae (Polychaeta: Nereididae) for *Micronereis* Claparède and *Quadricirra* new genus. *Essays on Polychaetous Annelids in Memory of Dr. Olga Hartman*. (pp. 115-140). Los Angeles, Allan Hancock Foundation, University of Southern California Press.
- Banse, K. (1977b). Gymnonereidinae new subfamily: the Nereididae (Polychaeta) with bifid parapodial neurocirri. *Journal of Natural History*, 11, 609-628.
- Benham, W. B. (1950). Polychaeta of the Auckland and Campbell Islands. *New Zealand Department of Scientific and Industrial Research Cape Expedition, Series Bulletin*, 10, 1-26.
- Day, J. H. (1963). The Polychaete fauna of South Africa. Part 8: new species and records from grab samples and dredgings. *Bulletin of the British Museum of Natural History*, 10, 384-445.
- Day, J. H. (1967). *A monograph on the Polychaeta of Southern Africa. Part 1 Errantia*. London: British Museum (Natural History).
- de Pinna, M. (1991). Concepts and tests 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. *Natural History Museum of Los Angeles City, Science Series*, 28, 1-188.
- Fauvel, P. (1936). Contribution a la faune des Annelides Polychetes du Maroc. *Memoires de la Societe des Sciences Naturelles du Maroc*, 43, 1-143.
- Fitzhugh, K. (1987). Phylogenetic relationships within the Nereididae (Polychaeta): implications at the subfamily level. *Bulletin of the Biological Society of Washington*, 7, 174-183.
- Gallardo, V. A. (1968). Polychaeta from the Bay of Nha Trang, South Vietnam. *Naga Report*, 4, 35-279.
- Glasby, C. (1999). The Namanereidinae (Polychaeta: Nereididae). Part 1. Taxonomy and phylogeny; Part 2. Cladistic Biogeography. *Records of Australian Museum, suppl.* 25, 1-129.
- Glasby, C. J. (1991). Phylogenetic relationships in the Nereididae (Annelida: Polychaeta), chiefly in the subfamily Gymnonereidinae, and the monophyly of the Namanereidinae. *Bulletin of Marine Science*, 48, 559-573.

- Harper, D. E.. (1979). *Nereis (Neantbes) micromma* n. sp. (Polychaeta: Nereididae) from the northern Gulf of Mexico with a note on the structure of nereidid palps. *Contributions to Marine Science*, 22, 91-103.
- Hartman, O. (1942). A review of the types of polychaetous annelids at the Peabody Museum of Natural History, Yale University. *Bulletin of the Bingham Oceanographic Collection*, 8 (1),01-98.
- Hartman, O. (1945). The marine annelids of North Carolina, *Duke University Marine Station Bulletin*, 2, 1-54.
- Hartman, O. (1952). *Iphitime* and *Ceratocephala* (Polychaetous Annelids) from California. *Bulletin of the Southern California Academy of Science*, 51:01-09.
- Hartman, O. (1954). Australian Nereidae. including descriptions of three new species and one genus, together with summaries of previous records and keys to species. *Transactions of the Royal Society of South Australia*, 77, 1-41.
- Hartman, O. (1960). Systematic account of some marine invertebrate animals from the deep basins off southern California. *Allan Hancock Pacific Expeditions*, 22, 69-176.
- Hartman, O. (1967). Polychaetous annelids collected by the USNS Eltanin and Staten Island cruises, chiefly from Antarctic Seas. *Allan Hancock Monographs in Marine Biology*, 2,1-387.
- Hartman, O. (1968). *Atlas of the errantiate polychaetous annelids from California*. Los Angeles: Allan Hancock Foundation, University of Southern California Press.
- Hartman, O. (1974). Polychaetous annelids of the Indian ocean including an account of species collected by members of the international Indian Ocean expeditions, 1963-1964, and a catalogue and bibliography of the species from India. Part II. *Journal of Marine Biological Association of India*, 16 ,191-252.
- Hartman, O. & Fauchald, K. (1971). Deep-water benthic polychaetous annelids off New England to Bermuda and other North Atlantic Areas. Part II. *Allan Hancock Monographs in Marine Biology*, 6,1-327.
- Hartmann-Schröder, G. (1962). Zur Kenntnis der Nereiden Chiles (Polychaeta errantia), mit Beschreibung epitoker Stadien einiger Arten und der Jugendentwicklung von *Perinereis vallata* (Grube). *Zoologischer Anzeiger*, 168, 389-441.
- Hartmann-Schröder, G. (1977). The genera *Ceratocephale* Malmgren, *Olganereis* n. gen., and *Profundilycastis* n. gen. (Nereidae, Polychaeta) with a key to the nereid genera without chitinous paragnaths. *Essays on Polychaetous Annelids in Memory of Dr. Olga Hartman* (pp.141-155). Los Angeles, Allan Hancock Foundation, University of Southern California.

- Hayashi, I. & Hanaoka, M. (2000). A new species of genus *Ceratocephale* (Polychaeta: Nereididae) from Wakasa Bay, The Sea of Japan. *Bulletin of the National Science Museum of Tokyo*, 26, 197-202.
- Hilbig, B. (1997). *Taxonomic Atlas of the Benthic Fauna of Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel - Annelida, Part 1 Oligochaeta e Polychaeta (Phylodocidae to Paralacydoniidae)*, pp. 377.
- Horst, R. (1918). On a species of *Lycastis* and three aberrant forms of Nereidae from the Dutch East Indies. *Zoologische Mededelingen*, 4, 246-250.
- Horst, R. (1919). Three new *Nereis*-species from the Dutch East Indies. *Zoologische Mededelingen*, 5, 59-64.
- Horst, R. (1924). Polychaeta errantia of the Siboga Expedition. Pt. 3. Nereidae and Hesionidae. 508.2 S564, 24, 145-198.
- Hylleberg, J. & Nateewathana, A. (1988). Polychaetes of Thailand. Nereididae (Part 2): *Ceratocephale* and *Gymnonereis*, with description of two new species and notes on the subfamily Gymnonereidinae. *Phuket Marine Biological Center, Research Bulletin*, 49, 1-20.
- Hutchings, P. A., and Reid, A. (1990). The Nereididae (Polychaeta) from Australia - Gymnonereidinae sensu Fizhugh, 1987: *Australonereis*, *Ceratocephale*, *Dendronereides*, *Gymnonereis*, *Nicon*, *Olganereis* and *Websterinereis*. *Records of the Australian Museum*, 42, 69-100.
- Imajima, M. (1972). Review of the annelid worms of the family Nereidae of Japan, with descriptions of five new species or subspecies. *Bulletin of the National Science Museum*, 15, 37-153.
- Kornet, D. J. & Turner, H. (1999). Coding polymorphisms for phylogenetic reconstruction. *Systematic Biology*, 48, 365-379.
- León-González, J. A. (1997). Nereidos (Polychaeta: Nereidae) de los litorales mexicanos: sistematica, biogeografia y alimentacion. Tese de doutorado. Universidade Autonoma de Nuevo Leon, 295p.
- León-González, J. A. & Góngora-Garza, G. (1992). Soft-bottom polychaetes from the western coast of Baja California Sur, Mexico. 3. A new species of *Ceratocephale* (Nereididae). *Cahiers Biologie Marine*, 33, 417-424.
- León-González, J. A. & Solís-Weiss, V. (2000). A review of the polychaete family Nereididae from Western Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 67, 549-569.
- Maddison, W.P. & Maddison, D.R. (1996). *MacClade* version 3.06. Sunderland, Sinauer

Associates.

- Malmgren, A. J. (1867). Annulata Polychaeta Spetsbergiae, Groenlandiae, Islandiae et Scandinaviae hactenus cognita. *Ofvers.K.Vetensk.Akad.Forb*, 24, 127-235.
- Myiamoto, M.M. (1985). Consensus cladograms and general classification. *Cladistics*, 1 (2): 186-189.
- Monro, C. C. (1933). The polychaeta sedentaria collected by Dr. C. Crossland at Colon, in the Panama region, and the Galapagos Islands during the expedition of the S.Y. 'St. George'. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1933:1039-1092.
- Nixon, K. C. and J. M. Carpenter. (1993). On outgroups. *Cladistics*, 9:413-426.
- Núñez, J. Aguirrezabalaga, F. & Ceberio, A. (2000). Species of Nereididae from the Capreton Canyon (Bay of Biscay, Northeast Atlantic). *Bulletin of Marine Science*, 67, 35-37.
- Page, R. D. M. (1996). *TREEVIEW: An application to display phylogenetic trees on personal computers*. Computer Applications in the Biosciences.
- Pettibone, M. H. (1963). Marine polychaete worms of the New England region. I. Aphroditidae through Trochochaetidae. *Bulletin of the United States National Museum*, 227, 1-356.
- Pettibone, M. H. (1970). Polychaeta Errantia of the Siboga Expedition. Part IV. Some additional polychaetes of the Polynoidae, Hesionidae, Nereidae, Goniadidae, Eunicidae, and Onuphidae, selected as new species by the late Dr. Hermann Augener with remarks on other related species. *Sibogae Expeditie*, 24, 1-72.
- Pettibone, M. H. (1971). Revision of some species referred to *Leptonereis*, *Nicon*, and *Laeonereis* (Polychaeta: Nereididae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 104, 1-53.
- Pillai, T. G. (1961). Annelida Polychaeta of Tambalagam Lake, Ceylon. *Ceylon Journal of Science Biological Science*, 4, 1-40.
- Pleijel, F. (1995). On character coding for phylogeny reconstruction. *Cladistics*, 11, 309-315.
- Pleijel, F. (1998). Phylogeny and classification of Hesionidae (Polychaeta). *Zoologica Scripta*, 27, 89-163.
- Rioja, E. (1946). Estudios anelidologicos. XV. Nereidos de agua salobre de los esteros del litoral del Golfo de Mexico. *Anales del Instituto de Biología*, 17, 205-214.
- Santos, C. & Lana, P.C. (no prelo). Nereididae Johnston, 1845 (Annelida:Polychaeta) da Costa Nordeste Do Brasil. II. Gêneros *Namalycastis*, *Ceratocephale*, *Laeonereis* e *Rullierinereis*. *Iberingia, Série Zoologia*, Porto Alegre.

- Shen S. & Wu Baoling. (1993). A new species of *Tambalagama* (Polychaeta from Nasha) Islands in South China Sea. *Oceanologica Limnologica Sinica*, 24 (6), 641-644.
- Steiner, T.M. (2000). *Eunicida e Phyllodocida (Polychaeta, Aciculata) de praias do litoral norte do estado de São Paulo*. Dissertação de Mestrado, USP, pp. 180.
- Swofford, D.L. (1993). PAUP - *Phylogenetic Analysis Using Parsimony*. Ver. 3. 1. [Computer software and manual]. Champaign, Illinois: Illinois Natural History Survey.
- Taylor, J. L. (1984). Family Nereidae Johnston, 1845. In: UEBELACKER, J. M. & JOHNSON, P. G. Mobile, *Taxonomic guide to the polychaetes of the northern Gulf of Mexico*, Barry A. Vittor & Associates, 5:1- 42.
- Wesenberg-Lund, E. (1948). Lesser Antillean polychaetes, chiefly from brackish water, with a survey and a bibliography of fresh and brackish-water polychaetes. *Studies Fauna Curaçao*, 8, 1-41.
- Wesenberg-Lund E. (1950). Polychaeta. *Danish Ingolf-Expedition*, 4 (14), 1-92.
- Wilson, R. S. (1984). *Neanthes* (Polychaeta: Nereididae) from Victoria with descriptions of two new species. *Proceedings of the Royal Society of Victoria*, 96, 209-226.
- Wilkinson, M. (1995). A comparison of two methods of character construction. *Cladistics*, 11:297-308.
- Wu, S.-k. (1967). The nereid worms of Taiwan. *Bulletin of the Institute of Zoology Academia Sinica*, 6, 47-76.
- Wu, B. & Shen S. (1993). A new species of *Tambalagama* (Polychaeta from Nasha) Islands in South China Sea. *Oceanologica Limnologica Sinica*, 24, 641-644.
- Wu, B.-L., & Sun, R. (1979). Revision of the genera *Nicon* and *Rullierinereis*, with description of a new genus *Sinonereis* (Polychaeta: Nereidae). *Oceanic Selections*, 2, 95-112.
- Wu, B., Sun, R. & Yang, D. (1985). *Nereidae (Polychaetous Annelids) of the Chinese Coast*. Beijing: China Ocean Press.
- Uschakov P. V. (1958). New and interesting finds of polychaetes along the Kamtchatka Peninsula and in the Kurile Islands. *Issledovaniya dal'nevostochnykh Morei SSSR*, 5, 78-89.