



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

Instituto de Biologia

MARCEL SABINO MIRANDA

CAUDOFOVEATA (MOLLUSCA, APLACOPHORA) DO
ATLÂNTICO OCIDENTAL: TAXONOMIA E DISTRIBUIÇÃO

CAUDOFOVEATA (MOLLUSCA, APLACOPHORA) FROM
THE WESTERN ATLANTIC: TAXONOMY AND
DISTRIBUTION

Campinas

2022

MARCEL SABINO MIRANDA

**CAUDOFOVEATA (MOLLUSCA, APLACOPHORA) DO
ATLÂNTICO OCIDENTAL: TAXONOMIA E
DISTRIBUIÇÃO**

**CAUDOFOVEATA (MOLLUSCA, APLACOPHORA)
FROM THE WESTERN ATLANTIC: TAXONOMY AND
DISTRIBUTION**

*Tese apresentada ao Instituto de Biologia da
Universidade Estadual de Campinas como parte
dos requisitos exigidos para a obtenção do Título
de Doutor em Biologia Animal, Área de
Biodiversidade Animal*

*Thesis presented to the Institute of Biology of the
University of Campinas in partial fulfillment of the
requirements for the degree of PhD in Animal
Biology in the area of Animal Biodiversity*

Orientador: FLÁVIO DIAS PASSOS

ESTE ARQUIVO DIGITAL CORRESPONDE À
VERSÃO FINAL DA TESE DEFENDIDA PELO
ALUNO MARCEL SABINO MIRANDA E
ORIENTADA PELO PROF. DR. FLÁVIO DIAS
PASSOS

**Campinas
2022**

Ficha catalográfica
Universidade Estadual de Campinas
Biblioteca do Instituto de Biologia
Mara Janaina de Oliveira - CRB 8/6972

M672c Miranda, Marcel Sabino, 1988-
Caudofoveata (Mollusca, Aplacophora) do Atlântico Ocidental : taxonomia e distribuição / Marcel Sabino Miranda. – Campinas, SP : [s.n.], 2022.

Orientador: Flávio Dias Passos.
Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Aplacophora. 2. Molusco - Classificação. 3. Molusco - Distribuição geográfica. I. Passos, Flávio Dias, 1971-. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Informações para Biblioteca Digital

Título em outro idioma: Caudofoveata (Mollusca, Aplacophora) from the Western Atlantic : taxonomy and distribution

Palavras-chave em inglês:

Aplacophora

Mollusks - Classification

Mollusks - Geographical distribution

Área de concentração: Biodiversidade Animal

Titulação: Doutor em Biologia Animal

Banca examinadora:

Flávio Dias Passos [Orientador]

Ana Paula Siqueira Dornellas

Tito Monteiro da Cruz Lotufo

Antonia Cecília Zacagnini Amaral

Fabrizio Marcondes Machado

Data de defesa: 28-04-2022

Programa de Pós-Graduação: Biologia Animal

Identificação e informações acadêmicas do(a) aluno(a)

- ORCID do autor: <https://orcid.org/0000-0002-9594-6426>

- Currículo Lattes do autor: <http://lattes.cnpq.br/5096018229170383>

Campinas, 28 de abril de 2022.

COMISSÃO EXAMINADORA

Prof. Dr. Flávio Dias Passos

Profa. Dra. Ana Paula Siqueira Dornellas

Prof. Dr. Tito Monteiro da Cruz Lotufo

Profa. Dra. Antonia Cecília Zacagnini Amaral

Prof. Dr. Fabrizio Marcondes Machado

Os membros da Comissão Examinadora acima assinaram a Ata de Defesa, que se encontra no processo de vida acadêmica do aluno.

“É preciso ser duro, mas sem perder a ternura, jamais...” (Ernesto “Che” Guevara)

Ao meu pai, Dagoberto, que infelizmente não pode ver esse trabalho finalizado, e, por ser, de forma contraditória, um dos meus maiores críticos e admiradores.

Agradecimentos

A minha família, por todo o suporte pessoal que meu deu desde o começo da minha vida. Ao meu orientador, Flávio, por me acompanhar e me orientar ao longo de minha caminhada como pós-graduando, e pelo exemplo de rigor e perfeccionismo científico.

Aos meus colegas do Laboratório de Malacologia da Unicamp: Amanda Fantinatti, Ana Clara Fernandes, Luan Lima, Amanda Tognoli, Izabela Paes, Bruna Eduarda, pelas conversas e momentos de descontração. Ao Fabrizio Machado, pela amizade, apoio e dicas acadêmicas que fizeram muita diferença nessa longa caminhada. A Thaís Marinho, pelas conversas sobre a vida e pelos desenhos de rádula que me foram bastante úteis. Ao Alan Batistão (safadinho!!!), um dos profissionais mais promissores que convivi, pela amizade, brincadeiras, saídas para parques, seções de pipocas, identificações, e pela grande parceria que desenvolvemos ao longo desses anos de laboratório.

Aos meus amigos Ivan Laurino (SB), Rodolfo Probst (Marga), André Pardal-Souza (Tadinho), Pedro Jimenez (Balrog), Renê Lima (Paralho), Jéssica Garcia (Mistinho), Larissa Teixeira (Enxama), Lucas Correia (Baiano), Felipe Rezende (Estrela), Tiago Faria (Xana), Carlo Cunha (Magenta), Ana Paula Ferreira, Patricio Hernáez, Joaquim Vítor, pelo apoio, festas conversas de bar e momentos de descontração.

Aos curadores e pessoas que me receberam em minhas visitas aos museus e universidades: Luiz Simone, Jaime Jardim e Nathan Pedro (MZUSP), Alexandre Pimenta, Cláudio e Leonardo Santos (MNRJ), Ellen Strong e Bill Moser (Smithsonian Institution), Adam Baldinger (MCZ – Harvard University), Paul Montagna & Noe Barrera (Texas A&M University).

A Ellen Strong, por ter aceitado me acompanhar em meu doutorado sanduíche no National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, permitindo realizar um sonho pessoal. Agradeço também aos funcionários Yolanda Villacampa, Makiri Sei, Scott Whittaker, Richard Greene pelos auxílios prestados durante minha estadia. Agradeço também Ira Mack, onde morei durante a maior parte do meu doutorado sanduíche, e pelas cervejas e rolês em DC e National Harbor.

Ao Kevin Kocot, e suas alunas da University of Alabama Maddie McCutcheon e Meghan Yap-Chiongco, pelas interessantes conversas sobre os aplacóforos, parcerias no AplacBase e apoio durante meu período no Estados Unidos. Espero que no futuro venham muito mais oportunidades de trabalharmos juntos!

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Ensino Superior (CAPES) - Código de Financiamento 001.

Agradeço também à Fapesp (Processos 2017/01081-5 e 2018/17718-5), através do financiamento da minha bolsa de doutorado e meu período no exterior, e os auxílios à pesquisa do meu orientador (Processos 2011/50297-4, 2018/06347-6 e 2018/10313-0). Ao CENPES/PETROBRAS, pela doação dos espécimes de aplacóforos ao meu orientador. À Adriane e Stella, do Laboratório de Microscopia Eletrônica, por todo o apoio e atenção nas horas de MEV.

Por fim, a todos aqueles que me ajudaram ao longo da minha vida de alguma forma e que não foram citados nesta tese.

Resumo

Os Caudofoveata (Aplacophora) se caracterizam por possuírem o corpo alongado e coberto por espículas (escleritos), ausência de pé e pela presença do disco oral na região anterior. São comumente encontrados em grandes profundidades oceânicas e, em algumas regiões, podem ser dominantes ecologicamente e importantes na estrutura das comunidades bentônicas. Por outro lado, assim como ocorre para outros moluscos de mar profundo, os Caudofoveata ainda são muito pouco conhecidos quanto a sua diversidade, taxonomia e biogeografia, especialmente para o Oceano Atlântico Ocidental. Com o intuito de contribuir para preencher essa lacuna, um extenso levantamento de material de Caudofoveata do Atlântico Ocidental, incluindo material tipo, foi realizado. Os espécimes foram analisados por meio de técnicas de microscopia de luz, birrefringência e eletrônica de varredura, visando observar principalmente detalhes dos escleritos, da rádula e da morfologia do corpo. Foram examinadas 511 amostras contendo 2593 espécimes pertencentes a 11 diferentes espécies, 4 de Chaetodermatidae, 2 de Limifossoridae e 5 de Prochaetodermatidae. Além disso, foram também analisados 2313 espécimes-tipo provenientes de 378 lotes pertencentes a 33 espécies nominais, depositados no National Museum of Natural History (USNM) e Museum of Comparative Zoology (MCZ). Quanto ao padrão de distribuição geográfica, foi observado que os Chaetodermatidae e Limifossoridae tendem a possuir distribuições mais restritas no Atlântico Ocidental, ao passo que os Prochaetodermatidae costumam se distribuir mais amplamente. Trata-se, portanto, de um estudo pioneiro, com animais ainda pouco conhecidos para a costa do Oceano Atlântico com relação aos demais moluscos, gerando informações para uma melhor compreensão desses pequenos animais de grandes profundidades.

Palavras-chave: Chaetodermomorpha, Taxonomia, Chaetodermatidae, Limifossoridae, Prochaetodermatidae.

Abstract

The Caudofoveata (Aplacophora) can be characterized by having an elongated body covered by spicules (sclerites), absence of a foot and by the presence of an oral disc in the anterior region. They are commonly found in great oceanic depths and, in some regions, can be ecologically dominant and important in the benthic community structure. On the other hand, as it happens with other deep-sea molluscs, the Caudofoveata are still little known regarding their diversity, taxonomy, and biogeography, especially for the Western Atlantic Ocean. With the aim to contribute to fill this gap, an extensive survey of material of Caudofoveata from the Western Atlantic, including type material, was performed. The species were analyzed in detail, through light microscopy, by birefringence and the scanning electron microscopy, aiming to observe mainly details of sclerites, radula and body morphology. 511 samples containing 2593 specimens belonging to 11 different species were examined, 4 Chaetodermatidae, 2 Limifossoridae and 5 Prochaetodermatidae. Moreover, 2313 type specimens from 378 lots representing 33 nominal species, from National Museum of Natural History (USNM) and Museum of Comparative Zoology (MCZ) were also analyzed. Regarding the patterns of geographical distribution, it was observed that the Chaetodermatidae and Limifossoridae usually have more restrict distribution in the Western Atlantic, whereas the Prochaetodermatidae usually have wider distributions. Therefore, it is a pioneer study, with animals that are still little known for the coast of Atlantic Ocean in relation to other molluscs, leading to a better understanding of these small animals at great depths.

Keywords: Chaetodermomorpha, Taxonomy, Chaetodermatidae, Limifossoridae, Prochaetodermatidae.

Lista de Ilustrações

Figura 1: *Falcidens acutargatus* Salvini-Plawen, 1992. (A) Vista direita de um indivíduo do lote MNRJ 26181. (B) Vista direita de um indivíduo do lote USNM 1659495. (C) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED3-AN4-R2(0-2). (D) Vista esquerda de um segundo indivíduo do lote SED3-AN4-R3(0-2). (E) Disco oral de um indivíduo do lote SED3-AN4-R3(0-2). (F-J) Birrefringência dos escleritos isolados das diferentes partes do corpo: (F) no antério, (G) no pescoço, (H) no tronco, (I) no corpo caudal e (J) no botão caudal. Escalas: (A-C) = 2000 μm , (D) = 500 μm , (E) = 200 μm , (F-J) = 100 μm 26

Figura 2: *Falcidens australocaudatus* Passos, Corrêa & Todt, 2016. (A) Vista direita de um indivíduo do lote SED3-EN4-R3(5-10). (B) Vista direita de um indivíduo do lote MZSP 137341. (C) Disco oral de um indivíduo do lote SED4-CN5-R2(2-5). (D) Vista esquerda de um indivíduo do lote MZSP 137381. Birrefringência dos escleritos isolados das diferentes partes do corpo: (E) no antério, (F) no pescoço, (G) no tronco, (H) no corpo caudal e (I) no botão caudal. Escalas: (A, B, D) = 1000 μm , (C) = 200 μm , (E-I) = 100 μm 32

Figura 3: *Falcidens* sp. nov. A. (A) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED3-HN4-R3(0-2), mostrando as diferentes partes do corpo. (B) Vista direita de um indivíduo do lote SED3-GN4-R3(0-2). (C) Vista esquerda de um indivíduo do lote MZSP 38426. (D) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED3-AN4-R1(0-2). (E) Vista esquerda de um indivíduo do lote MZSP 137400. (F) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED4-AN4-R3(2-5). (G) Vista esquerda em MEV de um indivíduo do lote SED3-EN5-R2(2-5). (H) Vista direita de um indivíduo do lote SED3-EN5-R2(2-5). (I) Detalhe dos escleritos do tronco em MEV de um indivíduo do lote SED3-EN5-R2(2-5). (J) Disco oral em MEV de um indivíduo do lote SED3-EN5-R2(2-5). (K) Disco oral de um indivíduo do lote MZSP 38426. Legenda: an – antério, kn – botão caudal, pe – pescoço, sh – corpo caudal, tr – tronco. Escalas: (A-H) = 1 mm, (I) = 100 μm , (J) = 20 μm , (K) = 200 μm 35

Figura 4: *Falcidens* sp. nov. A. (A) Vista frontal em MEV da rádula de um indivíduo do lote MNRJ 29610. (B) Vista frontal da mesma rádula de (A). (C) Vista frontal de uma rádula de um indivíduo do lote MNRJ 23103. Legenda: ap – apófise, dr – dente radular, pc – placa central, si – sínfise, sc – suporte central, sl – suporte lateral. Escala = 20 μm . A escala em (A) é a mesma para (B) e (C). 36

Figura 5: *Falcidens* sp. nov. A. Micrografias em MEV (A-I) e birrefringência (A'-H') dos escleritos das diferentes partes do corpo: (A) Em torno do disco oral, (B) antério, (C) pescoço, (D) tronco, (E) corpo caudal, (F-H) botão caudal, (I) perfil de um esclerito do tronco. Os asteriscos mostram a face voltada para o corpo. Escala = 50 μm 37

Figura 6: *Falcidens* sp. nov. B. (A) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED4-EN7-R1(2-5), mostrando as divisões do corpo. (B) Indivíduo do lote SED4-EN7-R1(5-10). (C) Vista direita de um indivíduo do lote HAB6-B7-R3(5-10). (D) Vista esquerda de um indivíduo do lote MZSP 131125. (E) Vista direita de um indivíduo do lote HAB3-C8-R1(5-10). (F) Vista direita em MEV de um indivíduo do lote SED4-EN7-R3(2-5). (G) Vista direita de um indivíduo do lote MNRJ 23058. (H) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED4-EN7-R3(0-2). (I) Vista esquerda de um outro indivíduo do lote SED4-EN7-R3(0-2). (J) Vista direita de um indivíduo do lote MZSP 84437. (K) Detalhe em MEV do tronco posterior do mesmo indivíduo que (F). (L) Disco oral em MEV do mesmo indivíduo que (F). (M) Disco oral do mesmo indivíduo que (B). (N) Disco oral do mesmo indivíduo que (D). (O) Disco oral de um indivíduo do lote MZSP 131125. Legendas: an – antério, pe – pescoço, po – postério, ta – tronco anterior, tp – tronco

posterior. Escalas: (A, C-E, J) = 1 mm, (B) = 2 mm, (F, G, I) = 500 μ m, (K) = 100 μ m, (L) = 20 μ m, (M-O) = 200 μ m.	42
Figura 7: <i>Falcidens</i> sp. nov. B. Vista frontal (A) e lateral (B) em MEV da rádula de um indivíduo do lote SED3-EN7-R2(0-2). Legenda: dr – dente radular, pc – placa central, si – sínfise, sc – suporte central, sl – suporte lateral. Escala = 10 μ m.	43
Figura 8: <i>Falcidens</i> sp. nov. A. Micrografias em MEV (A-H) e birrefringência (A'-H') dos escleritos das diferentes partes do corpo: (A-B) antério, (C) pescoço, (D) tronco anterior, (E) tronco posterior, (F-H) postério. Os asteriscos mostram a face voltada para o corpo. Escala = 50 μ m.	45
Figura 9: Pontos de ocorrência das espécies de Chaetodermatidae registradas na costa brasileira. Legendas: AL – Alagoas, ES – Espírito Santo, PR – Paraná, RJ – Rio de Janeiro, RS – Rio Grande do Sul, SC – Santa Catarina, SE – Sergipe, SP – São Paulo.	47
Figura 10: <i>Limifossor</i> sp. nov. (A) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED4-CN5-R1(2-5). (B) Vista direita em MEV de um indivíduo do lote SED4-EN4-R1(2-5). (C) Vista direita de um indivíduo do lote HAB6-CANAC6-R1(0-2). (D) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED4-CN4-R2(0-2). (E) Vista direita de um indivíduo do lote HAB7-B6-R1(2-5). (F) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED3-CN4-R3(5-10). (G) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED3-EN4-R3(2-5). (H) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED4-CN4-R1(5-10). (I) Vista esquerda de um outro indivíduo do lote SED4-CN4-R1(5-10). (J) Disco oral em MEV do mesmo indivíduo que (B). (K) Disco oral do mesmo indivíduo que (A). Legendas: an – antério, po – postério, tr – tronco. Escalas: (A-I) = 1 mm, (J) = 50 μ m, (K) = 200 μ m.	56
Figura 11: <i>Limifossor</i> sp. nov. (A) Vista dorsal da uma fileira de dentes radulares de um indivíduo do lote SED4-CN4-R2(0-2) (B) Vista ventral em MEV de uma fileira de dentes radulares de um indivíduo do lote SED4-CN4-R1(5-10). (C) Vista dorsal em MEV da mesma fileira de dentes radulares (B). (D) Vista lateral em MEV de dois dentes radulares de um indivíduo do lote SED4-CN4-R1(5-10). (E) Detalhe do dentículo marginal em MEV de um indivíduo do lote SED4-CN4-R1(5-10). Legenda: dl – dentículo lateral, dm – dentículo marginal, dr – dente radular. Escala: (A) = 100 μ m, (B) = 50 μ m, (C) = 20 μ m, (D) e (E) = 10 μ m.	57
Figura 12: <i>Limifossor</i> sp. nov. Micrografias em MEV (A-F) e birrefringência (A'-F') dos escleritos das diferentes partes do corpo: (A) Em torno do disco oral, (B-C) antério, (D) tronco, (E-F) postério. Os asteriscos mostram a face voltada para o corpo. Escala = 50 μ m.	59
Figura 13: <i>Psilodens</i> sp. nov. (A) Vista direita de um indivíduo do lote SED3-CN4-R1(5-10), mostrando as diferentes partes do corpo. (B) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED4-CN3-R3(2-5). (C) Vista direita de um indivíduo do lote SED4-CN4-R2(2-5). (D) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED4-EN3-R1(2-5). (E) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED3-EN4-R2(2-5). (F) Vista direita de um indivíduo do lote SED4-EN3-R1(5-10). (G) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED4-CN3-R3(2-5). (H) Vista direita de um indivíduo do lote SED3-EN4-R2(0-2). (I) Vista ventral em MEV de um indivíduo do lote SED4-EN4-R1(2-5). (J) Vista esquerda em MEV do mesmo indivíduo que (I). (K) Vista ventral de um indivíduo do lote SED4-EN3-R1(5-10). (L) Detalhe do tronco em MEV do mesmo indivíduo que (I). (M) Disco oral em MEV do mesmo indivíduo que (I). Legenda: an – antério, pe – pescoço, po – postério, sv – sutura ventral, ta – tronco anterior, tp – tronco posterior. Escalas: (A-J) = 500 μ m, (K) = 200 μ m, (L) = 100 μ m, (M) = 50 μ m.	64
Figura 14: <i>Psilodens</i> sp. nov. (A) Detalhe de duas pontas de dentes esclerotizados de um indivíduo do lote SED3-EN3-R3(5-10). (B) Dentes radulares do mesmo lote. (C) Desenho	

esquemático de um par de dentes radulares. (D) Vista lateral de uma fileira de dentes radulares do lote SED3-EN3-R3(5-10). Escala: 50 µm. A Escala em (A) é a mesma para (B-D)..... 65

Figura 15: *Psilodens* sp. nov. Micrografias em MEV (A-K) e birrefringência (A'-K') dos escleritos das diferentes partes do corpo: (A) Antério, (B) Pescoço, (C) Tronco Anterior, (D-F) Sutura ventral, (G) perfil das espículas da sutura ventral (H) Tronco Posterior, (I-K) Postério. Os asteriscos mostram a face voltada para o corpo. A escala em todos é 50 µm, exceto em (G), que é 20 µm..... 67

Figura 16: Pontos de ocorrência das espécies de Limifossoridae registradas na costa brasileira. Legendas: AL – Alagoas, ES – Espírito Santo, PR – Paraná, RJ – Rio de Janeiro, RS – Rio Grande do Sul, SC – Santa Catarina, SE – Sergipe, SP – São Paulo. 68

Figura 17: Distribuição batimétrica das espécies de *Psilodens*. 71

Figura 18: *Prochaetoderma* sp. nov. (A) Vista ventral de um indivíduo do lote SED3-EN5-R2(2-5), mostrando as diferentes partes do corpo. (B) Vista direita de um indivíduo do lote SED3-EN5-R3(2-5). (C) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED3-EN5-R1(0-2). (D) Vista ventral de um indivíduo do lote SED3-EN4-R2(2-5). (E) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED3-EN4-R3(2-5). (F) Vista direita de um indivíduo do lote SED3-CN5-R3(2-5). (G) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED3-EN4-R1(5-10). (H) Vista esquerda em MEV de um indivíduo do lote SED3-EN4-R2(0-2). (I) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED3-EN4-R2(2-5). (J) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED3-CN5-R3(0-2). (K) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED4-CN4-R3(5-10). (L) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED3-EN4-R1(2-5). (M) Disco oral em MEV de um indivíduo do lote SED3-EN4-R2(0-2). Legenda: an – antério, kn – botão caudal, sh – corpo caudal, tr – tronco. Escalas: (A-L) = 500 µm, (M) = 20 µm. 79

Figura 19: *Prochaetoderma* sp. nov. (A) Vista abfrontal em MEV mandíbula de um indivíduo do lote SED3-EN4-R2(0-2). (B) Vista abfrontal em MEV de uma mandíbula de outro indivíduo do mesmo lote que (A). Vista esquerda em MEV de uma fileira de dentes radulares de um indivíduo do lote SED3-EN4-R2(0-2). (D) Vista dorsal da mesma fileira de dentes radulares que (C). (E) Desenho esquemático de um dente radular. (F) Vista dorsal em MEV de um foraminífero encontrado no conteúdo estomacal de um indivíduo do lote SED3-EN4-R2(0-2). Legenda : a – asa membranosa, b – base, dc – dentes cruzados, dd – dentes desgastados, dse – dentes sem esclerotização, g – espátula, mr – membrana radular, ms – membrana serrilhada, s – haste. Escalas: (A) e (B) = 50 µm; (C) e (D) = 20 µm; (E) = 20 µm e (F) = 20 µm..... 80

Figura 20: Micrografia em MEV dos escleritos isolados das diferentes partes do corpo: (A) Em torno do disco oral, (B) antério, (C) tronco ventral, (D) tronco lateral, (E) tronco dorsal, (F-G) corpo caudal, (H) botão caudal e (I) franja. Os asteriscos mostram a face voltada para o corpo. Escala = 50 µm..... 82

Figura 21: *Niteomica captainkiddae* Ivanov & Scheltema (2008). (A) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED3-EN8-R3(0-2). (B) Vista direita de um indivíduo do lote SED4-EN8-R3(0-2). (C) Vista esquerda em MEV de um indivíduo do lote HAB6-CANAC8-R1(2-5). (D) Vista esquerda de um indivíduo do lote HAB7-B6-R3(Ag.sif.). (E) Dentes radulares em MEV de um indivíduo do lote SED3-EN6-R1(0-2). (F) Vista Abfrontal em MEV de uma mandíbula do mesmo indivíduo de (E). (G-Q) Micrografia em MEV dos escleritos das diferentes partes do corpo: (G) Em torno do disco oral, (H) antério ventral, (I) antério dorsal, (J) tronco anterior ventral, (K) tronco anterior dorsal, (L) tronco posterior ventral, (M) tronco posterior dorsal, (N) corpo caudal, (O) botão caudal, (P) franja, (Q) Perfil de um esclerito do Tronco. Escalas: (A-B) e (C) = 500 µm, (D) = 200 µm, (E) = 20 µm, (F) e (G-Q) = 100 µm. 87

Figura 22: *Claviderma virium* Corrêa, Miranda & Passos, 2018. (A) Disco oral de um indivíduo do lote Duke stn. 3417 (MCZ). (B) Vista direita de um segundo indivíduo do mesmo lote que (A). (C) Vista direita de um indivíduo do lote SED3-DN6-R3(2-5). (D) Vista lateral direita de um indivíduo do lote SED4-AN6-R2(2-5). (E) Disco oral de um indivíduo do lote USNM 1604293. (F) Vista ventral do mesmo indivíduo de (E). (G-K) Birrefringência dos escleritos das diferentes partes do corpo: (G) antério, (H) tronco ventral, (I) tronco dorsal, (J) corpo caudal, (K) botão caudal. Escalas: (A) e (E) = 400 μ m, (B-D, F) = 1 mm, (G-K) = 50 μ m.91

Figura 23: Pontos de ocorrência das espécies de Prochaetodermatidae registradas na costa brasileira. Legendas: AL – Alagoas, ES – Espírito Santo, PR – Paraná, RJ – Rio de Janeiro, RS – Rio Grande do Sul, SC – Santa Catarina, SE – Sergipe, SP – São Paulo.92

Sumário	
Introdução Geral	17
Objetivos	20
Material e Métodos	20
CAPÍTULO 1: Chaetodermatidae do Atlântico Ocidental	24
Introdução	24
Resultados	25
<i>Falcidens acutargatus</i> Salvini-Plawen, 1992.....	25
<i>Falcidens australocaudatus</i> Passos, Corrêa & Todt, 2016	27
<i>Falcidens</i> sp. nov. A.....	32
<i>Falcidens</i> sp. nov. B.....	39
Discussão	47
CAPÍTULO 2: Limifossoridae da costa brasileira	50
Introdução	50
Resultados	51
<i>Limifossor</i> sp. nov.....	51
<i>Psilodens</i> sp. nov.....	61
Discussão	70
CAPÍTULO 3: Prochaetodermatidae do Atlântico Ocidental	73
Introdução	73
Resultados	74
<i>Prochaetoderma</i> sp. nov.....	74
<i>Niteomica captainkiddae</i> Ivanov & Scheltema, 2008	83
<i>Claviderma amplum</i> Ivanov & Scheltema, 2008	87
<i>Claviderma crassum</i> Ivanov & Scheltema, 2008	88
<i>Claviderma virium</i> Corrêa, Miranda, & Passos, 2018	88
Discussão	90
CAPÍTULO 4: Type specimens of Caudofoveata (Mollusca, Aplacophora) in the molluscan collections of the National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, and of the Museum of Comparative Zoology, Harvard University	95
Abstract	95
Introduction	95
Material and Methods	95
Results and Discussion	96
Acknowledgments	109
Funding	109

Discussão e conclusões	110
Referências	112

Introdução Geral

Mollusca é de um dos grupos mais diversos dentre os invertebrados, com cerca de 100.000 espécies viventes já descritas, além de outras 30.000 fósseis. Dentro deste grupo, existem formas bastante conhecidas do público em geral, devido às conchas que muitas delas possuem, e devido a sua importância ecológica e econômica. Toda essa diversidade é agrupada em um único clado cuja monofilia é um consenso, tanto por análises morfológicas (SALVINI-PLAWEN, 1980; HASZPRUNAR 2000) quanto por moleculares (PASSAMANECK *et al.* 2004; KOCOT *et al.* 2011; SMITH *et al.* 2011). Para a maioria dos especialistas, os moluscos são divididos em 7 grupos viventes: Aplacophora, Polyplacophora, Monoplacophora, Scaphopoda, Cephalopoda, Bivalvia e Gastropoda.

Dentre os moluscos, os Aplacophora são conhecidos por possuírem o corpo geralmente alongado e coberto por espículas feitas de aragonita (comumente referidas como escleritos na literatura). São animais exclusivamente marinhos, conhecidos em todos os oceanos do mundo. A maioria de suas espécies são pequenas (0,1 - 1 cm), embora algumas poucas possam atingir até 40 cm de comprimento (KAISER, 1976; IVANOV & SCHELTEMA, 2007). É comum aos aplacóforos, um trato digestivo completo, presença de uma rádula semelhante à de outros moluscos não-Aplacophora e uma cavidade do manto localizada na região posterior do corpo, onde encontram-se ânus, aberturas urogenitais e em alguns casos as brânquias (SCHELTEMA *et al.*, 1994). Em algumas espécies há um epitélio homólogo ao do pé bastante reduzido e sistema nervoso tetraeuro sem uma cabeça definida (SCHELTEMA *et al.*, 1994).

Dois grupos são reconhecidos como aplacóforos: Caudofoveata Boettger, 1956 e Solenogastres Gegenbaur, 1878. Alguns autores (e. g. HASZPRUNAR, 2000; SALVINI-PLAWEN, 2003) argumentam que estes dois clados não seriam grupos-irmãos, e que Aplacophora não seria monofilético, mas a maioria dos pesquisadores atualmente concorda com a monofilia de Aplacophora, agrupando-os junto aos Polyplacophora, formando o clado conhecido como Aculifera (SCHELTEMA 1993, 1996; IVANOV 1996a; KOCOT *et al.*, 2011; SMITH *et al.*, 2011; VINTHER *et al.*; 2012). Além disso, a hipótese de que Aplacophora é derivado de um ancestral semelhante aos Polyplacophora (SCHELTEMA, 1993) está sendo retomada, graças aos estudos de fósseis e da aplicação

de técnicas modernas em estudos morfológicos e moleculares (VINTHER *et al.* 2012; SUTTON *et al.*, 2012; SCHERHOLZ *et al.*, 2013, 2015; SCHELTEMA, 2014). Além disso, os caracteres dos aplacóforos estão sendo reinterpretados como sinapomorfias decorrentes de um processo de simplificação corporal (VINTHER, 2015).

Os Caudofoveata são os menos diversos dentre os aplacóforos, com cerca de 130 espécies descritas (TODT, 2013; SALVINI-PLAWEN & GARCÍA-ÁLVAREZ, 2014). De maneira geral, são caracterizados pela ausência do pé e pela presença de um epitélio provavelmente sensorial e sem escleritos localizado na boca, conhecido como disco oral (= escudo oral). Internamente, possuem uma glândula digestiva bastante desenvolvida, e na cavidade do manto existem brânquias bipectinadas aparentemente homólogas às aquelas observadas em outros moluscos (SCHELTEMA *et al.*, 1994). Os Caudofoveata são exclusivamente infaunais, podendo ser depositívoros ou microcarnívoros, alimentando-se de detritos e/ou foraminíferos, respectivamente. São dióicos e provavelmente liberam seus gametas na água, fecundação externa (SCHELTEMA *et al.*, 1994).

Dentre os principais caracteres taxonômicos de Caudofoveata, destacam-se: (i) forma geral do corpo, (ii) morfologia do disco oral, (iii) forma e escultura dos escleritos e (iv) estrutura do aparato radular; sendo (iii) e (iv) os mais utilizados na identificação das espécies do grupo. A morfologia radular é geralmente usada para identificação em nível de família e gênero, embora em alguns poucos casos na identificação a nível de espécies. Já os escleritos, são usados tradicionalmente para identificação em níveis mais restritos (subgêneros e espécies), por apresentarem uma alta especificidade (SCHELTEMA, 1976, SALVINI-PLAWEN, 1978). São reconhecidas até o momento 3 famílias de Caudofoveata: Chaetodermatidae Theél, 1875, Limifossoridae Salvini-Plawen, 1970 e Prochaetodermatidae Salvini-Plawen, 1972. Outras duas famílias foram propostas por IVANOV (1981) – Scutopodidae e Metachaetodermatidae – embora tenham tido sua validade rejeitada (TODT *et al.*, 2008).

A evolução e relações evolutivas dentro das linhagens de Caudofoveata são alvo de controvérsias. Tradicionalmente, os Limifossoridae foram interpretados como o grupo mais basal, em virtude de sua rádula com várias fileiras transversais de dentes e ausência de suportes radulares cuticulares (SALVINI-PLAWEN, 1975). Por outro lado, Chaetodermatidae seriam o grupo mais derivado, pela perda das fileiras transversais, mantendo apenas um par de dentes e pelo desenvolvimento de grandes suportes radulares,

enquanto os Prochaetodermatidae estariam em uma posição intermediária, por possuírem tanto fileiras transversais de dentes e suporte radulares (SALVINI-PLAWEN, 1975). As primeiras filogenias para o grupo foram publicadas a poucos anos (MIKKELSEN *et al.*, 2018, 2019), com base em caracteres moleculares, nas quais a monofilia de Prochaetodermatidae foi corroborada, sendo o grupo irmão de um agrupamento parafilático de Limifossoridae + Chaetodermatidae. Por outro lado, a monofilia de muitos gêneros de Caudofoveata, como *Falcidens*, *Chaetoderma*, *Scutopus* e todos os gêneros de Prochaetodermatidae (MIKKELSEN *et al.*, 2019).

Os Caudofoveata ocorrem frequentemente em uma faixa batimétrica entre 200 e 3000 m de profundidade, embora haja espécies com registros de até 8.400 m (IVANOV, 1996b). Eles são mais característicos de grandes profundidades oceânicas, sendo abundantes no talude continental, onde ocorre a maioria das espécies descritas até o momento (TODT, 2013; SALVINI-PLAWEN & GARCÍA-ÁLVAREZ, 2014). Em algumas regiões são um dos grupos dominantes (SCHELTEMA & IVANOV, 2009), com algumas espécies podendo chegar a uma densidade de até 480 indivíduos por metro quadrado (SCHELTEMA, 1997), superando em abundância outros grupos que costumam ser representativos, como “poliquetas”, crustáceos e outros grupos de moluscos, como gastrópodes e bivalves.

Os padrões de distribuição dos Caudofoveata, para o Atlântico Ocidental, também são pouco estudados, sendo tal conhecimento restrito a algumas áreas específicas como o entorno de estações marítimas ou locais com extensas expedições científicas (SALVINI-PLAWEN & GARCÍA-ÁLVAREZ, 2014). No caso do Oceano Atlântico Ocidental, especificamente, a costa leste dos Estados Unidos foi amplamente estudada, com 16 espécies descritas (e. g. HEATH, 1918; SCHELTEMA, 1972, 1973, 1981; SCHANDER *et al.*, 2006). Outras áreas, como o Golfo do México - 9 spp descritas (IVANOV & SCHELTEMA, 2007, 2008, 2009); a Bacia da Guiana - 8 spp espécies (IVANOV & SCHELTEMA, 2008) e a costa sudeste brasileira - 7 spp (CORRÊA *et al.*, 2014, 2018; PASSOS *et al.*, 2018, 2019, 2021), são consideradas como “razoavelmente” estudadas, com registros mais completos de algumas espécies e famílias. Já as regiões da Bacia Argentina, com 6 espécies (SCHELTEMA, 1985; FORCELLI, 2000; IVANOV & SCHELTEMA, 2008), Mar do Caribe (SALVINI-PLAWEN, 1972, 1992) e nordeste brasileiro, ambos com 2 espécies descritas (SCHELTEMA, 1985; IVANOV &

SCHELTEMA, 2008) podem ser consideradas como “pouco” conhecidas contendo apenas registros pontuais de espécies.

Vale também ressaltar que todas as áreas do Atlântico Ocidental possuem lacunas no conhecimento de grupos específicos e/ou registros incompletos de espécies de caudofoveados, de áreas bem estudadas. Na costa leste dos Estados Unidos, por exemplo, apenas uma espécie de Limifossoridae é plenamente registrada quanto a sua distribuição geográfica, *Scutopus megardaulatus* Salvini-Plawen, 1972, ao largo da Carolina do Norte, com pelo menos um registro de uma outra espécie, “*Limifossor* n. sp.”, para a costa leste da Florida (SCHELTEMA, 1981). No Golfo do México, existe apenas uma espécie de Chaetodermatidae, *Chaetoderma felderi* Ivanov & Scheltema, 2007 e alguns outros registros “incompletos” de *Falcidens* sp. e *Psilodens* sp. (TREECE, 1979; PASSOS *et al.*, 2021). No Brasil, a costa sudeste concentra um número muito maior de espécies (7 espécies (CORRÊA *et al.*, 2014, 2018; PASSOS *et al.*, 2018, 2021) quando comparado litoral do sul e nordeste, cada um com uma única espécie registrada até o momento (SCHELTEMA, 1985; IVANOV & SCHELTEMA, 2008; PASSOS *et al.*, 2021). E mesmo na costa sudeste brasileira, é possível que 11 espécies de caudofoveados ainda estejam esperando uma descrição mais formal na Bacia de Campos (CORRÊA *et al.*, 2014), além de registros incompletos de *Limifossor* sp. e *Limifossor hexadentatus* Salvini-Plawen, 1992 (RIOS, 1994, 2009).

Objetivos

A presente Tese de Doutorado possui objetivo de estudar a diversidade taxonômica dos Aplacophora-Caudofoveta do Oceano Atlântico Ocidental, descrevendo as espécies que eventualmente possam não ter sido descritas, como também revisando a taxonomia das espécies da região, fazendo apontamentos complementares (por exemplo, novas ocorrências ou redescrições)

Material e Métodos

As amostras aqui estudadas são provenientes de alguns projetos/expedições que ocorreram em áreas distintas da costa brasileira e também no Golfo do México. Na costa brasileira, merece destaque as amostras coletadas pelos projetos (i) HABITATS (Heterogeneidade Ambiental da Bacia de Campos), que ocorreu entre 2008 e 2009 na Bacia de Campos; (ii) AMBES (Caracterização Ambiental da Bacia do Espírito Santo e da Parte Norte da Bacia de Campos) que ocorreu entre 2010 e 2014 na Bacia do Espírito Santo; e (iii) MARSEAL (Caracterização Ambiental da Bacia de Sergipe e Alagoas) que ocorreu entre os estados brasileiros de Sergipe e sul de Alagoas no ano de 2014. Detalhes metodológicos sobre tais projetos podem ser encontrados em CORRÊA *et al.* (2014) - HABITATS; PASSOS *et al.* (2018) - AMBES; e em MOREIRA *et al.* (2020) - MARSEAL. Todos os projetos realizaram transectos perpendiculares ao longo de uma porção da costa brasileira, cobrindo faixas batimétricas de 50 a 3000 metros de profundidade. De maneira geral as amostras foram obtidas por meio de pegadores do tipo Van Veen e Box-Corer, em estações estabelecidos em 9 isóbatas; para cada ponto foram coletadas três réplicas do sedimento separadas em três diferentes estratos (0-2 cm, 2-5 cm e 5-10 cm), relativos à profundidade da superfície do substrato amostrado. Para o Golfo do México, os caudofoveata estudados foram coletados pelo projeto Natural Resource Damage Assessment (NRDA), com amostras oriundas do litoral do estado do Texas, EUA, entre 2010 e 2014. Detalhes do projeto podem ser vistos em MONTAGNA *et al.* (2017) e REUSCHER *et al.* (2017). A existência desse raro material foi informada pelo Prof. Dr. Paul Montagna (Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studies, Texas A&M University, Corpus Christi, TX, EUA) ao orientador desta tese; e estão depositadas no National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (USNM) em Washington, DC.

Além da análise de material coletado por tais expedições, foram também visitados museus nas quais coleções de moluscos eram sabidamente diversas em exemplares de aplacóforos caudofoveados: no Brasil e no exterior, como o Museu de Zoologia da USP, em São Paulo (MZSP); o Museu Nacional da UFRJ, no Rio de Janeiro (MNRJ), o Museu de Diversidade Biológica da UNICAMP, em Campinas (ZUEC-APL); o American Museum of Natural History, em Nova Iorque (AMNH) e o Museu of Comparative Zoology of Harvard University, em Cambridge (MCZ), além do já citado USNM, para observação de tipos das espécies do Atlântico Ocidental. No caso do MCZ, foi possível também observar o material da pesquisadora Dr. Amélie Scheltema, uma das principais

especialistas em Aplacophora, falecida em 2015, cujo material estava em processo de tombamento.

A partir dessa extensa e exaustiva busca por material, obteve-se uma amostragem ampla, totalizando 511 amostras contendo 2593 espécimes pertencentes a 11 diferentes espécies, sendo 4 de Chaetodermatidae (Capítulo 1), 2 de Limifossoridae (Capítulo 2) e 5 de Prochaetodermatidae (Capítulo 3). As espécies encontradas ocorrem em uma zona geográfica que vai da Carolina do Norte (EUA) até o Rio Grande do Sul (Brasil), passando pelo Golfo do México e Bacia da Guiana. Por fim, é apresentado um quarto capítulo contendo uma vasta revisão dos materiais-tipos das coleções do National Museum of Natural History – Smithsonian Institution, em Washington, DC e Museum of Comparative Zoology – Harvard University, em Cambridge, MA (ambos nos Estados Unidos), já formalmente publicado (ver MIRANDA *et al.*, 2020).

Para cada coleção analisada, todas as amostras foram contabilizadas quanto ao número de indivíduos e anotadas particularidades de cada indivíduo, como estado de preservação e detalhes morfológicos visíveis como, por exemplo, o aspecto dos escleritos, do disco oral, entre outros. As técnicas e ferramentas empregadas nos estudos taxonômicos foram desenvolvidas no Laboratório de Malacologia do IB-UNICAMP e estão bem detalhadas em CORRÊA *et al.* (2014). Basicamente, empregou-se técnicas de Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) para a observação dos principais caracteres taxonomicos de Caudofoveata, como a morfologia geral do corpo, detalhes da estrutura dos escleritos e da rádula. Para os escleritos, indivíduos previamente selecionados foram seccionados em diferentes regiões do corpo (cada região possui um tipo de espícula), cada região foi então dissolvida em uma solução de hipoclorito de sódio e água sanitária, as espículas foram removidas e colocadas sobre fragmentos de lamínulas, as quais posteriormente foram montadas em stubs de alumínio para análise em MEV. Para a rádula, alguns indivíduos foram dissecados para o isolamento da massa bucal, que também foi dissolvida em hipoclorito de sódio; assim, a rádula exposta foi limpa, seca e levada à MEV. Animais inteiros foram também levados ao ponto crítico para terem sua morfologia externa observada em detalhes (MEV), incluindo a estrutura do disco oral. Além das técnicas de rotina, os escleritos dos indivíduos dissolvidos também foram montados em lâminas histológicas e analisadas via microscopia de birrefringência, seguindo metodologia prévia de SCHELTEMA & IVANOV (2004). Tal ferramenta é considerada importante para o estudo de Caudofoveta e largamente utilizada na

caracterização e diferenciação das espículas calcáreas (e. g. SCHANDER *et al.*, 2006; IVANOV & SCHELTEMA, 2008, MIKKELSEN & TODT, 2014).

CAPÍTULO 1

Chaetodermatidae do Atlântico Ocidental

Introdução

Dentre os Caudofoveata, os Chaetodermatidae se apresentam como um grupo bastante diverso. Dentre as 130 espécies descritas de Caudofoveata (TODT, 2013; SALVINI-PLAWEN & GARCÍA-ÁLVAREZ, 2014; PASSOS *et al.*, 2019), cerca de 86 espécies pertencem a essa família, ou seja, cerca de dois terços de todos os Caudofoveata descritos até o momento. Os Chaetodermatidae se caracterizam por possuírem o corpo bastante variável em forma, disco oral não dividido e rádula composta por um par (por vezes dois pares) de dentes, envolta em suportes radulares bastante desenvolvidos (TODT *et al.*, 2008). Dentre os gêneros incluídos nessa família, *Chaetoderma* Lovén, 1844 (44 espécies) e *Falcidens* Salvini-Plawen, 1968 (41 espécies) se destacam entre os maiores da classe, enquanto *Furcillidens* Scheltema, 1998 é considerado monotípico e restrito à costa da Califórnia (SCHELTEMA, 1998).

No Atlântico ocidental, os Chaetodermatidae são bem conhecidos para a Bacia da América do Norte, ao longo da costa leste dos Estados Unidos e Canadá, onde estão registradas nove espécies, seis pertencentes ao gênero *Chaetoderma* (*Chaetoderma nitidulum* Lovén, 1844, *C. canadense* Nierstrasz, 1902, *C. bacillum* Heath, 1918, *C. lucidum* Heath, 1918, *C. squamosum* Heath, 1918 e *C. vadorum* Heath, 1918) e três pertencentes ao gênero *Falcidens* Salvini-Plawen, 1968a (*Falcidens caudatus* Heath, 1918, *F. acutargatus* Salvini-Plawen, 1992 e *F. halanychi* Schander, Scheltema & Ivanov, 2006) (NIERSTRASZ, 1902; HEATH, 1918; SCHELTEMA, 1972, 1973, 1981; SCHANDER *et al.*, 2006; PASSOS *et al.*, 2018; MIKKELSEN *et al.*, 2019). Por outro lado, nas regiões subtropicais e tropicais do Atlântico, os Chaetodermatidae ainda são pouco conhecidos. No Golfo do México, há apenas o registro de *C. felderi* Ivanov, 2007 (IVANOV, 2007); no Caribe *F. acutargatus* (SALVINI-PLAWEN, 1992) e no Uruguai apenas *F. targatus* Salvini-Plawen, 1992 (SALVINI-PLAWEN, 1992), enquanto no Brasil três espécies são conhecidas (*F. acutargatus*, *F. targatus* e *F. australocaudatus* Passos, Corrêa & Todt, 2016) (CORRÊA *et al.*, 2014; PASSOS *et al.*, 2018, 2019).

No presente capítulo, acrescentamos quatro novos registros para Chaetodermatidae do Atlântico ocidental, mais especificamente para o Golfo do México e costa brasileira, obtidos a partir de uma série de amostras coletadas em áreas de exploração de petróleo e gás natural (Golfo do México: MONTAGNA *et al.*, 2016; REUSCHER *et al.*, 2017; Brasil: CORRÊA *et al.*, 2014, 2018; PASSOS *et al.*, 2018, 2019, 2021). As espécies analisadas, pertencem ao gênero *Falcidens*, foram descritas em detalhes por meio da microscopia eletrônica de varredura (MEV) e microscopia de birrefringência, focando em caracteres como escleritos e rádula. Ainda assim, dado o grande número de amostras obtidas, especialmente no caso da costa brasileira, uma análise sobre a biogeografia dos Chaetodermatidae da fauna brasileira foi realizada.

Resultados

Família Chaetodermatidae Theél, 1875

Gênero *Falcidens* Salvini-Plawen, 1968a

Comentários: Uma discussão taxonômica da diagnose de *Falcidens* pode ser vista PASSOS *et al.* (2018). Recentemente, MIKKELSEN & TODT (2018) mostraram que indivíduos jovens de *C. nitidulum* possuem uma rádula semelhante à do gênero *Falcidens*, e sugerem cautela ao descrever uma espécie de *Falcidens* baseado em espécimes pequenos e em pouca quantidade. Considerando as características de escleritos e rádula, e o número de amostras obtidos neste trabalho, é possível alocar as espécies analisadas aqui neste gênero.

Falcidens acutargatus Salvini-Plawen, 1992

(Figs. 1A-J, 9)

Material examinado: **Texas:** USNM 1659495, SE-20101018-GY-D021S-MF-335, 28°42'11''N, 88°21'39''W, 1618 m, 18/x/2010, "NRDA" col., 1 spm; USNM 1659496, SE-20101002-OV01-4.46-MF-207, 29°00'53''N, 88°20'53''W, 755 m, 2/x/2010, "NRDA" col., 1 spm; USNM 1659497, SE-20101001-OV01-3.31-MF-157, 28°49'23''N, 88°24'1''W, 976 m, 1/x/2010, "NRDA" col., 1 spm; USNM 1659498, RH1-65-E0604-S-D044S-MF-0887, 28°44'41''N, 88°22'28''W, 1492 m, 4/vi/2014, "NRDA" col., 1 spm; USNM 1659499, RH1-65-E0607-S-2.21-MF-1654, 28°47'5''N, 88°27'14''W, 1359.33 m, .7/vi/2014, "NRDA" col., 1 spm; USNM 1659500, RH1-65-E0609-S-FFMT4-MF-2206, 27°49'41''N, 89°9'53''W, 1404.67 m, 9/vi/2014, "NRDA" col., 1 spm + 3 slides with sclerites. **Alagoas:** SED3-AN4-R2(0-2)-0.5mm, 10°19'41''S,

35°55'51''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-AN4-R3(0-2)-0.5mm, 10°19'41''S, 35°55'51''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-AN4-R1(0-2)-0.5mm, 10°19'41''S, 35°55'51''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 4 lâminas e 4 stubs, ambas com escleritos. **São Paulo:** MNRJ 26181, BMS4_2002 P1, 24°11'58''S, 43°15'25''W, Baía de Santos, 600 m, 6/x/2002, sem coletor definido, 1 spm + 6 lâminas com escleritos; MZSP 38418, Sta. 6684, 25°S, 45°W, 511 m, 13/i/1998, "Revizee" col., 1 spm + 1 lâmina com escleritos; MZSP 38429, Sta 6644, 25°S, 45°W, 485 m, 14/xii/1997, "Revizee" col., 3 spm + 1 lâmina com escleritos.

Distribuição: A espécie já foi registrada para a Carolina do Norte (SCHELTEMA, 1990; MIKKELSEN *et al.*, 2019); Golfo de Darien, no Mar do Caribe (SALVINI-PLAWEN, 1992); e Baía de Campos, ao largo dos estados do Espírito Santo e Rio de Janeiro, no Brasil (CORRÊA *et al.*, 2014), ocorrendo entre 376 e 1294 m de profundidade. Neste trabalho, encontramos novos registros para o Texas, no Golfo do México (6 spms em 6 lotes) e Alagoas, no Nordeste brasileiro (3 spms em 3 lotes; Fig. 9), preenchendo "lacunas" existentes de distribuição, como também ao largo de São Paulo, no sudeste brasileiro (6 spms em 3 lotes; Fig. 9), ampliando o limite sul de distribuição geográfica. O limite inferior de distribuição batimétrica dessa espécie também aumentado para 1618 m. Diferente da Baía de Campos, onde é uma das espécies mais abundantes (CORRÊA *et al.*, 2014), *F. acutargatus* foi encontrada em baixas abundâncias nessas localidades onde foram feitos os novos registros. Isso é especialmente confirmado para o Golfo do México e Nordeste brasileiro, onde os projetos NRDA e MARSEAL realizaram coletas mais extensivas e padronizadas.

Comentários: A descrição dessa espécie é fornecida em SALVINI-PLAWEN (1992) e complementada em CORRÊA *et al.* (2014). Alguns comentários são adicionados abaixo. Os indivíduos encontrados no Golfo do México, Nordeste Brasileiro e São Paulo são bastante semelhantes aos descritos para a Baía de Campos. O tronco geralmente é mais alongado, e a transição para o corpo caudal costuma ser distinta do tronco (Fig. 1A-D). O disco oral possui forma de "U" (Fig. 1E). Os escleritos das populações analisadas, são semelhantes a descrição original de Salvini-Plawen, possuindo forma geral de folha, com a escultura de ranhuras cruzadas típica do subgênero *Chiastofalcidens*, com a extremidade pontiaguada, como descrito em CORRÊA *et al.* (2014). No antério, pescoço e tronco (Fig.

2F-H), os escleritos podem ter até 5 μm de espessura, sendo mais espessos na região mediana; no corpo caudal e no botão caudal os escleritos podem ter até 3 μm de espessura (Fig. 2I-J).

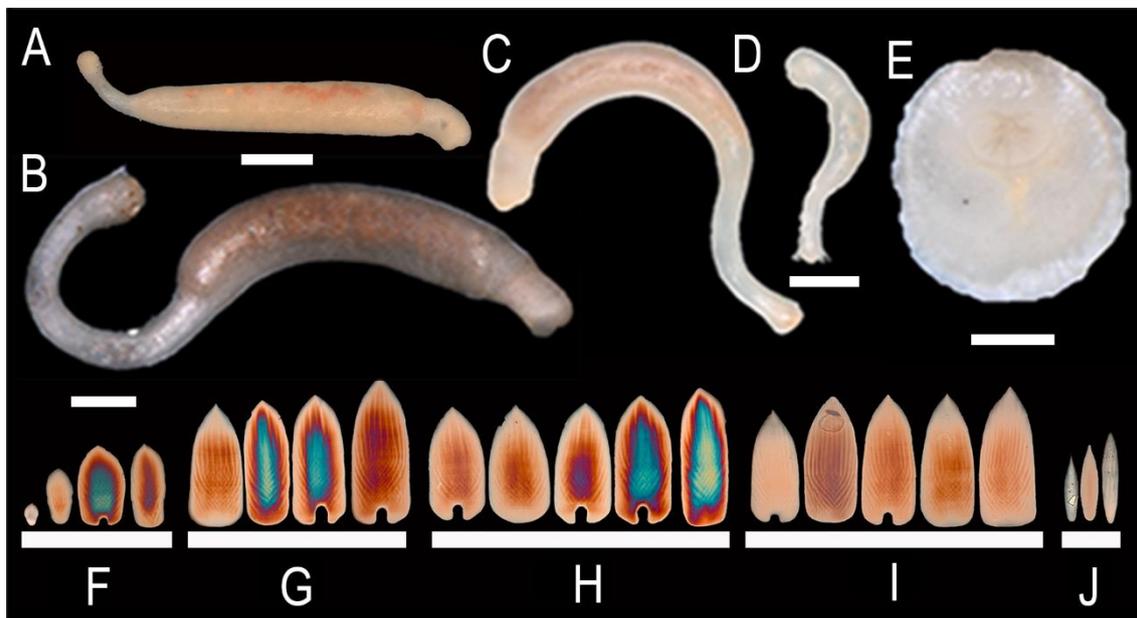


Figura 1: *Falcidens acutargatus* Salvini-Plawen, 1992. (A) Vista direita de um indivíduo do lote MNRJ 26181. (B) Vista direita de um indivíduo do lote USNM 1659495. (C) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED3-AN4-R2(0-2). (D) Vista esquerda de um segundo indivíduo do lote SED3-AN4-R3(0-2). (E) Disco oral de um indivíduo do lote SED3-AN4-R3(0-2). (F-J) Birrefringência dos escleritos isolados das diferentes partes do corpo: (F) no antério, (G) no pescoço, (H) no tronco, (I) no corpo caudal e (J) no botão caudal. Escalas: (A-C) = 2000 μm , (D) = 500 μm , (E) = 200 μm , (F-J) = 100 μm .

Falcidens australocaudatus Passos, Corrêa & Todt, 2016

(Fig. 2A-I, 9)

Material examinado: **Sergipe:** SED4-EN6-R3(2-5)-0.5mm, 11°00'41''S, 36°45'44''W, 1000 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-EN6-R3(2-5)0.3mm, 11°00'41''S, 36°45'44''W, 1000 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-CN6-R1(2-5)-0.5mm, 10°42'55''S, 36°14'53''W, 1000 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-CN6-R3(2-5)-0.5mm, 10°42'55''S, 36°14'53''W, 1000 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-CN7-R2(2-5)0.5mm, 10°43'43''S, 36°11'45''W, 1300 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN3-R3(0-2)-0.5mm, 10°52'27''S, 36°49'24''W, 50 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN4-R1(0-2)-0.3mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 3 spms; SED3-EN4-R2(0-2)-0.3mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 10 spms; SED3-EN4-R2(0-2)-0.5mm,

10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN4-R3(0-2)-0.3mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 23 spms; SED3-EN4-R3(0-2)-0.5mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 2 spms; SED3-EN5-R1(0-2)0.3mm, 10°57'39''S, 36°47'58''W, 700 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN5-R2(0-2)0.3mm, 10°57'39''S, 36°47'58''W, 700 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN6-R1(0-2)-0.3mm, 11°00'40''S, 36°45'44''W, 1000 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN6-R1(0-2)-0.5mm, 11°00'40''S, 36°45'44''W, 1000 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN6-R2(0-2)-0.3mm, 11°00'40''S, 36°45'44''W, 1000 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 2 spms; SED3-EN6-R2(0-2)-0.5mm, 11°00'40''S, 36°45'44''W, 1000 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 7 spms; SED3-EN6-R3(0-2)-0.3mm, 11°00'40''S, 36°45'44''W, 1000 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN6-R3(0-2)-0.5mm, 11°00'40''S, 36°45'44''W, 1000 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 4 spms; SED3-EN7-R1(0-2)-0.3mm, 11°02'23''S, 36°44'12''W, 1300 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 5 spms; SED3-EN7-R1(0-2)-0.5mm, 11°02'23''S, 36°44'12''W, 1300 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 5 spms; SED3-EN7-R2(0-2)-0.3mm, 11°02'23''S, 36°44'12''W, 1300 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 3 spms; SED3-EN7-R2(0-2)-0.5mm, 11°02'23''S, 36°44'12''W, 1300 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 11 spms; SED3-EN7-R3(0-2)-0.3mm, 11°02'23''S, 36°44'12''W, 1300 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN4-R1(2-5)-0.5mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN4-R2(2-5)-0.5mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN4-R2(2-5)-0.3mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 2 spms; SED3-EN4-R3(2-5)-0.3mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 17 spms; SED3-EN4-R3(2-5)-0.5mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 5 spms; SED3-EN5-R1(2-5)-0.3mm, 10°57'39''S, 36°47'58''W, 700 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN5-R2(2-5)-0.5mm, 10°57'39''S, 36°47'58''W, 700 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN6-R1(2-5)-0.5mm, 11°00'40''S, 36°45'44''W, 1000 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 2 spms; SED3-EN6-R2(2-5)-0.5mm, 11°00'40''S, 36°45'44''W, 1000 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN6-R3(2-5)-0.3mm, 11°00'40''S, 36°45'44''W, 1000 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN6-R3(2-5)-0.5mm, 11°00'40''S, 36°45'44''W, 1000 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 3 spms; SED3-EN7-R1(2-5)-0.3mm, 11°02'23''S, 36°44'12''W, 1300 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN7-R1(2-5)-0.5mm, 11°02'23''S, 36°44'12''W, 1300 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 4 spms;

SED3-EN7-R2(2-5)-0.3mm, 11°02'23''S, 36°44'12''W, 1300 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 2 spms; SED3-EN7-R2(2-5)-0.3mm, 11°02'23''S, 36°44'12''W, 1300 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 6 spms; SED3-EN7-R2(2-5)-0.3mm, 11°02'23''S, 36°44'12''W, 1300 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 2 spms; SED3-EN7-R2(2-5)-0.5mm, 11°02'23''S, 36°44'12''W, 1300 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 4 spms; SED3-EN7-R3(2-5)-0.5mm, 11°02'23''S, 36°44'12''W, 1300 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 2 spms; SED3-EN4-R2(5-10)-0.3mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN4-R2(5-10)-0.5mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN4-R3(5-10)-0.3mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 3 spms; SED3-EN4-R3(5-10)-0.5mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN6-R3(5-10)-0.5mm, 11°00'40''S, 36°45'44''W, 1000 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN7-R2(5-10)-0.5mm, 11°02'23''S, 36°44'12''W, 1300 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-CN6-R1(0-2)-0.3mm, 10°42'59''S, 36°14'53''W, 1000 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-CN7-R2(0-2)-0.3mm, 10°43'46''S, 36°11'45''W, 1300 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-EN4-R1(0-2)-0.3mm, 10°54'24''S, 36°48'58''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 3 spms; SED4-EN4-R2(0-2)-0.3mm, 10°54'24''S, 36°48'58''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 3 spms; SED4-EN4-R2(2-5)-0.5mm, 10°54'24''S, 36°48'58''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 2 spms; SED4-EN5-R3(0-2)-0.3mm, 10°57'38''S, 36°47'57'', 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 2 spms; SED4-EN5-R3(0-2)-0.5mm, 10°57'38''S, 36°47'57'', 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-EN6-R2(0-2)-0.3mm, 11°00'41''S, 36°45'42''W, 1000 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 2 spms; SED4-EN6-R2(0-2)-0.5mm, 11°00'41''S, 36°45'42''W, 1000 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 3 spms; SED4-EN7-R1(0-2)-0.3mm, 11°02'24''S, 36°44'12''W, 1300 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-EN7-R2(0-2)-0.3mm, 11°02'24''S, 36°44'12''W, 1300 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 3 spms; SED4-EN7-R2(0-2)-0.5mm, 11°02'24''S, 36°44'12''W, 1300 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 8 spms; SED4-EN7-R3(0-2)-0.3mm, 11°02'24''S, 36°44'12''W, 1300 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; CUFS APL, SED4-EN7-R3(0-2)-0.5mm, 11°02'24''S, 36°44'12''W, 1300 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 8 spms; SED4-FN6-R2(0-2)-0.5mm, 11°15'27''S, 36°52'13''W, 1000 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 5 lâminas com escleritos; SED4-CN4-R2(2-5)-0.3, 10°37'10''S, 36°20'30''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-CN5-R2(2-5)-0.5mm, 10°40'22''S, 36°18'10''W, 700 m, SED4-EN4-R1(2-5)-0.3mm, 10°54'24''S, 36°48'58''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 2 spms; SED4-

EN4-R3(0-2)-0.3mm, 10°54'24''S, 36°48'58''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 2 spms; SED4-EN5-R1(2-5)-0.5mm, 10°57'38''S, 36°47'57'', 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 2 spms; SED4-EN6-R1(2-5)-0.5mm, 11°00'41''S, 36°45'42''W, 1000 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; CUFS APL, SED4-EN6-R2(2-5)-0.5mm, 11°00'41''S, 36°45'42''W, 1000 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 4 spm; SED4-EN6-R3(2-5)-0.5mm, 11°00'41''S, 36°45'42''W, 1000 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 10 spms; SED4-EN7-R1(2-5)-0.3mm, 11°02'24''S, 36°44'12''W, 1300 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 2 spms; SED4-EN7-R1(2-5)-0.5mm, 11°02'24''S, 36°44'12''W, 1300 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-EN7-R1(2-5)-0.5mm, 11°02'24''S, 36°44'12''W, 1300 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 2 spms; SED4-EN7-R2(2-5)-0.3mm, 11°02'24''S, 36°44'12''W, 1300 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 2 spms; SED4-EN7-R2(2-5)-0.5mm, 11°02'24''S, 36°44'12''W, 1300 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 5 spms; SED4-EN7-R3(2-5)-0.3mm, 11°02'24''S, 36°44'12''W, 1300 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 4 spms; SED4-EN7-R3(2-5)-0.5mm, 11°02'24''S, 36°44'12''W, 1300 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-CN7-R2(5-10)-0.3mm, 10°43'46''S, 36°11'45''W, 1300 m, 8/x/2013, "Marseal", 1 spm; SED4-EN6-R2(5-10)-0.5mm, 11°00'41''S, 36°45'42''W, 1000 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-EN7-R1(5-10)-0.5mm, 11°02'24''S, 36°44'12''W, 1300 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-EN7-R2(5-10)-0.5mm, 11°02'24''S, 36°44'12''W, 1300 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-CN5-R3(5-10)-0.3mm, 10°40'20''S, 36°18'10''W, 700 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-EN6-R2(5-10)-0.5mm, 11°00'41''S, 36°45'42''W, 1000 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 2 spms; SED3-EN7-R3(2-5)-0.5mm, 11°02'23''S, 36°44'12''W, 1300 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 stub com 2 spms; SED4-EN4-R2(2-5)-0.3mm, 10°54'24''S, 36°48'58''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 stub com 3 spms; SED4-FN6-R2(0-2)-0.5mm, 11°15'27''S, 36°52'13''W, 1000 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 stub com escleritos. **São Paulo:** MZSP 137358, MBT 195, 24°03'S, 44°59'W, off Ilhabela, 73 m, 1/vi/1970, "W. Besnard" col., 34 spms + 1 lâmina com escleritos. **Paraná:** MZSP 131964, Sta. 6785, 27°29.05', 47°07.68', off Baía de Paranaguá, 510 m, 15/iii/1998, "Revizee" col., 1 spm + 1 lâmina com escleritos; MZSP 137375, MBT 99, 26°10'S, 47°15'W, off Paranaguá, 19/vi/1970, "W. Besnard" col., 11 spms + 1 lâmina com escleritos. **Santa Catarina:** MZSP 137341, MBT 127, 29°33'S, 48°46'W, off Torres, 118 m, 04/ix/1970, "W. Besnard" col., 5 spms + 1 lâmina com escleritos; MZSP 137381, MBT 112, 27°25'S, 47°52'W, off Florianópolis, 104 m, 21/vi/1970, "W. Besnard" col., 5 spms + 1 lâmina com escleritos.

Rio Grande do Sul: MZSP 137367, MBT 139, 30°52'S, 49°51'W, 126 m, 27/vi/1970, “W. Besnard” col., 46 spms + 1 lâmina com escleritos.

Distribuição: *Falcidens australocaudatus* foi descrito originalmente a partir de material procedente dos Estados do Rio Janeiro e Espírito Santo, 75 – 1010 m (PASSOS *et al.*, 2018). Os registros encontrados neste trabalho (Fig. 9) para o Sergipe, no nordeste brasileiro (249 spms em 85 lotes), assim como no sul e sudeste brasileiros, ao largo dos estados de São Paulo (34 spms em 1 lote), Paraná (12 spms em 2 lotes) Santa Catarina (10 spms em 2 lotes) e Rio Grande do Sul (46 spms em 1 lote) ampliam os limites Norte e Sul de distribuição. Os limites superior e inferior de distribuição batimétrica dessa espécie também ampliadas, para 40 e 1300 m, respectivamente. Assim como registrado por PASSOS *et al.* (2018), *F. australocaudatus* é uma espécie que ocorre com altas abundâncias nessas novas localidades. Por outro lado, não costuma ser a mais abundante nesses locais. Isso é particularmente verdade para o nordeste brasileiro, onde apesar do alto número de indivíduos, *F. australocaudatus* representa cerca de 15% do total de caudofoveados coletados, sendo superado em abundância apenas por *Prochaetoderma* sp. nov. (ver capítulo 3 desta tese), ao passo que na Bacia de Campos e do Espírito Santo esta é a espécie mais abundante, chegando a ser 30% do total coletado (PASSOS *et al.*, 2018).

Comentários: A forma do corpo dos indivíduos examinados da costa brasileira é bastante similar aos indivíduos da descrição original (PASSOS *et al.*, 2018; Fig. 2A-B,D). Alguns indivíduos são um pouco maiores que os indivíduos da localidade tipo, podendo atingir até 4 mm de comprimento (Fig. 2A,D). O disco oral possui forma de “U” (Fig. 2C). Os escleritos das populações analisadas são semelhantes aos descritos em PASSOS *et al.* (2018). Escleritos do antério com até 5 µm de espessura, geralmente homoganeamente espessados; no pescoço, tronco e corpo caudal podem ter até 5 µm de espessura, sendo mais espessado na região da quilha central; no botão caudal, os escleritos podem ter até 8 µm de espessura, sendo mais espessados na região mediana do esclerito (Fig. 2E-I).

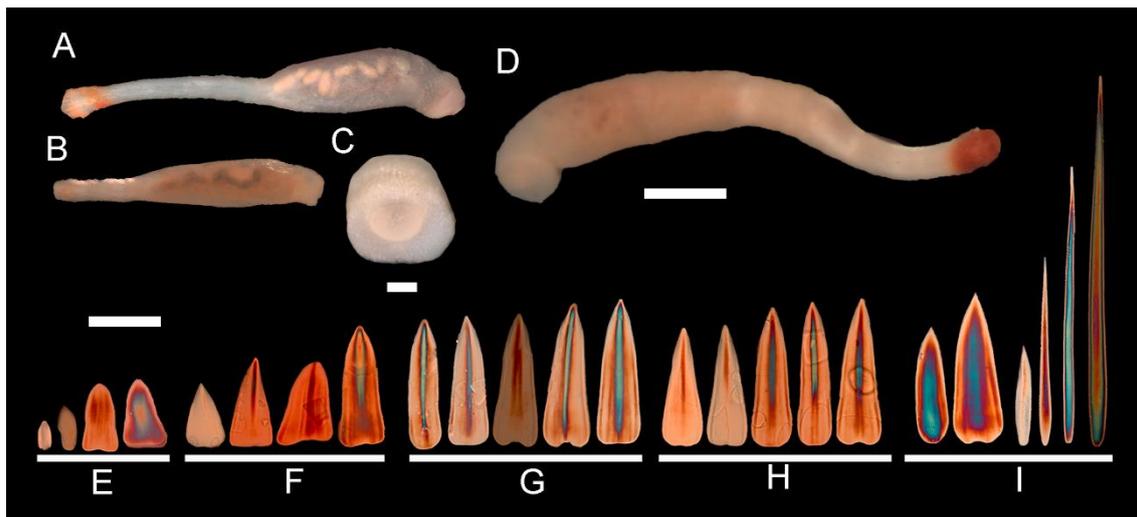


Figura 2: *Falcidens australocaudatus* Passos, Corrêa & Todt, 2016. (A) Vista direita de um indivíduo do lote SED3-EN4-R3(5-10). (B) Vista direita de um indivíduo do lote MZSP 137341. (C) Disco oral de um indivíduo do lote SED4-CN5-R2(2-5). (D) Vista esquerda de um indivíduo do lote MZSP 137381. Birrefringência dos escleritos isolados das diferentes partes do corpo: (E) no antério, (F) no pescoço, (G) no tronco, (H) no corpo caudal e (I) no botão caudal. Escalas: (A, B, D) = 1000 μ m, (C) = 200 μ m, (E-I) = 100 μ m.

Falcidens sp. nov. A

(Fig. 3A-K, 4A-C, 5A-I e A'-H', 9)

Material examinado: **Alagoas:** SED3-AN4-R1(0-2)-0.5mm, 10°19'41''S, 35°55'51''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-AN4-R1(0-2)-0.3mm, 10°19'41''S, 35°55'51''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-AN4-R1(0-2)-0.3mm, 10°19'41''S, 35°55'51''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm. **Sergipe:** SED3-CN4-R2(0-2)-0.3mm, 10°37'09''S, 36°20'25''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-GN4-R2(0-2)-0.5mm, 11°25'04''S, 37°04'26''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-GN4-R3(0-2)-0.5mm, 11°25'04''S, 37°04'26''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-HN4-R3(0-2)0.5mm, 11°37'31''S, 37°13'18''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-HN4-R2(2-5)-0.5mm, 11°37'32''S, 37°13'17''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 2 spms; SED4-GN4-R3(2-5)-0.5mm, 11°25'03''S, 37°04'25''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-HN4-R1(2-5)-0.5mm, 11°37'31''S, 37°13'17''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN5-R2(2-5)-0.5mm, 10°57'39''S, 36°48'01''W, 700 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 stub com 1 spm; SED4-GN4-R3(0-2)-0.5mm, 11°25'03''S, 37°04'25''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 7 stubs e 7 lâminas, ambas com escleritos. **Espírito Santo:** AMB3-F5-R3(0-2), 19°34'20.42"S, 38°41'18.43"W, 450 m, 9/xii/2011, "Ambes" col., 1 spm; AMB11-A5-R2(0-10), 21°4'4.67"S, 40°13'6.06"W, 415 m,

8/vi/2013, “Ambes” col., 1 spm; AMB11-C6-R1(0-2), 20°15'32.18"S, 39°46'12.38"W, 1040 m, 19/vi/2013, “Ambes” col., 1 spm; AMB11-D5-R2(2-5), 19°46'32.84"S, 39°30'3.65"W, 416 m, 27/vi/2013, “Ambes” col., 1 spm; AMB12-CANWN5-R1(0-2), 19°49'36.9"S, 39°35'42.69"W, 378 m, 28/vi/2013, “Ambes” col., 2 spms; AMB12-CANWN5-R2(2-5), 19°49'36.9"S, 39°35'42.69"W, 378 m, 28/vi/2013, “Ambes” col., 1 spm; AMB12-CANWN5-R3(0-2), 19°49'36.9"S, 39°35'42.69"W, 378 m, 28/vi/2013, “Ambes” col., 2 spms; AMB12-D7-R1(0-10), 19°54'4.77"S, 39°22'29.46"W, 1335 m, 27/vi/2013, “Ambes” col., 1 spm; AMB12-F5-R1(0-10), 19°34'20.47"S, 38°41'19.8"W, 449 m, 30/vi/2013, “Ambes” col., 1 spm. **Rio de Janeiro:** HAB3-B9-R2(0-2), 23°15'11.865"S, 40°53'48.623"W, 1302.3 m, 17/v/2008, “Habitats” col., 1 spm; HAB6-C7-R2(0-2), 22°59'52.609"S, 40°47'45.008"W, 689.4 m, 30/vi/2008, “Habitats” col., 1 spm; HAB8-C6-R2(0-2), 22°59'00.839"S, 40°48'26.065"W, 393.6 m, 31/i/2009, “Habitats” col., 1 spm; HAB8-C8-R3(2-5), 23°01'33.378"S, 40°45'22.253"W, 962.1 m, 16/i/2009, “Ambes” col., 1 spm; HAB8-E6-R3(0-2), 22°25'59.389"S, 40°17'33.343"W, 387.1 m, “Habitats” col., 1 spm; MNRJ 23028, B-CO_PCH2#6/14, 22°27'52''S, 40°27'58''W, off Campos Basin, 144 m, 11/i/2014, “Navio Seward Johnson” col., 1 spm; MNRJ 23095, B-CO_PL7RPS#2/14, 23°16'36''S, 41°00'10''W, 22/xi/2014, “Navio Fugro Brasilis” col., 2 spms; MNRJ 23103, B-CO_PL7RPS#4, 23°16'44''S, 40°59'53''W, 667 m, 25/viii/2013, “Navio Seward Johnson” col., 1 lâmina com rádula and 5 lâminas com escleritos; MNRJ 29610, MARIMBÁ # MA41, sem coordenadas definidas, i/2007, 3 lâminas com escleritos; B-CO_PL7RPS#4, 23°16'44''S, 40°59'53''W, 667 m, 25/viii/2013, “Navio Seward Johnson” col., 5 stubs com escleritos e rádula; MARIMBÁ # MA41, sem coordenadas definidas, i/2007, 3 stubs com escleritos. **São Paulo:** MZSP 38426, Sta. 6705, 26°S, 45°W, 430 m, 21/i/1998, “Revizee” col. 1 spm + 1 lâmina com escleritos; MZSP 38432, Sta. 6684, 25°S, 45°W, 511 m, 13/i/1998, “Revizee” col., 1 lâmina com escleritos; MZSP 137400, Sta. 6644, 25°S, 45°W, 485 m, 14/xii/1997 “Revizee” col., 1 spm + 1 lâmina com escleritos. **Santa Catarina:** MZSP 100437, MBT 108, 26°47'S, 46°32'W, off Balneario Camboriu, 346 m, 4/ix/1970, “W. Besnard” col., 7 spms + 1 lâmina com escleritos.

Diagnose: Caudofoveata com corpo caudado, até 7 mm de comprimento. Coloração amarelada ou avermelhada. Transição entre pescoço e tronco sem colarinho. Afilamento entre o tronco e o corpo caudal gradual. Escleritos com forma geral triangular, base com reentrância pouco perceptível e quase indistinta, ornamentada com uma quilha central

que alarga e em direção à base, lâmina pontiaguda, algumas vezes com afilamento levemente abrupto, base com bordas arredondadas, mais espessada na região da quilha, quase reto em perfil. Escleritos em torno do disco oral em forma de escama, triangulares no antério, pescoço e corpo caudal, triangulares alongados no tronco e em forma de agulhas no postério.

Descrição

Corpo: Animal com até 7 mm de comprimento. Caudado, ou seja, com uma cauda posterior afilada e alongada, ao passo que o tronco, mais anterior, é mais curto e robusto (Fig. 4A-H). Transição entre o tronco e a cauda gradual, às vezes não óbvia (Fig. 4B-F). Cauda curta, com cerca de 1/3 do comprimento do animal. Tronco alongado, coloração amarelada ou avermelhada (Fig. 4B-C). Cauda esbranquiçada ou transparente, dividida em um corpo caudal mais anterior e alongado e termina no botão caudal. Botão caudal com escleritos alongados, que podem estar paralelos ao eixo do corpo ou se estender para fora dele. Sem colarinho, transição do tronco para o pescoço imperceptível (Fig. 4A). Escleritos do tronco adpressos, posicionados paralelos ao eixo do corpo (Fig. 4I). Antério contínuo ao tronco, contraído ou protraído, evidenciando o disco oral. Disco oral envolve a boca lateralmente, em forma de “U” (Fig. 4J-K).

Rádula: (Fig. 4A-C) Um par de dentes em forma de foice com um pouco mais de um terço do comprimento da rádula, 51 μm de comprimento, conectados entre si com uma sínfise (Fig. 4C). A sínfise também conecta os dentes a um grande suporte central, em forma de cone, com dois terços do tamanho da rádula (84 μm de comprimento; Fig. 4C). Existe também um par de suporte laterais associado aos dentes, com um pouco mais de um terço do tamanho da rádula (47 μm de comprimento; Fig. 4A-C). Além disso, acima dos dentes existe uma placa central triangular (20 μm de comprimento), conectada aos dentes e aos suportes laterais por apófises (Fig. 4C). Comprimento da rádula = 120 μm .

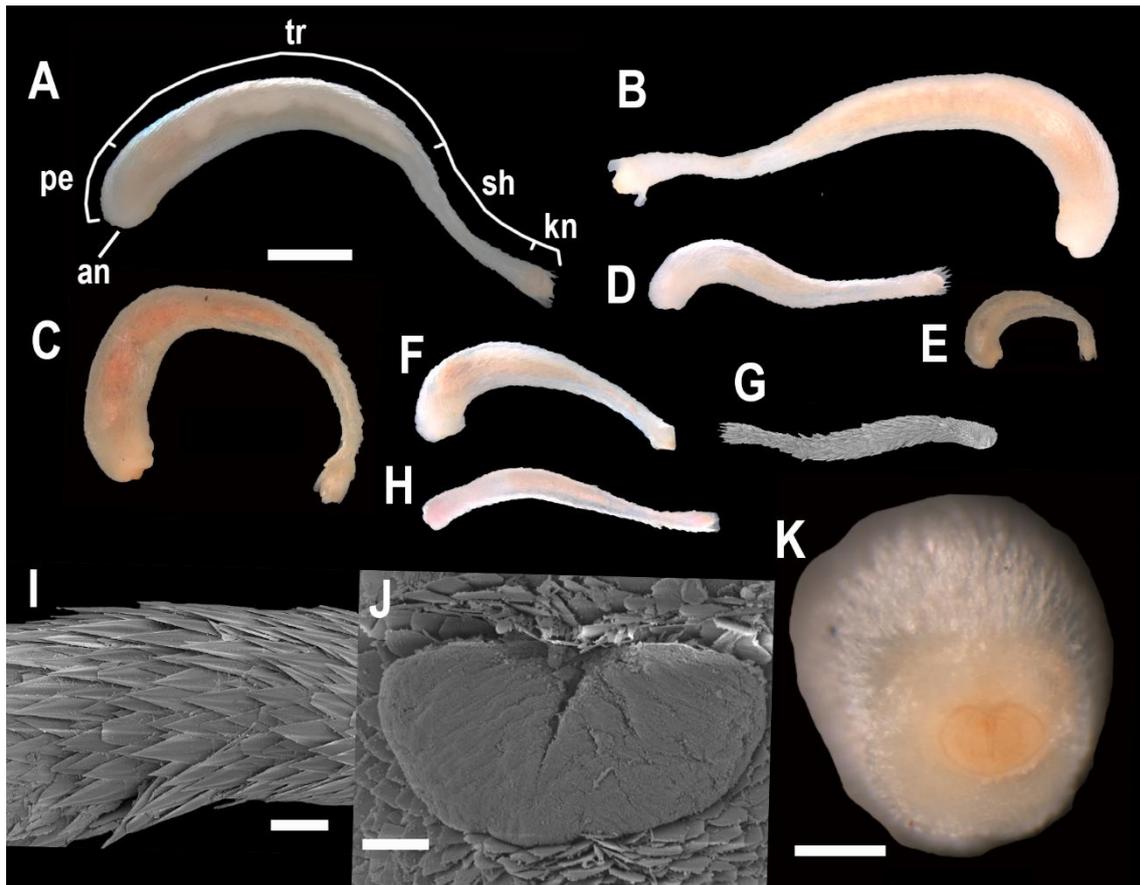


Figura 3: *Falcidens* sp. nov. (A) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED3-HN4-R3(0-2), mostrando as diferentes partes do corpo. (B) Vista direita de um indivíduo do lote SED3-GN4-R3(0-2). (C) Vista esquerda de um indivíduo do lote MZSP 38426. (D) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED3-AN4-R1(0-2). (E) Vista esquerda de um indivíduo do lote MZSP 137400. (F) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED4-AN4-R3(2-5). (G) Vista esquerda em MEV de um indivíduo do lote SED3-EN5-R2(2-5). (H) Vista direita de um indivíduo do lote SED3-EN5-R2(2-5). (I) Detalhe dos escleritos do tronco em MEV de um indivíduo do lote SED3-EN5-R2(2-5). (J) Disco oral em MEV de um indivíduo do lote SED3-EN5-R2(2-5). (K) Disco oral de um indivíduo do lote MZSP 38426. Legenda: an – antério, kn – botão caudal, pe – pescoço, sh – corpo caudal, tr – tronco. Escalas: (A-H) = 1 mm, (I) = 100 μ m, (J) = 20 μ m, (K) = 200 μ m.

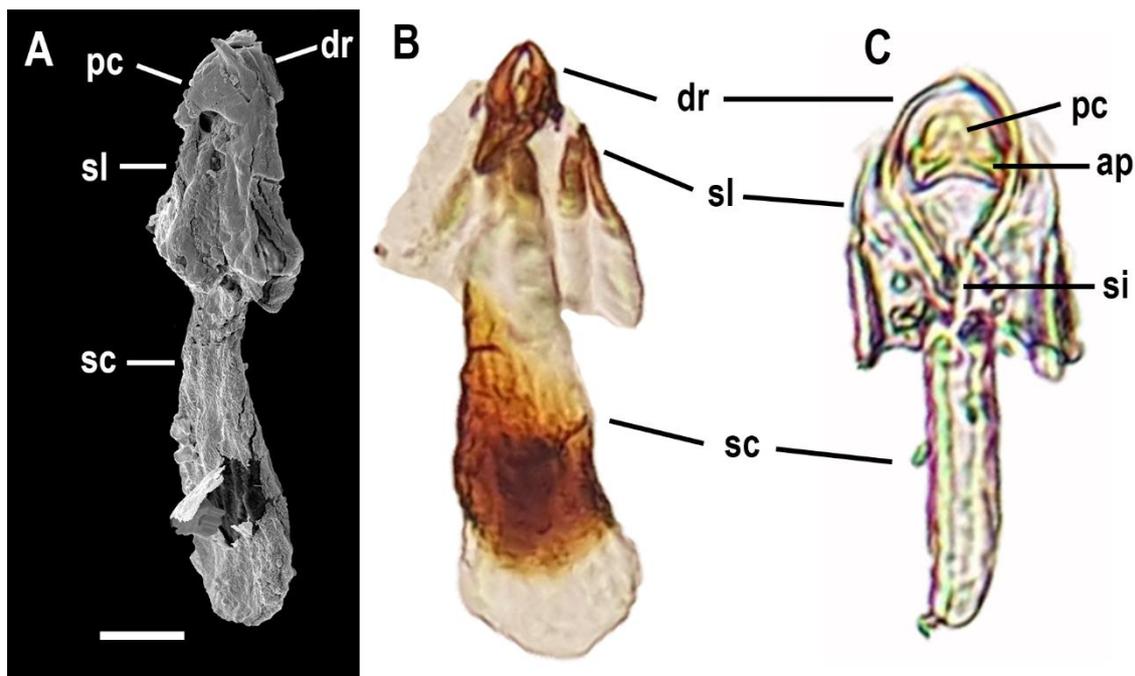


Figura 4: *Falcidens* sp. nov. (A) Vista frontal em MEV da rádula de um indivíduo do lote MNRJ 29610. (B) Vista frontal da mesma rádula de (A). (C) Vista frontal de uma rádula de um indivíduo do lote MNRJ 23103. Legenda: ap – apófise, dr – dente radular, pc – placa central, si – sínfise, sc – suporte central, sl – suporte lateral. Escala = 20 μ m. A escala em (A) é a mesma para (B) e (C).

Escleritos: Forma geral triangular, base com reentrância pouco perceptível, quase indistinta, ornamentada com uma quilha central que alarga em direção à base, lâmina pontiaguda, base com bordas arredondadas, face voltada para o corpo lisa (Fig. 5, asteriscos), e quase retos em perfil (Fig. 5I). Em torno do disco oral os escleritos são pequenos, assimétricos, em forma de escama, ovais ou alongados, sem ornamentação, geralmente homoganeamente espessado ou com leve espessamento na região central, com até 62 μ m de comprimento x 22 μ m de largura x 3 μ m de espessura (5A,A'). No antério, eles são triangulares, reentrância inconspícua ou ausente, sem afilamento na ponta, sem ornamentação e mais espessado centralmente, 139 x 56 x 3 μ m (Fig. 5B,B'). No pescoço, eles possuem forma triangular, ornamentado com uma quilha, base com bordas arredondadas, reentrância leve, lâmina com ponta afilada, três a quatro isocromos, mais espessado na região central da quilha, 178 x 56 x 8 μ m (Fig. 5C,C'). No tronco, os escleritos são mais alongados que no pescoço, com lâmina pontiaguda, ornamentados com uma quilha distinta, base com ou sem reentrância, face voltada ao corpo sem ornamentação ou com espessamento em forma de elipse, três a cinco isocromos, mais espessado na quilha, 233 x 75 x 10 μ m (Fig. 5D,D'). No corpo caudal os escleritos possuem forma triangular, base arredondada com reentrância pequena e larga, lâmina

pontiaguda com um leve afilamento na porção mais distal, ornamentados com uma quilha fina na lâmina e mais ampla na base, um a dois isocromos, em geral homoganeamente espessado na região mais central, $233 \times 63 \times 6 \mu\text{m}$ (Fig. 5E,E'). No botão caudal existem 3 tipos de escleritos, o primeiro entre o corpo caudal e botão caudal, com forma trapezoidal, laterais quase paralelas, afilado na ponta, pontiagudo, sem ornamentação, de um a três isocromos, mais espessados centralmente, $123 \times 50 \times 4 \mu\text{m}$ (Fig. 5F,F'); o segundo bastante alongado, base com bordas retas, laterais paralelas, ponta com forma triangular, ornamentado com várias sulcos paralelas longitudinais, dois isocromos, mais espessado centralmente, $128 \times 17 \times 3 \mu\text{m}$ (Fig. 5 G,G'), localizado em torno do postério; e o terceiro em forma de agulhas longas, sem ornamentação, base arredondada, perfil plano ou levemente curvado, dois a três isocromos, mais espessado centralmente, até $319 \times 25 \times 6 \mu\text{m}$ (Fig. 5H,H').

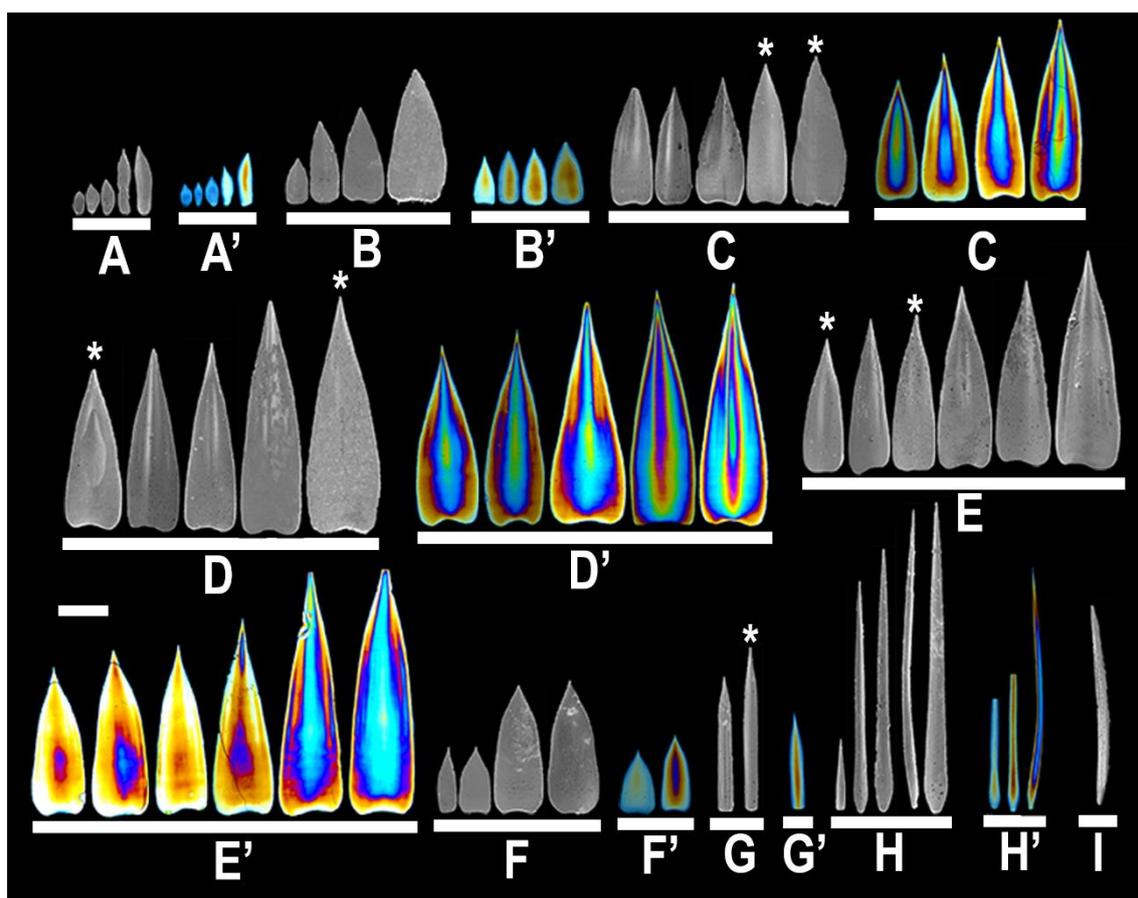


Figura 5: *Falcidens* sp. nov. A. Micrografias em MEV (A-I) e birrefringência (A'-H') dos escleritos das diferentes partes do corpo: (A) Em torno do disco oral, (B) antério, (C) pescoço, (D) tronco, (E) corpo caudal, (F-H) botão caudal, (I) perfil de um esclerito do tronco. Os asteriscos mostram a face voltada para o corpo. Escala = $50 \mu\text{m}$.

Distribuição: *Falcidens* sp. nov. A foi registrado ao largo das costas nordeste, sudeste e sul brasileiras (48 spms em 38 lotes), nos Estados de Alagoas (3 spms em 3 lotes), Sergipe (11 spms em 10 lotes), Espírito Santo (11 spms em 9 lotes), Rio de Janeiro (13 spms em 12 lotes), São Paulo (3 spms em 3 lotes) e Santa Catarina (7 spms em 1 lote) (Fig. 9). Ocorre em uma faixa batimétrica ampla, entre 144 e 1335 m, com a maioria dos indivíduos (30 espécimes em 27 lotes) ocorrendo no talude superior, entre 400 e 800 m. A espécie ocorre em baixas densidades, geralmente de 1 a 2 indivíduos por lote, embora um lote (MZSP 100437) contenha 7 espécimes.

Comentários: *Falcidens* é um dos gêneros mais diversos em forma e número de espécies, havendo espécies com o corpo homogêneo e alongado, assim como espécies com a parte posterior afilada, formando uma “cauda”. Como representante das espécies do último grupo, *Falcidens* sp. nov. A será aqui comparado com as outras espécies do gênero com morfologia semelhante *sensu* PASSOS *et al.* (2018), com o acréscimo de *F. rinkaimaruae* Saito, 2020, da costa Pacífica do Japão (SAITO, 2020).

Diferenças entre os discos orais podem ser notadas em *Falcidens* sp. nov. A, cujo disco oral possui forma de “U”, com *F. caudatus* Heath, 1918 (HEATH, 1918; PASSOS *et al.*, 2018), *F. hartmanae* (Schwabl, 1961) (SCHELTEMA, 1998; BARWICK & CADIEN, 2005), *F. ryokuyomaruae* Saito & Salvini-Plawen, 2014 (SAITO & SALVINI-PLAWEN, 2014) e *F. rinkaimaruae* (SAITO, 2020), cujos disco orais circundam completamente a abertura da boca; e *F. procerus* Salvini-Plawen, 1986, que aparenta ser bipartido (SALVINI-PLAWEN, 1992).

Os escleritos de *F. crossotus* Salvini-Plawen, 1968a estão ilustrados em SALVINI-PLAWEN (1968a, 1975, 1996); os de *F. gutturosus* (Kowalevsky, 1901) em SALVINI-PLAWEN (1972, 1990, 1996) e SALVINI-PLAWEN & GARCÍA-ÁLVAREZ (2014); e os de *F. vasconiensis* Salvini-Plawen, 1996 em SALVINI-PLAWEN (1996, 1999), SEÑARIS *et al.* (2014) e SALVINI-PLAWEN & GARCÍA-ÁLVAREZ (2014). Em ambos os casos, podem ser notados uma base mais alargada, lâminas não pontiagudas e com margens quase paralelas, condições não vistas em *Falcidens* sp. nov. A. As mesmas características podem ser apontadas para *F. hartmanae* e *F. ryokuyomaruae*, alguns dos escleritos da primeira ilustrados em SCHWABL (1961, 1963), SCHELTEMA (1998) e BARWICK & CADIEN (2005); e SAITO & SALVINI-

PLAWEN (2014) para a segunda, também são alargados, não pontiagudos e com margens quase paralelas. Em *F. australocaudatus* e *F. rinakaimaruae*, os escleritos são mais alongados e lanceolados, e não possuem perfil triangular, com margens da lâmina totalmente paralelas (PASSOS *et al.*, 2018; SAITO, 2020). Para *F. caudatus*, pode ser notado uma escultura com quilha e sulcos mais evidentes e lâmina menos pontiaguda quando comparados com *Falcidens* sp. nov. A. (PASSOS *et al.*, 2018). *Falcidens procerus* se apresenta como uma espécie bastante distinta, pelo corpo bastante alongado, arranjo oblíquo dos escleritos em relação ao eixo do corpo, escleritos com forma elípticas na região anterior e presença de linhas de crescimento em forma de “V” nos escleritos (SALVINI-PLAWEN, 1992).

Falcidens sp. nov. B

(Fig. 6A-O, 7A-B, 8A-H,A'-H', 9)

Material examinado: **Sergipe:** SED3_EN7-R3(0-2)-0.5mm, 11°02'23''S, 36°44'12''W, 1300 m, 12/iii/2013, “Marseal” col., 1 spm; SED4-EN7-R3(0-2)-0.5mm, 11°02'24''S, 36°44'11''W, 1300 m, 8/x/2013, “Marseal” col., 1 spm; SED4-EN7-R1(2-5)-0.5mm, 11°02'24''S, 36°44'11''W, 1300 m, 8/x/2013, “Marseal” col., 1 spm; SED4-EN7-R2(2-5)-0.5mm, 11°02'24''S, 36°44'11''W, 1300 m, 8/x/2013, “Marseal” col., 1 spm; SED4-HN6-R3(2-5)-0.5mm, 11°38'59''S, 37°11'42''W, 1000 m, 8/x/2013, “Marseal” col., 1 spm; SED4-EN7-R1(5-10)-0.5mm, 11°02'24''S, 36°44'11''W, 1300 m, 8/x/2013, “Marseal” col., 1 spm; SED4_EN7-R3(0-2)-0.3mm, 11°02'24''S, 36°44'11''W, 1300 m, 8/x/2013, “Marseal” col., 1 spm; SED4-EN7-R3(2-5)-0.3mm, 11°02'24''S, 36°44'11''W, 1300 m, 8/x/2013, “Marseal” col., 1 spm; SED4-EN7-R3(2-5)-0.5mm, 11°02'24''S, 36°44'11''W, 1300 m, 8/x/2013, “Marseal” col., 1 stub com 1 spm; SED3-EN7-R1(0-2)-0.5mm, 11°02'23''S, 36°44'12''W, 1300 m, 12/iii/2013, “Marseal” col., 5 stubs com escleritos; SED3-EN7-R2(0-2)-0.5mm, 11°02'23''S, 36°44'12''W, 1300 m, 12/iii/2013, “Marseal” col., 4 stubs com escleritos e rádula. **Rio de Janeiro:** HAB3-B8-R1(0-2), 23°13'48.742"S, 40°55'55.134"W, 986.4 m, 13/v/2008, “Habitats” col., 1 spm; HAB3-B8-R2(5-10), 23°13'47.452"S, 40°55'56.256"W, 986.4 m, 14/v/2008, “Habitats” col., 1 spm; HAB3-C8-R1(5-10), 23°01'32.621"S, 40°45'23.404"W, 975 m, 22/v/2008, “Habitats” col., 1 spm; HAB6-B7-R2(2-5), 23°13'01.966"S, 40°57'36.745"W, 724.2 m, 27/vi/2008, “Habitats” col., 2 spms; HAB6-B7-R3(5-10), 23°13'2.006"S,

40°57'36.765"W, 724.6 m, 28/vi/2008, "Habitats" col., 1 spm; HAB6-C6-R1(2-5), 22°59'00.289"S, 40°48'25.710"W, 387.4 m, 4/vii/2008, "Habitats" col., 1 spm; HAB7-I7-R3(2-5), 21°11'2.632"S, 40°12'18.218"W, 792.4 m, 5/vii/2008, "Habitats" col., 1 spm; HAB8-B8-R1(0-2), 23°13'48.724"S, 40°55'53.562"W, 1001.4 m, 16/i/2009, "Habitats" col., 1 spm; HAB8-B8-R2(0-2), 23°13'48.868"S, 40°55'54.397"W, 1010.8 m, 16/i/2009, "Habitats" col., spm; HAB8-C7-R1(2-5), 22°59'52.085"S, 40°47'43.276"W, 708 m, 29/i/2009, "Habitats" col., 2 spms; MNRJ 23023, B-CO_PCH2#6/14, 22°27'52''S, 40°27'58''W, 144 m, 11/i/2014, "Navio Seward Johnson" col., 1 spm; MNRJ 23058, B-CO_PL7RPS#1/14, 23°16'36''S, 41°00'36''W, off Campos Basin, 650 m, 22/xi/2014, 1 "Navio Fugro Brasilis" col., 1 spm; MNRJ 27142, B-CO_PPTI4#6, 23°30'30''S, 41°05'12''W, off Campos Basin, 1068 m, 2/x/2013, "Navio Seward Johnson" col., 7 lâminas com escleritos; MNRJ 27442, B-CO_PL7#2, 22°25'53'', 40°02'26''W, 920 m, 18/vii/2013, "Navio Seward Johnson" col., 1 spm; MNRJ 27787, B-CO_PL7_14, 22°25'53''S, 40°02'26''W, off Campos Basin, 650 m, 5/xi/2014, "Navio Seward Johnson" col., 4 spms; MNRJ 29682, B-CO_PPTI4#5, 23°30'46''S, 41°05'29''W, 1130 m, 3/x/2013, "Navio Seward Johnson" col., 1 spm; MNRJ 29697, B-CO_PPTI4#4, 21°54'53''S, 41°39'18''W, 1175 m, 8/x/2013, "Navio Seward Johnson" col., 2 spms; MNRJ 29699, B-CO_PL7RPS#6, 23°16'59''S, 41°00'46''W, 508 m, 31/vii/2013, "Navio Seward Johnson" col., 1 spm; MZSP 131318, MD2-50-SMC, sem coordenadas definidas; "MAPEM" col., 1 spm + 1 lâmina com escleritos; MZSP 131324, MD2-41-SMC, sem coordenadas definidas, "MAPEM" col., 1 spm + 1 lâmina com escleritos; MZSP 131325, MD2-28-SMC, sem coordenadas definidas, "MAPEM" col., 1 spm + 1 lâmina com escleritos; MZSP 131326, MD2-14-SMC, sem coordenadas definidas, "MAPEM" col., 1 spm + 1 lâmina com escleritos. **São Paulo:** MZSP 38430, Sta. 6659, 25°S, 46°W, 505 m, 09/i/1998, "Revizee" col., 1 spm + 1 lâmina com escleritos; MZSP 84437, PI - Sta. 34, 23°34'S, 44°43'W, 48 m, 11/vii/1986, "Velliger II" col., 1 spm + 1 lâmina com escleritos.

Diagnose: Corpo alongado e delgado, até 40 mm de comprimento, dividido em 4 partes: antério, pescoço, tronco e postério. Com colarinho entre o pescoço e tronco. Tronco dividido, parte anterior mais afilada e parte posterior mais alargada. Escleritos com forma geral de triângulo equilátero ou isóceles, geralmente ornamentados com uma quilha fina e homogênea e costelas longitudinais paralelas às margens laterais, bordas da base e

pontas arredondadas, com reentrância evidente, mas pouco profunda ou quase reta, espessamentos na quilha e nas margens laterais do esclerito.

Descrição

Corpo: Alongado e delgado, até 40 mm de comprimento (Fig. 6A-J). Subdividido em 4 partes: antério, pescoço, tronco e posterior (Fig. 6A). Antério com capacidade de contração, podendo estar protraído, expondo o disco oral, ou contraído, não expondo o disco oral. Transição entre o pescoço e tronco com colarinho (Fig. 6B,C). Tronco alongado e dividido em regiões anterior, mais afilada, e posterior, mais alargada (Fig. 6A). Transição entre tronco anterior e posterior mais perceptível em indivíduos jovens (Fig. 6F-I), que em adultos (Fig. 6A-E,J). Postério mais afilado que o tronco posterior. Postério com cavidade do manto e as brânquias, que podem estar expostas em alguns espécimes. Escleritos adpressos dispostos paralelamente em relação ao eixo do corpo (Fig. 6K). Coloração variável quando fixado, podendo ser amarelado no corpo inteiro, avermelhado no tronco, acinzentado ou transparente em indivíduos muito pequenos (Fig. 6A-J). Postério avermelhado em alguns espécimes, devido a secreções que se depositam entre os escleritos (Fig. 6E). Disco oral que envolve a boca lateralmente, em forma de "U" (Fig. 6L-O).

Rádula: (Fig. 7A,B) Semelhante à rádula de *Falcidens* sp. nov. A. Apófise não detectada. Presença de sínfise entre os dentes e o suporte central. Dentes radulares com um terço do comprimento radular, 29 μm de comprimento x 24 μm de largura. Suporte central com um pouco mais da metade do comprimento radular, 50 μm de comprimento x 15 μm de largura. Um par de suportes laterais, com 38 μm de comprimento. Placa central triangular com 14 μm de comprimento x 14 μm de largura. A rádula possui 84 μm de comprimento e 30 μm de largura (Fig. 7A).

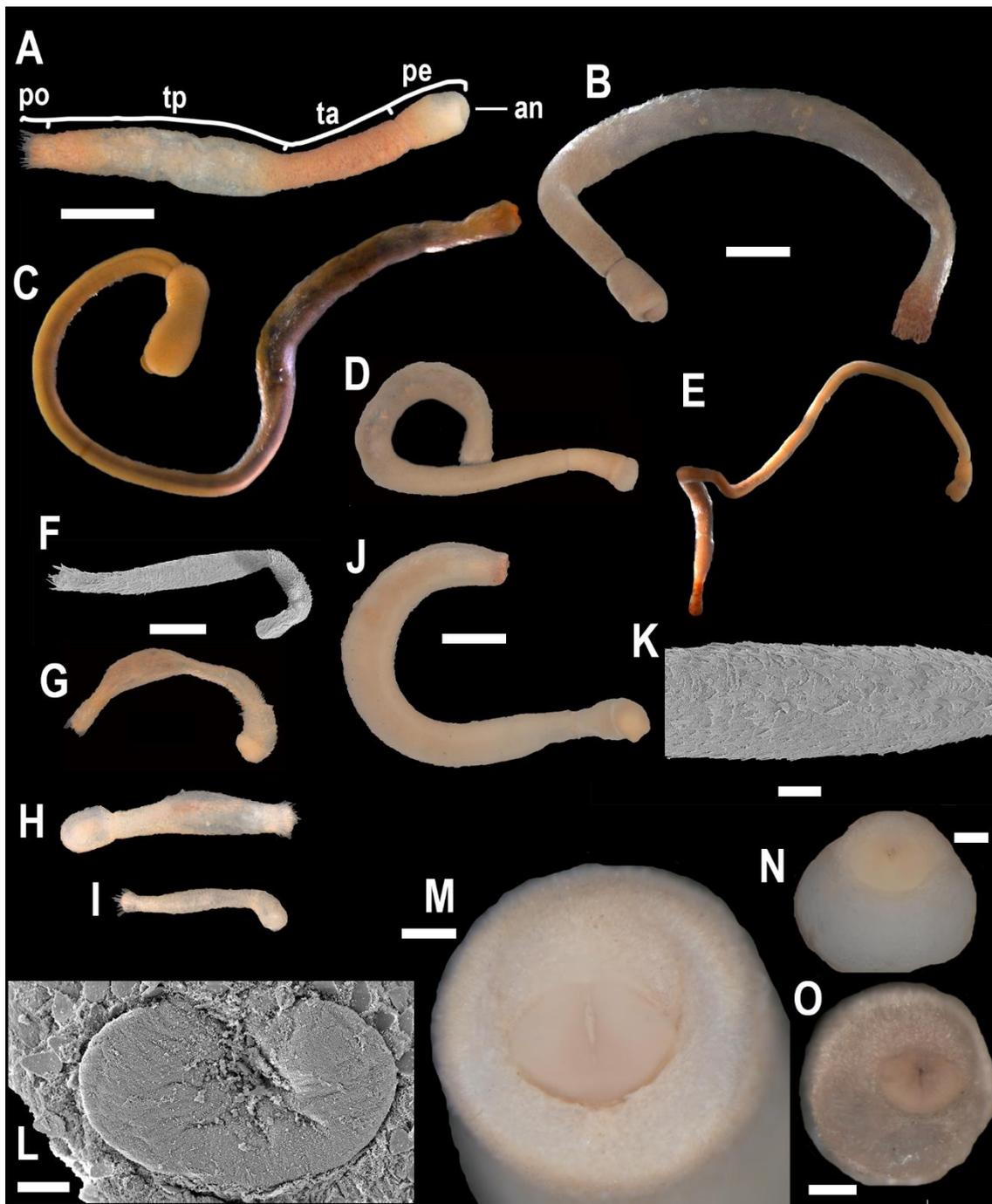


Figura 6: *Falcidens* sp. nov. B. (A) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED4-EN7-R1(2-5), mostrando as divisões do corpo. (B) Indivíduo do lote SED4-EN7-R1(5-10). (C) Vista direita de um indivíduo do lote HAB6-B7-R3(5-10). (D) Vista esquerda de um indivíduo do lote MZSP 131125. (E) Vista direita de um indivíduo do lote HAB3-C8-R1(5-10). (F) Vista direita em MEV de um indivíduo do lote SED4-EN7-R3(2-5). (G) Vista direita de um indivíduo do lote MNRJ 23058. (H) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED4-EN7-R3(0-2). (I) Vista esquerda de um outro indivíduo do lote SED4-EN7-R3(0-2). (J) Vista direita de um indivíduo do lote MZSP 84437. (K) Detalhe em MEV do tronco posterior do mesmo indivíduo que (F). (L) Disco oral em MEV do mesmo indivíduo que (F). (M) Disco oral do mesmo indivíduo que (B). (N) Disco oral do mesmo indivíduo que (D). (O) Disco oral de um indivíduo do lote MZSP 131125. Legendas: an – antério, pe – pescoço, po – postério, ta – tronco anterior, tp – tronco posterior. Escalas: (A, C-E, J) = 1 mm, (B) = 2 mm, (F, G, I) = 500 μ m, (K) = 100 μ m, (L) = 20 μ m, (M-O) = 200 μ m.

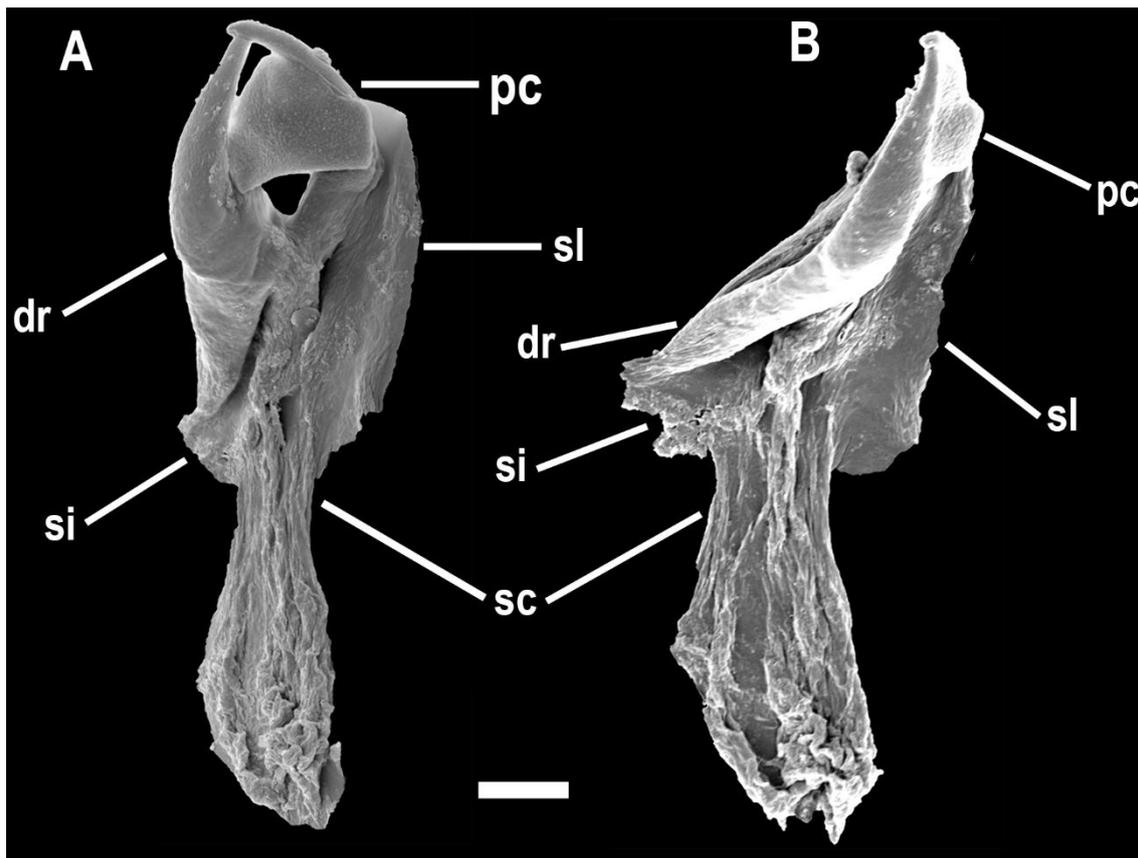


Figura 7: *Falcidens* sp. nov. B. Vista frontal (A) e lateral (B) em MEV da rádula de um indivíduo do lote SED3-EN7-R2(0-2). Legenda: dr – dente radular, pc – placa central, si – sínfise, sc – suporte central, sl – suporte lateral. Escala = 10 μ m.

Escleritos: Forma geral de triângulo equilátero ou isóceles, geralmente ornamentados com uma quilha fina e homogênea e costelas longitudinais paralelas as margens laterais, bordas da base e pontas arredondadas, com reentrância evidente, mas pouco profunda ou quase reta, espessamentos na quilha e nas margens laterais do esclerito, face voltada para o corpo lisa (Fig. 8 asteriscos). Antério com dois tipos de escleritos, o primeiro mais alongado com quilha, simétrico, com reentrância na base, espessado centralmente com dois isocromos, 78 μ m de comprimento x 78 μ m de largura x 5 μ m de espessura (Fig. 8A,A'); e o segundo em forma de triângulo equilátero, com quilha e reentrância na base, 2 a 3 isocromos, com espessamento retangular central na região da quilha, 78 μ m x 78 μ m x 5 μ m (Fig. 8B,B'). No pescoço, eles possuem forma de triângulo equilátero, com quilhas, base larga com reentrância pouco evidente ou quase reta, 4 isocromos, quilha mais espessada na porção superior, 86 μ m x 64 μ m x 8 μ m (Fig. 8C,C'). No tronco anterior, a forma passa a ser triangular levemente alongada, sem ou com reentrância,

ornamentada com uma quilha central e 4-6 costelas longitudinais paralelas as laterais do esclerito, com espessamentos nas margens, na quilha e na porção superior da quilha, 5 a 6 isocromos, $179\ \mu\text{m} \times 129\ \mu\text{m} \times 10\ \mu\text{m}$ (Fig. 8D,D'). No tronco posterior, os escleritos são triangulares alongados, base sem ou com reentrância pouco evidente, lâmina pontiaguda ou arredondada, ornamentada com uma quilha e 3-6 costelas longitudinais adjacentes paralelas as margens laterais do esclerito, com espessamentos nas margens, na quilha e na porção superior da quilha, 5 a 6 isocromos, $228\ \mu\text{m} \times 79\ \mu\text{m} \times 10\ \mu\text{m}$ (Fig. 8E,E'). Postério com três tipos de escleritos, o primeiro triangular alongado, base sem ou com reentrância pouco evidente, com uma quilha se alarga em direção a base, com espessamentos nas margens, na quilha e na porção superior da quilha, 5 a 6 isocromos, $286\ \mu\text{m} \times 79\ \mu\text{m} \times 10\ \mu\text{m}$ (Fig. 8F,F'); o segundo em forma de folha, alargado na região mediana, com uma grande quilha, 3 isocromos, espessado mais centralmente, $114\ \mu\text{m} \times 29\ \mu\text{m} \times 5\ \mu\text{m}$ (Fig. 8G,G'); e o terceiro os escleritos possuem forma de agulha, base arredondada sem reentrância, lâmina pontiaguda, ornamentada com uma quilha que aumenta em largura mais próxima à base e 2 costelas adjacentes, 5 a 6 isocromos, com espessamentos da região da quilha $386\ \mu\text{m} \times 43\ \mu\text{m} \times 10\ \mu\text{m}$ (Fig. 8H,H').

Distribuição: *Falcidens* sp. nov. B foi coletado ao largo dos Estados de Sergipe (11 spms em 11 lotes), Rio de Janeiro (28 spms em 22 lotes) e São Paulo (2 spms em 2 lotes) (Fig. 9). Ocorre em uma faixa batimétrica ampla, de 48 até 1300 m de profundidade, com a maioria dos indivíduos coletados (22 spms em 17 lotes) entre 900 e 1300 m. O número de indivíduos por lotes variou entre 1 e 4.

Comentários: *Falcidens* sp. nov. B será aqui comparado com outras espécies do gênero que possuem o corpo homogêneo e alongado: *F. aequabilis* Salvini-Plawen, 1972 do Mar Mediterrâneo; *F. afanasjevi* Ivanov, 1986, *F. moskalevi* Ivanov, 1986, *F. salviniplaweni* Ivanov, 1984, *F. longus* Scheltema, 1998 e *F. macracanthos* Scheltema, 1998 do Oceano Pacífico Norte; *F. pellucidus* Ivanov, 1987 do Mar Branco; *F. profundus* Salvini-Plawen, 1971 da Groenlândia; *F. garcialvarezi* Señaris & Urgorri, 2016, *F. urgorri* Señaris & García-Álvarez, 2016 e *F. valdubrensis* do Noroeste da Península Ibérica; e *F. ingolfensis* Salvini-Plawen, 1971; *F. sagittiferus* Salvini-Plawen, 1968a, *F. strigisquamatus* Salvini-Plawen, 1997 e *F. thorensis* Salvini-Plawen, 1971 da região Norte Europeia.

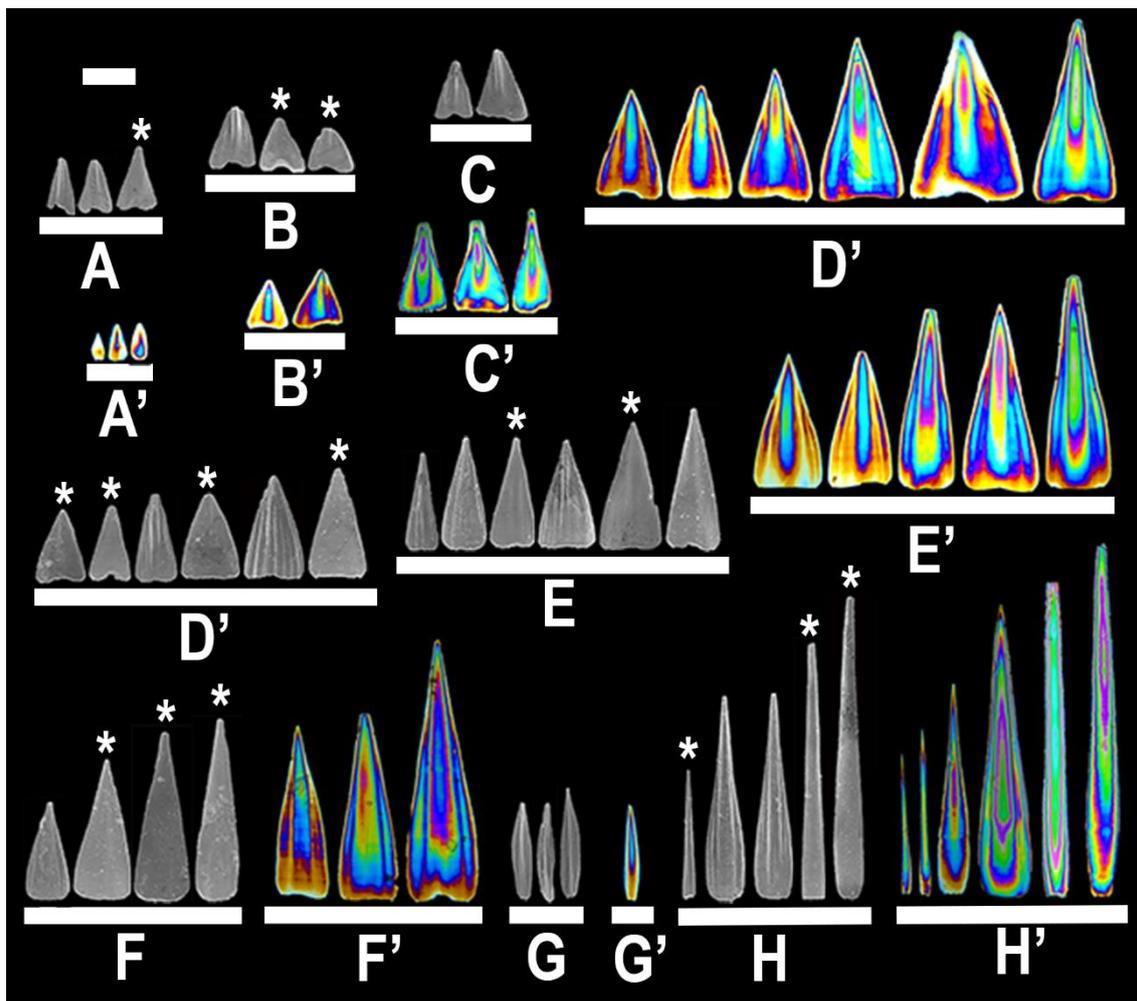


Figura 8: *Falcidens* sp. nov. A. Micrografias em MEV (A-H) e birrefringência (A'-H') dos escleritos das diferentes partes do corpo: (A-B) antério, (C) pescoço, (D) tronco anterior, (E) tronco posterior, (F-H) postério. Os asteriscos mostram a face voltada para o corpo. Escala = 50 μ m.

Com relação à aparência externa, diferenças podem ser notadas no disco oral, em forma de “U” em *Falcidens* sp. nov. B e perfurado pela abertura bucal em *F. afanasjevi*, *F. profundus* and *F. thorensis* (SALVINI-PLAWEN, 1971, 1975; IVANOV, 1986). Em *F. sagittiferus*, o tronco é totalmente homogêneo, sendo que a parte anterior é distinta da posterior pela presença de uma linha de sutura ventral na primeira (SALVINI-PLAWEN, 1968; IVANOV *et al.*, 2009), condição não vista em *Falcidens* sp. nov. B. Com relação à rádula, *F. moskalevi* se diferencia de *Falcidens* sp. nov. B pela presença de um par de dentículos adicionais derivados da apófise (IVANOV, 1986).

Os escleritos de *F. sagittiferus* estão ilustrados em SALVINI-PLAWEN (1968a, 1975) e IVANOV *et al.* (2009); os de *F. thorensis* e *F. profundus* em SALVINI-

PLAWEN (1971, 1975); os de *F. aequabilis* em SALVINI-PLAWEN (1972) e GARCÍA-ÁLVAREZ (2014), os de *F. strigisquamatus* SALVINI-PLAWEN (1997) e SALVINI-PLAWEN & GARCÍA-ÁLVAREZ (2014) e os de *F. garcialavarezi* e *F. urgorri* em SEÑARIS *et al.* (2016). Em ambos, é possível notar uma forma geral alongada ou em forma de seta, distinto dos escleritos triangulares de *Falcidens* sp. nov. B. *Falcidens longus* e *F. marcracanthos* diferem por possuir escleritos mais longos com margens paralelas no tronco, e escleritos mais lanecolado com base alargada no pescoço (SCHELTEMA, 1998). Os escleritos de *Falcidens* sp. nov. B também são distintos dos de *F. ingolfensis*, que possui escleritos mais arredondados e em forma de escama (SALVINI-PLAWEN, 1971, 1975) e dos de *F. valdubrensis*, que possuem forma de gota (SEÑARIS *et al.*, 2016). *Falcidens salviniplaweni*, *F. afanasjevi* e *F. pellucidus* possuem escleritos triangulares mais alongados que *Falcidens* sp. nov. B na região do pescoço e tronco anterior (IVANOV, 1984, 1986, 1987). *Falcidens moskalevi* é a espécie com escleritos mais semelhantes com os escleritos de *Falcidens* sp. nov. B, sendo quase indistinguíveis exceto pela presença de uma pequena reentrância no último.

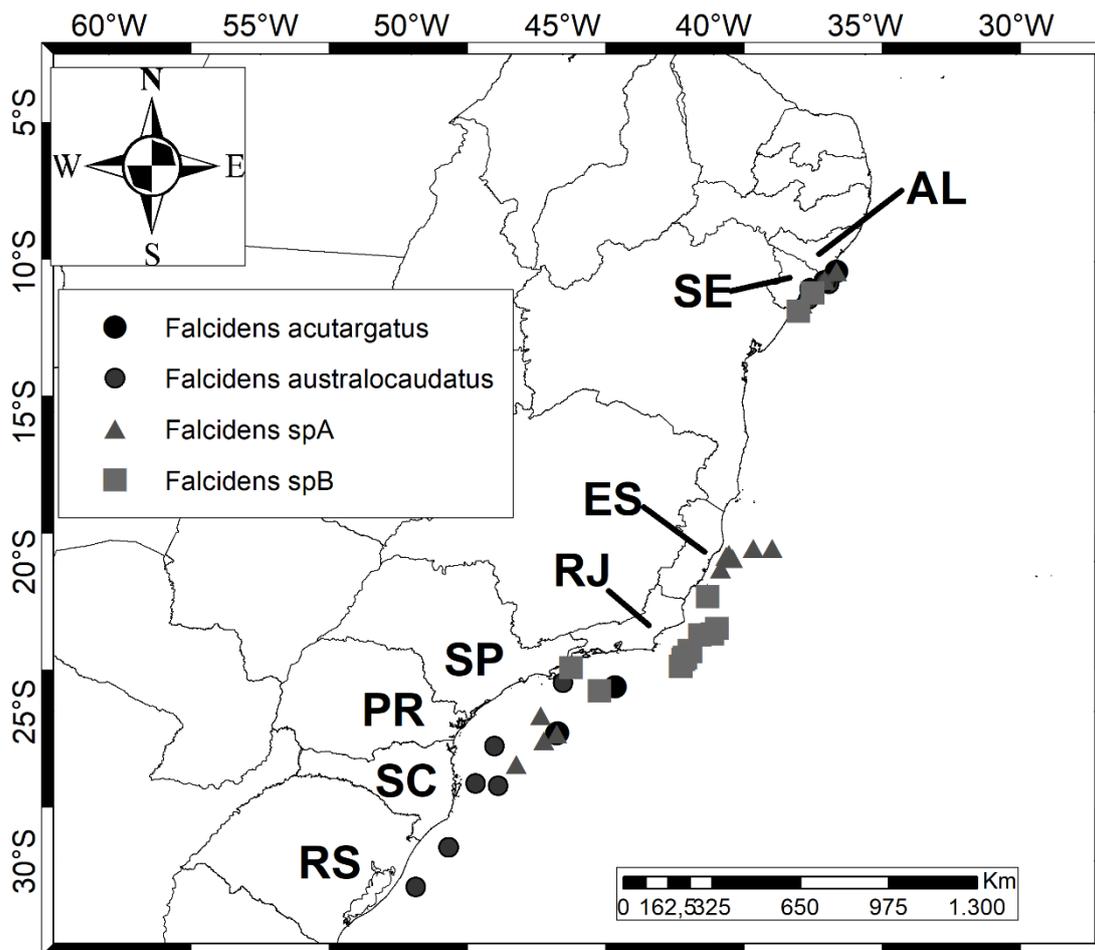


Figura 9: Pontos de ocorrência das espécies de Chaetodermatidae registradas na costa brasileira. Legenda: AL – Alagoas, ES – Espírito Santo, PR – Paraná, RJ – Rio de Janeiro, RS – Rio Grande do Sul, SC – Santa Catarina, SE – Sergipe, SP – São Paulo.

Discussão

Membros de Chaetodermatidae ocorrem em quase todos os oceanos do planeta, embora ainda sejam mais bem conhecidos para áreas do hemisfério norte. No Oceano Atlântico, as espécies da família são bem conhecidas para a costa Europeia e leste dos Estados Unidos (HEATH, 1918; SALVINI-PLAWEN, 1967, 1968a, 1972, 1975, 1996; SCHELTEMA, 1972, 1973, 1981, 1990; SCHANDER *et al.*, 2006; IVANOV *et al.*, 2009), ao passo que as costas do Golfo do México, Caribe, América do Sul e África ainda são pouco conhecidas (SCHELTEMA, 1976, 1990; SALVINI-PLAWEN, 1972, 1992; SCARABINO, 2003; IVANOV & SCHELTEMA, 2007; CORRÊA *et al.*, 2014; PASSOS *et al.*, 2018, 2019). Essas lacunas estão sendo resolvidas paulatinamente com o maior número de expedições oceanográficas coletando material nessas regiões (CORRÊA *et al.*, 2014).

Em virtude de seu conhecimento ainda fragmentado, a biogeografia da família ainda é pouco compreendida, mas as espécies conhecidas parecem viver em áreas mais restritas, de maneira que suas distribuições não se sobrepõem, sendo substituídas em zonas vizinhas por espécies próximas (SALVINI-PLAWEN & GARCÍA-ÁLVAREZ, 2014). Isso pode ser visto nas espécies Europeias de *Falcidens* caudados, onde *F. crossotus* ocorre da Escandinávia às Ilhas Britânicas, *F. vasconiensis* é endêmica do Golfo de Biscaia e *F. gutturosus* é encontrado no Mar Mediterrâneo (SALVINI-PLAWEN, 1968a, 1972, 1996). Esse padrão parece se repetir para algumas espécies no Atlântico Ocidental, com *F. caudatus* ocorrendo na costa leste do Estados Unidos, separado *F. australocaudatus* na costa brasileira (PASSOS *et al.*, 2018). Mais estudos são necessários para averiguar se há espécies semelhantes no Golfo do México, Mar do Caribe e Bacia da Guiana.

Falcidens sp. nov. B parece ser substituído por *Chaetoderma felderi* do Golfo do México (IVANOV & SCHELTEMA, 2007) e pelas espécies do complexo *C. nitidulum* presentes na costa leste do Estados Unidos (HEATH, 1918). Até o presente momento, não há espécie registrada semelhante a *Falcidens* sp. nov. A no Atlântico Ocidental. Em outro estudo, CORRÊA *et al.* (2014), verificou que na Bacia de Campos, no sudeste brasileiro, duas espécies do subgênero *Chiastofalcidens* ocorrem em zonas batimétricas distintas; com a existência de *F. targatus* Salvini-Plawen, 1992 ocorrendo na plataforma e *F. acutargatus* no talude continental. A única exceção da família é *F. acutargatus*, com ampla distribuição ocorrendo desde a Carolina do Norte até a Bacia de Campos (SCHELTEMA, 1990; SALVINI-PLAWEN, 1992; CORRÊA *et al.*, 2014).

Como consequência deste padrão de distribuição geográfica, as espécies de Chaetodermatidae parecem formar zonas faunais distintas e bastante diferenciáveis entre si quanto à composição. Esse padrão é semelhante ao encontrado na para a costa leste dos Estados Unidos, com 9 espécies, sendo que 3 ocorrem em outras regiões (NIERSTRASZ, 1902; HEATH, 1918; SCHELTEMA, 1972, 1973, 1981; MIKKELSEN & TODT, 2014; MIKKELSEN *et al.*, 2019). Por outro lado, os Chaetodermatidae na costa brasileira, parecem ter um padrão distinto, composta no momento por 8 espécies de Chaetodermatidae (CORRÊA *et al.*, 2014; MIRANDA, 2016; PASSOS *et al.*, 2018, 2019), das quais seis ocorrem em conjunto nessa região de forma sobreposta, embora com distribuição mais restritas.

Para espécies costeiras, já é bem conhecida a divisão em unidades biogeográficas (SPALDING *et al.*, 2007; FLOETER *et al.*, 2008; BRIGGS & BOWEN, 2012; BARROSO *et al.*, 2016; TOONEN *et al.*, 2016). Essa divisão ainda não é conhecida para as espécies de grandes profundidades, devido a lacunas de coleta e conhecimento e à existência de divisão em zonas de acordo com a distribuição batimétrica, mecanismo que ocorre em mar profundo para alguns grupos (CARNEY, 2005). Estudos são necessários para melhor compreender a divisão biogeográfica dessa região.

Como ocorre com outros grupos de animais marinhos, os caudofoveados Chaetodermatidae são um grupo ainda muito pouco conhecido. Contudo, esse cenário está começando a mudar rapidamente (TODT, 2013; PASSOS *et al.*, 2019), com a maior acesso a técnicas modernas de estudo e o incremento das coleções de museus com material de novas expedições e de áreas pouco exploradas (e. g. MIKKELSEN & TODT, 2014, 2018; MIKKELSEN *et al.*, 2018, 2019; CORRÊA *et al.*, 2014, 2018; PASSOS *et al.*, 2018, 2021, SAITO, 2020), ajudando os pesquisadores a preencherem essas lacunas de conhecimento. O Oceano Atlântico Ocidental se mostra como uma dessas regiões, com novos registros para 4 espécies, das quais três delas ocorrendo apenas na costa brasileira, sendo duas espécies previamente desconhecidas, indicam que os padrões de distribuição de espécies são mais complexos do que antes se acreditava. Com isso, este estudo dá um grande passo para uma melhor compreensão desses animais de grandes profundidades.

CAPÍTULO 2

Limifossoridae da costa brasileira

Introdução

As espécies de Limifossoridae Salvini-Plawen, 1970 se caracterizam por possuírem corpo homogêneo, uma rádula com várias fileiras de dentes pareadas e sem suportes radulares e um disco oral pós-oral em forma de “U” ou bipartido (SALVINI-PLAWEN, 1970; TODT *et al.*, 2008). Três gêneros, *Limifossor* Heath, 1904 (5 espécies), *Scutopus* Salvini-Plawen, 1968a (7 espécies) e *Psilodens* Salvini-Plawen, 1977 (3 espécies) são reconhecidos como sendo desta família (HEATH, 1904, 1911, 1918; SALVINI-PLAWEN, 1968a, 1972, 1977, 1992). Há um debate se um quarto gênero, *Metachaetoderma* Thiele, 1913 pode ser caracterizado como um Limifossoridae ou como uma família própria, Metachaetodermatidae Ivanov, 1981 (SALVINI-PLAWEN, 1969; IVANOV, 1981). Embora, em geral, possuam baixa riqueza de espécies nos locais onde ocorrem, em alguns locais, como na Escandinávia, espécies como *S. ventrolineatus* Salvini-Plawen, 1968a e *S. robustus* Salvini-Plawen, 1970 podem atingir grandes abundâncias e serem ecologicamente dominantes (TODT, 2013).

No Atlântico Ocidental, os Limifossoridae podem ser caracterizados como pouco diversos e com registros imprecisos. Formalmente descritos estão *Scutopus megaradulatus* Salvini-Plawen, 1972, que ocorre nas costas Caribenhas e da Carolina do Norte (SALVINI-PLAWEN, 1972; SCHELTEMA, 1981), *Limifossor hexadentatus* Salvini-Plawen, 1986, registrado na costa Uruguaia (SALVINI-PLAWEN, 1992), e mais recentemente, *Scutopus variabilis* Passos, Corrêa & Miranda, 2021, descrito ao largo das costa sul e sudeste brasileiras (PASSOS *et al.*, 2021). Também temos os registros imprecisos de *Limifossor* n. sp. na costa leste da Flórida (SCHELTEMA, 1981), *L. haxadentatus* no Rio de Janeiro (RIOS, 1994, 2009) e *Psilodens* sp. no Golfo do México (PASSOS *et al.*, 2021).

Neste capítulo, descrevemos mais duas espécies da família Limifossoridae para o Atlântico Ocidental, mais especificamente a costa brasileira. As espécies encontradas nesse trabalho pertencem a dois gêneros, *Limifossor* e *Psilodens*. *Limifossor* foi proposto por HEATH (1904), a partir da descrição de *L. talpoideus* Heath, 1904 coletados na costa

do Alasca, enquanto *Psilodens* foi descrito por SALVINI-PLAWEN (1977) para alocar *Psilodens elongatus* (Salvini-Plawen, 1972) e uma segunda espécie descrita neste trabalho, *P. tenuis* Salvini-Plawen, 1977 (SALVINI-PLAWEN, 1972, 1977). Outras espécies foram descritas em trabalhos subsequentes, como *L. fratula* Heath, 1911, *L. hexadentatus* Salvini-Plawen, 1986, *L. holopeltatus* Salvini-Plawen, 1986, *L. profundus* Salvini-Plawen, 1992 e *P. balduri* Mikkelsen & Todt, 2014 (HEATH, 1911; SALVINI-PLAWEN, 1992; MIKKELSEN & TODT, 2014).

Os limifossorídeos deste capítulo foram descritos em detalhes com base na MEV e na microscopia de birrefringência, focando nos caracteres de forma geral do corpo, escleritos e rádula. Considerando o grande número de amostras, uma discussão sobre a distribuição geográfica de Limifossoridae também é fornecida.

Resultados

Família Limifossoridae Salvini-Plawen, 1970

Gênero *Limifossor* Heath, 1904

Espécie-tipo: *Limifossor talpoideus* Heath, 1904, por monotipia

Comentários: HEATH (1904) propôs *Limifossor* como um gênero distinto, baseado no corpo mais curto e maior razão largura/comprimento, radula dística com 28 fileiras transversais de dentes, presença de glândulas salivares, estômago e fígado desenvolvidos e intestino relativamente longo. Posteriormente, IVANOV (1981), SALVINI-PLAWEN (1992) e SCHELTEMA (1998) reforçaram os caracteres do disco oral e dos dentes e dentículos radulares como diagnósticos do gênero. A espécie descrita aqui possui essas mesmas características, como mostrado em seguida.

Limifossor sp. nov.

(Fig. 10A-K, 11A-E, 12A-F e A'-F', 16)

Material examinado: **Alagoas:** SED4-BN6-R3(5-10)-0.5mm, 10°35'09''S, 36°01'35''W, 1000 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm. **Sergipe:** SED3-EN4-R2(0-2)-0.5mm, 10°54'22''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 4 spms; SED3-EN4-R3(0-2)-0.5mm, 10°54'22''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 3 spms; SED3-EN4-R3(0-2)-0.3mm, 10°54'22''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 5 spms; SED3-CN4-R1(2-5)-0.5mm, 10°37'09''S, 36°20'26''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-CN4-R3(2-5)-0.5mm, 10°37'09''S, 36°20'26''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 2 spms; SED3-EN3-R2(2-5)-0.3mm,

10°52'26''S, 36°49'24''W, 50 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN4-R3(2-5)-0.3mm, 10°54'22''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 5 spms; SED3-EN4-R3(2-5)-0.3mm, 10°54'22''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 5 spms; SED3-EN4-R3(2-5)-0.3mm, 10°54'22''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 5 spms; SED3-EN5-R2(2-5)-0.5mm, 10°57'39''S, 36°48'01''W, 700 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-CN4-R1(5-10)-0.5mm, 10°37'09''S, 36°20'26''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-CN4-R3(5-10)-0.5mm, 10°37'09''S, 36°20'26''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN3-R3(5-10)-0.3mm, 10°52'26''S, 36°49'24''W, 50 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN4-R2(5-10)-0.5mm, 10°54'22''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN4-R3(5-10)-0.5mm, 10°54'22''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN4-R3(5-10)-0.3mm, 10°54'22''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-CN4-R2(0-2)-0.5mm, 10°11'31''S, 36°20'31''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-CN4-R3(0-2)-0.3mm, 10°11'31''S, 36°20'31''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-EN4-R2(0-2)-0.3mm, 10°54'26''S, 36°48'59''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-CN4-R1(2-5)-0.5mm, 10°11'31''S, 36°20'31''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-CN5-R1(2-5)-0.5mm, 10°40'21''S, 36°18'09''W, 700 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-EN4-R1(2-5)-0.5mm, 10°54'26''S, 36°48'59''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 stub com 1 spm;. SED4-CN4-R1(5-10)-0.5mm, 10°11'31''S, 36°20'31''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm. **Espírito Santo:** AMB4-B8-R3(0-10), 20°41'33.45"S, 39°35'14.76"W, 1914 m, 27/xii/2011, "Ambes" col., 1 spm; AMB5-A5-R2(0-2), 21°04'09.61"S, 40°13'07.38"W, 410 m, 30/xii/2011, "Ambes" col., 1 spm; AMB5-A5-R2(2-5), 21°04'09.61"S, 40°13'07.38"W, 410 m, 30/xii/2011, "Ambes" col., 1 spm; AMB5-B5-R1(0-2), 20°35'16.23"S, 39°53'47.1"W, 410 m, 8/i/2012, "Ambes" col., 1 spm; AMB5-B5-R2(0-2), 20°35'16.23"S, 39°53'47.1"W, 410 m, 8/i/2012, "Ambes" col., 1 spm; AMB5-B5-R3(0-10), 20°35'16.23"S, 39°53'47.1"W, 410 m, 8/i/2012, "Ambes" col., 1 spm; AMB5-D6-R1(0-10), 19°50'1.87"S, 39°26'30.04"W, 1055 m, 11/i/2012, "Ambes" col., 1 spm; AMB6-CANWN5-R3(0-20), 19°49'37.21"S, 39°35'41.25"W, 410 m, 14/i/2012, "Ambes" col., 1 spm; AMB6-CANWN6-R1(0-10), 19°53'31.53"S, 39°32'56.35"W, 1023 m, 13/i/2012, "Ambes" col., 1 spm. **Rio de Janeiro:** HAB3-B8-R2(2-5), 23°13'47.452"S, 40°55'56.256"W, 986.4 m, 14/v/2008, "Habitats" col., 2 spms; HAB3-H9-R1(0-2), 21°39'19.853"S, 39°53'57.312"W, 1293.2 m, 24/vi/2008, 1 spm; HAB6-A7-R1(0-2),

23°39'20.061"S, 41°18'30.264"W, 693.7 m, 23/vi/2008, "Habitats" col., 1 spm; HAB6-C7-R3(0-2), 22°59'52.279"S, 40°47'45.398"W, 686.1 m, 1/vii/2008, "Habitats" col., 1 spm; HAB6-C7-R3(2-5), 22°59'52.279"S, 40°47'45.398"W, 686.1 m, 1/vii/2008, "Habitats" col., 1 spm; HAB6-CANAC6-R1(0-2), 21°50'02.258"S, 40°06'13.694"W, 481.4 m, 2/vii/2008, "Habitats" col., 6 spms; HAB6-CANAC6-R1(2-5), 21°50'02.258"S, 40°06'13.694"W, 481.4 m, 2/vii/2008, "Habitats" col., 6 stubs com escleritos e rádula; HAB6-CANAC6-R1(5-10), 21°50'02.258"S, 40°06'13.694"W, 481.4 m, 2/vii/2008, "Habitats" col., 1 spm; HAB6-CANAC6-R2(2-5), 21°50'03.398"S, 40°06'14.604"W, 469.4 m, 3/vii/2008, "Habitats" col., 2 spms; HAB6-CANAC6-R3(0-2), 21°50'01.998"S, 40°06'13.924"W, 466.8 m, 4/vii/2008, "Habitats" col., 1 spm; HAB6-CANAC6-R3(2-5), 21°50'01.998"S, 40°06'13.924"W, 466.8 m, 4/vii/2008, "Habitats" col., 11 spms; HAB6-CANAC8-R1(0-2), 21°45'54.791"S, 39°59'27.498"W, 1023.3 m, 8/vii/2008, "Habitats" col., 1 spm; HAB6-I7-R1(0-2), 21°11'12.183"S, 40°12'52.020"W, 693.9 m, 17/vii/2008, "Habitats" col., 1 spm; HAB7-B6-R1(2-5), 23°12'32.146"S, 40°58'30.918"W, 451 m, 4/vii/2008, "Habitats" col., 3 spms + 1 stub com 1 spm; HAB7-B6-R2(0-2), 23°12'31.496"S, 40°58'31.098"W, 447.4 m, 4/vii/2008, "Habitats" col., 23 spms; HAB7-B6-R2(2-5), 23°12'31.496"S, 40°58'31.098"W, 447.4 m, 4/vii/2008, "Habitats" col., 4 spms; HAB7-B6-R2(5-10), 23°12'31.496"S, 40°58'31.098"W, 447.4 m, 4/vii/2008, "Habitats" col., 4 spms; HAB7-B6-R3(2-5), 23°10'22.254"S, 40°56'46.365"W, 424.2 m, 4/vii/2008, "Habitats" col., 24 spms; HAB7-C6-R1(0-2), 22°59'00.289"S, 40°48'25.710"W, 387.4 m, 4/vii/2008, "Habitats" col., 4 spms + 1 stub com 1 spm; HAB7-C6-R1(2-5), 22°59'00.289"S, 40°48'25.710"W, 387.4 m, 4/vii/2008, "Habitats" col., 3 spms; HAB6-C6-R2(0-2), 22°59'00.339"S, 40°48'25.850"W, 386.8 m, 4/vii/2008, "Habitats" col., 8 spms; HAB7-C6-R2(2-5), 22°59'00.339"S, 40°48'25.850"W, 386.8 m, 4/vii/2008, "Habitats" col., 2 spms; HAB7-C6-R3(0-2), 22°59'01.179"S, 40°48'24.830"W, 399.7 m, 4/vii/2008, "Habitats" col., 4 spms; HAB7-F6-R1(0-2), 22°19'10.050"S, 40°05'42.431"W, 402.3 m, 8/vii/2008, "Habitats" col., 1 spm; HAB7-I6-R1(2-5), 21°13'38.156"S, 40°14'58.124"W, 417.6 m, 6/vii/2008, "Habitats" col.; 1 spm; HAB8-A8-R3(0-2), 23°41'09.142"S, 41°16'07.032"W, 1001.5 m, 13/i/2009, "Habitats" col., 1 spm; HAB8-B6-R2(0-2), 23°10'23.820"S, 40°56'45.497"W, 432 m, 1/ii/2009, "Habitats" col., 29 spms; HAB8-B6-R2(2-5), 23°10'23.820"S, 40°56'45.497"W, 432 m, 1/ii/2009, "Habitats" col., 24 spms; HAB8-B6-R3(0-2), 23°10'23.540"S, 40°56'48.089"W, 418 m, 1/ii/2009, "Habitats" col., 18 spms; HAB8-B6-R3(2-5), 23°10'23.540"S, 40°56'48.089"W, 418 m, 1/ii/2009, "Habitats" col., 7 spms; HAB8-C6-

R1(0-2), 22°59'01.044"S, 40°48'27.955"W, 380.6 m, 31/i/2009, "Habitats" col., 4 spms; HAB8-C6-R1(2-5), 22°59'01.044"S, 40°48'27.955"W, 380.6 m, 31/i/2009, "Habitats" col., 3 spms; HAB8-C6-R2(0-2), 22°59'00.839"S, 40°48'26.065"W, 393.6 m, 31/i/2009, "Habitats" col., 2 spms; HAB8-C6-R2(2-5), 22°59'00.839"S, 40°48'26.065"W, 393.6 m, 31/i/2009, "Habitats" col., 6 spm; HAB8-C6-R3(0-2), 22°59'00.677"S, 40°48'28.837"W, 376.6 m, 31/i/2009, "Habitats" col., 2 spm; HAB8-C6-R3(2-5), 22°59'00.677"S, 40°48'28.837"W, 376.6 m, 31/i/2009, "Habitats" col., 2 spms; HAB8-D6-R2(0-2), 22°33'35.143"S, 40°26'37.449"W, 401 m, 31/i/2009, "Habitats" col., 1 stub com 1 spm; HAB8-F6-R3(2-5), 22°19'03.839"S, 40°05'28.581"W, 386 m, 30/i/2009, "Habitats" col., 2 spms; HAB9-CANAC6-R1(5-10), 21°50'02.961"S, 40°05'55.938"W, 476 m, 7/ii/2009, "Habitats" col., 1 spm; HAB9-CANAC6-R2(2-5), 21°50'02.295"S, 40°05'55.722"W, 474.8 m, 7/ii/2009, "Habitats" col., 3 spm; HAB9-I6-R1(2-5), 21°13'38.229"S, 40°14'58.238"W, 417 m, 4/ii/2009, "Habitats" col., 1 spm; HAB9-I6-R3(0-2), 21°13'38.603"S, 40°14'57.950"W, 418 m, 4/ii/2009, "Habitats" col., 1 spm; HAB9-I7-R1(2-5), 21°11'12.170"S, 40°12'51.838"W, 682 m, 4/ii/2009, "Habitats" col., 1 spm; HAB9-I7-R3(2-5), 21°11'12.228"S, 40°12'51.745"W, 683 m, 4/ii/2009, "Habitats" col., 2 spms; HAB11/13-A4-R2, 23°06'58.816"S, 41°53'56.126"W, 111 m, 16/iii/2009, "Habitats" col., 1 spm; HAB13-A4-R3, 23°06'58.816"S, 41°53'56.126"W, 111 m, 16/iii/2009, "Habitats" col., 1 spm; HAB17-A4-R3, 23°06'52.268"S, 41°55'13.122"W, 110 m, 15/vii/2009, "Habitats" col., 2 spms.

Material comparativo analisado: *Limifossor talpoideus* Heath, 1904; Síntipos MCZ 362004-362005 e 396002, 2 spms + 7 lâminas histológicas de 3 spms. *Limifossor fratula* Heath, 1911; Síntipo MCZ 362003, 1 spm. *Limifossor hexadentatus* Salvini-Plawen, 1986; Holótipo AMNH 265327; Parátipo AMNH 265343, 3 spms. *Limifossor holopeltatus* Salvini-Plawen, 1986; Holótipo AMNH 265326; Parátipo AMNH 265341, 4 spms. *Limifossor profundus* Salvini-Plawen, 1992; Holótipo AMNH 265325; Parátipo AMNH 265342, 1 spm. Detalhaes sobre os tipos de *L. talpoideus* e *L. fratula* em MIRANDA *et al.* (2020); para as demais espécies, detalhes em BOYKO & SAGE III (1996).

Diagnose: Corpo homogêneo e robusto, até 8 mm de comprimento, diâmetro quase uniforme, até 1,6 mm. Razão comprimento/largura = 3.5-5. Rádula dística, fortemente esclerotizada, avermelhada, com cerca de 20 fileiras transversais de dentes. Dente radular

em forma de placa, com um grande dentículo lateral em forma de gancho na extremidade proximal e dois a três dentículos medianos menores na extremidade distal. Escleritos em geral com base retangular, lâmina triangular, pontiaguda, com afilamento gradual, ornamentado com uma grande quilha central na região da lâmina, reta, com sulcos longitudinais adjacentes à quilha

Descrição

Corpo: Homogêneo e robusto, até 8 mm de comprimento, diâmetro quase uniforme, até 1,6 mm (Fig. 10A-I). Sem divisões visíveis (Fig. 10A). Coloração variável, podendo ser amarelada (Fig. 10A,E), transparente (Fig. 10G), ou creme (Fig. 10D,F-I). Em alguns espécimes, é possível ver por uma estrutura avermelhada na região anterior, que corresponde à rádula, com várias fileiras de dentes e esclerotizada (Fig. 10E). Postério avermelhado em alguns espécimes, devido a secreções que se depositam entre os escleritos (Fig. 10A,E-G). Região anterior protraída e inflada, mostrando o antério e o disco oral (Fig. 10A-B), ou retraída, tornando-o não visível (Fig. 10D-H). Escleritos do corpo adpressos, paralelos ao eixo do corpo. Disco oral bipartido lateralmente, pós-oral, localizado abaixo da boca (Fig. 10J-K). Razão comprimento/largura variando de 3,5 até 5.

Rádula: Dística, fortemente esclerotizada, avermelhada, com cerca de 20 fileiras transversais de dentes, 500 μm de comprimento x 135 μm de largura (Fig. 11A-C). Dente radular em forma de placa, 50 μm de comprimento x 30 μm de largura (Fig. 11D), com um grande dentículo lateral em forma de gancho na extremidade proximal, 65 μm de comprimento x 13 μm de largura (Fig. 11D) e dois a três dentículos medianos menores na extremidade distal (Fig. 11E), 27 μm de comprimento x 13 μm de largura, distantes 20 μm um do outro.

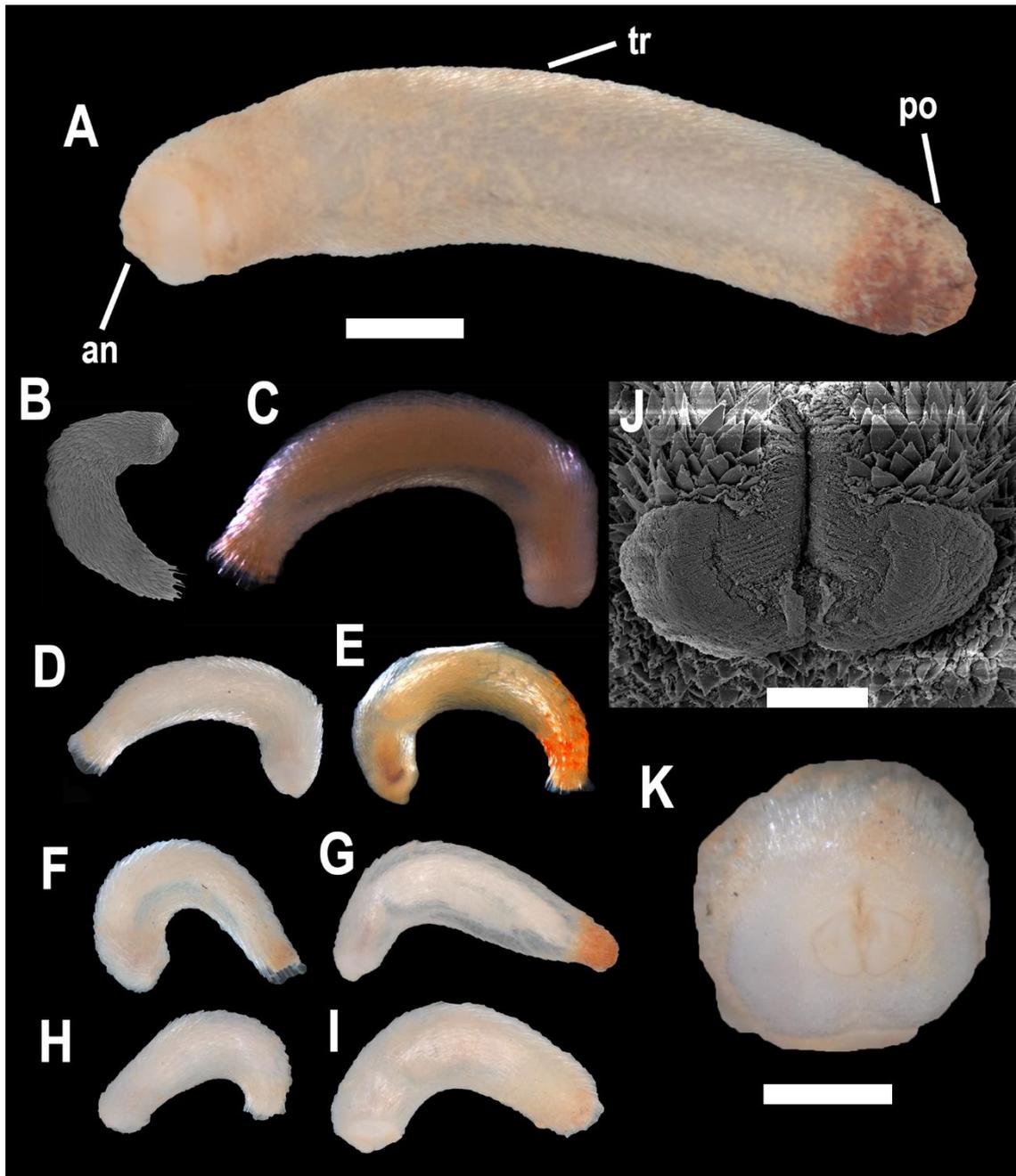


Figura 10: *Limifossor* sp. nov. (A) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED4-CN5-R1(2-5). (B) Vista direita em MEV de um indivíduo do lote SED4-EN4-R1(2-5). (C) Vista direita de um indivíduo do lote HAB6-CANAC6-R1(0-2). (D) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED4-CN4-R2(0-2). (E) Vista direita de um indivíduo do lote HAB7-B6-R1(2-5). (F) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED3-CN4-R3(5-10). (G) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED3-EN4-R3(2-5). (H) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED4-CN4-R1(5-10). (I) Vista esquerda de um outro indivíduo do lote SED4-CN4-R1(5-10). (J) Disco oral em MEV do mesmo indivíduo que (B). (K) Disco oral do mesmo indivíduo que (A). Legendas: an – antério, po – postério, tr – tronco. Escalas: (A-I) = 1 mm, (J) = 50 μ m, (K) = 200 μ m.

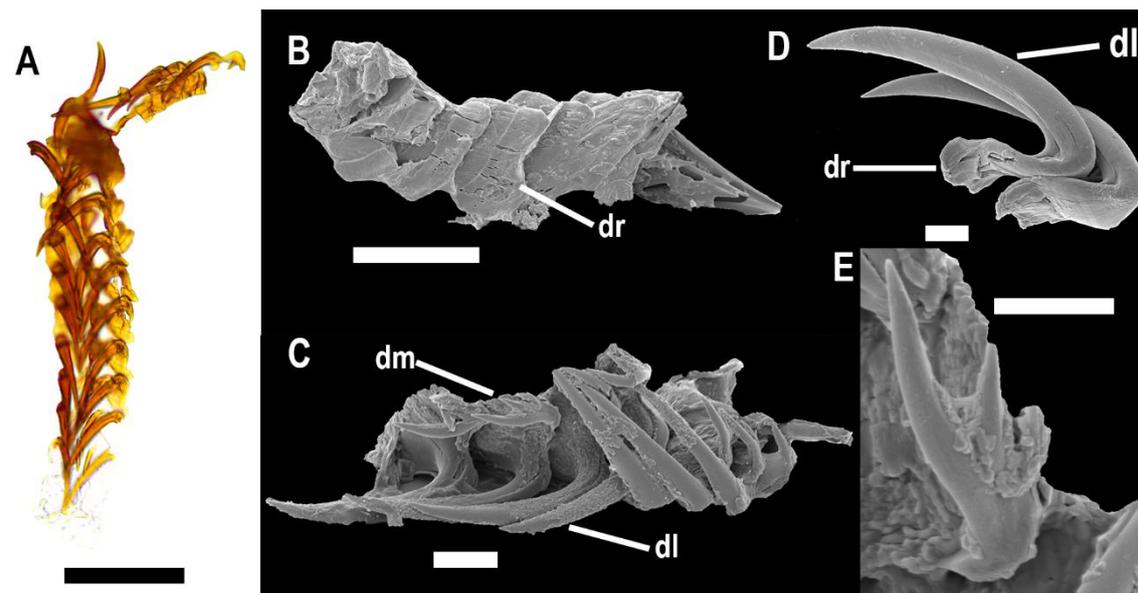


Figura 91: *Limifossor* sp. nov. (A) Vista dorsal da uma fileira de dentes radulares de um indivíduo do lote SED4-CN4-R2(0-2) (B) Vista ventral em MEV de uma fileira de dentes radulares de um indivíduo do lote SED4-CN4-R1(5-10). (C) Vista dorsal em MEV da mesma fileira de dentes radulares (B). (D) Vista lateral em MEV de dois dentes radulares de um indivíduo do lote SED4-CN4-R1(5-10). (E) Detalhe do denticulo marginal em MEV de um indivíduo do lote SED4-CN4-R1(5-10). Legenda: dl – denticulo lateral, dm – denticulo marginal, dr – dente radular. Escala: (A) = 100 μm , (B) = 50 μm , (C) = 20 μm , (D) e (E) = 10 μm .

Escleritos: Em geral com base arredondada, lâmina triangular, pontiaguda, com afilamento gradual, ornamentado com uma grande quilha central na região da lâmina, reta, com sulcos longitudinais adjacentes a quilha, face voltada para o corpo lisa (Fig. 12, asteriscos). Em torno do disco oral são pequenos, em forma de escama ou triangular, simétricos ou assimétricos, sem ornamentação, espessado no centro, dois isocromos, 50 μm de comprimento x 29 μm de largura x 5 μm de espessura (Fig. 12A,A'). No antério 2 morfologias: o primeiro em forma de gota, base arredondada ou quase reta, transição entre a base e a lâmina não perceptível, ornamentado com uma grande quilha central, espessado na quilha, 3 a 5 isocromos, 129 μm x 50 μm x 8 μm (Fig. 12B,B'); e o segundo mais alongado, quase elipsoide, base arredondada ou quase reta, transição entre a base e a lâmina imperceptível, lâmina com afilamento gradual ou mais abrupto na ponta, ornamentado com uma quilha e sulcos longitudinais adjacentes à quilha, espessado na quilha, 5 a 6 isocromos, 250 μm x 57 μm x 10 μm (Fig. 12C,C'). No tronco, eles são mais alargados, base retangular reta ou arredondada com ou sem uma leve reentrância, lâmina triangular com afilamento gradual contínuo, pontiaguda, ornamentados com uma grande quilha central, às vezes com leves sulcos longitudinais adjacentes à quilha,

aumentando em tamanho em direção a região posterior, espessado na quilha, 5 a 6 isocromos, $314 \mu\text{m} \times 121 \mu\text{m} \times 10 \mu\text{m}$ (Fig. 12D,D'). No postério duas morfologias: a primeira semelhante ao tronco, base retangular, reta com bordas arredondadas, lâmina triangular com afilamento reto ou gradual, ornamento com um quilha central reta e alguns sulcos adjacentes, 3 a 4 isocromos, espessados na quilha, $229 \mu\text{m} \times 50 \mu\text{m} \times 7 \mu\text{m}$ (Fig. 12E,E'); e a segunda em forma de agulha, base reta com pontas arredondadas, afilamento gradual entre a base e a lâmina, ornamentados com uma quilha, 3 a 5 isocromos, $264 \mu\text{m} \times 43 \mu\text{m} \times 10 \mu\text{m}$ (Fig. 12F,F').

Distribuição: *Limifossor* sp. nov. foi registrado ao largo das costas nordeste e sudeste do Brasil (Fig. 16). Foram coletados 292 espécimes em 89 lotes, nos Estados de Alagoas (1 spm em 1 lote), Sergipe (55 spms em 24 lotes), Espírito Santo (9 spms em 9 lotes) e Rio de Janeiro (227 spms em 55 lotes). Ocorre em uma faixa batimétrica ampla, 50-1914 m de profundidade, sendo que a maioria dos indivíduos foi coletada no talude superior, em torno de 400 m (268 spms em 64 lotes). O número de indivíduos por lotes foi bastante variável, entre 1 e 28 spms.

Comentários: *Limifossor* é um gênero composto até o momento por 5 espécies, que são diferenciadas entre si pela forma do corpo, relação comprimento/largura, morfologia da rádula (SCHELTEMA, 1998), como também pelos escleritos das diferentes partes do corpo, embora em alguns casos eles possam não ser tão determinantes na diferenciação de espécies, pois costumam ser morfologicamente semelhantes (SCHELTEMA, 1998).

Limifossor sp. nov. possui maior razão comprimento/largura 3,5-5, quando comparado com *L. profundus* (2,5-4,6), *L. fratula* (3,2-3,7), *L. holopeltatus* (2,7), e principalmente com *L. hexadentatus* (2,0-3,5), mas menor que *L. talpoideus* (4,0-6,0) (SALVINI-PLAWEN, 1992; SCHELTEMA, 1998). Isso indica que *Limifossor* sp. nov. tende a possuir um corpo mais fino e alongado em relação às demais espécies do gênero. Essa diferença de morfologia é importante para diferenciar principalmente de *L. hexadentatus*, que ocorre em uma região próxima do Atlântico de *Limifossor* sp. nov. O disco oral é semelhante ao encontrado em todas as espécies, exceto *L. holopeltatus*, que aparenta não ser bipartido (SALVINI-PLAWEN, 1992).

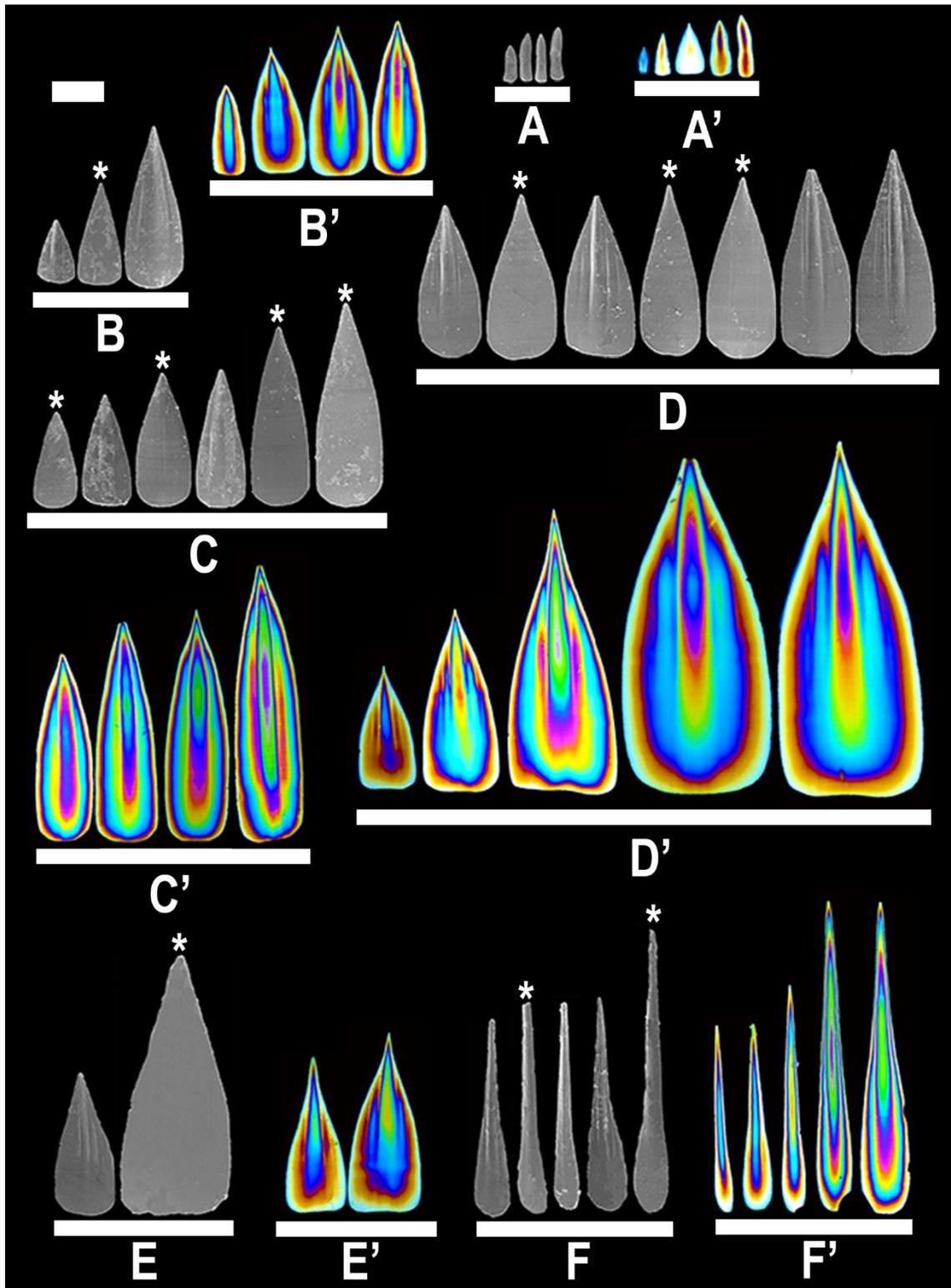


Figura 102: *Limifossor* sp. nov. Micrografias em MEV (A-F) e birrefringência (A'-F') dos escleritos das diferentes partes do corpo: (A) Em torno do disco oral, (B-C) antério, (D) tronco, (E-F) postério. Os asteriscos mostram a face voltada para o corpo. Escala = 50 µm.

Os dentes radulares em *Limifossor* sp. nov. se caracterizam por possuírem forma de placa, com um grande dentículo lateral em forma de gancho e 1 a 3 pequenos dentículos marginais, sendo que os dentículos marginais e a distância entre os dentes marginais e laterais são os principais caracteres diagnósticos entre as espécies (SALVINI-PLAWEN, 1992, SCHELTEMA, 1998). A radula em *Limifossor* sp. nov. é semelhante à de *L. hexadentatus*, por possuir 2-3 dentículos marginais, e distinta de *L. fratula*, *L. holopeltatus* e *L. profundus* todos possuindo apenas 1 dentículo marginal (SALVINI-PLAWEN, 1992). SCHELTEMA (1998) cita a ocorrência de 2 dentículos medianos em *L. talpoideus* como diagnose diferencial de *L. fratula*, mas essa informação diverge da ilustração exposta em SALVINI-PLAWEN (1992, fig. 11c). A distância entre os dentículos em *Limifossor* sp. nov. (20 µm) é menor dentre todas as espécies do gênero, quando comparado com *L. fratula* e *L. talpoideus* (40-53 µm), *L. profundus* e *L. holopeltatus* (25-30 µm) e *L. hexadentatus* (60-75 µm) (SALVINI-PLAWEN, 1992; SCHELTEMA, 1998).

Com relação aos escleritos, diferenças puderam ser notadas entre *Limifossor* sp. nov. e outras espécies do gênero. Os escleritos de *Limifossor* sp. nov. são bastantes semelhantes aos vistos em *L. profundus*, porém mais alargados. Os escleritos de *L. talpoideus* e *L. fratula* apresentam um perfil geral mais alongado quando comparados com *Limifossor* sp. nov. No caso de *L. hexadentatus*, é possível notar que os vértices dos escleritos são mais retos e convexos que *Limifossor* sp.; e os escleritos de *L. holopeltatus* possuem um perfil mais elíptico com a presença de uma leve reentrância em alguns escleritos mais posteriores. *Limifossor* sp. nov. juvenis podem ser facilmente confundidos com uma espécie de *Falcidens* com corpo uniforme e robusto existente na mesma região. Neste caso, a extração de escleritos é necessária para uma identificação mais precisa.

RIOS (1994, 2009) registra *Limifossor hexadentatus* e *Limifossor* sp. nov., respectivamente, em seus catálogos dos moluscos marinhos brasileiros, mas esse registro não é baseado em material biológico depositado em coleção ou referência bibliográfica prévia. Em virtude disso, esse registro deve ser descartado em definitivo.

Gênero *Psilodens* Salvini-Plawen, 1977

Espécie-tipo: *Limifossor elongatus* Salvini-Plawen, 1972, por monotípia

Comentários: SALVINI-PLAWEN (1977) descreveu o gênero *Psilodens* para agrupar uma espécie previamente alocada em *Limifossor*, *P. elongatus* Salvini-Plawen, 1972 e uma segunda espécie, *P. tenuis* Salvini-Plawen, 1977, baseado nos dentes radulares sem

dentículos medianos, reforços radulares pareados, corpo alongado, disco oral bipartido e saco intestinal longo, com esses caracteres sendo reforçados em IVANOV (1981) e MIKKELSEN & TODT (2014). Conforme será visto em seguida, a espécie descrita possui tais características.

Psilodens sp. nov.

(Fig. 14A-M, 15A-D, 16A-K e A'-K', 17, 18)

Material examinado: **Sergipe:** SED3-EN4-R2(0-2)-0.3mm, 10°54'22''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN4-R3(0-2)-0.5mm, 10°54'22''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 2 spms; SED3-CN3-R1(2-5)-0.3mm, 10°35'50''S, 36°20'55''W, 50 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 3 spms; SED3-CN3-R1(2-5)-0.5mm, 10°35'50''S, 36°20'55''W, 50 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 3 spms; SED3-CN3-R3(2-5)-0.3mm, 10°35'50''S, 36°20'55''W, 50 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 5 spms; SED3-CN3-R3(2-5)-0.3mm, 10°35'50''S, 36°20'55''W, 50 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-CN4-R1(2-5)-0.3mm, 10°37'09''S, 36°20'26''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-CN4-R2(2-5)-0.3mm, 10°37'09''S, 36°20'26''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 7 spms; SED3-CN4-R2(2-5)-0.5mm, 10°37'09''S, 36°20'26''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-EN3-R1(2-5)-0.3mm, 10°52'27''S, 36°49'24''W, 50 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN3-R1(2-5)-0.3mm, 10°52'27''S, 36°49'24''W, 50 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 13 spms; SED3-EN3-R2(2-5)-0.3mm, 10°52'27''S, 36°49'24''W, 50 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN3-R2(2-5)-0.5mm, 10°52'27''S, 36°49'24''W, 50 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN3-R3(2-5)-0.3mm, 10°52'27''S, 36°49'24''W, 50 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 10 spms; SED3-EN3-R3(2-5)-0.5mm, 10°52'27''S, 36°49'24''W, 50 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 8 spms; SED3-EN4-R2(2-5)-0.3mm, 10°54'22''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 3 spm; SED3-EN4-R3(2-5)-0.3mm, 10°54'22''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 4 spms; SED3-EN4-R3(2-5)-0.3mm, 10°54'22''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 2 spms; SED3-EN5-R2(2-5)-0.5mm, 10°57'39''S, 36°48'00''W, 700 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 3 spms; SED3-CN3-R1(5-10)-0.5mm, 10°35'50''S, 36°20'55''W, 50 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 5 spms; SED3-CN3-R2(5-10)-0.3mm, 10°35'50''S, 36°20'55''W, 50 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 5 spms; SED3-CN3-R3(5-10)-0.3mm, 10°35'50''S, 36°20'55''W, 50 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 7 spms; SED3-CN3-R3(5-10)-0.5mm, 10°35'50''S, 36°20'55''W, 50 m, 12/iii/2013, "Marseal"

col., 8 spms; SED3-CN4-R1(5-10)-0.5mm, 10°37'09''S, 36°20'26''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN3-R1(5-10)-0.3mm, 10°52'27''S, 36°49'24''W, 50 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN3-R1(5-10)-0.5mm, 10°52'27''S, 36°49'24''W, 50 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN3-R1(5-10)-0.5mm, 10°52'27''S, 36°49'24''W, 50 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN4-R2(5-10)-0.3mm, 10°54'22''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 2 spms; SED3-EN4-R2(5-10)-0.5mm, 10°54'22''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN4-R3(5-10)-0.5mm, 10°54'22''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-CN3-R1(0-2)-0.3mm, 10°35'50''S, 36°20'54''W, 50 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-CN3-R3(0-2)-0.3mm, 10°35'50''S, 36°20'54''W, 50 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 2 spms; SED4-EN3-R1(0-2)-0.3mm, 10°52'27''S, 36°49'24''W, 50 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 2 spms; SED4-EN3-R1(0-2)-0.5mm, 10°52'27''S, 36°49'24''W, 50 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-EN3-R2(0-2)-0.3mm, 10°52'27''S, 36°49'24''W, 50 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-EN3-R3(0-2)-0.3mm, 10°52'27''S, 36°49'24''W, 50 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-EN4-R2(0-2)-0.3mm, 10°54'26''S, 36°48'59''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-EN5-R3(0-2)-0.5mm, 10°57'38''S, 36°47'57''W, 700 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-EN7-R2(0-2)-0.5mm, 11°02'24''S, 36°44'11''W, 1300 m, "Marseal" col., 1 spm; SED4-CN3-R1(2-5)-0.3mm, 10°35'50''S, 36°20'54''W, 50 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 7 spms; SED4-CN3-R1(2-5)-0.5mm, 10°35'50''S, 36°20'54''W, 50 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-CN3-R2(2-5)-0.3mm, 10°35'50''S, 36°20'54''W, 50 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 2 spms; SED4-CN3-R2(2-5)-0.5mm, 10°35'50''S, 36°20'54''W, 50 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-CN3-R3(2-5)-0.5mm, 10°35'50''S, 36°20'54''W, 50 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-CN4-R2(2-5)-0.3mm, 11°02'24''S, 36°20'30''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-CN9-R2(2-5)-0.5mm, 11°05'15''S, 35°53'54''W, 3000 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-EN3-R1(2-5)-0.3mm, 10°52'27''S, 36°49'24''W, 50 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-EN3-R1(2-5)-0.5mm, 10°52'27''S, 36°49'24''W, 50 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 3 spms; SED4-EN3-R3(2-5)-0.3mm, 10°52'27''S, 36°49'24''W, 50 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 9 spms; SED4-EN3-R3(2-5)-0.5mm, 10°52'27''S, 36°49'24''W, 50 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 4 spms; SED4-CN3-R3(5-10)-0.5mm, 10°35'50''S, 36°20'54''W, 50 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 4 spms; SED4-CN9-R3(5-10)-0.5mm, 11°05'15''S, 35°53'54''W, 3000 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 2 spms; SED4-EN3-R1(5-

10)-0.5mm, 10°52'27''S, 36°49'24''W, 50 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 2 spms; SED4-EN3-R3(5-10)-0.5mm, 10°52'27''S, 36°49'24''W, 50 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 7 spms; SED4-EN3-R3(5-10)-0.3mm, 10°52'27''S, 36°49'24''W, 50 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-EN7-R1(5-10)-0.5mm, 11°02'24''S, 36°44'12''W, 1300 m, "Marseal" col., 1 spm; SED4-CN3-R3(2-5)-0.3mm, 10°35'50''S, 36°20'54''W, 50 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-CN3-R1(5-10)-0.3mm, 10°35'50''S, 36°20'55''W, 50 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 stub com 1 spm; SED3-EN4-R2(2-5)-0.3mm, 10°54'22''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 stub com 1 spm; SED4-EN3-R1(5-10)-0.3mm, 10°52'27''S, 36°49'24''W, 50 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 5 stubs com escleritos e rádula e 4 lâminas com escleritos; SED3-EN3-R3(5-10)-0.5mm, 10°52'27''S, 36°49'24''W, 50 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 9 stubs com escleritos e rádula, e 2 lâminas com escleritos e rádula.

Diagnose: Corpo homogêneo, alongado e bastante afilado, 3 mm de comprimento, diâmetro quase uniforme ao longo do corpo, 0,2 mm de largura. Em alguns casos, contorcidos em forma de zigue-zague. Linha de sutura ventral presente no tronco anterior. Rádula dística, com 18 fileiras transversais de dentes. Ponta do dente fortemente esclerotizadas avermelhada e sulcada. Base dos dentes com menos esclerotização e amarelada (Fig. 15B). Escleritos com forma geral de gota, base arredondada, lâmina com afilamento abrupto, pontiaguda, ornamentada com uma quilha central, tamanho relativamente homogêneo ao longo do corpo. Escleritos na sutura ventral em forma de faca lanceolado, afilado, com uma cintura definida marcando a separação entre base e lâmina, que quando jovem possui torção de 90° entre a base e a lâmina.

Descrição:

Corpo: Homogêneo, alongado e bastante afilado, 3 mm de comprimento, diâmetro quase uniforme ao longo do corpo, 0,2 mm de largura (Fig. 13A-J). Dividido em antério, pescoço, tronco anterior e posterior, e postério (Fig. 13A). Em alguns casos, contorcidos em forma de zigue-zague (Fig. 13B). Na região anterior, é possível ver por transparência uma região avermelhada, correspondente à rádula esclerotizada com várias fileiras de dentes. Linha de sutura ventral mediana anterior presente (Fig. 13K), que permite diferenciar a região anterior da região posterior do tronco, assim como o tronco do pescoço. Em alguns indivíduos, essa linha pode ser de difícil visualização devido à

disposição dos escleritos dessa região (Fig. 13I). Coloração do corpo variável, podendo ser transparente, esbranquiçada ou amarelada (Fig. 13A-B,D,F-G). Postério levemente alaranjado (Fig. 13B), devido à secreção que se deposita entre os escleritos, ou transparente por não haver secreção (Fig. 13H). Escleritos adpressos, paralelos ao eixo do corpo (Fig. 13L). No antério, presença de disco oral bipartido lateralmente (Fig. 13M).

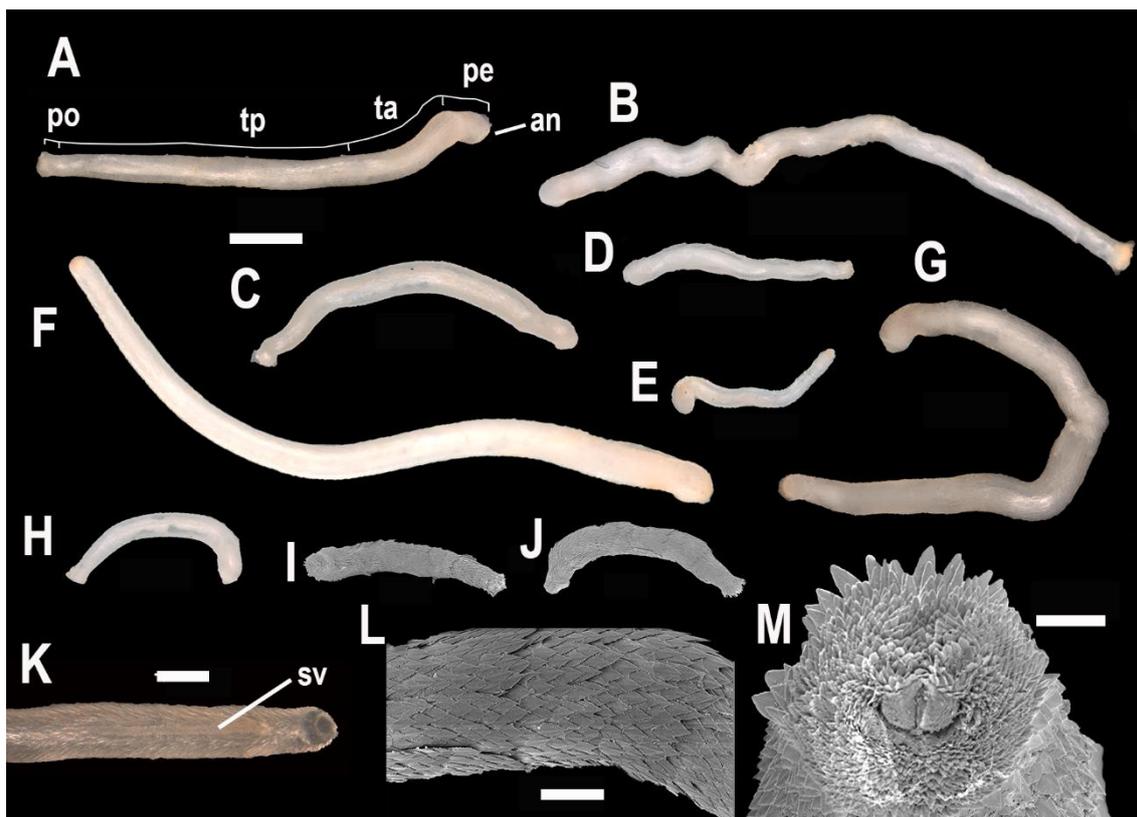


Figura 13: *Psilodens* sp. nov. (A) Vista direita de um indivíduo do lote SED3-CN4-R1(5-10), mostrando as diferentes partes do corpo. (B) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED4-CN3-R3(2-5). (C) Vista direita de um indivíduo do lote SED4-CN4-R2(2-5). (D) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED4-EN3-R1(2-5). (E) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED3-EN4-R2(2-5). (F) Vista direita de um indivíduo do lote SED4-EN3-R1(5-10). (G) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED4-CN3-R3(2-5). (H) Vista direita de um indivíduo do lote SED3-EN4-R2(0-2). (I) Vista ventral em MEV de um indivíduo do lote SED4-EN4-R1(2-5). (J) Vista esquerda em MEV do mesmo indivíduo que (I). (K) Vista ventral de um indivíduo do lote SED4-EN3-R1(5-10). (L) Detalhe do tronco em MEV do mesmo indivíduo que (I). (M) Disco oral em MEV do mesmo indivíduo que (I). Legenda: an – antério, pe – pescoço, po – postério, sv – sutura ventral, ta – tronco anterior, tp – tronco posterior. Escalas: (A-J) = 500 μ m, (K) = 200 μ m, (L) = 100 μ m, (M) = 50 μ m.

Rádula: Dística, com 18 fileiras transversais de dentes, sem suportes, 313 μ m de comprimento x 85 μ m de largura (Fig. 14D). Dente em forma de gancho, sem dentículos medianos, 75 μ m de comprimento x 40 μ m de largura (Fig. 14B-C). Ponta do dente

fortemente esclerotizada avermelhada e sulcada (Fig. 14A). Base dos dentes com menos esclerotização e amarelada (Fig. 14B).

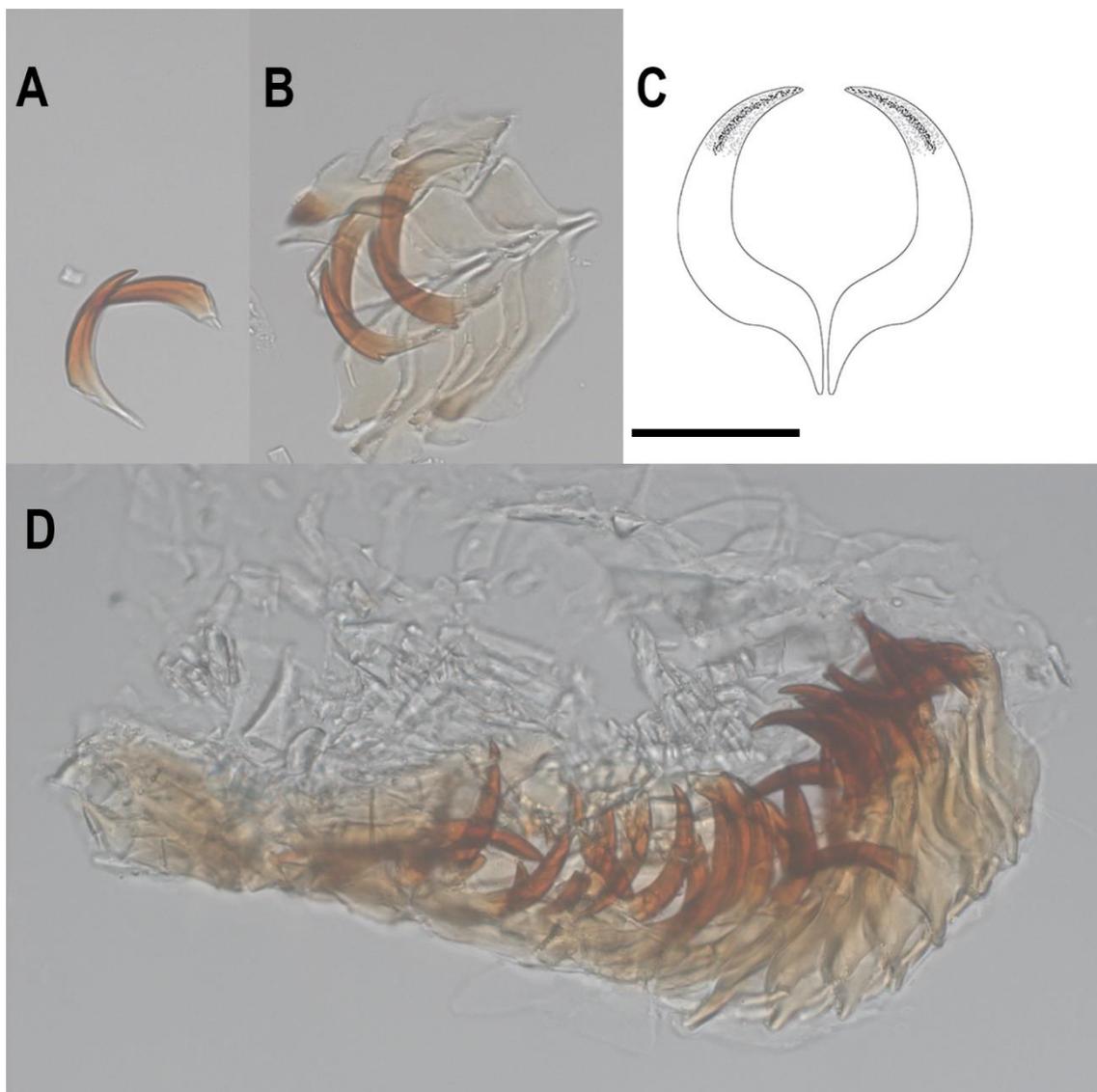


Figura 11: *Psilodens* sp. nov. (A) Detalhe de duas pontas de dentes esclerotizados de um indivíduo do lote SED3-EN3-R3(5-10). (B) Dentes radulares do mesmo lote. (C) Desenho esquemático de um par de dentes radulares. (D) Vista lateral de uma fileira de dentes radulares do lote SED3-EN3-R3(5-10). Escala: 50 μ m. A Escala em (A) é a mesma para (B-D).

Escleritos: Forma geral de gota, base arredondada, lâmina com afilamento abrupto, pontiaguda, ornamentada com uma quilha central, tamanho relativamente homogêneo ao longo do corpo. Face voltada para o corpo lisa (Fig. 15, asteriscos). No antério, eles são pequenos, em forma de escama, triangular ou de gota, arredondada, sem espessamentos 55 μ m de comprimento x 21 μ m de largura x 2 μ m de espessura (Fig. 15A,A'). No pescoço, eles são alongados, ornamentados com uma quilha central, com espessamento

na região central do esclerito, 3 isocromos, $118\ \mu\text{m} \times 31\ \mu\text{m} \times 5\ \mu\text{m}$ (Fig. 15B,B'). No tronco anterior, eles possuem forma de gota, mais alongados, pontiagudos na lâmina, base arredondada, com uma quilha central homogênea e afilada em toda a extensão do esclerito, em geral pouco espesso exceto por um grande espessamento na quilha, 5 a 6 isocromos, $138\ \mu\text{m} \times 44\ \mu\text{m} \times 7\ \mu\text{m}$ (Fig. 15C,C'). Na sutura ventral, três tipos de escleritos, o primeiro em forma de faca ou lanceolado, afilado, com uma cintura definida marcando a separação entre base e lâmina, base longa, arredondada, lâmina bastante alongada, ornamentado com uma quilha na lâmina e sulcos longitudinais adjacentes, bastante espessado, com o maior espessamento ocorrendo na parte da quilha próxima a cintura, 7 isocromos, $200\ \mu\text{m} \times 44\ \mu\text{m} \times 10\ \mu\text{m}$ (Fig. 15D,D'); o segundo semelhante ao primeiro, mas mais alargado, sem ornamentação, cintura menos definida, bastante espesso com maior espessamento logo acima da cintura, 5 isocromos, $181\ \mu\text{m} \times 38\ \mu\text{m} \times 10\ \mu\text{m}$ (Fig. 15E,E'); no terceiro, os escleritos são alongados, em forma de lança, base reta ou arredondada, lâmina afilada e pontiaguda, com uma torção de 90° entre a base e a lâmina, sem ornamentação, pouco espesso mas com um grande espessamento na região da torção $120\ \mu\text{m} \times 35\ \mu\text{m} \times 5\ \mu\text{m}$ (Fig. 15F,G,F'). Provavelmente, o esclerito da Fig. 15F é uma versão jovem dos escleritos da Fig. 15D-E, que vai espessando ao longo do desenvolvimento do esclerito. No tronco posterior, os escleritos são semelhantes ao tronco anterior, mas mais curtos e largos, quilha menos marcada, com um espessamento maior na região central, 4 isocromos, $156\ \mu\text{m} \times 56\ \mu\text{m} \times 5\ \mu\text{m}$ (Fig. 15H,H'). No postério, os escleritos podem possuir três morfologias: a primeira em forma de gota alongada, base com borda arredondada, lâmina pontiagudo com afilamento gradual, pouco espessa, até 2 isocromos, $144\ \mu\text{m} \times 44\ \mu\text{m} \times 3\ \mu\text{m}$ (Fig. 15I,I'); a segunda mais retangular, assimétrica, base longa com dois terços do comprimento do esclerito, lâmina triangular, pouco espessa, $125\ \mu\text{m} \times 25\ \mu\text{m} \times 2\ \mu\text{m}$ (Fig. 15K,K'); e a terceira em forma de agulha, base larga e arredondada a triangular, lâmina afilada e pontiaguda, sem ornamentação, pouco espessa, $137\ \mu\text{m} \times 25\ \mu\text{m} \times 4\ \mu\text{m}$ (Fig. 15L,L').

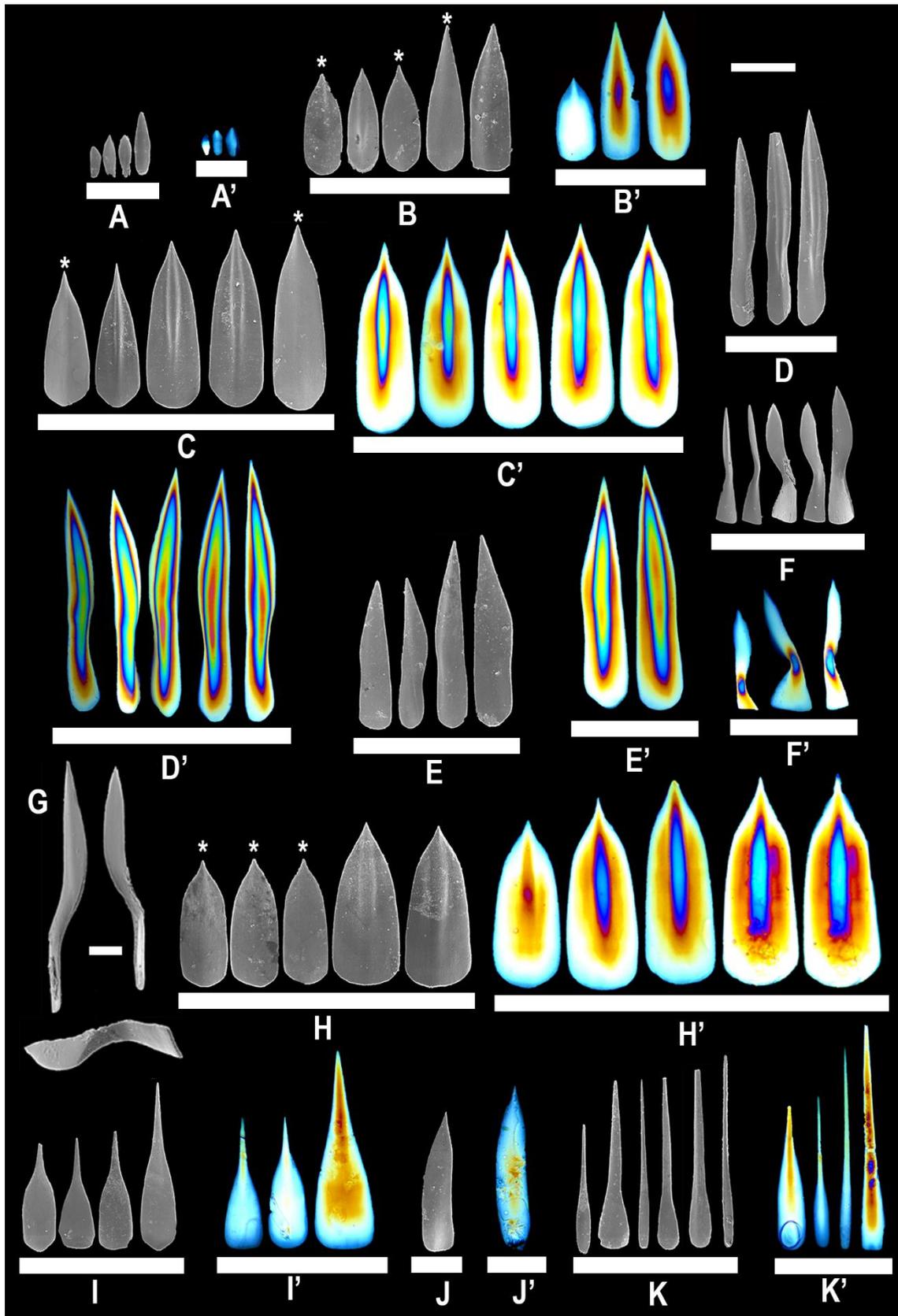


Figura 12: *Psilodens* sp. nov. Micrografias em MEV (A-K) e birrefringência (A'-K') dos escleritos das diferentes partes do corpo: (A) Antério, (B) Pescoço, (C) Tronco Anterior, (D-F) Sutura ventral, (G) perfil das espículas da sutura ventral (H) Tronco Posterior, (I-K) Postério. Os asteriscos mostram a face voltada para o corpo. A escala em todos é 50 µm, exceto em (G), que é 20 µm.

Distribuição: Até o momento apenas conhecida como endêmica dos cânions submarinos São Francisco e Japarutuba, que ocorrem ao largo do estado brasileiro de Sergipe, no nordeste brasileiro (Fig. 16). Foram encontrados 171 indivíduos em 60 amostras, todos ocorrendo em talude, de 50 a 3000 m de profundidade, sendo que a maioria deles (144 spms em 44 amostras) foram coletados logo na quebra de plataforma na região, que é em torno de 50 m. Uma amostra com 2 spms foi coletada em 3000 m de profundidade.

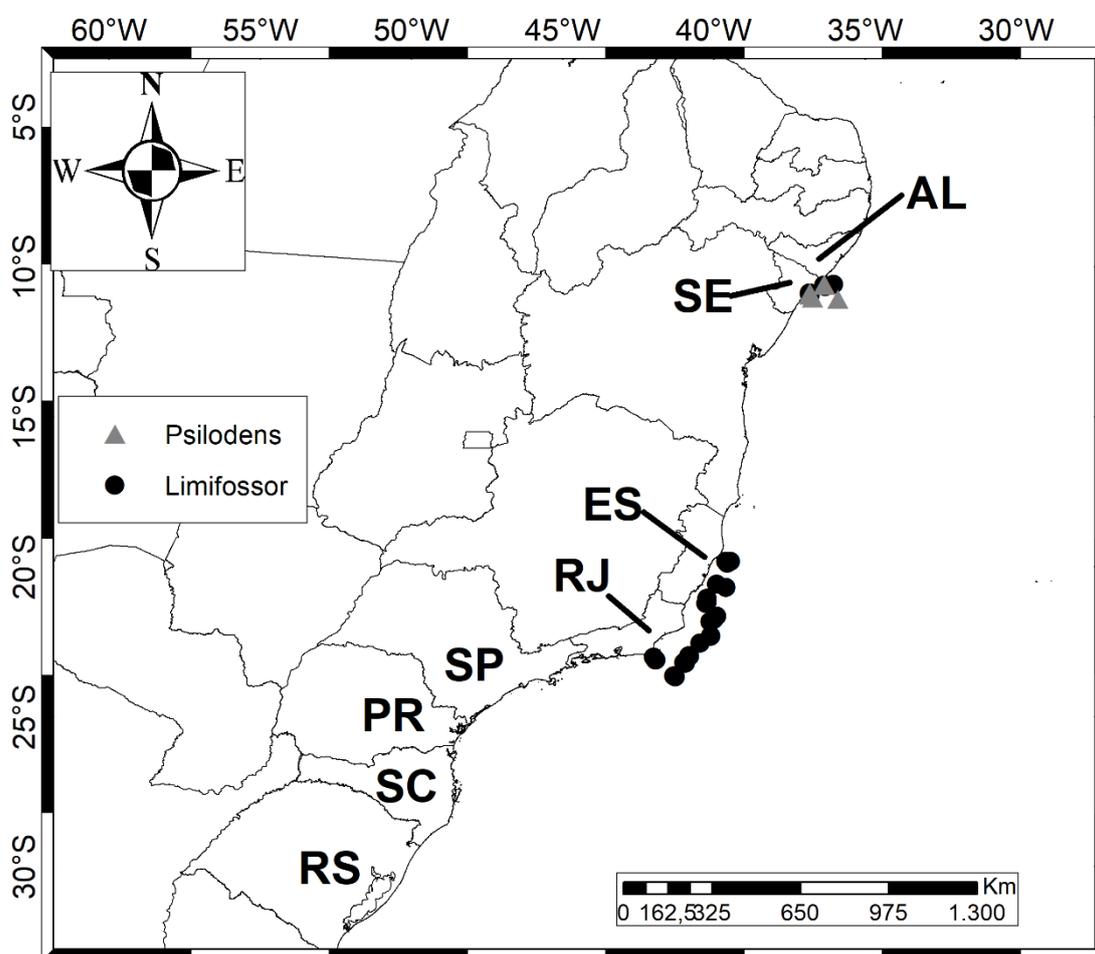


Figura 136: Pontos de ocorrência das espécies de Limifossoridae registradas na costa brasileira. Legenda: AL – Alagoas, ES – Espírito Santo, PR – Paraná, RJ – Rio de Janeiro, RS – Rio Grande do Sul, SC – Santa Catarina, SE – Sergipe, SP – São Paulo.

Comentários: Até o presente momento, existem 3 espécies descritas para o gênero *Psilodens*: *P. elongatus* da costa Pacífica da América Central e do Sul; *P. tenuis* no

Estreito de Gibraltar e *P. balduri* no sudoeste da Islândia. Como em outros gêneros de Caudofoveata, as espécies de *Psilodens* são diferenciadas entre si principalmente por caracteres do corpo, disco oral, rádula e escleritos. As espécies de *Psilodens* possuem corpo alongado, com ou sem pescoço visível. *Psilodens* sp. nov. possui corpo com diâmetro uniforme ao longo da extensão, semelhante a *P. elongatus* e a *P. tenuis*, mas distinto de *P. balduri*, que possui um pescoço mais afilado que o tronco e muito maior que as outras espécies do gênero, até 27 mm (MIKKELSEN & TODT, 2014). Por outro lado, a presença de linha de sutura ventral no tronco é uma caracter compartilhado entre *Psilodens* sp. nov. e *P. balduri*, mas ausente nas outras espécies no gênero (SALVINI-PLAWEN, 1972, 1977).

A rádula de *Psilodens* sp. nov. possui forma de foice estreita e pontiaguada, semelhante a *P. elongatus*, mas distinta de *P. tenuis* e *P. balduri*, que possuem bases mais largas e pontas menos pontiaguadas. No caso de *P. balduri*, é possível também notar espessamentos laterais, que estão ausentes na espécie do nordeste brasileiro.

Psilodens sp. nov. possui uma grande variação dos escleritos das diferentes partes do corpo em relação às outras espécies do gênero. Frequentemente, a forma geral de gota dos escleritos do tronco anterior, presença de quilha e ausência de linhas de crescimentos em “V” é mais semelhante com os escleritos de *P. elongatus* e distinto das outras espécies descritas para o Oceano Atlântico. Por outro lado, os escleritos do tronco posterior possuem forma geral mais semelhante com *P. balduri* e *P. tenuis*.

Psilodens sp. nov. da costa nordeste brasileira tem um caracter único entre todas as espécies de Caudofoveata, que é a presença de escleritos com o eixo da base torcido 90° em relação ao eixo da lâmina na região da sutura ventral. Espécies que apresentam linha de sutura ventral, presente em espécies dos gêneros *Falcidens* (SALVINI-PLAWEN, 1968a; IVANOV *et al.*, 2009), *Scutopus* (SALVINI-PLAWEN, 1968, 1970, 1972; SAITO & SALVINI-PLAWEN, 2014; PASSOS *et al.*, 2021) e em *Psilodens balduri* Mikkelsen & Todt, 2014 (MIKKELSEN & TODT, 2014), costumam apresentar escleritos distintos para essa região, porém, em nenhuma dessas espécies tal fenômeno foi descrito.

Discussão

Limifossoridae é uma das famílias menos diversas dos aplacóforos, possuindo 16 espécies até o presente momento. De maneira geral, possuem padrões de distribuição distintos, havendo representantes com distribuição restrita (e. g. *Psilodens tenuis* Salvini-Plawen, 1977; *Limifossor profundus* Salvini-Plawen, 1992) e espécies com distribuição geográfica e batimétrica amplas (e. g. *Scutopus ventrolineatus* Salvini-Plawen, 1968; *Scutopus robustus* Salvini-Plawen, 1970). Isso gera um conhecimento fragmentado para alguns grupos, o que torna difícil entender seus padrões de distribuição (SALVINI-PLAWEN & GARCÍA-ÁLVAREZ, 2014). Apesar disso, com o incremento de coletas e amostragem de locais ainda pouco estudados, esse cenário está começando a ser mudado (PASSOS *et al.*, 2021).

Até o presente momento, exemplares de *Limifossor* foram coletados apenas nas costas Pacífica e Atlântica do continente americano (HEATH, 1904, 1911, SCHWABL, 1963; SALVINI-PLAWEN, 1992; SCHELTEMA, 1998). Em geral, as espécies do gênero foram descritas com base em poucos espécimes (BOYKO & SAGE III; MIRANDA *et al.*, 2020), indicando possivelmente baixas abundâncias nas regiões em que ocorrem, embora existam registros de lugares específicos onde são mais abundantes (SCHWABL, 1963; SCHELTEMA, 1998). No Oceano Pacífico, as espécies de *Limifossor* ocorrem em zonas geográficas bem definidas, ocorrendo sem sobreposição. Assim, *L. talpoideus* foi coletado em três localidades do sudeste do Alaska (Baía de Yakutat, Canal de Lynn e Estreito de Chatham) entre 516 e 582 m de profundidade (HEATH, 1911; MIRANDA *et al.*, 2020); *L. fratula* é uma espécie de talude continental ocorrendo desde o sul da Califórnia até o Oregon, entre 181 e 1830 m (HEATH, 1911; SCHWABL, 1963; SCHELTEMA, 1998); *L. profundus* foi coletado na costa Pacífica do Panamá entre 1609 e 2234 m (SALVINI-PLAWEN, 1992) e *L. holopeltatus* no Estreito de Magalhães, em 247 m de profundidade (SALVINI-PLAWEN, 1992). As espécies do Atlântico aparentam ter padrões semelhantes, com *L. hexadentatus* registrada para o Estuário do Prata entre 547-676 m (SALVINI-PLAWEN, 1992) e *Limifossor* sp. nov. ocorrendo em uma faixa desde o Rio de Janeiro até Alagoas, no Brasil.

Do mesmo modo, as espécies de *Psilodens* também se caracterizam por ocorrer em regiões específicas, tendendo ao endemismo, mas com a particularidade de ocorrerem em grande profundidades, geralmente maiores que 1800 m e em abundâncias extremamente baixas. Isso pode ser visto para *P. elongatus*, registrado entre 2269-3563

m na costa Pacífica da América Central e Norte da América do Sul a partir de 9 espécimes (SALVINI-PLAWEN, 1972, *P. balduri* da Islândia, registrado entre 1898-2746 m a partir de 5 espécimes (MIKKELSEN & TODT, 2014) e *P. tenuis*, até o momento registrado apenas pelo Holótipo coletado em 2500 m no Estreito de Gibraltar (SALVINI-PLAWEN, 1997; IVANOV & SCHELTEMA, 2014) (Fig. 18).

Nesse sentido, *Psilodens* sp. nov. possui padrão semelhante de distribuição geográfica ocorrendo em cânions submarinos do nordeste brasileiro, mas também é bastante distinto por ser uma espécie abundante na região (171 espécimes em 60 amostras) e ocorrer em uma faixa batimétrica bastante ampla (50-3000 m; Fig. 17), com maiores abundâncias na quebra de plataforma da região (cerca de 50 m). Duas hipóteses podem explicar esse padrão: 1) um efeito da plataforma continental nordeste ser mais estreita e rasa ou 2) as abundâncias e distribuições batimétricas das outras espécies descritas para *Psilodens* serem efeito de coletas enviesadas para regiões mais profundas, escondendo possíveis padrões ocorrendo para essas espécies em regiões mais rasas.

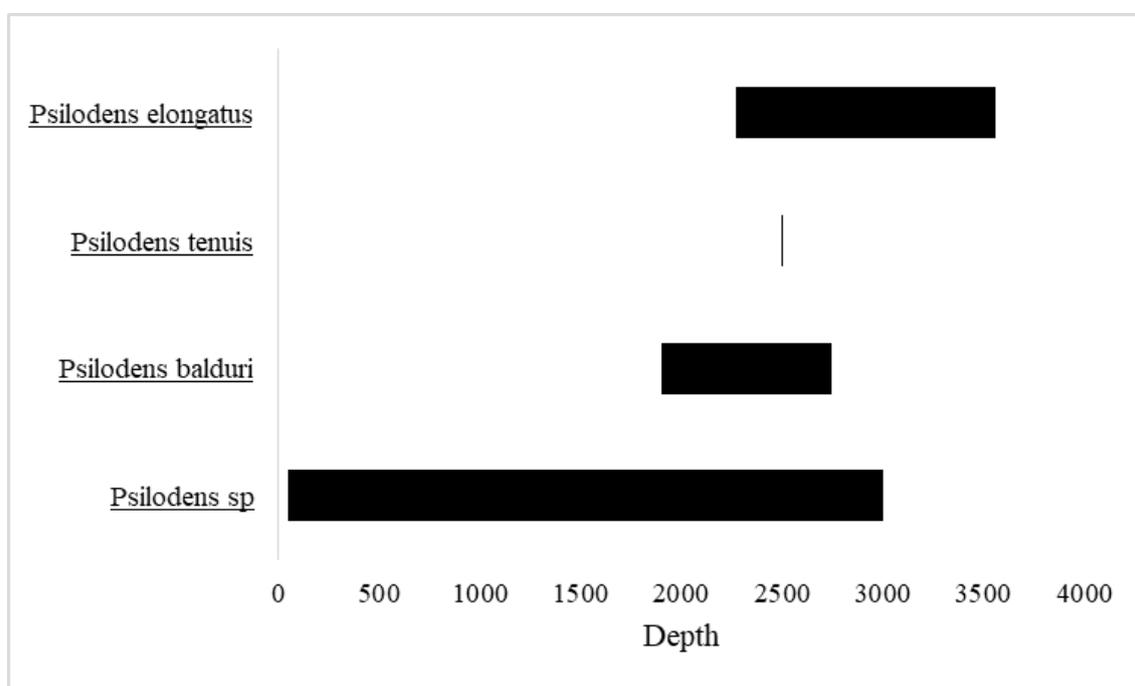


Figura 14: Distribuição batimétrica das espécies de *Psilodens*.

A costa brasileira se estende de aproximadamente 4°N a 33°S, correspondendo, portanto, a uma grande porção do Atlântico Ocidental. Com relação a sua fauna, as

espécies de águas rasas são mais bem conhecidas, mas muitos grupos de grandes profundidades ainda permanecem sem descrição nos bentos de mar profundo. Os caudofoveados limifossorídeos são um desses grupos, que estão começando a ser desvendados com o acesso dos pesquisadores a amostras dessa região. Os achados de duas espécies ainda não descritas, uma delas com padrões morfológicos e de distribuição únicos, nos mostra que ainda há muito a ser revelado. Esses novos achados abrem novas linhas de investigação, a partir de novos dados vindos de uma área ainda mal explorada e está começando a ser estudada em maiores detalhes.

CAPÍTULO 3

Prochaetodermatidae do Atlântico Ocidental

Introdução

Prochaetodermatidae Salvini-Plawen, 1972 são Caudofoveata caracterizados por possuírem corpo caudado, disco oral bipartido e rádula dística com cerca de 10 fileiras transversais de dentes, sendo que estes possuem suporte radulares pouco desenvolvidos (SALVINI-PLAWEN, 1972; SCHELTEMA, 1985; SCHELTEMA & IVANOV, 2000). Há também um par de mandíbulas posicionadas anteriormente em relação à rádula. O grupo possui uma taxonomia controversa (e. g. SALVINI-PLAWEN, 1992, 1999; SCHELTEMA & IVANOV, 2000, 2001; SEÑARIS *et al.*, 2017), sendo atualmente conhecidas 42 espécies em 6 gêneros: *Prochaetoderma* Thiele, 1902, *Chevroderma* Scheltema, 1985, *Spathoderma* Scheltema, 1985, *Niteomica* Ivanov, 1996, *Claviderma* Scheltema & Ivanov, 2000 e *Dacryomica* Ivanov & Scheltema, 2004 (THIELE, 1902; SCHELTEMA, 1985; IVANOV, 1996; SCHELTEMA & IVANOV, 2000; IVANOV & SCHELTEMA, 2004).

No Atlântico Ocidental, seu conhecimento pode ser considerado fragmentado. O Hemisfério Norte concentra maiores registros nas Bacia da América do Norte (6 espécies, SCHELTEMA, 1985; IVANOV & SCHELTEMA, 2008), Bacia da Guiana (7 espécies, SCHELTEMA & IVANOV, 2000; IVANOV & SCHELTEMA, 2008) e no Golfo do México (7 espécies, IVANOV & SCHELTEMA, 2008), embora ainda existam regiões pouco conhecidas em relação aos Prochaetodermatidae, como o Mar do Caribe, e a costa leste mexicana. Isso contrasta com o Hemisfério Sul onde as Bacias Brasileira (5 espécies, SCHELTEMA, 1985; IVANOV & SCHELTEMA, 2008; CORRÊA *et al.*, 2018) e Argentina (3 espécies, SCHELTEMA, 1985; IVANOV & SCHELTEMA, 2008), que possuem menos registros e algumas regiões ainda não exploradas.

Neste capítulo, revisamos os Prochaetodermatidae do Atlântico Ocidental, a partir de amostras encontradas em uma área compreendendo a Carolina do Norte, Bacia da Guiana e as costas nordeste e sudeste do Brasil. Os Prochaetodermatidae deste capítulo foram identificados como pertencentes a três gêneros distintos, *Prochaetoderma*, *Niteomica* e *Claviderma*, e foram analisados em detalhes, focando nos caracteres de

forma geral do corpo, escleritos e rádula, a partir principalmente de MEV e, em alguns casos, microscopia de birrefringência. Considerando o grande número de amostras analisadas, uma discussão sobre a distribuição de Prochaetodermatidae no Atlântico também é fornecida.

Resultados

Família Prochaetodermatidae Salvini-Plawen, 1972

Gênero *Prochaetoderma* Thiele, 1902

Espécie-tipo: *Chaetoderma raduliferum* Kowalevski, 1901, por monotipia

Comentários: THIELE (1902) propôs o gênero para diferenciar *P. raduliferum* de outras espécies que então estavam no gênero *Chaetoderma*, baseado na presença de mandíbulas, rádula distinta e disco oral dividido, sendo esses caracteres reforçados em SALVINI-PLAWEN (1972), e mais bem detalhados em IVANOV (1981). Posteriormente, SCHELTEMA (1985) propôs uma série de caracteres de morfologia e distribuição dos escleritos para diferenciar as espécies de Prochaetodermatidae no que ela acreditava serem outros gêneros em uma série de trabalhos (SCHELTEMA, 1985, 1989; SCHELTEMA & IVANOV, 2000, IVANOV & SCHELTEMA, 2004), com uma diagnose para o gênero revisada proposta em SCHELTEMA, 1985 e SCHELTEMA & IVANOV (2000). Essa proposição foi rejeitada por SALVINI-PLAWEN (1992), que propunha que a grande variação dos caracteres de escleritos mostrava uma grande amplitude de combinação não correlativas e estados intermediários, não permitindo assim uma classificação estável. Embora a divergência entre autores ainda exista (e. g. SEÑARIS *et al.*, 2017), essa rejeição não costuma ser aceita pela maioria dos autores (e. g. CORRÊA *et al.*, 2018; MIKKELSEN *et al.*, 2018, 2019). A espécie descrita em seguida possui todos os caracteres propostos em *Prochaetoderma strictu sensu*, sendo por isso alocada neste gênero.

Prochaetoderma sp. nov.

(Fig. 18A-M, 19A-F, 20A-I, 23)

Material examinado: **Sergipe:** SED3-CN4-R1(0-2)-0.3mm, 36°20'26''S, 10°37'09''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 3 spms; SED3-CN4-R2(0-2)-0.3mm, 36°20'26''S, 10°37'09''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 2 spms; SED3-CN4-R2(0-2)-0.3mm,

36°20'26''S, 10°37'09''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 7 spms; SED3-EN4-R1(0-2)-0.5mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN4-R1(0-2)-0.3mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 8 spms; SED3-EN4-R2(0-2)-0.5mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 41 spms; SED3-EN4-R2(0-2)-0.3mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 117 spms; SED3-EN4-R3(0-2)-0.5mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 35 spms; SED3-EN4-R3(0-2)-0.3mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 52 spms; SED3-EN4-R3(0-2)-0.3mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 2 spms; SED3-EN5-R1(0-2)-0.3mm, 10°57'39''S, 36°47'58''W, 700 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN5-R2(0-2)-0.5mm, 10°57'39''S, 36°47'58''W, 700 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 4 spms; SED3-EN5-R2(0-2)-0.3mm, 10°57'39''S, 36°47'58''W, 700 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 4 spms; SED3-EN5-R3(0-2)-0.3mm, 10°57'39''S, 36°47'58''W, 700 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm + 1 lâmina com escleritos; SED3-CN4-R1(2-5)-0.3mm, 36°20'26''S, 10°37'09''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 3 spms; SED3-CN4-R3(2-5)-0.3mm, 36°20'26''S, 10°37'09''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 5 spms; SED3-EN4-R1(2-5)-0.3mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 5 spms; SED3-EN4-R2(2-5)-0.5mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 6 spms; SED3-EN4-R2(2-5)-0.3mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 6 spms; SED3-EN4-R2(2-5)-0.3mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 114 spms; SED3-EN4-R3(2-5)-0.5mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 2 spms; SED3-EN4-R3(2-5)-0.5mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 22 spms; SED3-EN4-R3(2-5)-0.3mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN5-R2(2-5)-0.5mm, 10°57'39''S, 36°47'58''W, 700 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 5 spms; SED3-EN4-R1(5-10)-0.5mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN4-R2(5-10)-0.5mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 2 spms; SED3-EN4-R2(5-10)-0.3mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 4 spms; SED3-EN4-R3(5-10)-0.3mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 3 spms; SED3-EN4-R3(5-10)-0.3mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 4 spms; SED3-EN4-R3(5-10)-0.3mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spms; SED3-EN5-R2(5-10)-0.5mm, 10°57'39''S,

36°47'58''W, 700 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-CN4-R2(0-2)-0.3mm, 10°37'10''S, 36°20'30''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 2 spms; SED4-CN4-R3(0-2)-0.3mm, 10°37'10''S, 36°20'30''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-EN4-R1(0-2)-0.3mm, 10°54'24''S, 36°48'58''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 64 spms; SED4-EN4-R2(0-2)-0.3mm, 10°54'24''S, 36°48'58''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 35 spms; SED4-EN4-R3(0-2)-0.3mm, 10°54'24''S, 36°48'58''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 8 spms; SED4-CN4-R2(2-5)-0.3mm, 10°37'10''S, 36°20'30''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-CN4-R2(2-5)-0.3mm, 10°37'10''S, 36°20'30''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-CN4-R2(2-5)-0.3mm, 10°37'10''S, 36°20'30''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-CN5-R3(2-5)-0.3mm, 10°40'20''S, 36°18'10''W, 700 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-EN4-R1(2-5)-0.3mm, 10°54'24''S, 36°48'58''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 23 spms; SED4-EN4-R1(2-5)-0.3mm, 10°54'24''S, 36°48'58''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 2 spms; SED4-EN4-R2(2-5)-0.3mm, 10°54'24''S, 36°48'58''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 18 spms; SED4-EN4-R3(2-5)-0.3mm, 10°54'24''S, 36°48'58''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 12 spms; SED4-EN4-R3(2-5)-0.3mm, 10°54'24''S, 36°48'58''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 2 spms; SED4-EN4-R3(2-5)-0.3mm, 10°54'24''S, 36°48'58''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-CN4-R1(5-10)-0.3mm, 10°37'10''S, 36°20'30''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-EN4-R1(5-10)-0.3mm, 10°54'24''S, 36°48'58''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 5 spms; SED4-EN4-R3(5-10)-0.3mm, 10°54'24''S, 36°48'58''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-CN4-R1(0-2)-0.3mm, 36°20'26''S, 10°37'09''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 8 spms; SED3-CN4-R2(0-2)-0.3mm, 36°20'26''S, 10°37'09''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 14 spms; SED3-CN4-R3(0-2)-0.3mm, 36°20'26''S, 10°37'09''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 14 spms; SED3-CN5-R3(0-2)-0.3mm, 10°40'21''S, 36°18'10''W, 700 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN4-R1(0-2)-0.3mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 14 spms; SED3-EN4-R2(0-2)-0.5mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 27 spms; SED3-EN4-R3(0-2)-0.5mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 92 spms; SED3-EN4-R3(0-2)-0.3mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 191 spms; SED3-EN5-R2(0-2)-0.3mm, 10°57'39''S, 36°48'01''W, 700 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 12 spms; SED3-CN4-R1(2-5)-0.3mm, 10°37'09''W, 36°20'26''S, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 9 spms; SED3-CN4-R2(2-5)-0.3mm,

10°37'09''W, 36°20'26''S, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 5 spms; SED3-CN5-R3(2-5)-0.3mm, 10°40'21''S, 36°18'10''W, 700 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN4-R1(2-5)-0.3mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 3 spms; SED3-EN4-R2(2-5)-0.3mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN4-R2(2-5)-0.3mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 64 spms; SED3-EN4-R3(2-5)-0.5mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 18 spms; SED3-EN4-R3(2-5)-0.5mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 2 spms; SED3-EN4-R3(2-5)-0.3mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 117 spms; SED3-EN5-R1(2-5)-0.3mm, 10°57'39''S, 36°48'01''W, 700 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN5-R2(2-5)-0.5mm, 10°57'39''S, 36°48'01''W, 700 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 3 spms; SED3-EN5-R2(2-5)-0.3mm, 10°57'39''S, 36°48'01''W, 700 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 2 spms; SED3-EN5-R3(2-5)-0.5mm, 10°57'39''S, 36°48'01''W, 700 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-CN4-R1(5-10)-0.3mm, 36°20'26''S, 10°37'09''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN4-R2(5-10)-0.3mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 6 spms; SED3-EN4-R3(5-10)-0.5mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN4-R3(5-10)-0.3mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 6 spms; SED4-CN4-R2(0-2)-0.3mm, 10°37'08''S, 36°20'27''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 3 spms; SED4-CN4-R3(0-2)-0.3mm, 10°37'08''S, 36°20'27''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-CN6-R2(0-2)-0.3mm, 10°42'57''S, 36°14'53''W, 1000 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-EN4-R1(0-2)-0.3mm, 10°54'24''S, 36°48'58''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 41 spms; SED4-EN4-R2(0-2)-0.3mm, 10°54'24''S, 36°48'58''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 111 spms; SED4-EN4-R3(0-2)-0.3mm, 10°54'24''S, 36°48'58''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 13 spms; SED4-CN4-R2(2-5)-0.3mm, 10°37'08''S, 36°20'27''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 3 spms; SED4-CN6-R3(2-5)-0.3mm, 10°42'57''S, 36°14'53''W, 1000 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-EN4-R1(2-5)-0.3mm, 10°54'24''S, 36°48'58''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 16 spms; SED4-EN4-R2(2-5)-0.3mm, 10°54'24''S, 36°48'58''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 8 spms; SED4-EN4-R3(2-5)-0.3mm, 10°54'24''S, 36°48'58''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 5 spms; SED4-CN4-R1(5-10)-0.3mm, 10°37'08''S, 36°20'27''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 13 spms; SED4-CN4-R3(5-10)-0.3mm, 10°37'08''S, 36°20'27''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 13 spms;

SED4-EN4-R3(2-5)-0.5mm, 10°54'24''S, 36°48'58''W, 400 m, 8/x/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-EN4-R2(0-2)-0.5mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 stub com 4 spm; SED3-EN4-R2(5-10)-0.3mm, 10°54'25''S, 36°49'01''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 16 stubs com escleritos e rádula.

Material comparativo examinado: *Prochaetoderma gilrowei* Ivanov & Scheltema, 2008; Holótipo USNM 1112619; Parátipos 1137147-1137172, 1137174-1137221, 1138702-1138703, 1484983-1484985, 185 spm. *Prochaetoderma yongei* Scheltema, 1985, Holótipo USNM 850201; Parátipos 850202, 850204, 850206 and 850208, 4 spm. (?) *Prochaetoderma atlanticum* Scheltema & Ivanov, 2000; Holótipo USNM 880690; Parátipo 880691, 65 spms. Detalhes dos tipos podem ser vistos em MIRANDA *et al.* (2020).

Diagnose: Animal pequeno, até 2 mm de comprimento, caudado, com cauda curta. Corpo amarelado a rosado. Tronco cilíndrico, elíptico, arredondado ou com a parte anterior arredondada. Escleritos do tronco adpressos, paralelos ao eixo do corpo no ventre e no dorso do tronco; aos lados eles se orientam perpendicularmente ao eixo do corpo. Escleritos com forma geral triangular, curto, fino, simétrico, eixo longitudinal reto a ligeiramento curvado, cintura marcada, lâmina mais estreita que a base, pontiaguda; base arredondada, ornamentada com estrias longitudinais bem-marcadas e que cobrem todo o comprimento do esclerito, às vezes com uma quilha pouco perceptível.

Descrição

Corpo: Animal pequeno, até 2 mm de comprimento, caudado, com cauda curta (Fig. 18A-L), amarelado a rosado. Sem colarinho. Tronco cilíndrico (Fig. 18B,F), elíptico (Fig. 18C), arredondado (Fig. 18D,E,H) ou com a parte anterior arredondada (Fig. 18A). Escleritos do tronco adpressos, paralelos ao eixo do corpo no ventre e no dorso do tronco; aos lados eles se orientam perpendicularmente ao eixo do corpo (Fig. 18H). Escleritos do botão caudal paralelos ao eixo do corpo (Fig. 18A-D), ou se estendem de forma oblíqua para fora do corpo (Fig. 18G-H). Antério distendido, evidenciando o disco oral (Fig. 18I-J), ou contraído, escondendo-o (Fig. 18B-E). Disco oral bipartido lateralmente, com a abertura da boca localizada entre as metades (Fig. 18M). Duas fileiras de escleritos ao lado do disco oral, cada fileira contendo 8 escleritos, sendo os escleritos da fileira externa maiores que os da fileira interna (Fig. 18M).

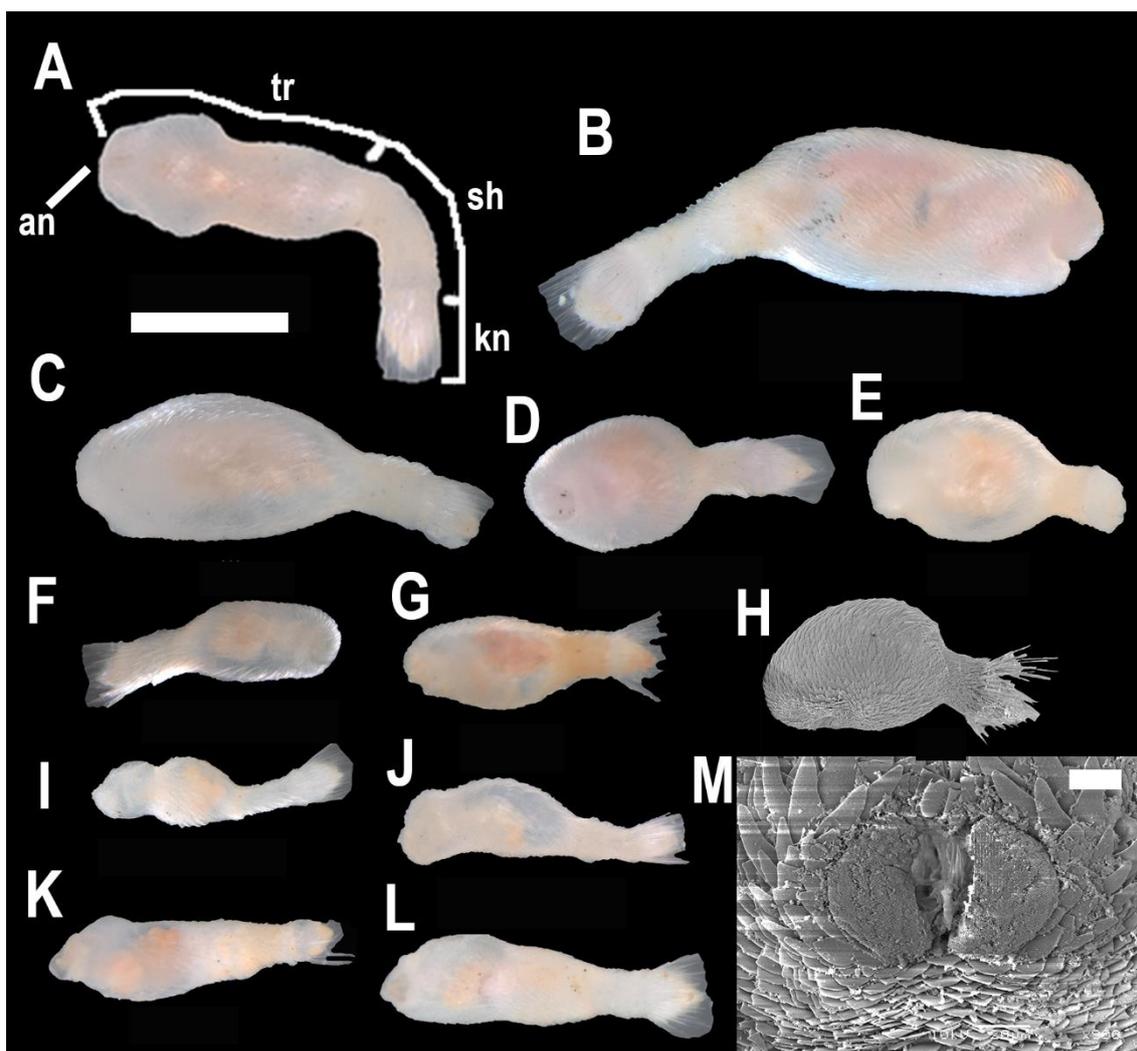


Figura 158: *Prochaetoderma* sp. nov. (A) Vista ventral de um indivíduo do lote SED3-EN5-R2(2-5), mostrando as diferentes partes do corpo. (B) Vista direita de um indivíduo do lote SED3-EN5-R3(2-5). (C) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED3-EN5-R1(0-2). (D) Vista ventral de um indivíduo do lote SED3-EN4-R2(2-5). (E) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED3-EN4-R3(2-5). (F) Vista direita de um indivíduo do lote SED3-CN5-R3(2-5). (G) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED3-EN4-R1(5-10). (H) Vista esquerda em MEV de um indivíduo do lote SED3-EN4-R2(0-2). (I) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED3-EN4-R2(2-5). (J) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED3-CN5-R3(0-2). (K) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED4-CN4-R3(5-10). (L) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED3-EN4-R1(2-5). (M) Disco oral em MEV de um indivíduo do lote SED3-EN4-R2(0-2). Legenda: an – antério, kn – botão caudal, sh – corpo caudal, tr – tronco. Escalas: (A-L) = 500 µm, (M) = 20 µm.

Rádula e mandíbula: Mandíbula com três partes: uma grande espátula dorsal, uma base ventral com forma oval e uma haste intermediário bastante estreito conectando a base e o espátula, 260 µm de comprimento; 92 µm de largura na espátula e 83 µm de largura na base (Fig. 19A-B). Em alguns espécimes, provavelmente fixados quando estavam se alimentando, as espátulas estão parcialmente expostas para fora da boca (Fig. 18K-L).

Rádula com duas partes (19C-D), uma parte distal com dentes antigos esclerotizados posicionados dorsalmente, no qual cada par é cruzado, e uma parte proximal com dentes mais jovens posicionados ventralmente, com cada par justaposto próximo a ponta. Dística, 10 fileiras transversais de dentes; 138 μm de comprimento x 75 μm de largura, cada dente 75 μm x 23 μm (Fig. 19E), os quais os dois ou três pares mais distais estão sempre desgastados, e os dois ou três pares mais proximais não estão esclerotizados e estão fortemente curvados quando secos para preparação em MEV. Uma fina membrana radular cobre os lados da rádula. Abaixo e contínuo com a membrana radular cada dente possui uma membrana que frontalmente forma uma asa membranosa 37 μm x 4 μm ; abfrontalmente essa membrana do dente é serrada e posicionada medialmente. Existe também uma placa central entre cada par de dentes. Durante a extração das rádulas, em alguns indivíduos foram encontrados foraminíferos dentro do tubo digestório (Fig. 19F).

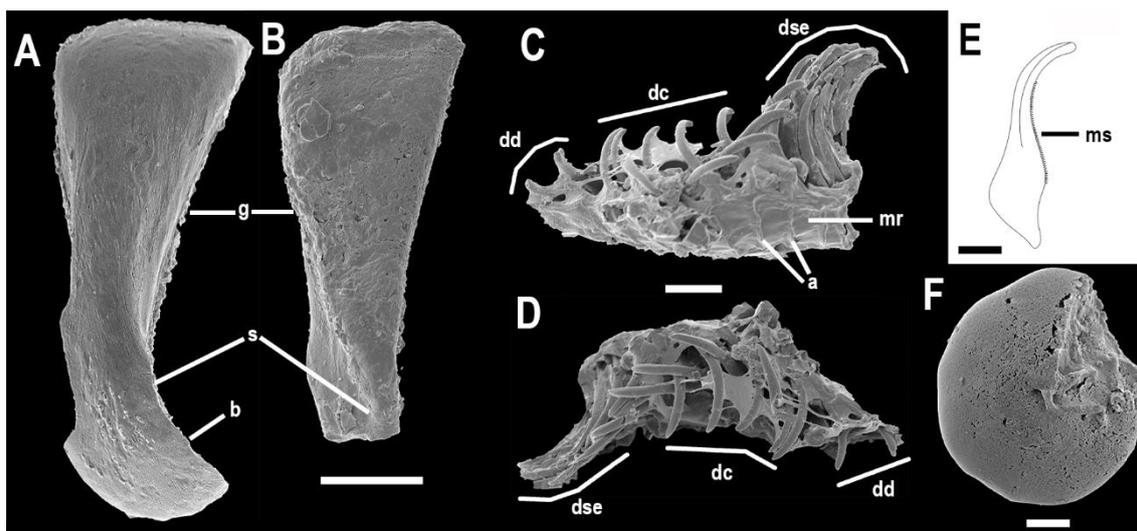


Figura 19: *Prochaetoderma* sp. nov. (A) Vista abfrontal em MEV mandíbula de um indivíduo do lote SED3-EN4-R2(0-2). (B) Vista abfrontal em MEV de uma mandíbula de outro indivíduo do mesmo lote que (A). Vista esquerda em MEV de uma fileira de dentes radulares de um indivíduo do lote SED3-EN4-R2(0-2). (D) Vista dorsal da mesma fileira de dentes radulares que (C). (E) Desenho esquemático de um dente radular. (F) Vista dorsal em MEV de um foraminífero encontrado no conteúdo estomacal de um indivíduo do lote SED3-EN4-R2(0-2). Legenda :a – asa membranosa, b – base, dc – dentes cruzados, dd – dentes desgastados, dse – dentes sem esclerotização, g – espátula, mr – membrana radular, ms – membrana serrilhada, s – haste. Escalas: (A) e (B) = 50 μm ; (C) e (D) = 20 μm ; (E) = 20 μm e (F) = 20 μm .

Escleritos: Forma geral triangular, curto, fino, simétrico, eixo longitudinal reto a ligeiramente curvado, cintura marcada, lâmina mais estreita que a base, pontiaguda; base arredondada, ornamentada com estrias longitudinais bem-marcadas e que cobrem todo o comprimento do esclerito, às vezes com uma quilha pouco perceptível, face voltada para

o corpo lisa (Fig. 20, asteriscos). Em torno do disco oral, eles são pequenos, em forma de escama, arredondados, pontiagudos na ponta, simétricos, sem ornamentação, 30 μm de comprimento x 25 μm de largura (Fig. 20A). No antério eles são curtos, com base curva e estreita, cintura distinta, lâmina e base com quase o mesmo comprimento, lâmina mais estreita que a base, com ponta arredondada, 105 μm x 50 μm (Fig. 20B). No tronco ventral são semelhantes ao antério ou levemente triangulares, cintura distinta, base com dois terços do tamanho do esclerito, quilha pouco marcada na lâmina, 105 μm x 55 μm (Fig. 20C). No tronco lateral eles são alongados, semelhantes à descrição geral, eixo levemente curvado, base com um terço do comprimento do esclerito, 200 μm x 45 μm (Fig. 20D). No tronco dorsal, eles são triangulares alongados, simétricos, base em forma de bulbo largo, arredondada, cintura distinta ou indistinta, 150 μm x 50 μm (Fig. 20E). No corpo caudal eles possuem duas morfologias, a primeira semelhante aos escleritos do tronco dorsal, simétricos, quilha mais marcada na região central do esclerito, ocupando a base e a lâmina, 130 μm x 35 μm (Fig. 20F); e a segunda triangular, cintura marcada, base com um terço do comprimento do esclerito, com estrias pouco perceptíveis. 130 μm x 55 μm (Fig. 20G). No botão caudal eles possuem forma de agulha, perfil e eixo longitudinal retos, base alargada indistinta da lâmina, sem ornamentação, 250 μm x 30 μm (Fig. 20H). Na franja eles são em forma de agulha, semelhante aos escleritos do botão caudal, mas mais alongados e curvados, pontiagudo tanto na base como na lâmina, 400 μm x 15 μm (Fig. 20I).

Distribuição: Até o momento apenas conhecida como endêmica dos cânions submarinos São Francisco e Japarutuba, que ocorrem ao largo do estado brasileiro de Sergipe, no nordeste brasileiro (Fig. 23). Foram encontrados 1532 indivíduos em 90 amostras, todos ocorrendo em talude, entre 400 e 1300 m de profundidade, sendo que a maioria deles (1441 spms em 73 amostras, correspondendo a 95% do total de indivíduos coletados) em torno de 400 m. O número de indivíduos coletados foi bastante variável, havendo amostras com até 191 spms. Dos 2000 indivíduos encontrados em 387 amostras de caudofoveados coletados pelo projeto MARSEAL, *Prochaetoderma* sp. nov. é a espécie mais abundante encontrada, representado cerca de 75% da abundância do grupo na região.

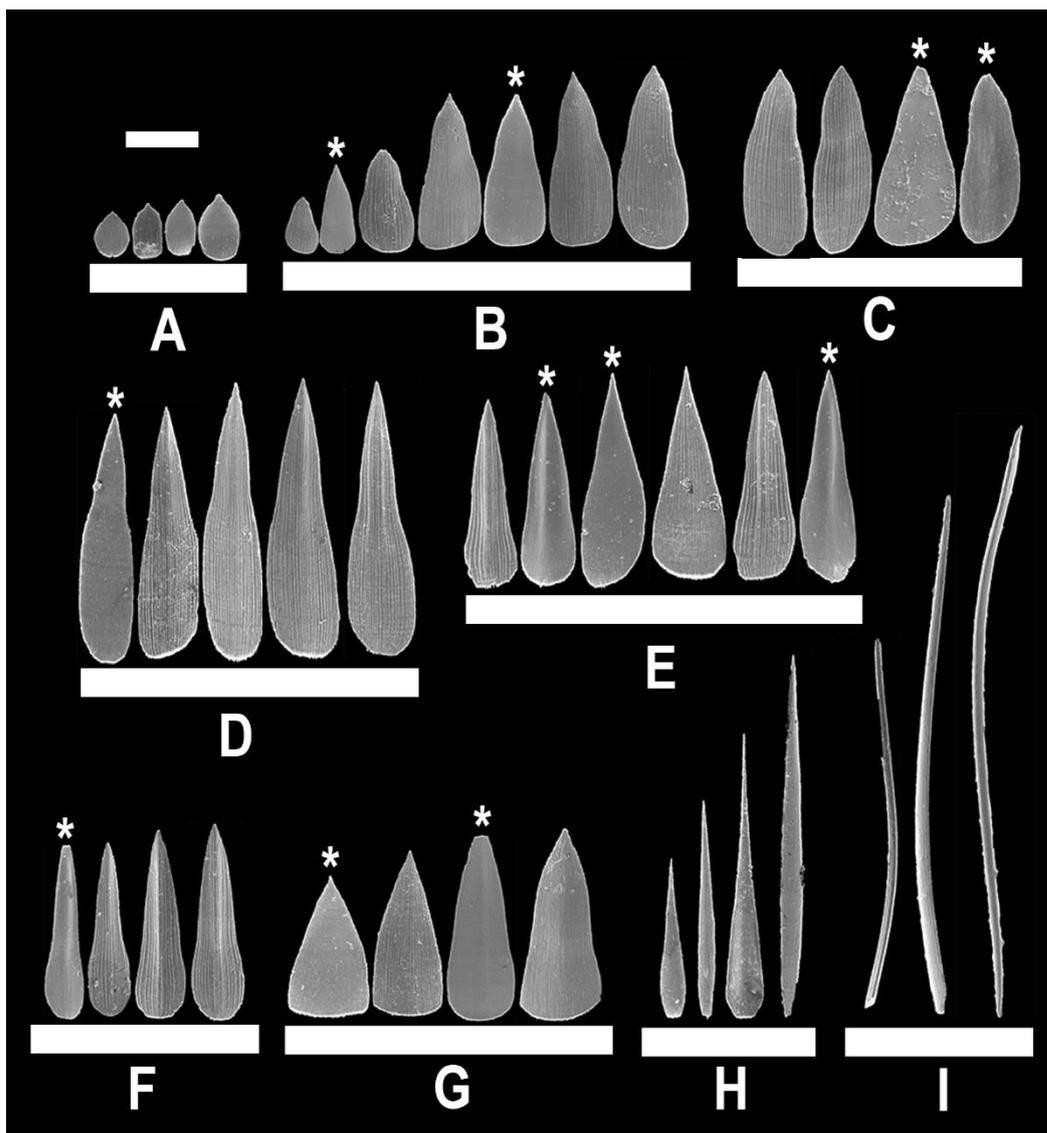


Figura 20: Micrografia em MEV dos escleritos isolados das diferentes partes do corpo: (A) Em torno do disco oral, (B) antério, (C) tronco ventral, (D) tronco lateral, (E) tronco dorsal, (F-G) corpo caudal, (H) botão caudal e (I) franja. Os asteriscos mostram a face voltada para o corpo. Escala = 50 μ m.

Comentários: *Prochaetoderma* sp. nov. é bastante semelhante em forma do corpo à *P. gilrowei* Ivanov & Scheltema, 2008 do Golfo do México e Bacia da Guiana, possuindo tamanhos semelhantes e em algumas variações o corpo cilíndrico característico de *P. gilrowei* (Fig. 18B,F; fig. 16B de IVANOV & SCHELTEMA, 2008), mas podem ser diferenciados principalmente pela forma e escultura dos escleritos. Em *P. gilrowei*, os escleritos do tronco lateral e dorsal possuem estrias bem menos marcadas e são menos alongados quando comparados com *Prochaetoderma* sp. nov. (IVANOV & SCHELTEMA, 2008). A parte dos escleritos, o corpo caudal em *P. gilrowei* é menor e menos destacado do tronco (fig. 16A-C, IVANOV & SCHELTEMA, 2008).

Comparado com outras espécies do gênero, *Prochaetoderma* sp. nov. pode ser facilmente diferenciado de *Prochaetoderma raduliferum* (Kowalevsky, 1901), *Prochaetoderma yongei* Scheltema, 1985, (?) e *Prochaetoderma atlanticum* Scheltema & Ivanov, 2000, ambos com um característico corpo mais alongado. Com relação aos escleritos, *P. raduliferum* e *P. yongei* não possuem a escultura presente em *Prochaetoderma* sp. nov., e, no caso de *P. raduliferum*, a quilha central é mais evidente (SCHELTEMA, 1985; SCHELTEMA & IVANOV, 2000). No caso de (?) *P. atlanticum*, as linhas de crescimento em forma de “V” e forma arredondada são claramente distintas (SCHELTEMA & IVANOV, 2000). *Prochaetoderma iberogallicum* Salvini-Plawen, 1999 (= *Prochaetoderma breve* Salvini-Plawen, 1999, *Prochaetoderma boucheti* Scheltema & Ivanov, 2000 e *Claviderma tricosum* Scheltema & Ivanov, 2000) possui algumas variações de forma de corpo de tronco elíptico semelhantes à *Prochaetoderma* sp. nov. (ver Fig. 19C,E,G; fig. 1A-B de SALVINI-PLAWEN, 1999; fig. 1a de SEÑARIS *et al.*, 2017), porém pode ser diferenciado pelos escleritos com forma geral triangular e sem ornamentação. Com relação a *Prochaetoderma arabicum* Ivanov & Scheltema, 2002, a única espécie do gênero que não ocorre no Oceano Atlântico ou Mar Mediterrâneo, esta pode ser facilmente diferenciada pelo corpo e cauda extremamente finos e pelos escleritos com espessamentos acima e abaixo da cintura (IVANOV & SCHELTEMA, 2002).

Gênero *Niteomica* Ivanov, 1996c

Niteomica captainkiddae Ivanov & Scheltema, 2008

(Fig. 21A-Q, 23)

Material tipo examinado: Holótipo USNM 112614; Parátipos USNM 1137037-1137086, 1137111, 1138670-1138675, 1484986-1484988, 93 spm.

Material adicional examinado: **Alagoas:** SED4-BN6-R3(2-5)-0.3mm, 10°35'09''S, 36°1'35''W, 1000 m, 8/x/2013, “Marseal” col., 1 spm. **Sergipe:** SED3-DN8-R2(0-2)-0.3mm, 10°59'23''S, 36°23'25''W, 1900 m, 12/iii/2013, “Marseal” col., 1 spm; SED3-DN8-R3(0-2)-0.5mm, 10°59'24'' S, 36°23'24''W, 1900 m, 12/iii/2013, “Marseal” col., 1 spm; SED3-EN8-R3(0-2)-0.3mm, 11°10'21''S, 36°43'26''W, 1900 m, 12/iii/2013, “Marseal” col., 1 spm; SED4-EN8-R3(0-2)-0.5mm, 11°10'23''S, 36°43'34''W, 1900 m, 8/x/2013, “Marseal” col., 1 spm; SED4-FN6-R3(2-5)-0.3mm, 11°15'28''S, 36°52'16''W, 1000 m, 8/x/2013, “Marseal” col., 1 spm; SED3-EN6-R1(0-2)-0.5mm,

11°00'39''S, 36°45'41''W, 1000 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 4 stubs com esclerites e 1 stub com radula mandíbulas. **Espirito Santo:** AMB6-CANWN6-R2(0-10), 19°53'31.53"S, 39°32'56.35"W, 1023 m, 13/i/2012, "Ambes" col., 1 spm; AMB8-G6-R1(0-10), 19°03'32.9"S, 37°49'04.82"W, 988 m, 30/i/2012, "Ambes" col., 1 spm; AMB11-A6-R3(0-10), 21°04'37.64"S, 40°08'32.68"W, 1015 m, 8/vi/2013, "Ambes" col., 1 spm; AMB12-CAND6-R3(0-10), 19°37'45.14"S, 39°03'58.75"W, 1050 m, 25/vi/2013, "Ambes" col., 1 spm; AMB12-D6-R3(0-2)(0-10), 19°50'06.01"S, 39°26'34.62"W, 1050 m, 27/vi/2012, "Ambes" col., 1 spm; AMB12-E6-R1(0-10), 19°40'01.46"S, 39°07'21.99"W, 1050 m, 26/vi/2013, "Ambes" col., 1 spm; MZSP 38453, MBT 168, 21°37'S, 40°03'W, 900 m, 07/ix/1970, "W. Besnard" col., 8 spms + 1 lâmina com escleritos. **Rio de Janeiro:** HAB3-A8-R1(2-5), 23°41'10.269"S, 41°16'07.974"W, 986 m, 3/v/2008, "Habitats" col., 1 spm; HAB3-C8-R1(0-2), 23°01'32.621"S, 40°45'23.404"W, 975 m, 22/v/2008, "Habitats" col., 1 spm; HAB3-G8-R1(0-2), 22°07'19.999"S, 39°52'22.205"W, 992.6 m, 15/vi/2008, "Habitats" col., 1 spm; HAB4-B11-R1(0-2), 23°25'19.512"S, 40°35'54.961"W, 2485.4 m, 20/v/2008, "Habitats" col., 1 spm; HAB4-CANG7-R1(0-2), 21°56'11.912"S, 39°57'45.190"W, 705.2 m, 28/v/2008, "Habitats" col., 1 spm; HAB4-CANG7-R3(0-2), 21°56'11.264"S, 39°57'43.702"W, 712.6 m, 28/v/2008, "Habitats" col., 1 spm; HAB4-CANG8-R2(0-2), 21°55'06.677"S, 39°54'32.810"W, 997 m, 27/v/2008, "Habitats" col., 2 spms; HAB4-CANG8-R3(0-2), 21°55'07.367"S, 39°54'30.554"W, 1002.4 m, 28/v/2008, "Habitats" col., 2 spms; HAB6-A7-R2(0-2), 23°39'19.831"S, 41°18'30.234"W, 692.2 m, 24/vi/2008, "Habitats" col., 2 spms; HAB6-CANAC6-R2(0-2), 21°50'03.398"S, 40°06'14.604"W, 469.4 m, 3/vii/2008, "Habitats" col., 3 spms; HAB6-CANAC6-R3(0-2), 21°50'01.998"S, 40°06'13.924"W, 466.8 m, 4/vii/2008, "Habitats" col., 2 spms; HAB6-CANAC8-R1(0-2), 21°45'54.791"S, 39°59'27.498"W, 1023.3 m, 8/vii/2008, "Habitats" col., 7 spms; HAB6-CANAC8-R1(2-5), 21°45'54.791"S, 39°59'27.498"W, 1023.3 m, 8/vii/2008, "Habitats" col., 1 spm + 1 stub com 1 spm; HAB6-CANAC8-R2(0-2), 21°45'54.521"S, 39°59'25.588"W, 1031.7 m, 9/vii/2008, "Habitats" col., 2 spms; HAB6-CANAC8-R2(2-5), 21°45'54.521"S, 39°59'25.588"W, 1031.7 m, 9/vii/2008, "Habitats" col., 1 spm; HAB6-CANAC8-R3(0-2), 21°45'54.051"S, 39°59'26.488"W, 1035 m, 10/vii/2008, "Habitats" col., 3 spms; HAB6-D7-R1(0-2), 22°36'27.105"S, 40°22'29.585"W, 697.9 m, 14/vii/2008, "Habitats" col., 4 spms; HAB6-D7-R2(0-2), 22°36'27.325"S, 40°22'29.335"W, 700 m, 15/vii/2008, "Habitats" col., 2 spms; HAB6-D7-R2(2-5), 22°36'27.325"S, 40°22'29.335"W, 700 m, 15/vii/2008, "Habitats" col., 1 spm; HAB7-F7-R3(0-2), 22°20'50.760"S, 40°02'58.183"W,

705.2 m, 8/vii/2008, “Habitats” col., 7 stubs com rádula e escleritos; HAB7-H7-R2(0-2), 21°41'11.649"S, 40°02'20.690"W, 699.4 m, 7/vii/2008, “Habitats” col., 4 spms; HAB7-I6-R1(0-2), 21°13'38.156"S, 40°14'58.124"W, 417.6 m, 6/vii/2008, “Habitats” col., 1 spm; HAB7-I7-R2(0-2), 21°11'03.022"S, 40°12'19.168"W, 790.2 m, 5/vii/2008, “Habitats” col., 1 spm; HAB8-B7-R2(0-2), 23°13'2.799"S, 40°57'37.798"W, 741.6 m, 28/i/2009, “Habitats” col., 1 spm; HAB8-B8-R1(0-2), 23°13'48.724"S, 40°55'53.562"W, 1001.4 m, 16/i/2008, “Habitats” col., 4 stubs com rádula e escleritos; HAB8-CANG9-R3(0-2), 21°43'44.655"S, 39°55'17.604"W, 1300 m, 13/ii/2009, “Habitats” col., 1 spm; HAB8-D7-R2(0-2), 22°36'25.297"S, 40°22'30.554"W, 695.5 m, 29/i/2009. “Habitats” col., 1 spm; HAB9-CANAC7-R2(0-2), 21°47'26.548"S, 40°01'55.301"W, 780 m, 6/ii/2009, “Habitats” col., 2 spms; HAB9-CANAC7-R3(0-2), 21°47'26.692"S, 40°01'55.481"W, 775 m, 6/ii/2009, “Habitats” col., 2 spms; HAB9-CANAC8-R1(0-2), 21°45'54.806"S, 39°59'27.372"W, 1030 m, 6/ii/2009, “Habitats” col., 1 spm; HAB9-CANAC8-R3(0-2), 21°45'54.810"S, 39°59'27.382"W, 1030 m, 6/ii/2009, “Habitats” col., 1 spm; HAB9-CANG7-R1(0-2), 21°56'11.947"S, 39°57'45.083"W, 720 m, 7/ii/2009, “Habitats” col., 1 spm; HAB9-CANG8-R1(5-10), 21°55'07.158"S, 39°54'31.381"W, 998 m, 7/ii/2009, “Habitats” col., 1 spm; HAB9-CANG8-R2(0-2), 21°55'07.018"S, 39°54'31.298"W, 996.9 m, 7/ii/2009, “Habitats” col., 2 spms; HAB9-CANG8-R3(0-2), 21°55'07.349"S, 39°54'31.683"W, 996 m, 8/ii/2009, “Habitats” col., 1 spm; HAB9-E7-R2(0-2), 22°27'02.594"S, 40°09'50.408"W, 701 m, 30/1/2009, “Habitats” col., 3 spms; HAB9-G8-R2(0-2), 22°07'19.885"S, 39°52'22.079"W, 1003 m, 8/ii/2009, “Habitats” col., 1 spm; HAB9-H7-R2(0-2), 21°41'12.557"S, 40°01'56.073"W, 702.1 m, 6/ii/2009, “Habitats” col., 1 spm; HAB9-H7-R3(0-2), 21°41'12.521"S, 40°01'56.515"W, 702 m, 6/ii/2009, “Habitats” col., 1 spm; HAB9-H8-R1(0-2), 21°40'16.833"S, 39°58'06.138"W, 1005.8 m, 6/ii/2009, “Habitats” col., 1 spm.

Distribuição: *Niteomica captainkiddae* foi originalmente registrada para os taludes continentais da Carolina do Norte, Florida, Golfo do México e Bacia da Guiana, ocorrendo em profundidades que variam entre 289 e 1875 m. Neste trabalho, encontramos novos registros para a costa brasileira, a partir de uma amostra de 103 spms encontrados em 63 lotes, coletados ao largo dos estados de Alagoas (1 spms em 1 lotes), Sergipe (7 spms em 6 lotes), Espírito Santo (14 spms em 7 lotes) e Rio de Janeiro (81 spms em 49 lotes), que aumentam o limite sul de distribuição geográfica de *N. captainkiddae* (Fig.

23). Os registros da costa brasileira também aumentam levemente o limite inferior de distribuição batimétrica para 1900 m. O número de espécimes por lote variou entre 1 e 6.

Comentários: A descrição completa e diagnose desta espécie é fornecida em IVANOV & SCHELTEMA (2008), com algumas notas adicionadas em seguida. Os espécimes coletados na costa brasileira possuem tamanho e aparência externa semelhante aos tipos depositados no USNM (Fig. 21A-D), com pequenas diferenças. Jovens podem ter uma cauda pequena ou serem quase arredondados com cauda inconspícua, exceto pelos longos escleritos da franja (Fig. 21D). Os adultos são mais alongados, com ou sem cauda inconspícua, dependendo da disposição dos escleritos entre o tronco e o corpo caudal (Fig. 21A-C). Os dentes radulares (73 μm de comprimento x 21 μm de largura; Fig. 21E) e as mandíbulas (370 μm de comprimento x 184 μm de largura; Fig. 21F) analisadas dos espécimes brasileiros são muito similares com as lâminas observadas dos parátipos, mas menores, e em alguns dentes é difícil ver a membrana serrilhada na base. No material brasileiro os escleritos são menores (Fig. 21G-Q), exceto em torno do disco oral (Fig. 21G), botão caudal (Fig. 21O) e alguns escleritos do tronco dorsal (Fig. 21Q), mas a maioria apresenta a mesma forma e escultura, embora o perfil da base do esclerito seja mais curvado (Fig. 21K,Q). Variações adicionais podem ser vistas nos escleritos do tronco anterior ventral, franja e corpo caudal. Em alguns escleritos do tronco anterior ventral, a cintura é bastante marcada, com uma constrição ocorrendo entre a base e a lâmina, 230 μm de comprimento x 80 μm de largura (Fig. 21J). No corpo caudal, os escleritos podem possuir uma base mais longa e elíptica, lâmina com menos da metade do comprimento do esclerito e com uma transição mais gradual entre a base e a lâmina, 340 μm de comprimento x 70 μm de largura (Fig. 21N; comparado com fig. 15J de IVANOV & SCHELTEMA, 2008). Na franja, o bulbo da base pode ser mais marcado da lâmina e são menores que os das lâminas de parátipos do USNM, 420 μm de comprimento x 30 μm de largura (Fig. 21P; comparado com fig. 15L de Ivanov & Scheltema, 2008).

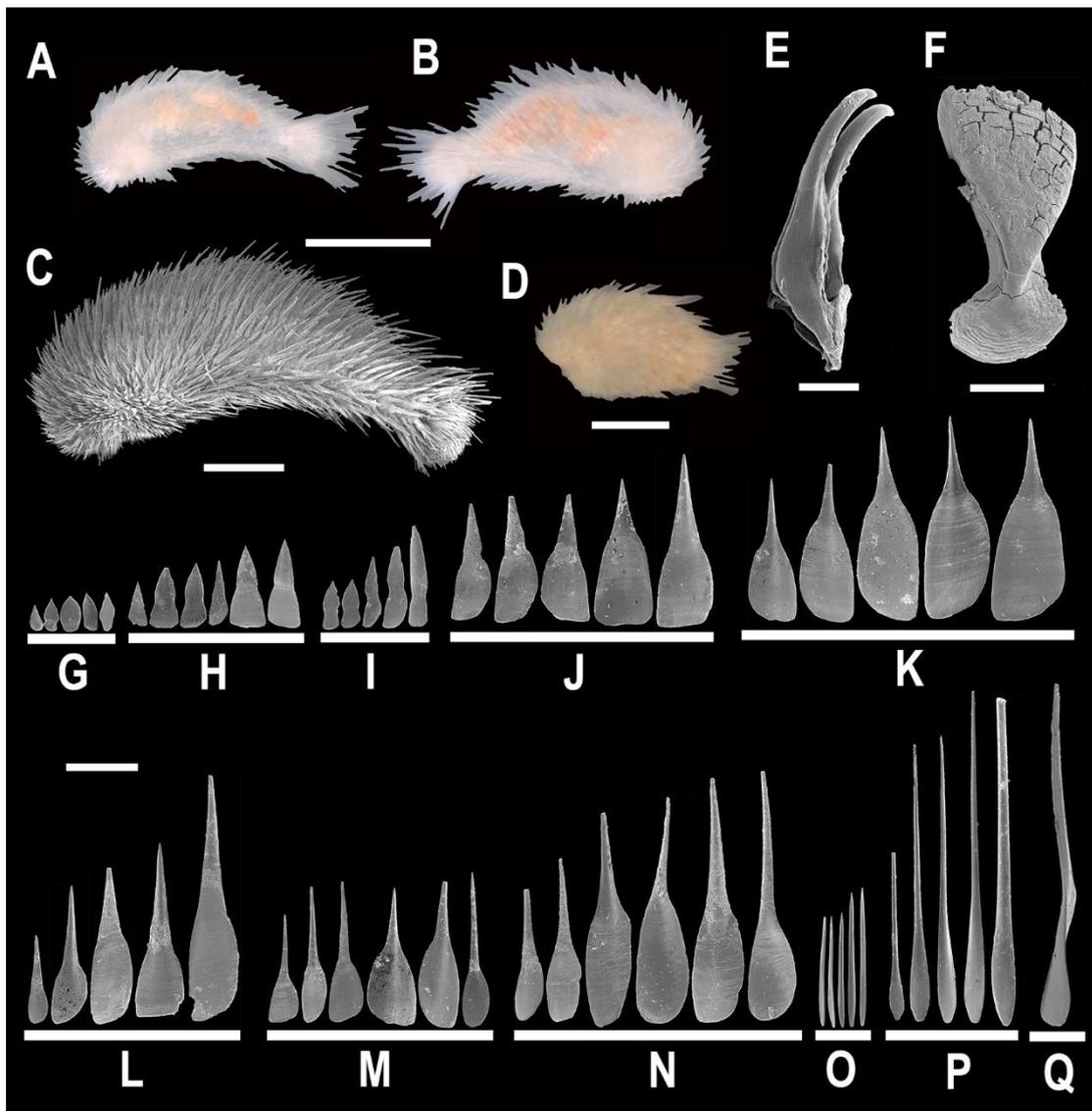


Figura 216: *Niteomica captainkiddae* Ivanov & Scheltema (2008). (A) Vista esquerda de um indivíduo do lote SED3-EN8-R3(0-2). (B) Vista direita de um indivíduo do lote SED4-EN8-R3(0-2). (C) Vista esquerda em MEV de um indivíduo do lote HAB6-CANAC8-R1(2-5). (D) Vista esquerda de um indivíduo do lote HAB7-B6-R3(Ag.sif.). (E) Dentes radulares em MEV de um indivíduo do lote SED3-EN6-R1(0-2). (F) Vista Abfrontal em MEV de uma mandíbula do mesmo indivíduo de (E). (G-Q) Micrografia em MEV dos escleritos das diferentes partes do corpo: (G) Em torno do disco oral, (H) antério ventral, (I) antério dorsal, (J) tronco anterior ventral, (K) tronco anterior dorsal, (L) tronco posterior ventral, (M) tronco posterior dorsal, (N) corpo caudal, (O) botão caudal, (P) franja, (Q) Perfil de um esclerito do Tronco. Escalas: (A-B) e (C) = 500 μ m, (D) = 200 μ m, (E) = 20 μ m, (F) e (G-Q) = 100 μ m.

Gênero *Claviderma* Scheltema & Ivanov, 2000

Claviderma amplum Ivanov & Scheltema, 2008

(Fig. 23)

Material examinado: **Alagoas:** SED3-AN6-R1(2-5), 10°21'24''S, 35°53'38''W, 1000 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 2 spms. **Sergipe:** SED3-DN6-R3(2-5), 10°56'19''S, 36°28'45''W, 1000 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-HN6-R1(2-5), 11°38'59''S, 37°11'42''W, 1000 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED4-HN6-

R3(2-5), 11°38'59''S, 37°11'42''W, 1000 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm; SED3-CN4-R2(0-2), 10°37'09''S, 36°20'25''W, 400 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 2 spms; SED3-EN7-R3(0-2), 11°02'22''S, 36°44'09''W, 1300 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm.

Distribuição: *Claviderma amplum* foi descrito originalmente para o sudeste da Florida, Golfo do México e Bacia da Guiana, no talude continental superior em profundidades de 293 m a 1093 (IVANOV & SCHELTEMA, 2008). Posteriormente, CORRÊA *et al.* (2018) registraram a espécie na costa sudeste brasileira e ampliaram os limites de distribuição batimétrica para 149-1035 m. Com os registros no nordeste brasileiro, para os estados de Alagoas (2 spms em 1 lote) e Sergipe (7 spms em 6 lotes), uma lacuna na distribuição geográfica é preenchida, e o limite inferior de distribuição batimétrica é ampliado para 1300 m (Fig. 23).

Claviderma crassum Ivanov & Scheltema, 2008
(Fig. 23)

Material examinado: **Carolina do Norte:** MCZ, Duke station 3417, 34°15.8'N, 75°46.7'W, 650 m, 29/xi/1965, 2 spm + 1 lâmina com escleritos. **Sergipe:** SED3-DN6-R3(2-5), 10°56'19''S, 36°28'45''W, 1000 m, 12/iii/2013, "Marseal" col., 1 spm.

Distribuição: *Claviderma crassum* foi descrito baseado em espécimes coletados na Bacia de Guiana, entre 508 e 1456 m (IVANOV & SCHELTEMA, 2008), e posteriormente registrado na costa sudeste brasileira (CORRÊA *et al.*, 2018). Neste trabalho, os espécimes coletados na Carolina do Norte ampliam o limite norte de distribuição geográfica desta espécie, e o espécime coletado na costa nordeste brasileira, ao largo do estado de Sergipe preenche uma lacuna existente em sua distribuição (Fig. 23).

Claviderma virium Corrêa, Miranda, & Passos, 2018
(Fig. 22A-K, 23)

Material tipo examinado: Holótipo ZUEC APL 257.

Material adicional examinado: **Carolina do Norte:** MCZ, Duke station 3417, 34°15.8'N, 75°46.7'W, 650 m, 29/xi/1965, 2 spm + 1 lâmina com escleritos. **Bacia da Guiana:** USNM 1604293, 7°45'18''N, 54°24'W, 508-523 m, 28/ii/1972, "Knorr R/V" col., 4 spm + 7 lâminas com escleritos. **Alagoas:** SED3-AN6-R2(2-5), 10°21'24''S, 35°53'38''W,

1000 m, 12/iii/2013, “Marseal” col., 1 spm. **Sergipe:** SED3-CN7-R1(0-2), 10°43’43’’S, 36°11’45’’W, 1300 m, 12/iii/2013, “Marseal” col., 1 spm; SED3-EN6-R1(0-2)-0.3mm, 11°00’40’’S, 36°45’44’’W, 1000 m, 12/iii/2013, “Marseal” col., 2 spms; SED3-EN7-R1(0-2)-0.3mm, 11°02’22’’S, 36°44’09’’W, 1300 m, 12/iii/2013, “Marseal” col., 1 spm; SED3-FN6-R1(0-2)-0.5mm, 11°15’27’’S, 36°52’15’’W, 1000 m, 12/iii/2013, “Marseal” col., 1 spm; SED3-FN6-R1(0-2)-0.3mm, 11°15’27’’S, 36°52’15’’W, 1000 m, 12/iii/2013, “Marseal” col., 1 spm; SED3-GN6-R2(0-2), 11°26’38’’S, 37°02’22’’W, 1000 m, 12/iii/2013, “Marseal” col., 1 spm; SED3-DN6-R3(2-5)-0.5mm, 10°56’19’’S, 36°28’45’’W, 1000 m, 12/iii/2013, “Marseal” col., 1 spm; SED3-HN6-R1(2-5), 11°38’59’’S, 37°11’42’’W, 1000 m, 12/iii/2013, “Marseal” col., 1 spm; SED3-EN7-R2(2-5)-0.3mm, 11°02’22’’S, 36°44’09’’W, 1300 m, 12/iii/2013, “Marseal” col., 1 spm; SED4-EN7-R2(0-2)-0.5mm, 11°02’24’’S, 36°44’11’’W, 1300 m, 8/x/2013, “Marseal” col., 1 spm; SED4-CN6-R2(2-5), 11°26’38’’S, 37°02’22’’W, 1000 m, 12/iii/2013, “Marseal” col., 1 spm; SED4-EN7-R2(2-5), 11°02’24’’S, 36°44’11’’W, 1300 m, 8/x/2013, “Marseal” col., 1 spm; SED4-EN7-R3(2-5)-0.5mm, 11°02’24’’S, 36°44’11’’W, 1300 m, 8/x/2013, “Marseal” col., 1 spm; SED4-FN6-R2(2-5), 11°15’27’’S, 36°52’15’’W, 1000 m, 8/x/2013, “Marseal” col., 1 spm; SED4-GN6-R1(2-5)-0.5mm, 11°26’40’’S, 37°02’23’’W, 1000 m, 8/x/2013, “Marseal” col., 1 spm; SED4-HN6-R2(2-5), 11°38’59’’S, 37°11’42’’W, 1000 m, 8/x/2013, “Marseal” col., 1 spm; SED4-HN6-R3(5-10), 11°38’59’’S, 37°11’42’’W, 1000 m, 8/x/2013, “Marseal” col., 1 spm; SED4-GN6-R2(2-5), 11°26’40’’S, 37°02’23’’W, 1000 m, 8/x/2013, “Marseal” col., 4 lâminas com escleritos, radula e mandíbulas; SED4-CN6-R2(5-10), 10°42’57’’S, 36°14’53’’W, 1000 m, 8/x/2013, “Marseal” col., 1 spm.

Distribuição: *Claviderma virium* foi descrito originalmente para o talude continental dos estados do Rio de Janeiro e Espírito Santo, costa sudeste brasileira no Atlântico ocidental, ocorrendo entre 349 e 1309 m (CORRÊA *et al.*, 2018). Neste trabalho, com os registros nos estados de Alagoas (1 spm em 1 lote) e Sergipe (20 spms em 19 lotes), no nordeste brasileiro, Bacia da Guiana (5 spms em 1 lote) e na Carolina do Norte, na costa leste dos Estados Unidos (2 spms em 1 lotes), o limite norte de distribuição desta espécie é ampliado (Fig.23).

Comentários: A descrição e diagnose completa desta espécie estão contidas em CORRÊA *et al.* (2018). Algumas observações são adicionadas em seguida. CORRÊA *et al.* (2018,

p. 21, fig. 6a) fornecem o número equivocado do Holótipo na legenda da figura do artigo original. Cinco espécimes da Bacia da Guiana foram encontrados em meio aos parátipos do lote USNM 1138693 de *Cl. crassum* (MIRANDA *et al.*, 2020). A aparência externa dos espécimes analisados da Carolina do Norte (Fig. 22A-B), nordeste brasileiro (Fig. 22C-D) e Bacia da Guiana (Fig. 22E-F) são semelhantes à descrição original, com os espécimes da Bacia da Guiana sendo particularmente grandes, até 6 mm de comprimento (Fig. 22F). Em um espécime da Carolina do Norte (Fig. 22B) é possível ver a mandíbula exposta. Os espécimes do nordeste são bastante variáveis em morfologias, havendo indivíduos com forma mais comum de *Cl. virium* (Fig. 22C) e indivíduos com o tronco mais curto e a transição mais gradual entre o tronco e o corpo caudal, às vezes imperceptível (Fig. 22D). O disco oral (Fig. 22A,E) é bipartido lateralmente, com a boca ocorrendo entre as partes do disco oral. Os escleritos (Fig. 22G-K) apresentam forma geral e escultura semelhantes ao descrito em CORRÊA *et al.* (2018). No antério, os escleritos podem ter até 4 µm de espessura, espessado medialmente (Fig. 22G); No tronco ventral, os escleritos podem ter até 6 µm de espessura, sendo espessado medialmente na base (Fig. 22H); no tronco dorsal, a espessura pode chegar até 8 µm, espessado medialmente na lâmina (Fig. 22I); no corpo caudal, os escleritos podem ter até 8 µm de espessura, espessado medialmente na lâmina (Fig. 22J) e no botão caudal podem ter até 8 µm de espessura, com espessamento mediano gradual ao longo de todo o esclerito (Fig. 22K).

Discussão

Dentre os Aplacophora-Caudofoveata, Prochaetodermatidae se destaca como um grupo bastante particular. Possuem uma grande importância com relação à biodiversidade e ecologia de organismos bentônicos de ambiente de mar profundo, podendo superar em alguns lugares a abundância de outros grupos representativos, como gastrópodes, bivalves e “poliquetas” (SCHELTEMA, 1997; SCHELTEMA & IVANOV, 2009). Em virtude dessas características, sua fauna costuma ser mais bem caracterizada em áreas mais exploradas, como as costas europeias (SALVINI-PLAWEN, 1972, 1999; SCHELTEMA, 1985; SCHELTEMA & IVANOV, 2000), leste do Estados Unidos (SCHELTEMA, 1985, 1987; SCHELTEMA & IVANOV, 2009) e Golfo do México (IVANOV & SCHELTEMA, 2008, 2009).

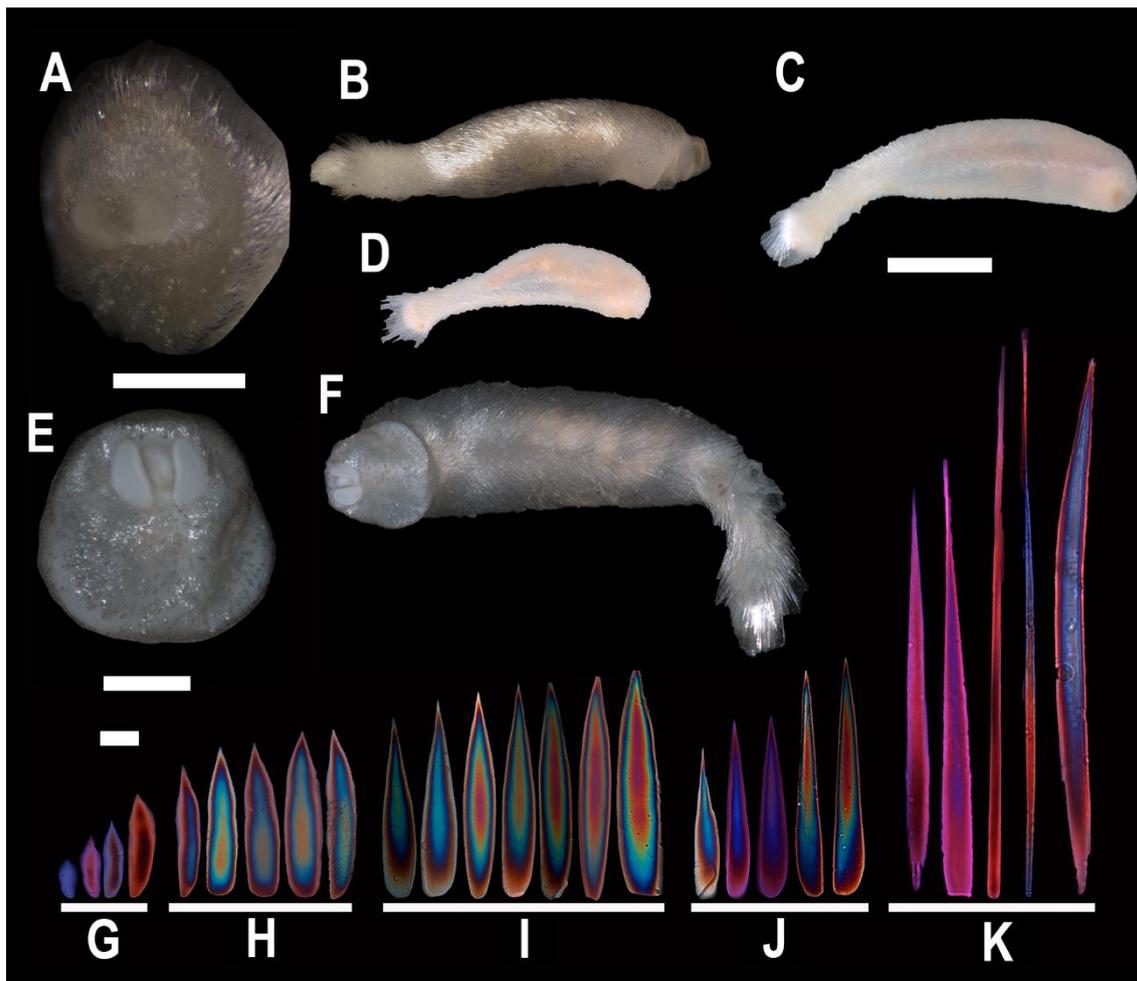


Figura 172: *Claviderma virium* Corrêa, Miranda & Passos, 2018. (A) Disco oral de um indivíduo do lote Duke stn. 3417 (MCZ). (B) Vista direita de um segundo indivíduo do mesmo lote que (A). (C) Vista direita de um indivíduo do lote SED3-DN6-R3(2-5). (D) Vista lateral direita de um indivíduo do lote SED4-AN6-R2(2-5). (E) Disco oral de um indivíduo do lote USNM 1604293. (F) Vista ventral do mesmo indivíduo de (E). (G-K) Birrefringência dos escleritos das diferentes partes do corpo: (G) antério, (H) tronco ventral, (I) tronco dorsal, (J) corpo caudal, (K) botão caudal. Escalas: (A) e (E) = 400 μ m, (B-D, F) = 1 mm, (G-K) = 50 μ m.

Por outro lado, ainda existem regiões em que os Prochaetodermatidae são pouco conhecidos, como as Bacias Brasileira (SCHELTEMA, 1985; IVANOV & SCHELTEMA, 2008; CORRÊA *et al.*, 2018), Argentina (SCHELTEMA, 1985; IVANOV & SCHELTEMA, 2008), e Uruguia (SCARABINO, 2003), assim como registros não específicos, como na costa do Caribe Colombiano (GRACÍA *et al.*, 2013). Tendo em vista essas lacunas, IVANOV & SCHELTEMA (2008) sugerem uma possível quebra de diversidade de Aplacophora entre as latitudes 8°S e 36°S abarcando a maior parte da costa brasileira, baseado em uma revisão das espécies de Prochaetodermatidae. CORRÊA *et al.* (2014), a partir de registros de duas espécies de Chaetodermatidae para a Bacia de Campos, no sudeste brasileiro (*Falcidens targatus* Salvini-Plawen, 1992 & *F.*

acutargatus Salvini-Plawen, 1986) comentam que no Brasil existe uma fauna bastante rica e diversa de Aplacophora, contrariando essa hipótese, sendo reforçado por registros posteriores de outras cinco espécies, incluindo três espécies de Prochaetodermatidae, *Cl. amplum*, *Cl. crassum* e *Cl. virium* (CORRÊA *et al.*, 2018; PASSOS *et al.*, 2018, 2019, 2021). Nesse sentido, os registros de duas espécies ainda não registradas para o Brasil (*Prochaetoderma* sp. nov. e *N. captainkiddae*), como também a ampliação da distribuição de outras três espécies previamente descritas, mostram que a fauna da região é bem diversa e que a quebra de diversidade proposta era fruto de uma falta de amostragem na região, obstáculos que só começaram a ser superados recentemente.

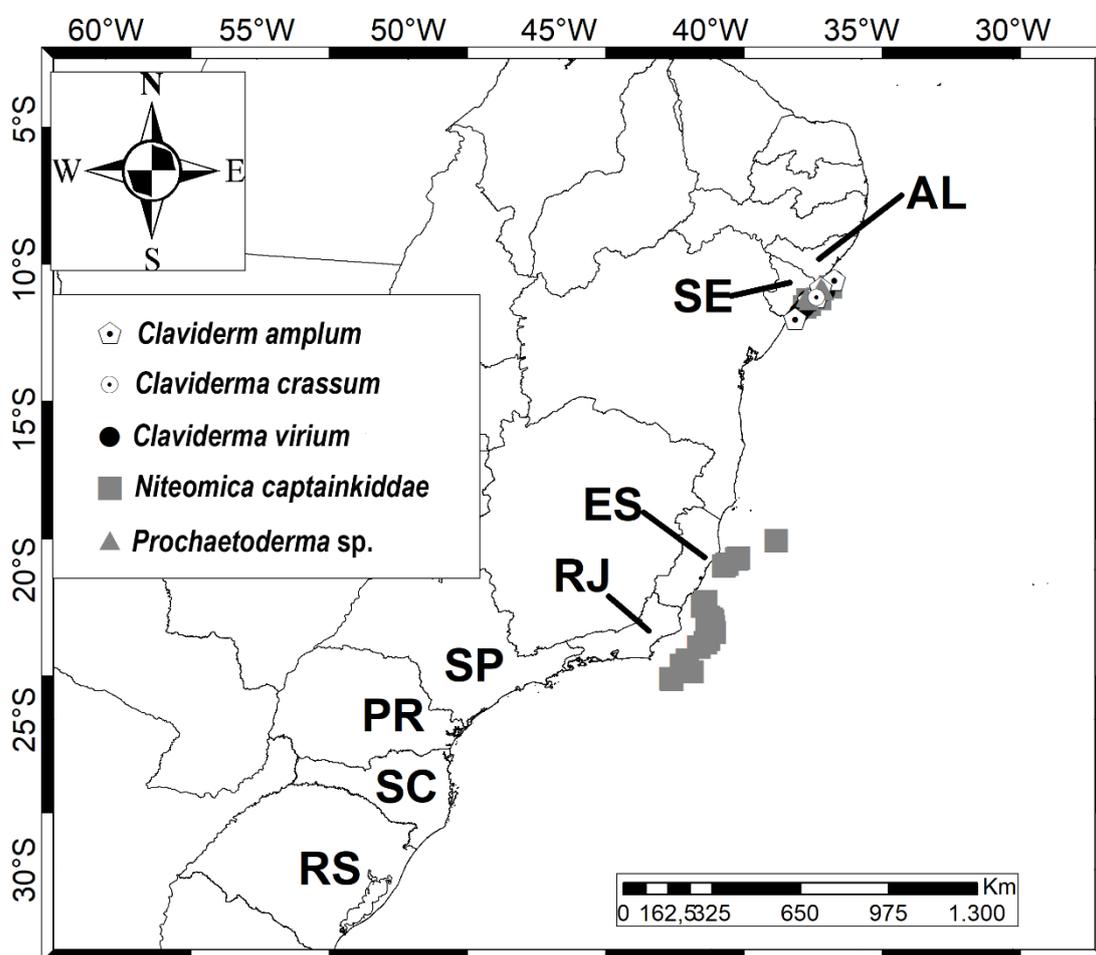


Figura 18: Pontos de ocorrência das espécies de Prochaetodermatidae registradas na costa brasileira. Legendas: AL – Alagoas, ES – Espírito Santo, PR – Paraná, RJ – Rio de Janeiro, RS – Rio Grande do Sul, SC – Santa Catarina, SE – Sergipe, SP – São Paulo.

Prochaetodermatidae são conhecidos como habitantes de águas profundas, onde são abundantes e podem ter uma ampla distribuição (SCHELTEMA, 1985; SCHELTEMA & IVANOV, 2000; SALVINI-PLAWEN & GARCÍA-ÁLVAREZ, 2014). CORRÊA *et al.* (2018) comenta que no Oceano Atlântico, os Prochaetodermatidae com ampla distribuição batimétrica tendem a possuir maior amplitude geográfica. Nesse sentido, as espécies registradas nesse trabalho reforçam esse padrão geográfico. Das cinco espécies registradas aqui, quatro delas ocorrem no Atlântico Norte, ao passo que apenas *Prochaetoderma* sp. nov. é endêmica de cânions submarinos do nordeste brasileiro, ocorrendo majoritariamente em torno de 400 m, embora esta espécie não ocorra em uma amplitude batimétrica (400-1300 m).

No Oceano Atlântico Sul, espécies com forma do corpo, escleritos e características ecológicas semelhantes já foram registradas em latitudes semelhantes, como *Cl. compactum* Ivanov & Scheltema, 1008 da Bacia Argentina e *Cl. brevicaudatum* Scheltema & Ivanov, 2000 da Bacia do Cabo, e *Cl. virium* do Atlântico Ocidental e *Cl. gladiatum* Salvini-Plawen, 1992 no Atlântico Oriental, ambos com ampla distribuição batimétrica (SALVINI-PLAWEN, 1992; SCHELTEMA & IVANOV, 2000; CORRÊA *et al.*, 2018), podendo essas espécies representar grupos irmãos a serem testados em estudos filogenéticos (CORRÊA *et al.*, 2018).

No Atlântico Ocidental, *Prochaetoderma* sp. nov. se mostrou semelhante em morfologia do corpo, escleritos e distribuição batimétrica à *P. gilrowei* do Golfo do México e Bacia da Guiana, podendo representar mais um caso de espécies irmãs separadas por alguma barreira geográfica ainda não reconhecida. Para espécies costeiras, já é reconhecida a barreira dos rios Amazonas e Orinoco, que separa alguns grupos das faunas brasileira e caribenha (HOORN *et al.*, 1995; FLOETER *et al.*, 2008). Mais estudos são necessários para entender se essa barreira pode existir para animais de grandes profundidades.

Duas espécies, *Cl. crassum* e *Cl. virium*, não possuem registros até o presente momento dentro do Mar do Caribe e no Golfo do México, onde mesmo em coletas quantitativas realizadas pelo projeto NRDA ao largo do Texas não foram encontrados espécimes dessas duas espécies, nem em estudos prévios (IVANOV & SCHELTEMA, 2008), com essas espécies ocorrendo na Bacia da Guiana e na Carolina do Norte. Nesse sentido, o arco de ilhas do Caribe parece agir como uma barreira biogeográfica, impedindo que essas espécies ocupem essa região.

Os Prochaetodermatidae parecem possuir uma ou duas espécies dominantes nas diferentes regiões que ocorrem do Atlântico Ocidental. Na Bacia da América do Norte, *P. yongei* and *S. clenchi* foram registrados como numericamente abundantes em alguns lugares, com a abundância equivalente a outros grupos de invertebrados bentônicos (SCHELTEMA, 1985, 1997). No Golfo do México, *Ch. cuspidatum* Ivanov & Scheltema, 2008 foi achado em altas densidades, enquanto na Bacia Argentina *Cl. compactum* se mostra como uma espécie bastante abundante, com estações contendo 325 indivíduos (IVANOV & SCHELTEMA, 2008). Prochaetodermatidae também parecem se mostrar abundantes na Bacia da Guiana, com 8 espécies encontradas para a região, embora coletas com enfoque quantitativo ainda não foram realizadas (IVANOV & SCHELTEMA, 2008). Nesse sentido, a costa nordeste brasileira se mostra com um padrão semelhante ao dessa região, com 5 espécies descritas, e havendo uma dominância de *Prochaetoderma* sp. nov., representando 76% dos espécimes coletados. Por outro lado, na costa sudeste brasileira o cenário se inverte, com uma maior dominância de Chaetodermatidae, representado principalmente por *F. australocaudatus*, que pode representar cerca de 30% dos espécimes coletados na região (PASSOS *et al.*, 2018).

Os Aplacophora Prochaetodermatidae estão se mostrando como um grupo com novos e interessantes padrões para serem revelados a partir do acesso a novos materiais de regiões ainda pouco exploradas. Esse é o caso do Oceano Atlântico Ocidental. O achado de 4 novas ocorrências de espécies para a região, assim como uma nova espécie endêmica de cânions submarinos do nordeste brasileiro, revela que os padrões de distribuição dessa família são mais complexos do que se imaginava. Com isso este estudo gera um avanço para uma melhor compreensão desses pequenos animais de mar profundo ainda pouco conhecidos.

CAPÍTULO 4

Type specimens of Caudofoveata (Mollusca, Aplacophora) in the molluscan collections of the National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, and of the Museum of Comparative Zoology, Harvard University

Running Head: Caudofoveate type specimens

Abstract

The type material of Caudofoveata (Aplacophora) deposited in the molluscan collections of the National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (USNM), and of the Museum of Comparative Zoology, Harvard University (MCZ), USA, are listed. An extensive analysis of the databases and a curatorial revision of all lots from both collections were made, including an examination of material from Dr. Amelie Scheltema's personal collections, recently donated and under curation in the MCZ. A total of 2313 specimens from 378 lots with type lots representing 33 nominal species group taxa was found. Of these, 2275 specimens from 358 lots representing 27 species are held in the USNM (22 holotypes, 2 syntypes and 334 paratypes) and 38 specimens from 20 lots representing 7 species are in the MCZ (5 syntypes, 9 paratypes, 3 paralectotypes, 3 doubtful paralectotypes). Some taxonomical notes about these species and their type-materials are provided.

Keywords: Nomenclature, malacology, biodiversity, morphology, collections

Introduction

Caudofoveate aplacophoran mollusks are a group that has provoked recent interest, due to their importance for phylogenetic (Kocot *et al.* 2011; Mikkelsen *et al.* 2018, 2019) and biogeographical (Scheltema 1985; Ivanov & Scheltema 2008; Corrêa *et al.* 2014, 2018) studies. Despite this interest, most of the included genera and families require systematic revision of their status and circumscription (e. g. Mikkelsen & Todt 2018; Mikkelsen *et al.* 2019) and little has been published on the type material of the included species (Stasek 1966; Boyko & Sage III 1996; Glaubrecht *et al.* 2005), with the status of many type specimens considered as unknown or lost. Following recommendation 72F.4 of the International Code of Zoological Nomenclature (ICZN 1999), which encourages the publication of lists of type specimens housed in scientific institutions, this paper presents a list of the type materials deposited in the molluscan collections of the National Museum of Natural History of Smithsonian Institution, and in the Museum of Comparative Zoology of Harvard University, USA.

Material and Methods

To locate putative type material of caudofoveates, the collections databases of USNM (<https://collections.nmnh.si.edu/search/iz/>) and MCZ (<https://mczbase.mcz.harvard.edu/>) were searched for items indicating their type status, together with consultation of relevant literature (e. g. Heath 1911, 1918; Scheltema 1985; Ivanov & Scheltema 2001, 2008) and an exhaustive examination of dry and wet collections in both institutions. This included the recently-donated personal collections of Dr. Amelie Scheltema of the Woods Hole Oceanographic Institution, under curation in the MCZ.

The classification of Caudofoveata has been debated and divergent among authors (e. g. Salvini-Plawen 1978, 1984; Ivanov 1981; Todt *et al.* 2008; Salvini-Plawen & García-Álvarez 2014; Mikkelsen & Todt 2018; Mikkelsen *et al.* 2019), and it is beyond the scope of this paper to discuss this matter. Thus, in the present paper a more traditional classification was adopted for the family level (e.g. Salvini-Plawen 1968a, 1970); for the genera of Prochaetodermatidae the works of Scheltema (1985), Ivanov (1996) and Scheltema & Ivanov (2000) were the main sources, and Lovén (1844) and Salvini-Plawen (1968a) for the genera of Chaetodermatidae. The species are listed alphabetically, according to the current systematic position by family and genus, with data on the original description and type locality, the status of the type specimens (holotype, paratype, paralectotype, syntype) and their lot numbers, with additional information and comments on taxonomy (when necessary).

Abbreviations. CAS (California Academy of Sciences, San Francisco, CA, USA), LACM (Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles, USA), MCZ (Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, MA, USA), USNM (National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington DC, USA).

Results and Discussion

A total 2313 specimens from 378 lots with type lots representing 33 nominal species group taxa was found, distributed in the collections as follows: 2275 specimens from 358 lots representing 27 species are in the USNM (22 holotypes, 2 syntypes and 334 paratypes); and 38 specimens from 20 lots representing 7 species are in the MCZ (5 syntypes, 9 paratypes, 3 paralectotypes and 3 doubtful paralectotypes).

Systematic catalog

Family Chaetodermatidae Théel, 1875

Genus *Chaetoderma* Lovén, 1844

Type species. *Chaetoderma nitidulum* Lovén, 1844, by monotypy.

abidjanense Scheltema, 1976; *Chaetoderma*

Chaetoderma abidjanense Scheltema, 1976: 227–230; figs. 1, 2, 3A-C; tabs. 1, 2; pl. 1.

Type locality. Off Ivory Coast (5°10.3'N, 4°05'W), West Africa, 80 m.

Type material. Holotype USNM 760629; paratype USNM 760631 (1 spm, posterior fragment).

Remarks. Scheltema (1976) recorded that the description of this species was based on examination of two entire specimens (holotype USNM 760629 and paratype USNM 760630) and a fragment of a third animal (paratype USNM 760631). The radula and the sclerites were extracted from paratype USNM 760630 (Scheltema, 1976: figs. 1, 2, pl. 1a-h), but neither slides, pin stubs or the remaining body parts of this specimen were located in the collection of the USNM.

attenuatum* Heath, 1911; *Chaetoderma

Chaetoderma attenuatum Heath, 1911: 43, 55–59; pl. 4, figs. 3, 10; pl. 5, fig. 1; pl. 12, fig. 4; pl. 25, figs. 1–10; pl. 36, fig. 2; pl. 37, fig. 8.

Current taxonomic status. Synonym of *Chaetoderma argenteum* Heath, 1911.

Type locality. vicinity of Prince Wales Island (~56°42'N, 132°25'W), Alexander Archipelago, Southeast Alaska, USA, 61–66 fathoms (87–94 m).

Type material. paratypes MCZ 302673 (1 spm + 5 slides), MCZ 302674 (2 spms), MCZ 302675 (2 spms + 23 slides).

Remarks. Heath (1911) originally described *C. attenuatum* based on samples from 'Albatross stations' 4244, 4250 and 4252. Two individuals from station 4250 are mixed with the single specimen from station 4244, and together they form the lot MCZ 302675. Originally, five specimens were obtained from station 4250 (Heath 1911), and the two remaining animals from this station are in MCZ 302674. The two specimens from station 4252 correspond to MCZ 302673. The holotype is in the California Academy of Sciences, San Francisco, USA (CAS 21393) as slides with serial sections and spicules prepared from one of the specimens from station 4250 [it is listed as 'CAS 191' in Stasek (1966)]; however, Salvini-Plawen (1993) argued that Heath "obviously confused or mixed up" the material he examined, and that this specimen is actually an individual of *C. montereyense*. This species is currently accepted as a synonym of *C. argenteum* Heath, 1911, a matter which was initially proposed by Scheltema *et al.* (1991), and followed by Salvini-Plawen (1993) and Scheltema (1998).

bacillum* Heath, 1918; *Chaetoderma

Chaetoderma bacillum Heath, 1918: 190, 201–204; pl. 10, figs. 8–10, 12–14; pl. 11, figs. 1–4, 6, 7.

Type locality. Neighborhood of 200 miles southeast of Cape Cod (41°13'N, 66°50'W), Massachusetts, USA, 906 fathoms (1657 m).

Type material. Syntypes USNM 1299479 (2 spms).

Remarks. Heath (1918) described this species based on examination of three specimens from 'Albatross' station 2076, without designation of types. Two of these specimens are the syntypes of USNM 1299479. The third specimen appears to be the one illustrated by Heath (1918: pl. 10, fig. 8), which was prepared for histological

sections; these slides are not held by the USNM and Stasek (1966) did not record them deposited in the collection of the California Academy of Sciences.

elegans* Scheltema, 1998; *Chaetoderma

Chaetoderma elegans Scheltema, 1998: 24–26; fig. 2.10; tab. 2.1.

Type locality. South of Santa Cruz Island (33°45.85'N, 119°39.25'W), Southern California Bight, California, USA, 1808 m.

Type material. Paratype USNM 860390 (1 spm + 1 slide with sclerites + 1 slide with radula).

Remarks. Scheltema (1998) recorded that this species was described from only two specimens. The holotype is in the Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles, USA (LACM 2748).

eruditum* Heath, 1911; *Chaetodema

Chaetoderma eruditum Heath, 1911: 43, 59–61; pl. 4, figs. 9, 11; pl. 10, fig. 8; pl. 13, fig. 3; pl. 29, figs. 1-5, 8, 12; pl. 35, fig. 8; pl. 37, fig. 15.

Type locality. Chatham Strait and Lynn Channel, Alaska, USA, 282-313 fathoms (516-572 m).

Type material. Syntype USNM 857654 (1 spm, dried but rehydrated and currently maintained in 70% ethanol); ‘paratypes’ MCZ 303631 (3 spms, dried but rehydrated and currently maintained in 70% ethanol), MCZ 362000 (1 spm), MCZ 362001 (8 spms).

Remarks. Heath (1911) originally described this species based on examination of 51 specimens from ‘Albatross’ stations 4258 (Lynn Channel) and 4264 (Chatham Strait) without designating a type. Three individuals from station 4258 are in MCZ 303631, and one is in MCZ 362000. The individuals in MCZ 362001 and USNM 857654 are from station 4264. All three MCZ lots have labels indicating their status as paratypes, while the lot from the USNM is more properly indicated as a syntype. No slides of sclerites were located in either institution.

majusculum* Scheltema, 1976; *Chaetoderma

Chaetoderma majusculum Scheltema, 1976: 231–233; figs. 3D-F, 4-5; tabs. 1, 2; pl. 2.

Type locality. Off Ivory Coast (5°12'N, 3°58'W), West Africa, 200-300 m.

Type material. Holotype USNM 760632; paratype USNM 760633 (1 spm).

Remarks. This species was described based only on these two specimens. The radula and the sclerites were extracted from paratype USNM 760633 (Scheltema, 1976: figs. 1, 2, pl. 1a-h), but neither slides, pin stubs or the remaining body parts of this specimen were located in the collection of the USNM.

montereyense* Heath, 1911; *Chaetoderma

Chaetoderma montereyensis Heath, 1911: 43, 61–62; pl. 4, figs. 4, 8, 14, 17; pl. 27, figs. 1, 2, 4–11; pl. 37, figs. 2, 3.

Current taxonomic status. Synonym of *Chaetoderma argenteum* Heath, 1911

Type locality. Monterey Bay, California, USA, 39–356 fathoms (70–640 m).

Type material. Paralectotypes MCZ 302676 (1 spm + 3 slides), MCZ 302677 (1 spm), 302680 (1 spm); doubtful paralectotypes MCZ 302678 (1 spm + 4 slides), MCZ 302679 (7 spms), and 303626 (1 spm).

Remarks. Heath (1911) described *C. montereyense* based on examination of 155 specimens from six ‘Albatross’ stations, without designating a type. One individual from an undetermined station was serially sectioned and these slides are currently held in the California Academy of Sciences (CAS 21397); it was referred to as a syntype by Stasek (1966) (and listed by him with former lot number ‘CAS 194’), then as a ‘holotype’ by Scheltema *et al.* (1991) (this does not qualify as a lectotype designation under ICZN Art. 74.5, because Scheltema did not explicitly indicate that she was selecting that specimen to serve as the name-bearing type), and later designated as a lectotype by Salvini-Plawen (1993). Three of the ‘Albatross’ samples (from stations 4485, 4508 and 4525) appear to be lost, they were listed by Scheltema *et al.* (1991, tab. 1) as having no ‘extant specimens’, do not appear in the database of the MCZ and were not located in the collection itself. The three remaining samples examined by Heath (1911) from stations 4524, 4523 and 4522, correspond to lots MCZ 302676, 302677 and 302680, respectively, and are also paralectotypes, not paratypes as stated by Scheltema *et al.* (1991) and Scheltema (1998).

Apart from the six samples originally listed by Heath (1911), two additional samples from ‘Albatross’ stations 4510 and 4526 were also examined by Scheltema *et al.* (1991). The latter corresponds to MCZ 302679, and the former was split in two lots: MCZ 302678 and MCZ 303626. As pointed out by Scheltema *et al.* (1991), although Heath (1911) did not list the samples from these stations, he presumably examined them; so, these three MCZ lots can be considered as possible paralectotypes.

Chaetoderma montereyense is currently accepted as a synonym of *C. argenteum* (MolluscaBase 2020a), as suggested by Scheltema *et al.* (1991). However, Salvini-Plawen (1993) argued that these species are distinct and both should be considered valid. Scheltema (1998) returned to this controversy, rejecting the arguments of Salvini-Plawen (1993).

robustum* Heath, 1911; *Chaetoderma

Chaetoderma robustum Heath, 1911: 43–44, 68–69; pl. 4, figs. 5, 19; pl. 30, figs. 2, 4–6, 10, 13; pl. 37, fig. 4.

Type locality. Sanak Island, Sanak Islands (54°0’0’’N, 162°40’30’’W), South of Alaska Peninsula, USA, 483 fathoms (884 m).

Type material. Syntype MCZ 362002 (two fragments of the same specimen).

Remarks. Heath (1911) based his original description of *C. robustum* on four specimens from ‘Albatross’ station 3210 without designating a type. The labels accompanying MCZ 362002 incorrectly refer the two fragments as being from the ‘holotype’. Stasek (1966) recorded a set of slides in the California Academy of Sciences

(CAS 21399; formerly CAS 196) with serial sections from one of four syntype specimens.

Genus *Falcidens* Salvini-Plawen, 1968a

Type species. *Falcidens crossotus* Salvini-Plawen, 1968a, by original designation.

australocaudatus* Passos, Corrêa & Todt, 2016; *Falcidens

Falcidens australocaudatus Passos, Corrêa & Todt, 2018: 1136–1141; figs. 1-5; tabs. 1, 3.

Type locality. Off Rio de Janeiro State (23°13'2.01"S, 40°57'36.77"W), Brazil, 724.6 m.

Type material. Paratypes USNM 1406729 (1 spm), USNM 1406730 (5 spms), USNM 1406731 (11 spms), USNM 1406732 (33 spms), MCZ 385441 (2 spms), MCZ 385442 (9 spms), MCZ 385443 (9 spms).

Remarks. The holotype of this species is deposited in the Museum of Zoology of the University of Campinas, Campinas, Brazil (ZUEC APL 78), and a full list of the paratypes is furnished by Passos *et al.* (2018). Although the original description of Passos *et al.* was printed in 2018 in volume 48 of the journal Marine Biodiversity, the nomenclatural availability of this name dates to 23 August 2016 (MolluscaBase, 2020b), when the publication was first distributed electronically (<https://link.springer.com/article/10.1007/s12526-016-0559-1>) as it satisfied the provisions of Art. 8.5 of the Code related to electronic publication.

halanychi* Schander, Scheltema & Ivanov, 2006; *Falcidens

Falcidens halanychi Schander, Scheltema & Ivanov, 2006: 309–312; figs. 1-6, 7a, 8, 9; tab. I.

Type locality. CHAIN 88 stn. 210 (39°43.0'N, 70°46.0'W), USA, 2024 m.

Type material. Paratypes USNM 1086430 (1 spm), USNM 1086431 (7 spms).

Remarks. Schander *et al.* (2006) recorded that the holotype is deposited in the Natural History Museum, Bergen, Norway; additional paratypes are in this museum and in the Zoological Museum, University of Moscow, Moscow Russia.

longus* Scheltema, 1998; *Falcidens

Falcidens longus Scheltema, 1998: 38; fig. 2.17; tab. 2.1.

Type locality. Santa Maria Basin (34°43'6''N, 120°47'24''W), California, USA, 92 m.

Type material. holotype USNM 860391 (1 spm + 2 slides with sclerites).

Remarks. Scheltema (1998) recorded that the paratypes are deposited in the Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles, USA.

macracanthos* Scheltema, 1998; *Falcidens

Falcidens macracanthos Scheltema, 1998: 40; fig. 2.18; tab. 2.1.

Type locality. San Pedro Basin (34°56'34"N, 120°48'59"W), California, USA, 82 m.

Type material. Holotype USNM 860392 (1 spm + 2 slides with sclerites).

Remarks. Scheltema (1998) recorded that the paratypes are deposited in the Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles, USA.

Family Limifossoridae Salvini-Plawen, 1970**Genus *Limifossor* Heath, 1904**

Type species. *Limifossor talpoideus* Heath, 1904, by monotypy.

fratula* Heath, 1911; *Limifossor

Limifossor fratula Heath, 1911: 44, 72; pl. 2, fig. 6; pl. 4, fig. 13; pl. 35, figs. 1-5, 10; pl. 36, fig. 8.

Type locality. San Diego, Southern California (32°42'0"N, 117°14'0"W), USA, 260-284 fathoms (475-520 m).

Type material. Syntype MCZ 362003 (1 dried spm).

Remarks. Heath (1911) described this species based on examination of two specimens from 'Albatross' station 4369 without designating a type. One of these specimens was prepared for histological sections which are deposited in the California Academy of Sciences, San Francisco, USA; Stasek (1966) referred to these slides and to another one with sclerites as syntypes. The second syntype, MCZ 362003, was photographed and figured by Salvini-Plawen (1992, fig. 2; as a 'paratype'); this is currently maintained dried in the MCZ collection.

talpoideus* Heath, 1904; *Limifossor

Limifossor talpoideus Heath, 1904: 330-331; -1905: 703-721, pl. 1-2; -1911: 69-71, pl. 10, figs 1-7, 9-10.

Type locality. Southeastern coast of Alaska, USA, 282-318 fathoms (516-582 m).

Type material. Syntypes MCZ 362004 (1 dried spm), MCZ 362005 (1 dried spm), MCZ 396002 (7 histological slides of 3 spms).

Remarks. This species was originally described by Heath (1904), based on examination of specimens collected from three sites off the Southeastern coast of Alaska (Yakutat Bay, Lynn Canal and Chatham Strait), without designating a type. Heath later (1905, 1911) elaborated on the original description and provided figures. The lots MCZ 362004 and MCZ 362005 (the latter photographed and illustrated by

Salvini-Plawen 1992, fig. 1) are both from ‘Albatross’ station 4264 (Chatham Strait) and were treated as syntypes (Salvini-Plawen 1992). Stasek (1966) reported three sets of slides held by the California Academy of Sciences (San Francisco, USA) as syntypes. Scheltema (1981) prepared additional histological sections for three specimens from ‘Albatross’ station 4264, and these slides are now deposited as a separate syntype lot (MCZ 396002).

Family Prochaetodermatidae Salvini-Plawen, 1972

Remarks. The family name Prochaetodermatidae was established by Salvini-Plawen (1968b), but without a description or definition, so was not available from that publication (ICZN Art. 13.1.1). Prochaetodermatidae is available from Salvini-Plawen (1972). Scheltema & Ivanov (2000) and Ivanov & Scheltema (2001) incorrectly considered Salvini-Plawen (1975) to have provided the first diagnosis, but it was changed for Salvini-Plawen (1972) in subsequent works (e.g. Ivanov & Scheltema 2002, 2008).

Genus *Chevroderma* Scheltema, 1985

Type species. *Chevroderma turnerae* Scheltema, 1985, by original designation.

cuspidatum* Ivanov & Scheltema, 2008; *Chevroderma

Chevroderma cuspidatum Ivanov & Scheltema, 2008: 6–9; figs. 1A, 2, 3, 4A–C, 24A; tab. 1; suppl. fig. 1.

Type locality. Gulf of Mexico (28°13.22’N, 89°29.77’W), 983 m.

Type material. Holotype USNM 1112616 (1 spm + 1 slide with sclerites); paratypes USNM 1137087 (1 spm), USNM 1137088 (1 spm), USNM 1137089, (1 spm), USNM 1137090 (1 spm), USNM 1137091 (1 spm), USNM 1137092 (1 spm), USNM 1137093 (1 spm), USNM 1137094 (6 spms + 1 slide with sclerites), USNM 1137095 (1 spm), USNM 1137096 (54 spms), USNM 1137097 (86 spms + 2 slides with sclerites + 1 slide with radula and jaws), USNM 1137098 (101 spms), USNM 1137099 (26 spms), USNM 1137100 (16 spms), USNM 1137101 (13 spms), USNM 1484981 (2 spms), USNM 1484982 (2 spms).

gauson* Scheltema, 1985; *Chevroderma

Chevroderma gauson Scheltema, 1985: 516, 518–519; figs. 1, 3Q–T, 5A, 11, 15g¹–g²; tabs. I, VI.

Type locality. West European Basin (50°43.5’N, 17°51.7’W), 4632 m.

Type material. Holotype USNM 850226 (1 spm + 1 slide with sclerites); paratypes USNM 850227 (1 spm + 1 slide with sclerites/radula), USNM 850229 (1 spm + 1 slide with radula and jaws + 1 slide with sclerites).

Remarks. One lot of the USNM collection (850230) is labeled with a possible paratype status, but it was not originally designated by Scheltema (1985: 516) so it has no type status.

scalpellum* Scheltema, 1985; *Chevroderma

Chevroderma scalpellum Scheltema, 1985: 519–521; figs. 1, 3U-W, 5C, 12, 15s; tabs. I, VI.

Type locality. Angola Basin (9°5'S, 12°17'E), 1427 m.

Type material. Holotype USNM 850231 (1 spm + 1 slide with sclerites); paratypes USNM 850232 (1 spm + 2 slides with sclerites), USNM 850233 (1 spm + 1 slide with sclerites + 1 slide with radula and jaws), USNM 850235 (1 spm).

turnerae* Scheltema, 1985; *Chevroderma

Chevroderma turnerae Scheltema, 1985: 512–516; figs. 1, 3L-P, 5B, D, F, 10, 15t¹-t³; tabs. I, VI, VII.

Type locality. North American Basin (35°50.0'N, 64°57.5'W), 4833 m.

Type material. Holotype USNM 850213 (1 spm + 1 slide with sclerites); paratypes USNM 850214 (1 spm + 1 slide with sclerites), USNM 850216 (1 spm + 1 slide with sclerites + 1 slide with radula), USNM 850217 (1 spm + 1 slide with sclerites + 1 slide with radula), USNM 850219 (1 spm + 1 slide with sclerites), USNM 850221 (1 spm + 1 slide with sclerites + 1 slide with radula), USNM 850223 (1 spm + 1 slide with sclerites).

whitlatchi* Scheltema, 1985; *Chevroderma

Chevroderma whitlatchi Scheltema, 1985: 521–525; figs. 3H-K, 5E, 13, 15w¹-w²; tabs. II, VI.

Type locality. Panama Basin (5°20.7'N, 81°56.2'W), 3912 m.

Type material. Holotype USNM 850237 (1 spm + 1 slide with sclerites); paratypes USNM 850238 (1 spm + 1 slide with radula and jaws), USNM 850240 (1 spm + 1 slide with sclerites + 1 slide with radula and jaws), USNM 850241 (1 spm + 1 slide with sclerites + 1 slide with radula and jaws).

Genus *Claviderma* Scheltema & Ivanov, 2000

Type species. *Rhabdoderma australe* Scheltema, 1989, by original designation.

amplum* Ivanov & Scheltema, 2008; *Claviderma

Claviderma amplum Ivanov & Scheltema, 2008: 11–14; figs. 1B, 4D-F, 5, 6, 24B, 25; tabs. 1, 2, 3b, 4a; suppl. fig. 2.

Type locality. Gulf of Mexico (28°16.77'N, 86°14.76'W), 622 m.

Type material. Holotype USNM 1112615 (1 spm + 2 slides with sclerites); paratypes USNM 1137102 (1 spm + 2 slides with sclerites + 1 slide with radula and jaws), USNM 1137103 (1 spm), USNM 1137104 (1 spm), USNM 1137105 (1 spm), USNM 1137106 (1 spm), USNM 1137107 (1 spm), USNM 1137108 (1 spm), USNM 1137109 (1 spm), USNM 1137110 (1 spm), USNM 1137112 (1 spm), USNM 1137113 (1 spm), USNM 1137114 (1 spm + 1 slide with sclerites), USNM 1137115 (1 spm), USNM 1137116 (1 spm), USNM 1137117 (1 spm), USNM 1137118 (1 spm), USNM 1137119 (1 spm), USNM 1137120 (1 spm), USNM 1137121 (1 slide with sclerites), USNM 1137122 (7 spms), USNM 1137123 (8 spms), USNM 1137124 (1 spm), USNM 1137125 (1 spm), USNM 1137126 (2 spms), USNM 1138681 (1 slide with sclerites), USNM 1138776 (1 spm), USNM 1138777 (5 spms), USNM 1138778 (2 spms), USNM 1138779 (2 spms), USNM 1138780 (1 spm), USNM 1138781 (6 spms), USNM 1138782 (4 spms), USNM 1138783 (3 spms), USNM 1138784 (1 spm), USNM 1138785 (1 spms), USNM 1138786 (4 spms), USNM 1138787 (2 spms), USNM 1138788 (1 spms), USNM 1138789 (3 spms), USNM 1138790 (9 spms), USNM 1484970 (1 spm), USNM 1484971 (1 spm), USNM 1484972 (4 spms).

Remarks. USNM 1137114 was designated as one of the paratypes of *C. amplum*, but the single specimen actually not belong to this species, based on observation of sclerites and oral disc.

brevicaudatum* Scheltema & Ivanov, 2000; *Claviderma

Claviderma brevicaudatum Scheltema & Ivanov, 2000: 351–353; figs. 16, 17, 20E, 24A, B, D, 32I, 34; tabs. 1, 2.

Type locality. Cape Basin (23°00'S, 12°45'E), 1007 m.

Type material. Holotype USNM 880675 (1 spm + 1 slide with sclerites); paratypes USNM 880676 (213 spms + 1 slide with sclerites + 1 slide with radula + 1 slide with jaws), USNM 880677 (5 spms), USNM 880678 (320 spms).

compactum* Ivanov & Scheltema, 2008; *Claviderma

Claviderma compactum Ivanov & Scheltema, 2008: 14–15; figs. 1C, 7, 8, 13A, B; tab. 5; suppl. fig. 3.

Type locality. Argentine Basin (36°12.7'S, 52°42.7'W), 2041 m.

Type material. Holotype USNM 1112622 (1 spm + 1 slide with sclerites); paratypes USNM 1138694 (41 spms), USNM 1138695 (331 spms), USNM 1138696 (86 spms), USNM 1138697 (1 spm), USNM 1138698 (26 spms), USNM 1138699 (2 spms), USNM 1138700 (152 spms + 2 slides with sclerites + 1 slide with radula and jaws).

crassum* Ivanov & Scheltema, 2008; *Claviderma

Claviderma crassum Ivanov & Scheltema, 2008: 16–19; figs. 1D, 9, 10, 13C-E, 25; tab. 4a; suppl. fig. 4.

Type locality. Guiana Basin (8°4.2'N, 54°21.3'W), 1000 m.

Type material. Holotype USNM 1112621 (1 spm); paratypes USNM 1138691 (1 slide with sclerites), USNM 1138692 (6 spms + 1 slide with sclerites + 1 slide with radula and jaws), USNM 1138693 (15 spms).

Remarks. USNM 1138693, designated as paratypes of *C. crassum*, includes 5 specimens that do not belong to this species. These specimens have been separated by the first author, and one specimen dissolved for sclerite and jaw preparations on 7 slides

mexicanum* Ivanov & Scheltema, 2008; *Claviderma

Claviderma mexicanum Ivanov & Scheltema, 2008: 19–22; figs. 1F, 11, 12, 13F, 24B, 25; tabs. 1, 2, 4a; suppl. fig. 5.

Type locality. Gulf of Mexico (27°49.68'N, 89°10.07'W), 1401 m.

Type material. holotype USNM 1112617 (1 spm + 1 slide with sclerites); paratypes USNM 1137127 (1 spm), USNM 1137128 (1 spm), USNM 1137129 (1 spm), USNM 1137130 (1 spm), USNM 1137131 (1 spm), USNM 1137132 (1 spm), USNM 1137133 (1 spm), USNM 1137134 (1 spm), USNM 1137135 (1 spm), USNM 1137136 (1 spm), USNM 1137137 (1 spm), USNM 1137138 (1 spm), USNM 1137139 (1 spm), USNM 1137140 (1 spm), USNM 1137141 (1 spm), USNM 1137142 (6 spms + 1 slide with sclerites), USNM 1137143 (1 slide with radula and jaws + 1 slide with sclerites), USNM 1137144 (1 spm), USNM 1137145 (2 spms), USNM 1137146 (1 spm), USNM 1138701 (14 spms), USNM 1484973 (1 spm), USNM 1484974 (3 spms), USNM 1484975 (1 spm).

Remarks. USNM 1137132 was designated as a paratype of *C. mexicanum*, but is actually a small species of Solenogastres.

Genus *Niteomica* Ivanov, 1996

Type species: *Scleroderma latispiculata* Ivanov, 1995, by monotypy

captainkiddae* Ivanov & Scheltema, 2008; *Niteomica

Niteomica captainkiddae Ivanov & Scheltema, 2008: 22–25; figs. 1H, 14, 15, 18A-C, 24C, 25; tabs. 1-4a; suppl. fig. 6.

Type locality. Gulf of Mexico (27°30'25''N, 89°49'23''W), 1198 m.

Type material. holotype USNM 1112614 (1 spm + 1 slide with sclerites); paratypes USNM 1137037 (1 spm), USNM 1137038 (1 spm), USNM 1137039 (1 spm), USNM 1137040 (1 spm), USNM 1137041 (1 spm), USNM 1137042 (1 spm + 1 slide with sclerites), USNM 1137043 (1 spm), USNM 1137044 (1 spm), USNM 1137045 (1 spm), USNM 1137046 (1 spm), USNM 1137047 (1 spm), USNM 1137048 (1 spm), USNM 1137049 (1 spm), USNM 1137050 (1 spm), USNM 1137051 (1 spm), USNM 1137052 (1 spm), USNM 1137053 (1 spm), USNM 1137054 (1 spm), USNM 1137055

(1 spm), USNM 1137056 (1 spm), USNM 1137057 (2 spms), USNM 1137058 (2 spms), USNM 1137059 (2 spms), USNM 1137060 (1 spm), USNM 1137061 (1 spm), USNM 1137062 (1 spm), USNM 1137063 (1 spm), USNM 1137064 (2 spms), USNM 1137065 (3 spms), USNM 1137066 (3 spms), USNM 1137067 (2 spms), USNM 1137068 (1 spm), USNM 1137069 (2 spms), USNM 1137070 (1 spm), USNM 1137071 (1 spm), USNM 1137072 (1 spm), USNM 1137073 (2 spms), USNM 1137074 (2 spms), USNM 1137075 (2 spms), USNM 1137076 (1 spm), USNM 1137077 (1 spm), USNM 1137078 (1 spm), USNM 1137079 (1 slide with radula and jaws + 1 slide with sclerites), USNM 1137080 (2 spms), USNM 1137082 (3 spms), USNM 1137083 (1 spm), USNM 1137084 (1 spm), USNM 1137085 (2 spms), USNM 1137086 (1 spm), USNM 1137111 (1 spm), USNM 1138670 (1 spm + 1 slide with sclerites), USNM 1138671 (1 spm), USNM 1138672 (1 spm), USNM 1138673 (1 spm), USNM 1138674 (22 spms), USNM 1138675 (1 spm), USNM 1484986 (1 spm), USNM 1484987 (1 spm), USNM 1484988 (1 spm).

hystrix* Scheltema & Ivanov, 2000; *Niteomica

Niteomica hystrix Scheltema & Ivanov, 2000: 355–357; figs. 20A, 22, 23, 24F-H, 32N, 34; tabs. 1, 2.

Type locality. Cape Verde Basin (10°30'N, 17°51.5'W), 1624 m.

Type material. Holotype USNM 880679 (1 spm + 1 slide with sclerites); Paratypes USNM 880680 (67 spms + 3 slides with sclerites + 1 slide with radula and jaws), USNM 880681 (1 spm), USNM 880682 (4 spms), USNM 880683 (12 spms), USNM 880684 (8 spms), USNM 880685 (41 spms), USNM 880686 (9 spms).

Genus *Prochaetoderma* Thiele, 1902

Type species: *Chaetoderma raduliferum* Kowalevsky, 1901, by monotypy

atlanticum* Scheltema & Ivanov, 2000; ?*Prochaetoderma

?*Prochaetoderma atlanticum* Scheltema & Ivanov, 2000: 332–335; figs. 5B, 6, 7, 11B, D, F, 32C, 33; tabs. 1, 2.

Type locality. Angola Basin (8°46'S, 12°47'E), 527 m.

Type material. Holotype USNM 880690 (1 spm + 1 slide with sclerites); paratype USNM 880691 (65 spms + 3 slides with sclerites + 1 slide with radula and jaws).

Remarks. Scheltema & Ivanov (2000) originally described this species with a question mark suggesting that it was provisionally placed in genus *Prochaetoderma*.

gilrowei* Ivanov & Scheltema, 2008; *Prochaetoderma

Prochaetoderma gilrowei Ivanov & Scheltema, 2008: 26–28; figs. 1G, 16, 17, 18D-F, 24C, 25; tabs. 1, 2, 4a; suppl. fig. 7.

Type locality. Gulf of Mexico (28°15.16'N, 86°25.07'W), 767 m.

Type material. Holotype USNM 1112619 (1 spm + 1 slide with sclerites); paratypes 1137147 (1 spm), USNM 1137148 (1 spm), USNM 1137149 (1 spm), USNM 1137150 (1 spm), USNM 1137151 (1 spm), USNM 1137152 (1 spm), USNM 1137153 (1 spm), USNM 1137154 (1 spm), USNM 1137155 (1 spm), USNM 1137156 (1 spm), USNM 1137157 (1 spm), USNM 1137158 (1 spm), USNM 1137159 (1 spm), USNM 1137160 (1 spm), USNM 1137161 (1 spm), USNM 1137162 (2 spms), USNM 1137163 (2 spms), USNM 1137164 (1 spm), USNM 1137165 (1 spm), USNM 1137166 (1 spm), USNM 1137167 (1 spm), USNM 1137168 (3 spms + 2 stubs with sclerites), USNM 1137169 (1 spm), USNM 1137170 (1 spm), USNM 1137171 (1 spm + 1 slide with sclerites), USNM 1137172 (3 spms + 1 slide with sclerites), USNM 1137174 (2 spms), USNM 1137175 (1 spm), USNM 1137176 (1 spm), USNM 1137177 (1 spm), USNM 1137178 (5 spms), USNM 1137179 (6 spms), USNM 1137180 (2 spms), USNM 1137181 (3 spms), USNM 1137182 (1 spms), USNM 1137183 (1 spm), USNM 1137184 (1 spm), USNM 1137185 (1 spm), USNM 1137186 (1 spm), USNM 1137187 (1 spm), USNM 1137188 (3 spms), USNM 1137189 (2 spms), USNM 1137190 (1 spm), USNM 1137191 (4 spms), USNM 1137192 (1 spm), USNM 1137193 (2 spms), USNM 1137194 (2 spms), USNM 1137195 (1 spm), USNM 1137196 (1 spm), USNM 1137197 (3 spms), USNM 1137198 (1 spm), USNM 1137199 (1 spm), USNM 1137200 (1 spm), USNM 1137201 (1 spm), USNM 1137202 (1 spm), USNM 1137203 (1 spm), USNM 1137204 (1 spm), USNM 1137205 (1 spm), USNM 1137206 (1 spm), USNM 1137207 (1 spm), USNM 1137208 (2 spms), USNM 1137209 (1 spm), USNM 1137210 (1 spm), USNM 1137211 (3 spms), 1137212 (2 spms), USNM 1137213 (1 spm), USNM 1137214 (5 spms), USNM 1137215 (4 spms), USNM 1137216 (3 spms + 1 slide with sclerites + 1 slide with radula), USNM 1137217 (1 spm), USNM 1137218 (1 spm), USNM 1137219 (3 spms), USNM 1137220 (3 spms), USNM 1137221 (2 spms), USNM 1138702 (10 spms), USNM 1138703 (49 spms + 3 stubs with sclerites and jaws), USNM 1484983 (3 spms), USNM 1484984 (2 spms), USNM 1484985 (1 spm).

yongei* Scheltema, 1985; *Prochaetoderma

Prochaetoderma yongei Scheltema, 1985: 501–509; figs. 1, 3A-C, 4A-C, 6, 7, 8, 14y¹-y³; tabs. I, III, IV, V, VII.

Type locality. North American Basin (39°46.5'N, 70°43.3'W), 1330-1470 m.

Type material. Holotype USNM 850201 (1 spm + 1 slide with sclerites); paratypes USNM 850202 (1 spm + 1 slide with sclerites), USNM 850204 (1 spm + 1 slide with sclerites), USNM 850206 (1 spm + 1 slide with sclerites), USNM 850208 (1 spm + 1 slide with sclerites).

Remarks. Although USNM 850203 and 850207 have labels indicating their status as paratypes, they were not originally designated as type material by Scheltema (1985, p. 502), and thus have no type status.

Genus *Spathoderma* Scheltema, 1985

Type species. *Spathoderma clenchi* Scheltema, 1985, by original designation.

bulbosum* Ivanov & Scheltema, 2008; *Spathoderma

Spathoderma bulbosum Ivanov & Scheltema, 2008: 30–33; figs. 1E, 19, 20, 23A, B, 24A, 25; tabs. 1-3a, 4a, b; suppl. fig. 8.

Type locality. Gulf of Mexico (28°16.78'N, 87°20.10'W), 2627 m.

Type material. Holotype USNM 1112620 (1 spm + 1 slide with sclerites); paratypes USNM 1137222 (1 spm), USNM 1137223 (1 spm), USNM 1137224 (1 spm), USNM 1137225 (1 spm), USNM 1137226 (1 spm), USNM 1137227 (1 spm), USNM 1137228 (1 spm), USNM 1137229 (1 spm), USNM 1137230 (2 spms), USNM 1137231 (1 spm), USNM 1137232 (2 spms), USNM 1137233 (2 spms), USNM 1137234 (1 spm), USNM 1137235 (1 spm), USNM 1137236 (1 spm + 1 slide with sclerites), USNM 1137237 (1 spm), USNM 1137238 (1 spm), USNM 1137239 (1 spm), USNM 1137240 (1 spm), USNM 1137241 (1 spm), USNM 1137242 (2 spms), USNM 1137243 (1 spm), USNM 1137244 (1 spm), USNM 1137245 (1 spm), USNM 1137246 (1 spm), USNM 1137247 (1 spm), USNM 1137248 (2 spms), USNM 1137249 (3 spms), USNM 1137250 (3 spms), USNM 1137251 (6 spms), USNM 1137252 (1 spm), USNM 1137253 (2 spms), USNM 1137254 (4 spms), USNM 1137255 (1 spm), USNM 1137256 (3 spms), USNM 1137257 (1 spm), USNM 1137258 (4 spms), USNM 1137259 (1 spm), USNM 1137260 (1 spm + 1 slide with sclerites + 1 slide with radula and jaws), USNM 1137261 (2 spms), USNM 1137262 (1 spm), USNM 1137263 (2 spms), USNM 1137264 (1 spm), USNM 1137265 (2 spms), USNM 1138704 (1 spm + 1 slide with sclerites), USNM 1138705 (6 spms), USNM 1138706 (2 spms), USNM 1138707 (5 spms), USNM 1484976 (2 spms), USNM 1484977 (1 spm), USNM 1484978 (3 spms).

clenchi* Scheltema, 1985; *Spathoderma

Spathoderma clenchi Scheltema, 1985: 509–511; figs. 1, 3D-G, 4D, F, 9, 14c¹-c²; tabs. I, III, IV, V, VII.

Type locality. North American Basin (39°38.5'N, 70°36.5'W), 2178 m.

Type material. Holotype USNM 850209 (1 spm + 1 slide with sclerites); paratypes USNM 850210 (1 spm + 1 slide with sclerites), USNM 850211 (1 spm + 1 slide with sclerites).

grossum* Scheltema & Ivanov, 2000; *Spathoderma

Spathoderma grossum Scheltema & Ivanov, 2000: 359; figs. 20C, 29E, F, 30, 31, 32F, 34; tabs. 1, 2.

Type locality. Iberian Basin (37°18'N, 15°33'W), 4450 m.

Type material. Paratypes USNM 880687 (1 spm), USNM 880688 (1 spm), USNM 880689 (1 spm).

Remarks. Scheltema & Ivanov (2000) reported that the holotype is deposited in the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

quadratum* Ivanov & Scheltema, 2008; *Spathoderma

Spathoderma quadratum Ivanov & Scheltema, 2008: 33–36; figs. 1I, 21, 22, 23C, D, 24A, tabs. 1, 2; suppl. fig. 9.

Type locality. Gulf of Mexico (28°55.16'N, 87°40.22'W), 1825 m.

Type material. Holotype USNM 1112618 (1 spm + 1 slide with sclerites); paratypes 1137268 (1 spm), USNM 1137269 (1 spm), USNM 1137270 (6 spms), USNM 1137271 (1 spm), USNM 1137272 (1 spm), USNM 1137273 (4 spms), USNM 1137275 (1 spm), USNM 1137276 (2 spms + 1 slide with sclerites + 1 slide with radula and jaws), USNM 1484979 (1 spm), USNM 1484980 (1 spm).

Acknowledgments

We thank Adam Baldinger and Bill Moser for the kind reception of M.S. Miranda in the MCZ and the USNM Museum Support Center respectively; Katie Ahlfeld for help in determining the location of some type specimens in USNM; Jenny Lenihan-Timble for help with photography in MCZ, and Kevin Kocot (University of Alabama), for encouraging M.S. Miranda to visit MCZ. We also thank Vinicius Padula (National Museum of Federal University of Rio de Janeiro, Brazil) and two anonymous reviewers for their useful comments on a previous version of this manuscript.

Funding

This work was supported by São Paulo Research Foundation (FAPESP), Processes 2018/17718-5 (M.S. Miranda), 2011/50297-4, 2018/10313-0 and 2018/06347-6 (F.D. Passos).

Discussão e conclusões

A presente tese traz uma importante contribuição para o conhecimento da biodiversidade da região, fornecendo novos registros para 11 espécies da região, sendo 5 delas novas para a ciência. Tais resultados foram alcançados por meio das análises de uma série de amostras, que abarcam desde a Carolina do Norte - EUA até a costa sul do Brasil, localidades com fauna pouco conhecida. Foram feitas também descrições morfológicas bem detalhadas, possíveis graças a utilização de ferramentas modernas como a Microscopia Eletrônica de Varredura e a Microscopia de Birrefringência. Áreas ainda pouco conhecidas com relação a sua diversidade, como o nordeste brasileiro, se revelam como bastante ricas em Caudofoveata, e mesmo áreas bem amostradas, como o leste do Estados Unidos e Golfo do México, foram encontrados registros de novas espécies, indicando que ainda há muito o que se estudar para essas regiões.

Com relação à distribuição geográfica, os Caudofoveata se revelaram como tendo dois padrões distintos, dependendo da família. De maneira geral, os Chaetodermatidae e Limifossoridae possuem distribuições mais localizadas, ocorrendo em regiões específicas e bem definidas (Capítulos 1 e 2). Por outro lado, Prochaetodermatidae tenderam a possuir distribuições mais amplas, aparentemente possuindo uma conexão entre as faunas norte e sul do Atlântico Ocidental (Capítulo 3).

Recentemente, os aplacóforos caudofoveados se tornaram um grupo de interesse, devido a sua importância filogenética (KOCOT *et al.*, 2011; MIKKELSEN *et al.*, 2018, 2019) e biogeográfica (SCHELTEMA 1985; IVANOV & SCHELTEMA, 2008; CORRÊA *et al.*, 2014, 2018). Apesar disso, sua taxonomia ainda necessita de revisão dos status de muitos grupos (e. g. MIKKELSEN & TODT, 2018; MIKKELSEN *et al.*, 2019), incluindo informações sobre os espécimes tipos (STASEK 1966; BOYKO & SAGE III, 1996; GLAUBRECHT *et al.*, 2005). Nesse sentido, a verificação dos tipos das espécies de Caudofoveata se mostra ainda necessária e muito frutífera, como mostrada no capítulo 4 deste trabalho (MIRANDA *et al.*, 2020), em que cerca de 30% das espécies tipo de Caudofoveata foram contabilizadas revelando informações taxonômicas relevantes para o grupo.

Por fim, esse trabalho fornece um importante acréscimo de informações sobre os Caudofoveata do Atlântico Ocidental, por meio da descrição de espécies novas, novas ocorrências, registros de espécies tipo e detalhes sobre a distribuição geográfica dos

taxons estudados. Com isso, damos um passo relevante para futuros estudos dos Aplacophora-Caudofoveata.

Referências

- BARROSO, C.X., LOTUFO, T.M.C., MATTHEWS-CASCON, H. 2016. Biogeography of Brazilian prosobranch gastropods and their Atlantic relationships. *J. Biogeogr.* 43: 2477-2488. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/jbi.12821>
- BARWICK, K. & CADIEN, D. 2005. Aplacophore Mollusks of the 2003 Regional Monitoring Survey of the Southern California Bight. *SCAMIT Suppl.* 23:66p.
- BOYKO, C. B. & SAGE III, W. E. 1996. Catalog of recent type specimens in the Department of Invertebrates, American Museum of Natural History. II. Mollusca Part 1 (Classes Aplacophora, Polyplacophora, Gastropoda [Subclass Opisthobranchia], Bivalvia, and Scaphopoda). *Am. Mus. Nov.* 3170: 1–50.
- BRIGGS, J.C. & BOWEN, B.W. 2012. A realignment of marine biogeographic provinces with particular reference to fish distributions. *J. Biogeogr.* 39: 12-30. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2699.2011.02613.x>
- CARNEY, R.S. 2005. Zonation of deep biota on continental margins. In: GIBSON, R.S., ATKINSON, R.J.A. & GORDON, J.D.M. (Eds.). *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, Volume 43. CRC press. P. 211–278
- CORRÊA, P.V.F, MIRANDA, M.S. & PASSOS, F. D. 2018. South America-Africa missing links revealed by the taxonomy of deep-sea molluscs: Examples from prochaetodermatid aplacophorans. *Deep-Sea Res. I: Oceanogr. Res. Pap.* 132: 16-28. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2017.12.008>
- CORRÊA, P.V.F., FASSINA, P.V. & PASSOS, F.D. 2014. *Falcidens targatus* and *F. acutargatus*: two species of Caudofoveata (Mollusca, Aplacophora) new for Brazil. *J. Nat. Hist.* 48: 2947-2963. <http://dx.doi.org/10.1080/00222933.2014.959575>.
- FLOETER, S.R., ROCHA, L.A., ROBERTSON, D.R., JOYEUX, J.C., SMITH-VANIZ, W.F., WIRTZ, P., EDWARDS, A.J., BARREIROS, J.P., FERREIRA, C.E.L., GASPARINI, J.L., BRITO, A., FALCÓN, J.M., BOWEN, B.W. & BERNARDI, G. 2008. Atlantic reef fish biogeography and evolution. *J. Biogeogr.* 35: 22-47. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1365-2699.2007.01790.x>
- FORCELLI, D.O. 2000. *Moluscos Magallánicos: Guia de Moluscos de Patagonia y Sur de Chile*. Buenos Aires, Argentina. Vasquez Mazzini Editores. (Em espanhol)
- GLAUBRECHT, M., MAITAS, L. & SALVINI-PLAWEN, L.v. 2005. Aplacophoran Mollusca in the Natural History Museum Berlin. An annotated catalogue of Thiele's

- type specimens, with a brief review of “Aplacophora” classification. *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin. Zool. Reihe* 81: 145-166.
- GRACÍA, A.C., FONTALVO, E., GÁMEZ, L.C. 2013. La Clase Caudofoveata (Mollusca) em el mar caribe colombiano. *Bol. Invest. Mar. Cost.* 42: 421-424.
- HASZPRUNAR, G. 2000. Is the Aplacophora monophyletic? A cladistic point of view. *Am. Malac. Bull.* 15: 115-130.
- HEATH, H. 1904. A new genus and species of Solenogastres. *Zool. Anz.* 28: 329-331.
- HEATH, H. 1905. The morphology of a solenogastre. *Zool. Jahrb. Abt. Anat. Ontog. Tiere.* 21: 703-734.
- HEATH, H. 1911. Reports of the scientific results of the expedition to the tropical Pacific, XIV. The Solenogastres. *Mem. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll.* 45: 1–182.
- HEATH, H. 1918. Solenogastres from the Eastern Coast of North America. *Mem. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll.* 45: 183-263.
- HOORN, C., GUERRERO, J., SARMIENTO, G.A. & LORENTE, M.A. 1995. Andean tectonics as a cause for changing drainage patterns in Miocene northern South America. *Geology* 23: 237-240.
- ICZN (INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE). 1999. *International Code of Zoological Nomenclature*, ed. 4. The International Trust for Zoological Nomenclature, London. xxx + 306p.
- IVANOV, D. L. 1984. Caudofoveates (Mollusca, Caudofoveata) of the Peter the Great Bay. *Hydrobiological investigations of basins and bays of Primorje. Vladivostok: Akademia Nauka USSR.* 28–41. (Em russo)
- IVANOV, D. L. 1986. New species of Caudofoveata from the Tchukto Sea (Mollusca, Aplacophora). *Archs Zool. Mus. Moscow State Univ.* 24: 83–95. (Em russo)
- IVANOV, D. L. 1987. Klass Aplacophora Ihering, 1876. In: SCARLATO, O. A. (ed.). *Molluscs from the White Sea. Zool. Inst. Leningrad.* 28–35 (Em russo)
- IVANOV, D. L., SCHELTEMA, A. H. 2014. Deep-sea fauna of European seas: An annotated species check-list of benthic invertebrates living deeper than 2000 m in the seas bordering Europe. *Aplacophora. Invert. Zool.* 11: 8–12.
- IVANOV, D.L., SCHELTEMA, A.H. 2009. 31. Aplacophora (Mollusca) of the Gulf of Mexico. In: FELDER, D.L., CAMP, D.K., eds. *Gulf of Mexico origin, waters, and biota. Volume 1. Biodiversity.* Corpus Christi, TX: Texas A & M University Press, Corpus Christi; p. 565-567.

- IVANOV, D.L. & SCHELTEMA, A.H. 2001. Prochaetodermatidae of the Western Indian Ocean and Arabian Sea (Mollusca: Aplacophora). *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.* 185: 9-38.
- IVANOV, D.L. & SCHELTEMA, A.H. 2002. Prochaetodermatidae of the Indian Ocean collected during Soviet VITYAZ cruises 1959-1964 (Mollusca: Aplacophora). *Moll. Res.* 22: 183-202.
- IVANOV, D.L. & SCHELTEMA, A.H. 2004. *Dacryomica plana*, gen. et sp. nov. nov., a Prochaetodermatid Aplacophora from a Pacific Seamount. *Veliger* 47: 1-5.
- IVANOV, D.L. & SCHELTEMA, A.H. 2007. *Chaetoderma felderi* - a new giant caudofoveate species from the Gulf of Mexico (Mollusca, Aplacophora). *Ruthenica* 17: 7-12.
- IVANOV, D.L. & SCHELTEMA, A.H. 2008. Western Atlantic Prochaetodermatidae from 35°N South to the Argentine Basin Including the Gulf of Mexico (Mollusca: Aplacophora). *Zootaxa* 1885: 1-60.
- IVANOV, D.L. 1981. *Caudofoveatus tetradens* gen. et sp. nov. n. and diagnosis of the subclass Caudofoveata (Mollusca: Aplacophora). *Zool. Zh.* 60: 18-28.
- IVANOV, D.L. 1995. *Scleroderma latispiculata*, a new genus and species of Prochaetodermatidae (Mollusca, Aplacophora). *Ruthenica*. 5: 73-75.
- IVANOV, D.L. 1996a Origin of Aculifera and problems of monophyly of higher taxa in molluscs, p. 59-65. In: TAYLOR JD (Ed.). *Origin and evolutionary radiation of the Mollusca*. Oxford University Press. The Malacological Society of London, 392p.
- IVANOV, D.L. 1996b. *Chevroderma hadalis*, a new species of Prochaetodermatidae (Caudofoveata, Aplacophora) from the north-west pacific. *Ruthenica* 6: 83-84.
- IVANOV, D.L. 1996c. *Niteomica* Ivanov, nom. nov. pro *Scleroderma* Ivanov, 1996 (Caudofoveata, Aplacophora). *Ruthenica* 6: 166.
- IVANOV, D.L., MIKKELSEN, N.T. & SCHANDER, C. 2009. *Falcidens sagittiferus* Salvini-Plawen, 1968: additional data on morphology and distribution (Mollusca, Aplacophora, Caudofoveata). *Fauna Norv.* 29: 3-9.
- KAISER, P. 1976. *Neomenia herwigi* sp. nov. n., ein bemerkenswerter Vertreter der Solenogastren (Mollusca, Aculifera) aus argentinischen Schelfgewässern. *Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst.* 73: 57-62. (Em alemão)
- KOCOT, K.M., CANNON, J.T., TODT, C., CITARELLA, M.R., KOHN, A.B., MEYER, A., SANTOS, S.R., SCHANDER, C., MOROZ, L.L., LIEB, B. & HALANYCH,

- K.M. 2011. Phylogenomics reveals deep molluscan relationships. *Nat.* 477: 452-457.
<http://dx.doi.org/10.1038/nature10382>.
- KOWALEVSKI, A. 1901. Sur le genre *Chaetoderma*. *Arch. Zool. Exper.* 3: 261–283.
- LOVÉN, S. 1844. Nytt Sjödjur. Öfvers K Vetensk Akad Förh 1844. 1: 116.
- MIKKELSEN, N.T. & TODT, C. 2014. Diversity of Caudofoveata (Mollusca) around Iceland and description of *Psilodens balduri* sp. nov. n. *Pol. Polar Res.* 35: 279-290.
<https://journals.pan.pl/dlibra/publication/114525/edition/99578/content>
- MIKKELSEN, N.T. & TODT, C. 2014. Diversity of Caudofoveata (Mollusca) around Iceland and description of *Psilodens balduri* sp. nov. n. *Pol. Polar Res.* 35: 279-290.
<https://journals.pan.pl/dlibra/publication/114525/edition/99578/content>
- MIKKELSEN, N.T. & TODT, C. 2018. One or many? Molecular versus morphological diversity in the aplacophoran *Chaetoderma nitidulum* Lovén, 1844 (Mollusca: Caudofoveata). *J. Mollusc. Stu.* 84: 113-131.
<https://academic.oup.com/mollus/article/84/2/113/4955205>
- MIKKELSEN, N.T., KOCOT, K.M. & HALANYCH, K. M. 2018. Mitogenomics reveals phylogenetic relationships of caudofoveate aplacophoran molluscs. *Mol. Phylogenet. Evol.* 127: 429-436.
<https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1055790317304207?via%3Dihub>
- MIKKELSEN, N.T., TODT, C., KOCOT, K.M., HALANYCH, K.M. & WILLASEN, E. 2019. Molecular phylogeny of Caudofoveata (Mollusca) challenges traditional views. *Mol. Phylogenet. Evol.* 132: 138-150.
<https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S105579031830126X?via%3Dihub>
- MIRANDA, M.S. 2016. Chaetodermatidae e Limifossoridae (Mollusca, Aplacophora, Caudofoveata) da costa sudeste do Brasil. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- MIRANDA, M.S., STRONG, E.E. & PASSOS, F.D. 2020. Type specimens of Caudofoveata (Mollusca, Aplacophora) in the molluscan collections of the National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, and of the Museum of Comparative Zoology, Harvard University. *Zootaxa* 4895: 581-593.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4895.4.8>
- MOLLUSCABASE. 2020a. *Chaetoderma argenteum* Heath, 1911. Accessed through: World Register of Marine Species at:

- <https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=545006>. (Accessed 1 April 2020).
- MOLLUSCABASE. 2020b. *Falcidens australocaudatus* Passos, Corrêa & Todt, 2016. Accessed through: World Register of Marine Species at: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=884388>. (Accessed 1 April 2020).
- MONTAGNA, P. A., BAGULEY, J.G., HSIANG, C. & REUSCHER, M. G. 2017. Comparison of sampling methods for deep-sea infauna. *Limnol. Oceanogr.: Methods*. 15: 166-183. <https://aslopubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/lom3.10150>
- MOREIRA, D.L, CARNEIRO, M.E.R., ARGUELHO, M.L.P.M., GARCIA, C.A.B., VAROTTO, R.S., POLITANO, A.T. & SANTOS, N.C. 2020. Desenho amostral, métodos de campo e organização dos dados do Talude Continental de Sergipe e Sul de Alagoas. In: ARGUELHO, M.L.P.M. & CARNEIRO, M.E.R. (Eds). *Coleção Projeto Marseal/Livro 5: Geoquímica e Bentos do Talude Continental de Sergipe-Alagoas*. Editora UFS, Aracajú, p. 32-46.
- NIERSTRASZ, H.F. 1902. The Solenogastres of the Siboga-Expedition. *Siboga-Exped Monogr.* 47: 1-46.
- PASSAMANECK, Y.J., SCHANDER, C. & HALANYCH, K.M. 2004. Investigation of molluscan phylogeny using large-subunit and small-subunit nuclear rRNA sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 32: 25–38. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2003.12.016>.
- PASSOS, F.D., CORRÊA, P.V.F. & MIRANDA, M.S. 2021. Better alone than in bad company: new species of caudofoveate limifossorid (Mollusca, Aplacophora) unravels new patterns of distribution hidden in the deep Atlantic. *Front. Mar. Sci.* 8:669478. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmars.2021.669478/full>
- PASSOS, F.D., CORRÊA, P.V.F. & TODT, C. 2018. A new species of *Falcidens* (Mollusca, Aplacophora, Caudofoveata) from the Brazilian Southeastern coast: morphology, distribution and comparison with *Falcidens caudatus* (Heath, 1918) from the USA. *Mar. Biodivers.* 48: 1135-1146. <https://link.springer.com/article/10.1007/s12526-016-0559-1>
- PASSOS, F.D., MIRANDA, M.S., CORRÊA, P.V.F. 2019. Synopsis on the knowledge of the Brazilian aplacophorans (Mollusca: Caudofoveata & Solenogastres). *Biota Neotropica*. 19: e20180545. <http://dx.doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2018-0545>

- PASSOS, F.D., MIRANDA, M.S., CORRÊA, P.V.F. 2019. Synopsis on the knowledge of the Brazilian aplacophorans (Mollusca: Caudofoveata & Solenogastres). *Biota Neotropica*. 19:
- REUSCHER, M.G., BAGULEY, J.G., CONRAD-FORREST, N., COOKSEY, C., HYLAND, J.L., LEWIS, C., MONTAGNA, P.A., RICKER, R.W., ROHAL, M. & WASHBURN, T. 2017. Temporal patterns of Deepwater Horizon impacts on the benthic infauna of the northern Gulf of Mexico continental slope. *PlosOne* 12: e0179923. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0179923>
- RIOS, E.C. 2009. Compendium of Brazilian sea shells. Rio Grande: Evangraf; 676 pp.
- RIOS, E.C. 2009. Compendium of Brazilian sea shells. Rio Grande: Evangraf; 676 pp.
- RIOS, E.C. 1994. Seashells of Brazil. Editora da Furg, Rio Grande: 492 pp.
- RIOS, E.C. 1994. Seashells of Brazil. Editora da Furg, Rio Grande: 492 pp.
- SAITO, H. 2020. A New Species of *Falcidens* (Mollusca: Caudofoveata: Chaetodermatidae) from the Pacific Coast of Japan. *Bull. Natl. Mus. Nat. Sci., Ser. A* 46: 79-87. https://www.kahaku.go.jp/research/publication/zoology/download/46_3/L_BNMSN_S_46-3_79.pdf
- SAITO, H., SALVINI-PLAWEN, L.v. 2014. Four new species of the aplacophoran class Caudofoveata (Mollusca) from the southern Sea of Japan. *J. Nat. Hist.* 48: 2965–2983. <http://dx.doi.org/10.1080/00222933.2014.959577>
- SALVINI-PLAWEN, L.v. & GARCÍA-ALVAREZ, O. 2014. Caudofoveata. In: GARCÍA-ALVAREZ, O., SALVINI-PLAWEN, L.v., URGORRI, V. & TRONCOSO, J.S. (Eds.). *Fauna Ibérica, Vol. 38 - Mollusca, Solenogastres, Caudofoveata, Monoplacophora*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, p. 163-220. (Em espanhol)
- SALVINI-PLAWEN, L.v. .1978. The species problem in Caudofoveata (Mollusca). *Zoologischer Anzeiger*, 200: 18-26.
- SALVINI-PLAWEN, L.v. 1968b. Beiträge zur Systematic der niedereren Mollusken. *Proceedings of the Symposium on Mollusca*, 3: 248-256. (Em alemão).
- SALVINI-PLAWEN, L.v. 1969. Faunistische studien am Roter Meer im Winter 1961/62: V. Caudofoveata und Solenogastres (Mollusca, Aculifera). *Zool. Jb. Syst. Bd.* 96: 52-68.
- SALVINI-PLAWEN, L.v. 1970. Die norwegischen Caudofoveata. *Sarsia*. 45: 1-15.

- SALVINI-PLAWEN, L.v. 1971. Die nordatlantischen Caudofoveata des Zoologischen Museum zu Kopenhagen (Mollusca, Aculifera). *Steenstrupia* 2: 27-34.
- SALVINI-PLAWEN, L.v. 1972. Die Caudofoveata des Mittelmeeres und das Genus *Scutopus* (Mollusca, Aculifera). In: BATTAGLÍA, B. (Ed.) Fifth European Marine Biology Symposium; 1970; Venice. Padova: Piccin Editore; p. 27-51. (Em alemão)
- SALVINI-PLAWEN, L.v. 1977. Caudofoveata (Mollusca) des Forschungsprojektes Polymède. *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat.* 3: 413-421.
- SALVINI-PLAWEN, L.v. 1984. Comments on *Chaetoderma* and *Crystallophrisson* (Mollusca, Caudofoveata). *Zool. Zh.* 63: 171-175. (Em russo).
- SALVINI-PLAWEN, L.v. 1990. The status of the Caudofoveata and the Solenogastres in the Mediterranean Sea. *Atti. Congr. Sorrento. 29-31: 5-30.*
- SALVINI-PLAWEN, L.v. 1993. The validity of *Chaetoderma montereyense* Heath along with *Ch. argenteum* Heath (Mollusca, Caudofoveata). *Veliger.* 36: 405-412.
- SALVINI-PLAWEN, L.v. 1996. *Falcidens vasconiensis* spec. nov. (Mollusca, Caudofoveata) du plateau continental du golfe de Gascogne. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 121: 339-345.
- SALVINI-PLAWEN, L.v. 1997. Fragmented knowledge on West-European and Iberian Caudofoveata and Solenogastres. *Iberus* 15: 35-50.
- SALVINI-PLAWEN, L.v. 1999. Caudofoveata (Mollusca) from off the northern coast of the Iberian Península. *Iberus* 17: 77-84.
- SALVINI-PLAWEN, Lv. 1967 Neue scandinavische Aplacophora (Mollusca, Aculifera). *Sarsia* 27: 1-63.
- SALVINI-PLAWEN, Lv. 1968. Über Lebendbeobachtungen an Caudofoveata (Mollusca, Aculifera), nebst Bemerkungen zum System der Klasse. *Sarsia* 31: 105-126.
- SALVINI-PLAWEN, Lv. 1968a. Über Lebendbeobachtungen an Caudofoveata (Mollusca, Aculifera), nebst Bemerkungen zum System der Klasse. *Sarsia* 31: 105-126.
- SALVINI-PLAWEN, Lv. 1975. Mollusca Caudofoveata. Marine invertebrates of Scandinavia. Volume 4. Oslo, Universitetsforlaget.
- SALVINI-PLAWEN, Lv. 1978. The species problem in Caudofoveata (Mollusca). *Zool. Anz.* 200: 18-26.
- SALVINI-PLAWEN, Lv. 1980. A reconsideration of systematics in the Mollusca (phylogeny and higher classification). *Malacologia* 19:249-278.

- SALVINI-PLAWEN, Lv. 1992. On Certain Caudofoveata from the VEMA-Expedition. In: GITTENBERGER E. & GOUD, J. (Eds.). Proceedings of the 9th International Malacological Congress (Edinburgh 1986). *Unitas Malacologica*, Leiden, p. 317-333.
- SALVINI-PLAWEN, Lv. 1992. On Certain Caudofoveata from the VEMA-Expedition. In: GITTENBERGER E. & GOUD, J. (Eds.). Proceedings of the 9th International Malacological Congress (Edinburgh 1986). *Unitas Malacologica*, Leiden, p. 317-333.
- SALVINI-PLAWEN, Lv. 2003. On the phylogenetic significance of the aplacophoran Mollusca. *Iberus* 21: 67-97.
- SCHANDER, C., SCHELTEMA, A.H. & IVANOV, D.L. 2006. *Falcidens halanychi*, a new species of Chaetodermomorpha (=Caudofoveata) (Mollusca) from the northwest atlantic ocean. *Mar. Biol. Res.* 2: 303-315.
- SCHELTEMA, A.H. & IVANOV, D.L. 2000. Prochaetodermatidae of the Eastern Atlantic Ocean and Mediterranean Sea (Mollusca, Aplacophora). *J. Moll. Stu.* 66: 313-362.
- SCHELTEMA, A.H. & IVANOV, D.L. 2001. Eastern Prochaetodermatidae revisited: the nonsynonymy of *Prochaetoderma boucheti* Scheltema & Ivanov (Aplacophora). *J. Moll. Stu.* 67: 396-398.
- SCHELTEMA, A.H. & IVANOV, D.L. 2004. Use of birrefringence to characterize Aplacophora sclerites. *Veliger* 47: 153-156.
- SCHELTEMA, A.H. & IVANOV, D.L. 2009. A natural history of the deep-sea aplacophoran *Prochaetoderma yongei* and its relationship to confamilials (Mollusca, Prochaetodermatidae). *Deep-Sea. Res. II.* 56: 1856–1864.
- SCHELTEMA, A.H. 1972. The radula of Chaetodermatidae (Mollusca, Aplacophora). *Z.Morph.* 72: 361-370.
- SCHELTEMA, A.H. 1973. Heart, pericardium, coelomoduct openings, and juvenile gonad in *Chaetoderma nitidulum* and *Falcidens caudatus* (Mollusca, Aplacophora). *Z.Morph.* 76: 97-107.
- SCHELTEMA, A.H. 1976. Two new species of Chaetoderma from off West Africa (Aplacophora, Chaetodermatidae). *J. Mollus. Stu.* 42: 223-234.
- SCHELTEMA, A.H. 1981. Comparative morphology of the radulae and alimentary tract in the Aplacophora. *Malacologia* 20: 361-383.

- SCHELTEMA, A.H. 1985. The aplacophoran family Prochaetodermatidae in the North American Basin, including *Chevroderma* n.g. and *Spathoderma* n.g. (Mollusca; Chaetodermomorpha). *Biol. Bull.* 169: 484-529.
- SCHELTEMA, A.H. 1987. Reproduction and rapid growth in a deep-sea aplacophoran mollusc, *Prochaetoderma yongei*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 37: 171-180.
- SCHELTEMA, A.H. 1989. Australian Aplacophoran molluscs: I. Chaetodermomorpha from Bass Strait and the Continental Slope off southeastern Australia. *Rec. Aust. Mus.* 41: 43-62.
- SCHELTEMA, A.H. 1990. Aplacophora as a Tethyan slope taxon: evidence from the Pacific. *Bull. Mar. Sci.* 47: 50–61.
- SCHELTEMA, A.H. 1993. Aplacophora as progenetic aculiferans and the coelomate origin of mollusks as the sister taxon of Sipuncula. *Biol Bull.* 184: 57-78. <http://dx.doi.org/10.2307/1542380>.
- SCHELTEMA, A.H. 1996. Phylogenetic position of Sipuncula, Mollusca and the progenetic Aplacophora. In *Origin and evolutionary radiation of the Mollusca* (J.D. Taylor, ed.). Oxford University Press, Oxford, p. 53–58.
- SCHELTEMA, A.H. 1997. Aplacophoran molluscs: deep-sea analogs to Polychaetes. *Bull. Mar. Sci.* 60: 575-583.
- SCHELTEMA, A.H. 1998. Class Aplacophora. In: VALENTICH-SCOTT, P. & BLAKE, J.A. (Eds.). *Taxonomic atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and Santa Barbara channel. Volume 8 - The mollusca Part 1: The Aplacophora, Polyplacophora, Scaphopoda, Bivalvia and Cephalopoda.* Santa Barbara Museum of Natural History, Santa Barbara p. 3–47.
- SCHELTEMA, A.H. 2014. The original molluscan radula and progenesis in Aplacophora revisited. *J. Nat. Hist.* 48: 2855-2869. <http://dx.doi.org/10.1080/00222933.2014.959573>.
- Scheltema, A.H., Buckland-Nicks, J. & Chia, F.S. 1991 *Chaetoderma argenteum* Heath, a Northeastern Pacific aplacophoran mollusk redescribed (Chaetodermomorpha: Chaetodermatidae). *Veliger.* 34: 204-213.
- SCHELTEMA, A.H., IVANOV, D.L. 2009. A natural history of the deep-sea aplacophoran *Prochaetoderma yongei* and its relationship to confamilials (Mollusca, Prochaetodermatidae). *Deep-Sea Research II* 56: 1856-1864. [10.1016/j.dsr2.2009.05.026](http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr2.2009.05.026).

- SHELTEMA, A.H., TSCHERKASSKY, M. & KUZIRIAN, A.M. 1994. Aplacophora. In: HARRISON, F.H., KOHN, A.J. (Eds.). *Microscopic Anatomy of Invertebrates. Mollusca I*. Wiley-Liss, New York, p. 13–54.
- SCHERHOLZ, M., REDL, E., WOLLESEN, T., TODT, C., WANNINGER, A. 2013. Aplacophoran Mollusks Evolved from Ancestors with Polyplacophoran-like Features. *Cur. Biol.* 23: 2130-2134. 10.1016/j.cub.2013.08.056.
- SCHERHOLZ, M., REDL, E., WOLLESEN, T., TODT, C., WANNINGER, A. 2015. From complex to simple: myogenesis in an aplacophoran mollusk reveals key traits in aculiferan evolution. *BMC Evol. Biol.* 15: 201-217. 10.1186/s12862-015-0467-1
- SCHWABL, M. 1961. *Crystallophrison* (= *Chaetoderma*) *hartmani*, nov. spec., eine neue Aplacophore aus dem Ostpazifik. *Ans Zool. Inst. Univers. Wien.* 258–277.
- SCHWABL, M. 1963. Solenogaster Mollusks from Southern California. *Pac. Sci.* 17: 261–281.
- SCHWABL, M. 1963. Solenogaster Mollusks from Southern California. *Pac. Sci.* 17: 261–281.
- SEÑARIS, M. P., GARCÍA-ALVAREZ, O., URGORRI, V. 2014. Morphology of *Falcidens vasconiensis* (Mollusca, Caudofoveata, Chaetodermatidae), including a 3D reconstruction of the internal anatomy. *J. Nat. Hist.* 48: 2871–1884. <http://dx.doi.org/10.1080/00222933.2014.958114>
- SEÑARIS, M.P., GARCÍA-ÁLVAREZ, O. & URGORRI, V. 2016. Four new species of Chaetodermatidae (Mollusca, Caudofoveata) from bathyal bottoms of the NW Iberian Peninsula. *Helgol. Mar. Res.* 70:28. <https://hmr.biomedcentral.com/articles/10.1186/s10152-016-0475-6>
- SEÑARIS, M.P., GARCÍA-ÁLVAREZ, O., URGORRI, V. 2017. Morphology of *Prochaetoderma iberogallicum* Salvini-Plawen, 1999 and Its Validity vs *Prochaetoderma boucheti* Scheltema & Ivanov, 2000. *Thalassas* 33: 117-132. <https://link.springer.com/article/10.1007/s41208-017-0029-y>
- SMITH, S.A., WILSON, N.G., GOETZ, F.E., FEEHERY, C., ANDRADE, S.C.S., ROUSE, G.W., GIRIBET, G. & DUNN, C.W. 2011. Resolving the evolutionary relationships of molluscs with phylogenomic tools. *Nat.* 480: 364-367. <http://dx.doi.org/10.1038/nature10526>.
- SPALDING, M.D., FOX, H.E., ALLEN, G.R., DAVIDSON, N., FERDAÑA, Z.A., FINLAYSON, M., HALPERN, B.S., JORGE, M.A., LOMBANA, A., LOURIE, S.A, MARTIN, K.D., McMANUS, E., MOLNAR, J., RECCHIA, C.A. &

- ROBERTSON, J. 2007. Marine Ecoregions of the World: A Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas. *BioScience* 57: 573-583.
<https://academic.oup.com/bioscience/article/57/7/573/238419>
- STASEK, C.R. 1966. Harold Heath's Type Solenogasters (Mollusca, Amphineura, Aplacophora) in the California Academy of Sciences, Department of Invertebrate Zoology. *Occas. Pap. Calif. Acad. Sci.* 52: 1-7.
- SUTTON, M.D., BRIGGS, D. E. G., SIVETER, D.J., SIVETER, D.J. & SIGWART, J.D. 2012. A silurian armoured aplacophoran and implications for molluscan phylogeny. *Nat.* 490: 94-97. <http://dx.doi.org/10.1038/nature11328>.
- THÉEL, H. J. 1875. Études sur les Géphryiens inermes des mers de la Scandinavie, du Spitzberg et du Groënland. *Bihang till Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar.* 3: 1–30.
- THIELE, J. 1902. Die systematische Stellung der Solenogastren und die Phylogenie der Mollusken. *Z. Wiss. Zool.* 72: 1-290.
- THIELE, J. 1913. Solenogastres. *Das Tierreich*, 38: 1-57.
- TODT, C. 2013. Aplacophoran Mollusks—Still Obscure and Difficult? *Am. Malac. Bull.* 31: 181-87. <http://dx.doi.org/10.4003/006.031.0110>.
- TODT, C., OKUSU, A., SCHANDER, C., SCHWABE, E. 2008. Solenogastres, Caudofoveata, and Polyplacophora, p. 71-96. In: PONDER, W.F, LINDBERG, D.R. (Eds.) *Phylogeny and Evolution of the Mollusca*. University of California Press, Berkeley, 469p.
- TOONEN, R.J., BOWEN, B.W., IACCHEI, M. & BRIGGS, J.C. 2016. Biogeography, Marine. In: KLIMAN, R.M. (ed.). *Encyclopedia of Evolutionary Biology*. vol. 1, Oxford: Academic Press, Oxford, p. 166–178.
- TREECE, G.D. 1979. Four new records of aplacophorous mollusks in the Gulf of Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 29: 344-364.
- VINTHER, J. 2015. The origins of molluscs. *Palaeontology* 58: 19-34.
<http://dx.doi.org/10.1111/pala.12140>.
- VINTHER, J., SPERLING, E.A., BRIGGS, D.E.G. & PETERSON, K.J. 2012. A molecular palaeobiological hypothesis for the origin of aplacophoran molluscs and their derivation from chiton-like ancestors. *Proc. R. Soc. B* 279: 1259-1268.
<http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2011.1773>.



COORDENADORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO
INSTITUTO DE BIOLOGIA
Universidade Estadual de Campinas
Caixa Postal 6109. 13083-970, Campinas, SP, Brasil
Fone (19) 3521-6378. email: cpgib@unicamp.br



DECLARAÇÃO

Em observância ao §5º do Artigo 1º da Informação CCPG-UNICAMP/001/15, referente a Bioética e Biossegurança, declaro que o conteúdo de minha Tese de Doutorado, intitulada "*Caudofoveata (Mollusca, Aplacophora) do Atlântico Ocidental: taxonomia e distribuição*", desenvolvida no Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal do Instituto de Biologia da Unicamp, não versa sobre pesquisa envolvendo seres humanos, animais ou temas afetos a Biossegurança.

Assinatura: Marcel Sabino Miranda
Nome do(a) aluno(a): Marcel Sabino Miranda

Assinatura: Flávio Dias Passos
Nome do(a) orientador(a): Flávio Dias Passos

Data: 16 de maio de 2022

Declaração

As cópias de artigos de minha autoria ou de minha co-autoria, já publicados ou submetidos para publicação em revistas científicas ou anais de congressos sujeitos a arbitragem, que constam da minha Dissertação/Tese de Mestrado/Doutorado, intitulada **Caudofoveata (Mollusca, Aplacophora) do Atlântico Ocidental: taxonomia e distribuição**, não infringem os dispositivos da Lei n.º 9.610/98, nem o direito autoral de qualquer editora.

Campinas, 16 de maio de 2022

Assinatura : Marcel Sabino Miranda
Nome do(a) autor(a): **Marcel Sabino Miranda**
RG n.º 43.697.017-X

Assinatura : Flávio Dias Passos
Nome do(a) orientador(a): **Flávio Dias Passos**
RG n.º 29.811.030-1