



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA

ARIANE CAMPOS

TAXONOMIA, FILOGENIA E EVOLUÇÃO DA FAMÍLIA TURBANELLIDAE
(MACRODASYIDA, GASTROTRICHA)

TAXONOMY, PHYLOGENY AND EVOLUTION IN THE FAMILY TURBANELLIDAE
(MACRODASYIDA, GASTROTRICHA)

CAMPINAS

2023

ARIANE CAMPOS

TAXONOMIA, FILOGENIA E EVOLUÇÃO DA FAMÍLIA TURBANELLIDAE
(MACRODASYIDA, GASTROTRICHA)

TAXONOMY, PHYLOGENY AND EVOLUTION IN THE FAMILY TURBANELLIDAE
(MACRODASYIDA, GASTROTRICHA)

*Tese apresentada ao Instituto de Biologia
da Universidade Estadual de Campinas
como parte dos requisitos exigidos para a
obtenção do Título de Doutora em
Biologia Animal, na 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 Doctor in Animal Biology, in the
area of Animal Biodiversity.*

Orientador: PROF. DR. ANDRÉ RINALDO SENNA GARRAFFONI

Co-orientadora: PROF^a DR^a SHIRLEI MARIA RECCO-PIMENTEL

ESTE ARQUIVO DIGITAL
CORRESPONDE À VERSÃO FINAL DA
TESE DEFENDIDA PELA ALUNA ARIANE
CAMPOS E ORIENTADA PELO PROF. DR.
ANDRÉ RINALDO SENNA GARRAFFONI.

CAMPINAS

2023

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

C157t Campos, Ariane, 1991-
Taxonomia, filogenia e evolução da família Turbanellidae
(Macrodasysida, Gastrotricha) / Ariane Campos. – Campinas, SP : [s.n.],
2023.

Orientador: André Rinaldo Senna Garraffoni.
Coorientador: Shirlei Maria Recco Pimentel.
Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de
Biologia.

1. Meiofauna. 2. Invertebrado marinho. 3. Gastrotricha. I. Garraffoni,
André Rinaldo Senna, 1977-. II. Recco-Pimentel, Shirlei Maria, 1954-. III.
Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. IV. Título.

Informações Complementares

Título em outro idioma: Taxonomy, phylogeny and evolution in the family Turbanellidae
(Macrodasysida, Gastrotricha)

Palavras-chave em inglês:

Meiofauna

Marine invertebrates

Gastrotricha

Área de concentração: Biodiversidade Animal

Titulação: Doutora em Biologia Animal

Banca examinadora:

André Rinaldo Senna Garraffoni [Orientador]

José Paulo Leite Guadanucci

Thiago Quintão Araújo

Tatiana Menchini Steiner

Renata Aparecida dos Santos Alitto

Data de defesa: 27-11-2023

Programa de Pós-Graduação: Biologia Animal

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

- ORCID do autor: <https://orcid.org/0000-0001-9049-9797>

- Currículo Lattes do autor: <http://lattes.cnpq.br/9267115447528720>

Campinas, 27 de novembro de 2023.

COMISSÃO EXAMINADORA

Prof. Dr. André Rinaldo Senna Garraffoni (Orientador)

Prof. Dr. José Paulo Leite Guadanucci

Prof. Dr. Thiago Quintão Araújo

Prof^a. Dr^a Tatiana MENCHINI STEINER

Prof^a. Dr^a Renata Aparecida dos Santos ALITTO

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

A Ata da defesa com as respectivas assinaturas dos membros encontra-se no SIGA/Sistema de Fluxo de Dissertação/Tese e na Secretaria do Programa de Pós-Graduação da Biologia Animal do Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas.

DEDICATÓRIA

*Dedico aos meus pais, marido, amigos
e professores.*

AGRADECIMENTOS

À Universidade Estadual de Campinas pela infraestrutura disponibilizada durante a condução da pesquisa.

Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da UNICAMP, ao contribuir com o aprimoramento da minha formação.

A CAPES: o presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001.

À Fundação de Amparo à Pesquisa de São Paulo (FAPESP) por subsidiar o desenvolvimento das pesquisas realizadas no laboratório (2014/23856-0).

Ao CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) pelo apoio financeiro ao projeto (306558/2010-6; 478825/2013-7; 465699/2014-6).

Ao Fundo de Apoio ao Ensino, à Pesquisa e Extensão (FAEPEX) que permitiu a minha participação no XXXIII Congresso Brasileiro de Zoologia.

Ao professor e orientador André Rinaldo Senna Garraffoni, pelos valiosos ensinamentos, demonstração de resiliência e empolgação com o universo meiofaunal.

À profa. Dra. Shirlei Maria Recco-Pimentel, por toda contribuição com o conhecimento em Biologia Celular.

Ao Dr. Thiago Araújo pela colaboração, motivação e incentivo com o trabalho aqui desenvolvido, pelas coletas, triagem, processamento e muitas risadas no laboratório. E pela ajuda em especial no momento do furacão.

À profa. Dra. Luciana Bolsoni Lourenço pelo exemplo de seriedade e ética. E por conceder acesso ao laboratório e aos reagentes necessários para a técnica de microscopia eletrônica de transmissão.

À Analu e Giovana pela amizade fortalecida e por toda a ajuda técnica no departamento.

Aos amigos do Laboratório de Estudos Meiofaunais (LEOM) e Laboratório de Estudos Cromossômicos (Labesc) e a todos que compartilharam momentos de convivência, aprendizado e muitos cafézinhos.

À equipe do Laboratório de Microscopia Eletrônica (LME) por me auxiliar quanto ao uso dos equipamentos e técnicas.

Ao Centro de Biologia Marinha da USP (CebiMar), pela infraestrutura disponibilizada durante as coletas.

À equipe do Museu de Diversidade Biológica - MDBio/ Área Zoologia - IB/UNICAMP.

Às amigas biólogas que conheci na UNICAMP, Taila Alves, Mariana Sanitá, Isabela Silva, Paola Visnardi, Karin Seger, Isadora Bosco, por todo apoio durante a pós-graduação.

À minha mãe Roseli Campos, que me inspirou a ter confiança em mim mesma ao longo de todo o percurso.

Ao meu pai Edison Campos, pelo modelo de integridade e comprometimento.

Ao meu marido Alterson Luiz Cação pela sua grande paciência e compreensão. Em especial pela motivação no final da tese e ajuda com a edição.

A todos os meus professores, por serem os guias que me conduzem ao longo da jornada do conhecimento.

EPÍGRAFE

Mar

Mar, metade da minha alma é feita de maresia

Pois é pela mesma inquietação e nostalgia,

Que há no vasto clamor da maré cheia,

Que nunca nenhum bem me satisfez.

E é porque as tuas ondas desfeitas pela areia

Mais fortes se levantam outra vez,

Que após cada queda caminho para a vida,

Por uma nova ilusão entontecida.

E se vou dizendo aos astros o meu mal

É porque também tu revoltado e teatral

Fazes soar a tua dor pelas alturas.

E se antes de tudo odeio e fujo

O que é impuro, profano e sujo,

É só porque as tuas ondas são puras.

(Sophia de Mello Breyner Andresen)

RESUMO

Gastrotricha representa um filo de microinvertebrados aquáticos, a maioria com dimensões inferiores a 1 mm, comumente encontrados em ambientes marinhos e de água doce em várias regiões do mundo. Devido ao tamanho diminuto e a fragilidade de suas estruturas corporais, a biodiversidade ainda é pouco conhecida, especialmente nas regiões tropicais. O táxon é dividido em duas ordens distintas: Macrodasyida e Chaetonotida, sendo a primeira constituída por 380 espécies majoritariamente marinhas, enquanto a segunda apresenta 519 espécies, das quais $\frac{2}{3}$ são dulcícolas. Com o objetivo de ampliar o conhecimento dos gastrótricos marinhos no Brasil, a tese foi estruturada em quatro capítulos redigidos em forma de artigo científico. O capítulo 1 trata de um artigo já publicado que organiza os registros das espécies marinhas coletadas no país, o que contribuiu com novas perspectivas sobre a distribuição e diversidade de espécies que foram encontradas em diferentes regiões litorâneas do país. Os capítulos 2 e 3, um publicado e outro em elaboração, descrevem duas novas espécies do gênero *Paraturbanella*, coletadas nos estados da Bahia, Rio de Janeiro e São Paulo, com a utilização de técnicas de microscopias de luz, a laser e eletrônica, bem como o sequenciamento dos genes nucleares e mitocondrial. Adicionalmente, elaborou-se uma filogenia molecular com as espécies da família Turbanellidae que possuem dados disponíveis no GenBank. A inclusão no banco de dados das sequências genéticas das espécies brasileiras investigadas representa um marco significativo, pois foram os primeiros macrodasyidas marinhos neotropicais a terem seus dados disponibilizados. O capítulo 4, artigo em fase final de elaboração, realiza a primeira análise cladística com todas as espécies da família a partir de novas hipóteses de homologias e padronizações de termos. Com os resultados dos quatro capítulos, foi possível realizar uma abordagem da taxonomia integrativa, com a descrição detalhada dos espécimes e com a análise das relações evolutivas, o que permitiu associar dados morfológicos e moleculares para inferir as relações de parentesco entre as espécies.

ABSTRACT

Gastrotricha represents a phylum of aquatic microinvertebrates, most measuring less than 1 mm, commonly found in marine and freshwater environments in various regions of the world. Due to their small size and the fragility of their body structures, biodiversity is poorly known, especially in tropical regions. The taxon is divided into two distinct orders: Macrodasysida and Chaetonotida, the first consisting of 380 mostly marine species, while the second has 519 species, of which $\frac{2}{3}$ are freshwater. To expand the knowledge of marine gastrotrichs in Brazil, the thesis was structured into four chapters written in the form of a scientific article. Chapter 1 with a published article that organizes the records of marine species collected in the country, contributed with new perspectives on the distribution and diversity of species that were found in different coastal regions of the country. Chapters 2 and 3, one published and the other under preparation, describe two new species of the genus *Paraturbanella*, collected in the states of Bahia, Rio de Janeiro, and São Paulo, using light, laser, and electronic microscopy techniques, as well as such as the sequencing of nuclear and mitochondrial genes. Additionally, a molecular phylogeny was created with species from the Turbanellidae family that have data available in GenBank. The inclusion in the database of the genetic sequences of the Brazilian species investigated represents a significant event, as they were the first Neotropical marine macrodasysids to have their data made available. Chapter 4, an article in the final stage of preparation, carries out the first cladistic analysis with all species of the family based on new hypotheses of homologies and standardization of terms. With the results of the four chapters, it was possible to carry out an integrative taxonomy approach, with a detailed description of the specimens and the analysis of evolutionary relationships, which made it possible to associate morphological and molecular data to infer the relationships between species.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	12
Um dos primeiros animais observados com o microscópio	12
Os gastrótricos	12
A ordem Macrodayida e o estudo filogenético	14
A distribuição dos macrodayidas marinhos brasileiros	16
A família Turbanellidae	17
OBJETIVOS	21
Geral	21
Específicos	21
JUSTIFICATIVA	21
RESULTADOS	23
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	25
ARTIGO 1	34
A synopsis of knowledge, zoogeography and an online interactive map of Brazilian marine gastrotrichs	34
ARTIGO 2	58
A New Species of <i>Paraturbanella</i> Remane, 1927 (Gastrotricha, Macrodayida) from the Brazilian Coast, and the Molecular Phylogeny of Turbanellidae Remane, 1926	58
ARTIGO 3	77
Description of <i>Paraturbanella</i> sp. nov., new record of <i>P. tricaudata</i> and discussion of reproductive traits in turbanellids (Gastrotricha)	77
ARTIGO 4	113
Filogenia baseada em dados morfológicos da família Turbanellidae (Gastrotricha, Macrodayida)	113
CONSIDERAÇÕES FINAIS	142
APÊNDICES	151
ANEXOS	187

INTRODUÇÃO

Um dos primeiros animais observados com o microscópio

Em meados de 1670, Antonie van Leeuwenhoek foi um dos naturalistas precursores a observar os “Animalcules”, termo utilizado para se referir aos pequenos animais não visíveis a olho nu. A partir desse momento, descobriu-se um mundo de seres vivos diminutos e diversos, revolucionando a nossa compreensão sobre a existência dos microrganismos que agora poderiam ser observados e estudados através das lentes do microscópio.

Pertencente a esse microuniverso, um dos primeiros organismos observados com o microscópio foram os “gastrótricos” no final do século XVIII (Kåneby, 2011). Inicialmente foram descritos informalmente como animais em forma de “pino de boliche” (Joblot, 1718 *apud* Murray, 1913). Contudo, levou mais de meio século para que as primeiras espécies fossem formalmente descritas por Otho Fridericus Müller em 1773, os “gastrótricos” encontrados em água doce foram classificados como *Cercaria podura* e *Trichoda larus* agrupados dentro de Infusoria – grupo de pequenos protozoários (Müller, 1773). Posteriormente, foram alocados no grupo Rotatoria (rotíferos) e classificados como *Chaetonotus* e *Ichthydium* que são os gêneros atualmente aceitos (Ehrenberg, 1830). Além disso, Ehrenberg (1830) renomeou as espécies como *Ichthydium podura* (Müller, 1773) e *Chaetonotus larus* (Müller, 1773), e descreveu uma nova espécie chamada *Chaetonotus brevis* Ehrenberg, 1830.

Em 1865, Ilya Metschnikoff agrupou todas essas espécies em um novo táxon, denominado Gastrotricha (do grego *gaster*, estômago + *thrix*, pelo) termo que foi concebido a partir da observação da ciliação ventral em animais com forma de pino de boliche (Metschnikoff, 1865). Os cílios estão distribuídos desde a cabeça até a região posterior do corpo, podem ser arranjados em faixas longitudinais, transversais ou em manchas e o movimento ciliar é utilizado para a locomoção por deslizamento (Balsamo & Todaro, 2002; Balsamo *et al.* 2014).

Os gastrótricos

O filo Gastrotricha é composto por micrometazoários de vida livre, que habitam a maioria dos ecossistemas de água doce e marinho, com uma distribuição cosmopolita (Artois *et al.*, 2011; Balsamo *et al.* 2014, 2020; Garraffoni & Balsamo, 2017; Garraffoni e Araújo 2020). Em ambientes de água doce, é possível observar a presença desses organismos nos espaços intersticiais dos sedimentos arenosos, nos detritos superficiais do perifiton, ou entre as raízes de plantas aquáticas (Kieneke *et al.*, 2008; Balsamo *et al.*, 2014, 2020). Já as espécies

marinhas, habitam o interstício dos sedimentos de praias costeiras e continentais (Hummon, 1982), podendo ser considerados um dos grupos mais abundantes da meiofauna na região de entremarés (Hochberg, 1999).

O papel desempenhado por esses animais na cadeia trófica é essencial para a ciclagem da matéria orgânica, já que estabelece uma relação entre a comunidade micro e macrofaunal, pois se alimentam de pequenos protozoários, bactérias, microalgas e são predados por diminutos animais da macrofauna e microturbelários (Balsamo *et al.*, 2014; Todaro & Hummon, 2008; Todaro & Rocha, 2011).

Os gastrótricos estão entre os menores metazoários existentes, pois a maioria possui menos de 300 µm, e o comprimento do corpo pode variar de 70 µm a 3,5 mm. (Balsamo *et al.*, 2014; Kåneby, 2016; Garraffoni *et al.*, 2017). Esses animais apresentam simetria bilateral, o corpo é ventralmente plano ou curvado dorsalmente, em forma de fita ou de pino de boliche. A cabeça está na região anterior, suportando as estruturas sensoriais, o tronco pode apresentar uma variação de ornamentações cuticulares e internamente há o sistema digestivo completo (com boca, uma ampla faringe, intestino e ânus) e os órgãos reprodutivos (algumas espécies podem ser hermafroditas simultâneos ou protândricos, enquanto a maioria dos indivíduos que vivem em *habitat* de água doce são partenogenéticos) (Ruppert, 1991).

Foram descritas 899 espécies de gastrótricos, sendo possível que esse número seja subestimado (Kåneby *et al.*, 2012; Todaro, 2023ab). Gastrotricha é considerado um grupo monofilético e apresenta as seguintes características morfológicas: i) cutícula com multicamada, ii) epicutícula que reveste os cílios locomotores e sensoriais, iii) glândula adesiva dupla envolta por cutícula e iv) músculos dispostos em um arranjo helicoidal ao redor do canal alimentar (Hochberg & Litvaitis, 2001; Kieneke *et al.*, 2008; Kåneby, 2014, 2016).

Essas espécies estão alocadas em duas ordens: Macrodasysida Remane, 1925 (Rao e Clausen, 1970) e Chaetonotida Remane, 1925 (Rao e Clausen, 1970), os principais critérios utilizados para a distinção dos táxons são (i) forma geral do corpo do indivíduo, (ii) orientação da faringe-lúmen, (iii) presença de poros faríngeos e (iv) número e distribuição de tubos adesivos (Ruppert, 1991).

A ordem Chaetonotida é composta por 7 famílias, 34 gêneros e 519 espécies que apresentam a forma em “pino de boliche”, geralmente com um único par de tubos adesivos na região posterior. Os chaetonotídeos são comumente encontrados na água doce, mas 1/3 de seus representantes são marinhos (Balsamo *et al.*, 2020; Garraffoni & Araújo, 2020). Dividida em duas subordens Multitubulatina (possui apenas o gênero *Neodasys*) e Paucitubulatina que contém todos os demais chaetonotídeos e é dividido em sete famílias, das quais Xenotrichulidae

e Muselliferidae são estritamente marinhas (Hochberg & Litvaitis, 2000). Os indivíduos das famílias Dasydytidae, Dichaeturidae, Neogosseidae e Proichthyridae são de água doce, enquanto a família Chaetonotidae possui espécies em ambos os *habitats* (Garraffoni & Araújo, 2020).

E a ordem Macrodasysida possui 11 famílias, 36 gêneros e 380 espécies, do total apenas 4 espécies vivem em ambiente de água doce, a maioria dos macrodasysidas pode ser encontrada nas praias do mundo todo (Todaro, 2023ab). Sobre a morfologia dos macrodasysidas, seus representantes possuem as seguintes características morfológicas: (i) corpo alongado, vermiforme; (ii) tubos adesivos distribuídos pelo corpo – geralmente tubos adesivos anteriores (TbA), tubos adesivos laterais, dorsais ou ventrais (TbL, TbD, TbV, respectivamente), e tubos adesivos posteriores (TbP); (iii) o lúmen faríngeo tem a forma de Y invertido; e (iv) poros faríngeos estão presentes na maioria dos espécimes (Kieneke & Schmidt-Rhaesa, 2015).

Além disso, as análises morfológicas e moleculares têm confirmado a monofilia do táxon Gastrotricha e das duas ordens Macrodasysida e Chaetonotida (Hochberg & Litvaitis, 2000, 2001; Todaro *et al.*, 2006; Kåneby *et al.*, 2012, 2013, 2017, mas ver Kieneke *et al.*, 2008), contudo, as relações entre as famílias e gêneros, bem como a *status* filogenético desses grupos foram pouco investigadas (Hochberg & Litvaitis, 2000, 2001; Kieneke *et al.*, 2008; Kåneby *et al.*, 2012; 2013). Para exemplificar, entre os quase 70 gêneros válidos de Gastrotricha apenas 3 gêneros tiveram análises cladísticas conduzidas, usando suas espécies correspondentes como grupo interno (Kieneke, 2010; Minowa & Garraffoni, 2017; Garraffoni & Araújo, 2017).

A ordem Macrodasysida e o estudo filogenético

Os estudos descritos a seguir, investigaram caracteres morfológicos para inferir as relações de parentesco entre os grupos. Hochberg & Litvaitis (2001b) foram os pioneiros a conduzir uma análise cladística com 33 caracteres morfológicos para as 31 espécies tipo dos gêneros pertencentes a ordem Macrodasysida sendo que das seis famílias estudadas, quatro foram confirmadas como monofiléticas (Dactylopodolidae, Macrodasysidae, Thaumastodermatidae e Turbanellidae), e duas não monofiléticas (Planodasyidae e Lepidodasyidae).

Posteriormente, foi realizada uma nova análise (Kieneke *et al.* 2008), agora utilizando as espécies ao invés de táxons de nível superior, com 79 espécies (*ingroup*) e 4 espécies (*outgroup*). A codificação de 135 caracteres binários e multiestado foi feita com base nas descrições originais das espécies. Os resultados indicaram o gênero *Neodasys* como grupo

irmão de todas as outras espécies de gastrótricos e os “macrodasysidas de água doce” (*Redudasys* e *Marinellina*) como grupo irmão de Paucitubulatina. A família Turbanellidae *sensu lato* (Turbanellidae tradicional + *Chordadosiopsis*) mostrou-se monofilética. (Kieneke *et al.* 2008).

Nas águas profundas da Antártica uma nova espécie do táxon *Thaumastoderma* foi coletada e pela primeira vez realizou-se a análise cladística para um grupo delimitado de gastrótricos, onde a filogenia apoiou a monofilia de *Thaumastoderma* (Kieneke, 2010).

A reconstrução filogenética baseada em caracteres morfológicos de *Pseudostomella*, resultou na monofilia do gênero, assim como os ramos internos se apoiaram em um alto número de sinapomorfias. Enquanto a análise de BPA (*Brooks Parsimony Analysis*), utilizada para determinar a história biogeográfica da linhagem de Thaumastodermatidae, sugeriu que a diversificação ocorreu pela primeira vez nos mares epicontinentais da Gondwana (Garraffoni & Araújo, 2017).

Estudos filogenéticos moleculares também foram realizados com o intuito de compreender as relações de parentesco entre as espécies da ordem Macrodasysida. Todaro *et al.* (2003, 2006) conduziram a primeira análise com sequências do gene 18S DNAr, obtendo uma árvore de gene. Em seguida, Todaro *et al.* (2011) utilizou pela primeira vez uma abordagem multigênica para inferir as relações evolutivas dos gastrótricos, com o uso dos genes nucleares (18S e 28S) e mitocondrial (COI) de 41 espécies.

Uma análise integrativa combinando informações morfológicas e de sequências de DNA (18S, 28S e COI), permitiu a realização de análises filogenéticas. No primeiro estudo foram obtidas árvores congruentes, nas quais a nova espécie *Redudasys brasiliensis*, geneticamente distinta das outras espécies do gênero, foi alocada na família Redudasyidae (Garraffoni *et al.* 2019). Seguindo a taxonomia integrativa, *Chimaeradasys* foi descrito e as inferências filogenéticas contribuíram para a classificação de um novo gênero na família Thaumastodermatidae (Kieneke & Todaro, 2020).

Os pesquisadores prosseguiram com a publicação de trabalhos, aumentando o número de sequências de macrodasysidas depositadas no GenBank. No entanto, ao analisar os resultados obtidos por estes estudos (Hochberg e Litvaitis, 2001b; Kieneke & Todaro 2020; Todaro *et al.* 2011, 2012, 2014, 2015, 2019), que buscaram desvendar as relações de parentesco entre os subgrupos de Macrodasysida, bem como definir os possíveis grupos monofiléticos, nota-se que a filogenia ainda não foi completamente resolvida, portanto, mais estudos são de grande valia para contribuir com informações para esclarecer as relações entre o grupo.

A distribuição dos macrodasyidas marinhos brasileiros

Tradicionalmente, a maioria das descrições de gastrótricos foi realizada na Europa, pois os pesquisadores moravam e coletavam principalmente nas regiões da Alemanha, Itália e Polônia (Kånneby, 2011; Garraffoni & Balsamo, 2017).

Não havia registro algum de gastrótrico no ambiente marinho do Brasil até o início do século XXI. As primeiras coletas foram realizadas no litoral norte paulista, nas cidades de Caraguatatuba, Ilhabela, São Sebastião e Ubatuba e o resultado deste estudo taxonômico foi apresentado por Todaro & Rocha (2004). Este estudo inédito contemplou a descrição de uma nova espécie *Macrodasys fornerisae* e a elaboração de uma *check list* com 42 espécies (a maioria como novas espécies de macrodasyidas e quetonotídeos não formalmente descritas). Após um ano, Todaro & Rocha (2005) publicaram o resultado de uma segunda pesquisa, conduzida pela primeira vez nas praias de Paraty (Rio de Janeiro), além do litoral de São Paulo. Nessa análise, os autores identificaram 30 espécies, sendo a maioria já encontrada e listada no primeiro estudo.

Novas pesquisas sobre a diversidade dos macrodasyidas marinhos foram publicados cerca de uma década depois. Todaro (2012, 2013) descreveu duas novas espécies, *Pseudostomella dolichopoda* e *Ptychostomella lamelliphora*, ambas inicialmente relatadas por Todaro & Rocha (2004) respectivamente, como *Pseudostomella* sp. e *Ptychostomella* sp.

Hochberg (2014) descreveu a nova espécie *Crasiella fonseci*, sendo este o primeiro registro de uma espécie pertencente à família Planodasyidae na América do Sul. Araújo *et al.* (2014) descreveram a espécie *Pseudostomella squamalongispinosa*, este foi o primeiro registro de um gastrótrico marinho coletado na costa sul da Bahia, em Nova Viçosa. Ademais, Araújo *et al.* (2016) relataram um novo registro para a distribuição de *Pseudostomella dolichopoda* no estado do Espírito Santo e Garraffoni *et al.* (2017b) registraram novos locais de distribuição de gastrótricos marinhos em sedimentos do sublitoral em Ilhabela (São Paulo). Entre os achados deste último estudo, o gênero *Acanthodasys* foi reportado pela primeira vez no Hemisfério Sul e descrito como *Acanthodasys australis* por Bosco *et al.* (2020). *Dactylopodola todaroi* foi descrito como uma nova espécie por Garraffoni, Di Domenico & Hochberg em 2017. Recentemente, a espécie *Paraturbanella tricaudata*, inicialmente registrada como *Paraturbanella* sp. 2 por Todaro & Rocha (2004, 2005) foi coletada em Paraty (Rio de Janeiro) e formalmente descrita (Campos, Todaro e Garraffoni, 2020). E finalmente a espécie *Ptychostomella sebastiana*, foi coletada em São Sebastião (São Paulo) e descrita por Araújo e Garraffoni (2021).

A família Turbanellidae

Curiosamente, a primeira espécie de gastrótrico marinho descrita foi *Turbanella hyalina* Schultze, 1853 (Figura 1).

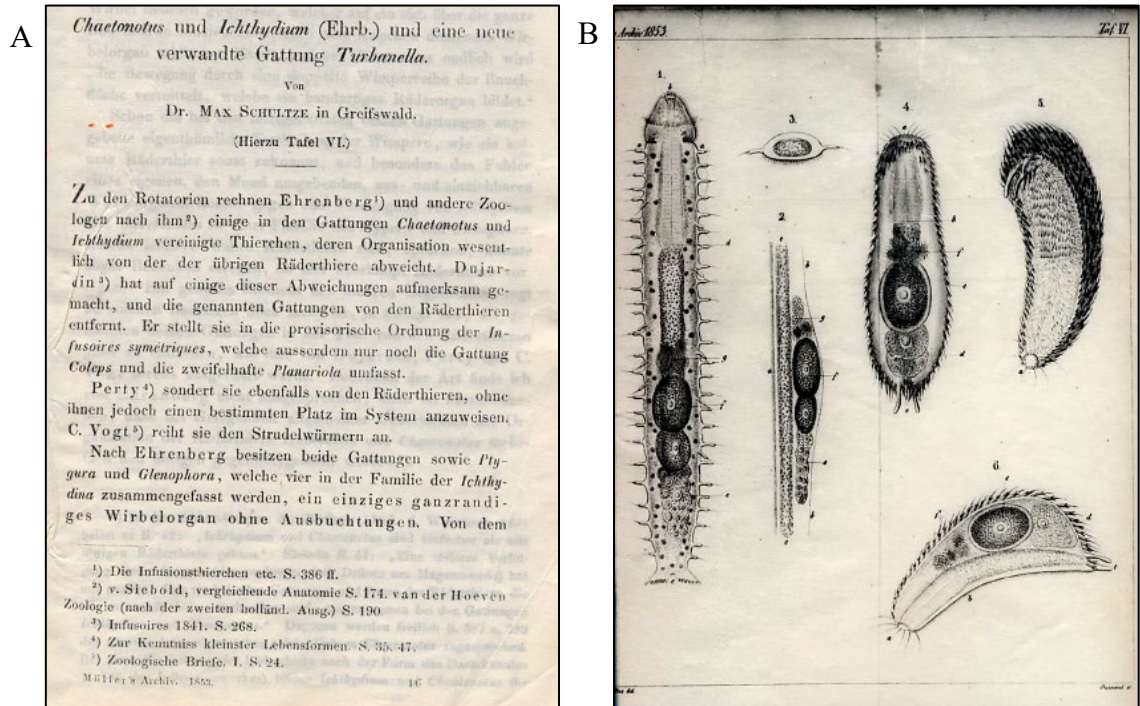


Figura 1. A) Capa do artigo de Max Schultze (1853). B) (1) Desenho esquemático da vista dorsal de *Turbanella hyalina*, com ampliação de 350x. (2) Região intermediária e lateral, com ovos e órgãos reprodutivos de *T. hyalina*. (3) Secção transversal de *T. hyalina*. (4) *Chaetonotus maximus*, vista dorsal, com ampliação de 350 vezes. (5) *Chaetonotus maximus*, vista ventral. (6) *Chaetonotus maximus*, vista lateral.

O foco desta tese é o estudo das espécies pertencentes a família Turbanellidae. Em relação aos aspectos morfológicos, os turbanelídeos possuem o corpo alongado, a cabeça pode ser delimitada do restante do corpo. Apêndices cefálicos estão presentes em algumas espécies. Na região posterior do corpo existe uma cauda bilobada com tubos adesivos posteriores (TbP). A posição de inserção e arranjo dos outros tubos adesivos é variável: tubos adesivos anteriores (TbA) geralmente se concentram em mãos carnudas; tubos adesivos laterais (TbL) podem ser numerosos, reduzidos ou ausentes. Em algumas espécies grandes tubos adesivos são presentes. A ciliação ventral frequentemente cobre toda a região anterior e está disposta em duas fileiras pareadas ao longo do tronco. Os poros faríngeos se localizam na região posterior da faringe, com exceção do gênero *Prostobuccantia*, onde se localizam significativamente em regiões mais anteriores.

A família Turbanellidae contempla seis gêneros: *Desmodasys* Clausen, 1965 (três espécies); *Dinodasys* Remane, 1927 (duas espécies); *Paraturbanella* Remane, 1927 (vinte e

quatro espécies); *Prostobuccantia* Evans & Hummon, 1991 (monoespecífico); *Pseudoturbanella* d'Hondt, 1968 (monoespecífico) e *Turbanella* Schultze, 1853 (trinta e duas espécies).

Gênero *Desmodasys* Clausen, 1965

O gênero inclui duas espécies que foram coletadas na Noruega (leste do Atlântico Norte) e uma espécie no Pacífico Leste. A cabeça é sutilmente delimitada; a ciliação ventral se localiza em duas fileiras (*D. borealis* e *D. phocoides*) ou em toda a região ventral (*D. abyssalis*). Estruturas oclares podem estar presentes. Uma pequena cavidade bucal está presente e os poros faríngeos estão próximos à junção faringo-intestinal. Tubos adesivos laterais (TbL) são ausentes, apenas cílios sensoriais estão dispostos ao longo do tronco. Os tubos adesivos anteriores (TbA) estão dispostos em tufos. Tubos adesivos posteriores (TbP) estão localizados nos lobos caudais (Kieneke & Schmidt-Rhaesa, 2015). As três espécies descritas até o momento são: *D. abyssalis* Kieneke & Zekely, 2007, *D. borealis* Clausen, 2000, e *D. phocoides* Clausen, 1965.

Gênero *Dinodasys* Remane, 1927

As duas espécies de *Dinodasys* possuem uma cabeça delimitada por um par de tentáculos. “Saliências cefálicas” menores adicionais estão presentes em número distinto na região dorsal e ventral da cabeça. Os TbA estão inseridos em mãos carnudas ventrais, os TbP nos lobos caudais e TbL são numerosos (Kieneke & Schmidt-Rhaesa, 2015). As duas espécies descritas foram encontradas no Atlântico Norte e na costa do Delaware: *D. delawarensis* Hummon, 2008, e *D. mirabilis* Remane, 1927.

Gênero *Paraturbanella* Remane, 1927

As espécies possuem um órgão adesivo acessório característico, composto por um tubo adesivo longo e outro mais curto; na região anterior da faringe. TbA estão inseridos em mãos carnudas; TbL são poucos e pequenos ou podem estar ausentes; TbP estão nos lobos caudais (Kieneke & Schmidt-Rhaesa, 2015). Atualmente são conhecidas vinte e quatro espécies da África, Atlântico Norte, Mediterrâneo, Caraíbas, Pacífico, Índia, Austrália e Brasil: *P. africana* Todaro, Dal Zotto, Bownes & Perissinotto, 2017; *P. aggregotubulata* Evans, 1992, *P. armoricana* (Swedmark, 1954), *P. boadeni* Rao & Ganapati, 1968, *P. brevicaudata* Rao, 1991, *P. cuanensis* Maguire, 1976, *P. dohrni* Remane, 1927, *P. dolichodema* Hummon, 2010, *P. eireanna* Maguire, 1976, *P. intermedia* Wieser, 1957, *P. levantia* Hummon, 2011, *P. manxensis*

Hummon, 2008, *P. mesoptera* Rao, 1970, *P. pacifica* Schmidt, 1974, *P. pallida* Luporini, Magagnini & Tongiorgi, 1971, *P. palpibara* Rao & Ganapati, 1968, *P. pediballetor* Hummon, 2008, *P. sanjuanensis* Hummon, 2010, *P. scanica* Clausen, 1996, *P. solitaria* Todaro, 1995, *P. stradbrokei* Hochberg, 2002, *P. teissieri* Swedmark, 1954; *P. xaymacana* Dal Zotto, Leasi & Todaro, 2018 e *P. tricaudata* Campos, Todaro & Garraffoni, 2020.

Gênero *Prostobuccantia* Evans & Hummon, 1991

Uma única espécie, *P. brocha* Evans & Hummon, 1991, foi descrita na Flórida (Evans & Hummon 1991). Uma das características mais evidentes é a projeção da cavidade bucal. Os TbA estão inseridos em bases carnosas, TbL estão presentes na parte posterior próximo ao nível dos poros da faringe. Está presente um par de tubos adesivos muito longos e outros mais curtos atrás da junção faringo-intestinal. O TbP está localizado nos lobos caudais (Kieneke & Schmidt-Rhaesa, 2015).

Gênero *Pseudoturbanella* d'Hondt, 1968

Uma espécie, *P. stylifera* d'Hondt, 1968, é descrita neste gênero, e foi encontrado na costa atlântica francesa (d'Hondt 1968). Os TbA estão em mãos emparelhadas, um par de tubos se encontram na região posterior da cabeça. TbL são reduzidos a um único par no nível da junção faringo-intestinal. No lobo caudal há poucos tubos adesivos em seu lado interno e na sua extremidade terminal (Kieneke & Schmidt-Rhaesa, 2015).

Gênero *Turbanella* Schultze, 1853

A região da cabeça é delimitada; em algumas espécies, existem lobos laterais. TbA estão inseridos em mãos carnuadas; TbL são abundantes ao longo do tronco em quase todas as espécies, frequentemente dispostos na região ventral, ventro-lateral, lateral, dorso-lateral e/ou dorsal. Os TbP estão nos lobos caudais. Um cone mediano não pareado está presente entre os dois lobos caudais em muitas espécies. (Kieneke & Schmidt-Rhaesa, 2015). Atualmente são conhecidas trinta e duas espécies com distribuição no Atlântico (ambas as costas do Atlântico Norte mais oeste do Atlântico Sul e Caribe), Mar Báltico, Mediterrâneo e Mar Negro, Mar Vermelho, Pacífico (costa ocidental da América do Norte e Central, Galápagos), Índia, Japão, Austrália e Ártico: *T. ambronensis* Remane, 1943, *T. aminensis* Rao, 1991, *T. amphiatlantica* Hummon & Kelly, 2011, *T. bengalensis* Rao & Ganapati, 1968, *T. bocqueti* Kaplan, 1958, *T. brusci* Hochberg, 2002, *T. caledoniensis* Hummon, 2008, *T. corderoi* Dioni, 1960, *T. cornuta* Remane, 1925, *T. cuspidata* Yamauchi & Kajihara, 2018, *T. erythrothalassia* Hummon, 2011,

T. hyalina Schultze, 1853, *T. indica* Rao, 1981, *T. lobata* Yamauchi & Kajihara, 2018, *T. lutheri* Remane, 1952, *T. mikrogada* Hummon, 2008, *T. multidigitata* Kisielewski, 1987, *T. mustela* Wieser, 1957, *T. ocellata* Hummon, 1974, *T. otti* Schrom, 1972, *T. pacifica* Schmidt, 1974, *T. palaciosi* Remane, 1953, *T. petiti* Remane, 1952, *T. pilosum* Kolicka, Kotwicki & Dabert, 2018, *T. pontica* Valkanov, 1957, *T. reducta* Boaden, 1974, *T. remanei* Forneris, 1961, *T. scilloniensis* Hummon, 2008, *T. subterranea* Remane, 1934, *T. varians* Maguire, 1976, *T. veneziana* Schrom, 1972, e *T. wieseri* Hummon, 2010.

A figura a seguir apresenta um desenho esquemático da espécie tipo de cada gênero, *Desmodasys phocoides* Clausen, 1965; *Dinodasys mirabilis* Remane, 1927; *Paraturbanella dohrni* Remane, 1927; *Prostobuccantia brocha* Evans & Hummon, 1991; *Pseudoturbanella stylifera* d'Hondt, 1968 e *Turbanella hyalina* Schultze, 1853.

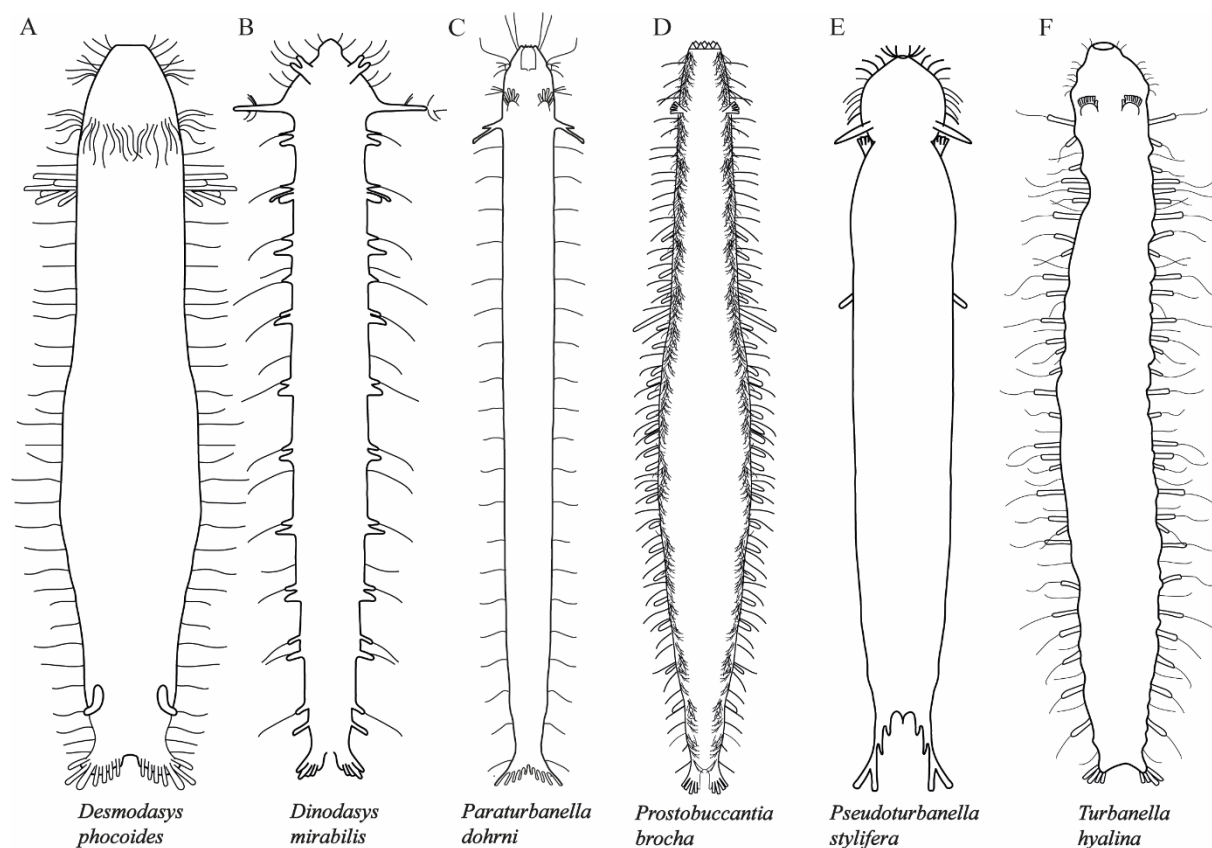


Figura 2. Desenho esquemático dos turbanelídeos. (A) *Desmodasys phocoides* Clausen, 1965. (B) *Dinodasys mirabilis* Remane, 1927. (C) *Paraturbanella dohrni* Remane, 1927. (D) *Prostobuccantia brocha* Evans & Hummon, 1991. (E) *Pseudoturbanella stylifera* d'Hondt, 1968. (F) *Turbanella hyalina* Schultze, 1853.

OBJETIVOS

Geral

Descrever a diversidade de gastrótricos turbanelídeos brasileiros utilizando a taxonomia integrativa baseada em dados moleculares e analisar e reconstruir as relações de parentesco de subgrupos de Turbanellidae utilizando dados morfológicos e moleculares.

Específicos

- Organizar os registros de distribuição das espécies marinhas de Gastrotricha no Brasil;
- Investigar espécies do gênero *Paraturbanella* com base na morfologia externa e anatomia interna dos espécimes com auxílio das microscopias de luz, eletrônica e confocal;
- Ampliar e disponibilizar o sequenciamento genético de macrodasyídeos marinhos neotropicais em bancos de dados;
- Testar a monofilia da família Turbanellidae, bem como os gêneros nela contidos.

JUSTIFICATIVA

A tese foi elaborada com o intuito de incluir dados sobre a distribuição das espécies de gastrótricos marinhos, contribuir com o conhecimento morfológico e molecular dos macrodasyídeos, a fim de se obter o maior número de dados possíveis para a reconstrução das relações de parentesco.

Contudo, os organismos meiofaunais representam um grupo biológico negligenciado em relação aos estudos taxonômico, sistemático e ecológico (Fonseca *et al.* 2017). E isso impacta diretamente na aplicação de outras áreas correlatas e até mesmo na compreensão da árvore da vida.

Tal inferência fica evidente no trecho destacado que foi escrito por Edgecombe *et al.* (2011) quando conduziram uma revisão sobre os recentes progressos e as principais questões na filogenia dos metazoários: “*Esta parte da árvore dos metazoários é vista como uma das áreas mais excitantes da pesquisa filogenética zoológica e como uma que tem sido mais difícil de se aproximar do ponto de vista da genômica, devido ao tamanho pequeno e as dificuldades de trabalhar com muitos de seus membros*”.

A complexidade na análise deste grupo de pequenos animais resulta diretamente em uma carência de informações e revisões taxonômicas devido a negligência e às dificuldades

enfrentadas pela maioria dos zoólogos dedicados a desvendar a biodiversidade dos metazoários (Artois *et al.*, 2011).

Os percalços descritos por Edgecombe *et al.* (2011) se iniciam desde o momento da coleta no campo, quando o sedimento é extraído do ambiente, e deve ser mantido em temperatura adequada, com oxigenação, prosseguindo para as etapas seguintes: triagem em laboratório, aplicação de anestésico, individualização do espécime, fixação, montagem da lâmina, nessa etapa é imprescindível que os animais sejam analisados vivos, pois, quando os espécimes estão em uma lâmina montada eles se deterioram rapidamente e em apenas alguns minutos caracteres diagnósticos importantes podem ser extremamente difíceis ou até impossíveis de se observar (Balsamo *et al.*, 2014; Kånneby, 2015; Garraffoni *et al.*, 2019). Portanto, o estudo sistemático e filogenético desses animais é um enorme desafio, porém repleto de descobertas fascinantes.

Outro aspecto significativo a ser mencionado é que a maioria das descrições de macrodasyídeos marinhos apresentam apenas desenhos esquemáticos (e.g. Hummon, 2010, 2011). Enquanto os trabalhos mais recentes são beneficiados pelo avanço tecnológico que reflete no uso de diferentes técnicas de microscopia moderna, que auxiliam com mais dados na compreensão morfológica do indivíduo.

Além disso, é necessário considerar a escassez de representatividade para as regiões tropicais, como o Brasil. Atualmente, os estudos sobre a diversidade do grupo estão principalmente concentrados na Europa e nos Estados Unidos, devido a presença da maioria dos especialistas nessas localidades, onde vivem e conduzem as suas coletas. Logo, a maior parte dos dados referentes à variação morfológica, padrões de distribuição e análises moleculares está focada nos seres vivos que habitam no Hemisfério Norte.

Enquanto o Hemisfério Sul, representa uma região onde são realizadas apenas coletas esporádicas, e a informação sobre a diversidade se torna escassa e fragmentada (Balsamo *et al.*, 2014; Garraffoni & Balsamo, 2017; Garraffoni *et al.* 2021). A disparidade de informações entre os dois hemisférios, tem um impacto direto na reconstrução das relações filogenéticas. Isso ocorre principalmente devido ao fato de que quase todas as sequências depositadas no banco de dados genético, são oriundas de espécies de gastrótricos que vivem no Hemisfério Norte (Todaro *et al.* 2012, 2013, 2014, 2015).

Portanto, é fundamental promover estudos que visem expandir as áreas de coleta em regiões tropicais e que permitam reunir grupos de pesquisa empenhados em contribuir para o avanço do conhecimento sistemático, evolutivo e ecológicos dos organismos meiofaunais.

Nesse contexto, a tese oferece contribuições significativas sobre a biodiversidade em determinadas localidades ao longo da costa brasileira. Ao empregar técnicas para investigação da morfologia, como microscopia de luz com contraste de interferência diferencial (DIC), captura de imagens digitais, além de microscopia eletrônica e técnicas de confocal, bem como o uso de análises moleculares.

Dessa maneira, foi possível introduzir uma parte da taxonomia integrativa para o estudo de gastrótricos marinhos, com base em uma abordagem múltipla e complementar que utiliza dados morfológicos, genéticos, ecológicos e comportamentais (Dayrat, 2005). Sendo importante destacar que a aplicação da taxonomia integrativa em estudos com *Gastrotricha* ainda é incipiente (Todaro *et al.*, 2015, Kieneker & Nikoukar, 2017). Logo, existem muitas informações sobre os aspectos morfológicos que ainda não foram completamente compreendidos, o que representa um convite para estudar a biologia desses diminutos e intrigantes animais.

RESULTADOS

Os resultados da tese estão organizados em quatro capítulos, em formato de artigo científico, dos quais dois foram publicados em revistas especializadas. Essa estrutura foi adotada a fim de facilitar a abordagem das questões propostas no projeto e são descritas a seguir:

Capítulo 1: Quais são as espécies de gastrótricos marinhos que ocorrem na costa brasileira? A partir desse questionamento, construímos o primeiro artigo publicado em 2019: “*A synopsis of knowledge, zoogeography and an online interactive map of Brazilian marine gastrotrichs*”.

Capítulo 2: Como descrever uma nova espécie? Descrevemos uma espécie do gênero *Paraturbanella* e publicamos o artigo em 2020: “*A new species of Paraturbanella Remane, 1927 (Gastrotricha, Macrodasyida) from the Brazilian coast, and the molecular phylogeny of Turbanellidae Remane, 1926*”

Capítulo 3: Vamos descrever outra espécie? Um novo registro? E discutir sobre os aspectos reprodutivos? O estudo “*Description of Paraturbanella sp. nov., new record of P. tricaudata and discussion of reproductive traits in turbanellids (Gastrotricha)*” contempla a descrição de uma nova espécie de gastrótrico marinho, pertencente ao gênero *Paraturbanella*, coletada na Bahia.

Capítulo 4: Como construir uma filogenia? O trabalho intitulado “*Filogenia baseada em dados morfológicos da família Turbanellidae (Gastrotricha, Macrodasyida)*” inclui a

padronização dos termos morfológicos, hipóteses de homologias e reconstrução da relação de parentesco com pesagem implícita dos caracteres das espécies pertencentes a família Turbanellidae.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Araújo, T. Q., Wieloch, A. H., Vidigal, T. H. D., Hochberg, R., Garraffoni, A. R. S. 2016. *Pseudostomella dolichopoda* Todaro, 2012 and *P. cataphracta* Ruppert, 1970 (Gastrotricha: Thaumastodermatidae): new records from Brazil and USA and an updated key to the genus. Check List, 12(6), 1986.
- Araújo, T. Q., Balsamo, M., Garraffoni, A.R. 2014. A new species of *Pseudostomodella* (Gastrotricha, Thaumastodermatidae) from Brazil. Marine Biodiversity, 44(3), 243-248.
- Araujo, T. Q., Wieloch, A. H., Vidigal, T. H. D., Hochberg, R., Garraffoni, A. R. S. 2016. *Pseudostomella dolichopoda* Todaro, 2012 and *P. cataphracta* Ruppert, 1970 (Gastrotricha: Thaumastodermatidae): new records from Brazil and USA and an updated key to the genus. Check List, 12(6), 1986-1986.
- Artois, T., Fontaneto, D., Hummon, W. D., McInnes, S. J., Todaro, M. A., Sørensen, M. V., Zullini, A. 2011. Ubiquity of microscopic animals? Evidence from the morphological approach in species identification. In D. Fontaneto (Ed.) Biogeography of Microscopic Organisms: Is Everything Small Everywhere? pp. 245-249. New York: Cambridge University Press.
- Balsamo, M., Todaro, M. A. 2002. Gastrotricha. In: Freshwater meiofauna: Biology and ecology. Rundle, S. D., Robertson, A. & Schmidt-Araya, J. (eds). Backhuys Publishers, pp. 45-61.
- Balsamo, M., Grilli, P., Guidi, L., d'Hondt, J. L. 2014. Gastrotricha - Biology, ecology and systematics. Families Dasydytidae, Dichaeturidae, Neogosseidae, Proichthyidiidae. Identification guides to the plankton and benthos of inland waters. Weikersheim: Backhuys Publishers.
- Balsamo M., Artois T., Smith III J. P., Todaro M. A., Guidi L., Leander B. S., Van Steenkiste N.W. 2020. The curious and neglected soft-bodied meiofauna: Rousphozoa (Gastrotricha and Platyhelminthes). Hydrobiologia, 847(12), 2613-2644.
- Boaden, P. J. S. 1974. Three new thiotrophic Gastrotricha. Cahiers de Biologie Marine, 15(3), 267-378.
- Bosco, I., Lourenco, A. P., Guidi, L., Balsamo, M., Hochberg, R., & Garraffoni, A. R. 2020. Integrative description of a new species of *Acanthodasys* Remane, 1927 (Gastrotricha, Macrodasyida, Thaumastodermatidae) based on four distinct morphological techniques and molecular data. Zoologischer Anzeiger, 286, 31-42.

- Campos, A., Todaro, M. A., Garraffoni, A. R. S. 2020. A new species of *Paraturbanella* Remane, 1927 (Gastrotricha, Macrodasysida) from the Brazilian coast, and the molecular phylogeny of Turbanellidae Remane, 1926. *Diversity*, 12(2), 42.
- Clausen, C. 1965. *Desmodasys phocoides* gen. et. sp. n., family Turbanellidae (Gastrotricha Macrodasysoidea). *Sarsia*, 21, 17-21.
- Clausen, C. 1996. Three new species of Gastrotricha Macrodasysida from the Bergen area, western Norway. *Sarsia*, 81(2), 119-129.
- Clausen, C. 2000. Gastrotricha Macrodasysida from the Tromsø region, northern Norway. *Sarsia*, 85, 357-384.
- Dal Zotto, M., Leasi, F., Todaro, M. A. 2018. A new species of Turbanellidae (Gastrotricha, Macrodasysida) from Jamaica, with a key to species of *Paraturbanella*. *ZooKeys*, (734), 105.
- Dayrat, B. 2005. Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85: 407-415.
- Dioni, W. 1960. Notas hydrobiológicas II. *Turbanella corderoi* nov. sp. (Gastrotricha Macrodasysoidea) gasterotrico aberrante de aguas salobras. *Anais Ist Congr. Latin-Amer. Zool.*, 1, 121-125.
- d'Hondt, J. L. 1968. Contribution à la connaissance des Gastrotriches intercotidiaux du Golfe de Gascogne. *Cahiers de Biologie Marine*, 9, 387-404.
- Edgecombe, G. D., Giribet, G., Dunn, C. W., Hejnol, A., Kristensen, R. M., Neves, R. C., Sørensen, M. V. 2011. Higher-level metazoan relationships: recent progress and remaining questions. *Organisms Diversity & Evolution*, 11(2), 151-172.
- Ehrenberg, C. G. 1838. Die infusionsthierchen als vollkommene organismen. Ein blick in des tiefere organische leben der natur. pp. 386–390; Tafel 48. Nebst Atlas. Leopold Voss, Leipzig.
- Evans, W. A., & Hummon, W. D. 1991. A new genus and species of Gastrotricha from the Atlantic coast of Florida, USA. *Transactions of the American microscopical Society*, 321-327.
- Evans, W. A. 1992. Five new species of marine Gastrotricha from the Atlantic coast of Florida. *Bulletin of Marine Science*, 51(3), 315-328.
- Fonseca, G., Fontaneto, D., Di Domenico, M. 2017. Addressing biodiversity shortfalls in meiofauna. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 20, 1-10.
- Forneris, L. 1961. Beiträge zur Gastrotrichenfauna der Nord-und Ostsee. *Kieler Meeresforschungen*, 17(2), 206-218.

- Garraffoni A. R. S & Araújo T. Q. 2017. Phylogeny of *Pseudostomella* Swedmark, 1956 (Gastrotricha: Macrodasyida) based on morphological data and first insights on the historical biogeography of Thaumastodermatidae. *Proceedings of the Biological society of Washington*, 130, 222-238.
- Garraffoni, A. R., Araújo, T.Q., Lourenço, A.P., Guidi, L., Balsamo, M. 2017a. A new genus and new species of freshwater Chaetonotidae (Gastrotricha: Chaetonotida) from Brazil with phylogenetic position inferred from nuclear and mitochondrial DNA sequences. *Systematics and Biodiversity*, 15, 49-62.
- Garraffoni, A. R., Di Domenico, M., Hochberg, R. 2017b. New records of marine Gastrotricha from São Sebastião Island (Brazil) and the description of a new species. *Marine Biodiversity*, 47(2), 451-459.
- Garraffoni, A. R. & Balsamo, M. 2017. Is the ubiquitous distribution real for marine gastrotrichs? Detection of areas of endemism using Parsimony Analysis of Endemicity (PAE). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 130(1), 198-211.
- Garraffoni, A. R. S., Kieneker, A., Kolicka, M., Corgosinho, P. H., Prado, J., Nihei, S. S., Freitas, A. V. 2019. ICZN Declaration 45: a remedy for the nomenclatural and typification dilemma regarding soft-bodied meiofaunal organisms? *Marine Biodiversity*, 1-9.
- Garraffoni, A. R. S, Araújo T. Q. 2020. Keys to Neotropical and Antarctic Fauna. In: Damborenea C, Rogers DC, Thorp JH (Eds) *Phylum Gastrotricha*. Academic Press, London, 125-143.
- Garraffoni, A., Sørensen, M. V., Worsaae, K., Di Domenico, M., Sales, L. P., Santos, J., Lourenço, A. 2021. Geographical sampling bias on the assessment of endemism areas for marine meiobenthic fauna. *Cladistics*, 37(5), 571-585.
- Hochberg, R. 1999. Spatiotemporal size-class distribution of *Turbanella mustela* (Gastrotricha: Macrodasyida) on a northern California beach and its effect on tidal suspension. *Pac. Sci.*, 53, 90-100.
- Hochberg, R., & Litvaitis, M. K. 2000. Phylogeny of Gastrotricha: a morphology-based framework of gastrotrich relationships. *Biological Bulletin*, 198, 299-305.
- Hochberg, R., & Litvaitis, M. K. 2001. A muscular double helix in Gastrotricha. *Zoologischer Anzeiger*, 240, 61-68.
- Hochberg, R., & Litvaitis, M. K. 2001b. Macrodasyida (Gastrotricha): a cladistic analysis of morphology. *Invertebrate Biology*, 120(2), 124-135.

- Hochberg, R. 2002. Two new species of Turbanellidae (Gastrotricha: Macrodasysida) from a high-energy beach on North Stradbroke Island, Australia. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 36(2), 311-319.
- Hochberg, R. 2014. *Crasiella fonseci*, a new species of Gastrotricha (Macrodasysida, Planodasyidae) from São Paulo, Brazil. *Marine Biodiversity*, 44(3), 237-242.
- Hummon, W. D. 1974. Gastrotricha from Beaufort, North Carolina, USA. *Cahiers de Biologie Marine*, 15(4), 3.
- Hummon, W. D. 1982. Gastrotricha. Pp. 857-863 in: PARKER, S. P. (ed.) *Synopsis and classification of living organisms*, Vol. 1. McGraw-Hill, New York, USA.
- Hummon, W. D. 2008. Gastrotricha of the North Atlantic Ocean: 1. Twenty-four new and two redescribed species of Macrodasysida. *Meiofauna Marina*, 16, 117-174.
- Hummon, W. D. 2010. Marine Gastrotricha of the Caribbean Sea: a review and new descriptions. *Bulletin of Marine Science*, 86(3), 661-708.
- Hummon, W. D. 2011. Marine Gastrotricha of the Near East: 1. Fourteen new species of Macrodasysida and a redescription of *Dactylopodola agadasys* Hochberg, 2003. *ZooKeys*, (94), 1.
- Hummon, W. D. & Kelly, J. L. 2011. *Turbanella amphiatlantica*, a new species of Gastrotricha (Macrodasysida) from eastern North America and northwest Europe. *Meiofauna Marina*, 19, 61-70.
- Kånneby, T. 2011. Gastrotricha of Sweden-Biodiversity and phylogeny (Doctoral dissertation, US-AB).
- Kånneby, T., Todaro, M. A., Jondelius, U. 2012. A phylogenetic approach to species delimitation in freshwater Gastrotricha from Sweden. *Hydrobiologia*, 683, 185-202.
- Kånneby, T., Todaro, M. A., Jondelius, U. 2013. Phylogeny of Chaetonotidae and other Paucitubulatina (Gastrotricha: Chaetonotida) and the colonization of aquatic ecosystems. *Zoologica Scripta*, 42, 88-105.
- Kånneby, T., Wicksten, M. K. 2014. First record of the enigmatic genus *Redudasys* Kisielewski, 1987 (Gastrotricha: Macrodasysida) from the Northern hemisphere. *Zoosystema*, 36(4), 1-12.
- Kånneby, T. 2015. Phylum Gastrotricha. Thorp and Covich's *Freshwater Invertebrates: Keys to Nearctic Fauna*, 115.
- Kånneby, T. 2016. Phylum Gastrotricha. In Thorp and Covich's *Freshwater Invertebrates* (pp. 115-130). Academic Press.

- Kåneby, T., Kirk, J. J. 2017. A new species of *Redudasys* (Gastrotricha: Macrodasyida: Redudasysidae) from the United States. *Proceedings of the Biological society of Washington*, 130, 129-139.
- Kaplan, G. 1958. Premières observations sur les gastrotriches psammophiles des côtes du Calvados. *Archive de Zoologie Expérimentale et Générale*, 1, 27-37.
- Kieneke, A., Arbizu, P. M., Ahlrichs, W. H. 2008. Anatomy and ultrastructure of the reproductive organs in *Dactylopodola typhile* (Gastrotricha: Macrodasyida) and their possible functions in sperm transfer. *Invertebrate Biology*, 127(1), 12-32.
- Kieneke, A., Riemann, O., Ahlrichs, W. H. 2008. Novel implications for the basal internal relationships of Gastrotricha revealed by an analysis of morphological characters. *Zoologica Scripta*, 37, 429-460.
- Kieneke, A. 2010. A new species of *Thaumastoderma* (Gastrotricha: Macrodasyida) from the Antarctic deep sea with a phylogenetic analysis of the whole genus. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 90(3), 575-584.
- Kieneke, A. & Schmidt-Rhaesa, A. 2015. Gastrotricha. *Handbook of Zoology. Gastrotricha, Cycloneuralia and Gnathifera*, 3, 1-134.
- Kieneke, A. & Zekely, J. 2007 *Desmodasys abyssalis* sp. nov. first record of a deep sea gastrotrich from hydrothermal vents. *JMBA2 Biodiversity Records*, 5895.
- Kieneke, A. & Nikoukar, H. 2017. Integrative morphological and molecular investigation of *Turbanella hyalina* Schultze, 1853 (Gastrotricha: Macrodasyida), including a redescription of the species. *Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology*, 267, 168-186.
- Kieneke, A., & Todaro, M. A. 2020. Discovery of two 'chimeric' Gastrotricha and their systematic placement based on an integrative approach. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 192(3), 710-735.
- Kisielewski, J. 1987. New records of marine Gastrotricha from the French coasts of Manche and Atlantic. I: Macrodasyida, with descriptions of seven new species. *Bulletin du Muséum National d'histoire naturelle. Section A, Zoologie, biologie et écologie animales*, 9(4), 837-877.
- Kolicka, M., Kotwicki, L., Dabert, M. 2018. Diversity of Gastrotricha on Spitsbergen (Svalbard Archipelago, Arctic) with a description of seven new species. In *Annales Zoologici* 68(4), 609-739. Museum and Institute of Zoology, Polish Academy of Sciences.
- Leeuwenhoek, A. V. Observations, communicated to the publisher by Mr. Antony van Leewenhoeck, in a dutch letter of the 9th Octob. 1676. English'd: concerning little

- animals by him observed in rain-well-sea-and snow water; as also in water wherein pepper had lain infused. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, v. 12, n. 133, p. 821-831.
- Luporini, P., Magagnini, G., Tongiorgi, P. 1971. Contribution à la connaissance des gastrotriches des côtes de Toscane. Contribution to the knowledge of gastrotrichs from the coasts of Tuscany. Cahiers de Biologie Marine, (4).
- Maguire, C. 1976. Two new species of *Paraturbanella*: *P. cuanensis* and *P. eireanna*. Cahiers de Biologie Marine, 17, 405–410.
- Metschnikoff, E. 1865. Über einige wenig bekannte niedere Thierformen. Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie, 15, 450-463.
- Minowa, A. K. & Garraffoni, A. R. S. 2017. A new species of *Haltidytes* Remane, 1936 (Gastrotricha: Chaetonotida: Dasydytidae) from an urban lagoon in Brazil with a phylogenetic reconstruction of the genus based on morphological data. Zoologischer Anzeiger, 269, 100-109.
- Müller, O. F. 1773. *Vermivm terrestrium et fluviatilium seu animalium infusoriorum, helminthicorum et testaceorum non marinorum, succincta historia*. Heineck et Faber, Havniae et Lipsiae, 135 pp.
- Murray, J. 1913. Gastrotricha. Journal of the Quekett Microscopical Club, 12, 211-238.
- Rao, G., & Ganapati, P. N. 1968. Some new interstitial gastrotrichs from the beach sands of Waltair coast. In Proceedings/Indian Academy of Sciences, 67(2), 35-53. New Delhi: Springer India.
- Rao, G. C. & Clausen, C. 1970. *Planodasys marginalis* gen. et sp. nov. and Planodasyidae fam. nov. (Gastrotricha Macrodasyoidea), Sarsia 42: 73-82.
- Rao, G. C. 1981. *Crasiella indica* n.sp. (Gastrotricha, Macrodasysida) from Orissa coast, India. Bulletin of the Zoological Survey of India, 4(1), 3-6.
- Rao, G. C. 1991. Lakshadweep: General features. Fauna of Lakshadweep, State Fauna Series, 2, 5-40.
- Remane, A. 1925. Morphologie und Verwandtschaftbeziehungen der aberranten Gastrotrichen I. Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere, 5, 625-754.
- Remane, A. 1925. Neue aberrante Gastrotrichen II: *Turbanella cornuta* nov.spec. und *T. hyalina* M. Schultze, 1853. Zoologischer Anzeiger, 64: 309-314.
- Remane, A. 1927. Neue Gastrotricha Macrodasyoidea. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Ontog. Tiere, 54, 203-242.

- Remane, A. 1934. Die Gastrotrichen des Kuestengrundwassers von Schilksee. Schr. Naturwiss. Ver. Schleswig-Holstein, 20, 473-478.
- Remane, A. 1943. *Turbanella ambronensis* nov. spec., ein neues Gastrotrich aus der Otoplanenzone der Nordsee. Zoologischer Anzeiger, 141, 237-240.
- Remane, A. 1952. Zwei neue *Turbanella*-Arten aus dem marinen Kuestengrundwasser. Kieler Meeresforsch, 9, 62-65; Taf.9.
- Remane, A. 1953. Ein neues Gastrotrich aus dem Pazifik, *Turbanella palaciosi* nov. spec. Zoologischer Anzeiger, 151, 272-276.
- Ruppert, E. E. 1991. Gastrotricha. In Harrison, F. W. and Ruppert, E. E. (Eds): Microscopic Anatomy of Invertebrates Aschelminthes, Vol. 4, pp. 41-109. Wiley-Liss, New York.
- Schmidt, P. 1974. Interstitielle Fauna von Galapagos. IV. Gastrotricha. Mikrofauna Meeresbodens 26, 1-7.
- Schmidt-Rhaesa, A. 2007. The Evolution of Organ Systems. Oxford University Press.
- Schrom, H. 1972. North Adriatic gastrotrichs. Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen, 23, 286-351.
- Schultze, M. 1853. Über *Chaetonotus* und *Ichthydium* (Ehrb.) und eine neue verwandte Gattung *Turbanella*. Müller's Archiv für Anatomie und Physiologie, 6, 241-254.
- Swedmark B. 1954. *Turbanella armoricana* sp. n., nouveau gastrotriche macrodasyoide de la cote nord de Bretagne. Bulletin de la Société zoologique de France, 79, 469-473.
- Todaro, M. A. 1995. *Paraturbanella solitaria*, a new psammic species (Gastrotricha: Macrodasysida: Turbanellidae), from the coast of California. Proceedings-Biological Society of Washington, 108, 553-559.
- Todaro, M. A., Littlewood, D. T. J., Balsamo, M., Herniou, E. A., Cassanelli, S., Manicardi, G., ... Tongiorgi, P. 2003. The interrelationships of the Gastrotricha using nuclear small rRNA subunit sequence data, with an interpretation based on morphology. Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology, 242(2), 145-156.
- Todaro, M. A. & Rocha, C. E. 2004. Diversity and distribution of marine Gastrotricha along the northern beaches of the State of São Paulo (Brazil), with description of a new species of *Macrodasys* (Macrodasysida, Macrodasysidae). Journal of Natural History, 38(13), 1605-1634.
- Todaro, M. A. & Rocha, C. E. 2005. Further data on marine gastrotrichs from the State of São Paulo and the first records from the State of Rio de Janeiro (Brazil). Meiofauna Marina, 14, 27-31.

- Todaro, M. A., Telford, M. J., Lockyer, A. E., Littlewood, D. T. J. 2006. Interrelationships of the Gastrotricha and their place among the Metazoa inferred from 18S rRNA genes. *Zoologica Scripta*, 35, 251-259.
- Todaro, M. A. & Hummon, W. D. 2008. An overview and a dichotomous key to genera of the phylum Gastrotricha. *Meiofauna Marina*, 16, 3-20.
- Todaro, M. A., K  nneby, T., Dal Zotto, M., Jondelius, U. 2011. Phylogeny of Thaumastodermatidae (Gastrotricha: Macrodasyida) Inferred from Nuclear and Mitochondrial Sequence Data. *Plos One*, 6: e17892.
- Todaro, M. A. & Rocha, C. E. F. 2011. Gastrotricha. In: Biodiversidade e ecossistemas bent  nicos marinhos do litoral norte de S  o Paulo, sudeste do Brasil. Campinas: UNICAMP/IB. p. 573.
- Todaro M. A., Dal Zotto M., Jondelius U., Hochberg R., Hummon W. D., K  nneby T., Rocha C. E. F. 2012. Gastrotricha: A Marine Sister for a Freshwater Puzzle. *Plos One*, 7(2), e31740.
- Todaro, M. A. 2013. A new non-naked species of *Ptychostomella* (Gastrotricha) from Brazil. *ZooKeys*, (289), 13.
- Todaro, M. A., Leasi, F., Hochberg, R. 2014. A new species, genus and family of marine Gastrotricha from Jamaica, with a phylogenetic analysis of Macrodasyida based on molecular data. *Systematics and Biodiversity*, 12, 473-488.
- Todaro, M. A., Dal Zotto, M., Leasi, F. 2015. An integrated morphological and molecular approach to the description and systematization of a novel genus and species of Macrodasyida (Gastrotricha). *Plos One*, 10(7), e0130278.
- Todaro, M. A., Dal Zotto, M., Bownes, S. J., Perissinotto, R. 2017. Two new interesting species of Macrodasyida (Gastrotricha) from KwaZulu-Natal (South Africa). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 130(1), 140-155.
- Todaro, M. A., Dal Zotto, M., K  nneby, T., Hochberg, R. 2019. Integrated data analysis allows the establishment of a new, cosmopolitan genus of marine Macrodasyida (Gastrotricha). *Scientific Reports*, 9(1), 7989.
- Todaro, M. A. 2023a. Marine. In Gastrotricha World Portal. Todaro, M. A. (ed.) [dispon  vel na internet em <http://www.gastrotricha.unimore.it/marine.htm>]. Acesso em 10 de outubro de 2023.
- Todaro, M. A. 2023b. Freshwater. In Gastrotricha World Portal. Todaro, M. A. (ed.) [dispon  vel na internet em <http://www.gastrotricha.unimore.it/freshwater.htm>]. Acesso em 10 de outubro de 2023.

- Valkanov, A. 1957. Erster versuch zur erforschung der Gastrotrichen des Schwarzen Meeres. Annual of Sofia University, Faculty of Biology, 50, 383-399.
- Wieser, W. 1957. Gastrotricha Macrodasypoidea from the intertidal of Puget Sound. Transactions of the American Microscopical Society, 76(4), 372-381.
- Yamauchi, S. & Kajihara, H. 2018. Marine Macrodasypoda (Gastrotricha) from Hokkaido, Northern Japan. Species Diversity 23, 183-192.

ARTIGO 1

A synopsis of knowledge, zoogeography and an online interactive map of Brazilian marine gastrotrichs

Ariane Campos and André Rinaldo Senna Garraffoni

Laboratory of Evolutionary Meiofauna, Department of Animal Biology, University of Campinas,
São Paulo, Brazil

Artigo publicado, disponível em: <https://peerj.com/articles/7898/>

Campos A, Garraffoni ARS. 2019. A synopsis of knowledge, zoogeography and an online interactive map of Brazilian marine gastrotrichs. PeerJ 7:e7898 <https://doi.org/10.7717/peerj.7898>

ABSTRACT

Information regarding the records of Brazilian marine gastrotrichs is presented. We systematized and organized the existing information associated with approximately 23 species (belonging to the genera *Aspidiophorus*, *Chaetonotus*, *Crasiella*, *Dactylopodola*, *Dendrodasys*, *Draculiciteria*, *Halichaetonotus*, *Heteroxenotrichula*, *Kryptodasys*, *Macrodasys*, *Pseudostomella*, *Ptychostomella*, *Urodasys* and *Xenotrichula*) from the Brazilian coast (eight endemic) and their 1,581 records from 36 marine ecoregions of the world. A link is provided to an on-line interactive map where all occurrences for each species are shown, accompanied by geographic coordinates, oceans, countries, cities, granulometric characteristics and ecoregions. Furthermore, a critical analysis of the geographical distribution of Brazilian marine gastrotrichs, an estimate of the number of undescribed species, a summary of the existence and status of taxonomical collections are also presented.

Subjects: Marine Biology, Taxonomy, Zoology

Keywords: Gastrotricha, Chaetonotida, Biodiversity, Macrodasysida, Species distribution

INTRODUCTION

Organism diversity is a result of historical processes, and all extant species are phylogenetically connected through time. Therefore, it is only possible to understand the structural changes that we observe in the light of evolution (Nunes & Christoffersen, 2009). Knowledge regarding biodiversity, history and interconnections is essential in understanding and anticipating the effects of disturbances, such as habitat destruction or the exchange of organisms between different localities, in the various systems (Schmidt-Rhaesa, 2002).

In the last decade, more than 20,000 marine species (9% of those currently known) have been described (Appeltans *et al.*, 2012). The number of marine species described per year reached an all-time high in the past decade, with over 2,000 species described in each of four different years. The statistical model predicted a total of 540,000 marine species, with a 95% probability interval of 320,000 to 760,000. When stratified by the different taxonomic groups, the data were comparable to or less than the estimates. For taxonomic groups for which the majority of species remain to be described, the rate of discovery is still rising; therefore, the model could not make a meaningful estimate of total species numbers for some minor groups, which was the case for Gastrotricha (Appeltans *et al.*, 2012).

Gastrotricha are microinvertebrates (from 60 to 3,500 mm in total body length) commonly found in marine and freshwater habitats that are recognized for their complex anatomy and life cycle, with a predominance of hermaphroditism (Ruppert, 1978; Weiss, 2001; Hummon, 2008; Guidi *et al.*, 2014). Although gastrotrichs can be considered a cosmopolitan taxon found on all major continents (Kåneby & Hochberg, 2015), at least marine gastrotrichs show some level of endemism, mainly in the Northern Hemisphere (Garraffoni & Balsamo, 2017).

The taxon comprises approximately 860 species (Todaro, 2019a, 2019b), traditionally divided into the two orders: Macrodasyida Remane, 1925 (Rao & Clausen, 1970) and Chaetonotida Remane, 1925 (Rao & Clausen, 1970). Currently, the first order comprises 10 families, 36 genera and 377 described species (Todaro, 2019a), with strap-shaped bodies, the presence of pharyngeal pores and, usually, numerous adhesive tubes present in the anterior, lateral and posterior body regions (Todaro & Hummon, 2008; Kåneby & Hochberg, 2015). The majority of macrodasyids are marine species; only four species have been reported in freshwater from the Swiss Alps, Brazilian streams and a reservoir and aquifer from the USA (Ruttner-Kolisko, 1955; Kisielewski, 1987; Garraffoni *et al.*, 2010, 2019a; Todaro *et al.*, 2012; Araújo, Alcantara & Garraffoni, 2013; Kåneby & Wicksten, 2014; Kåneby & Kirk, 2017). Within Chaetonotida, eight families, 32 genera with nearly 483 species (Todaro, 2019b) are

interstitial or epibenthic in marine and brackish water, and 2/3 of the species live in freshwater habitats (Balsamo *et al.*, 2008, 2014). They are tenpin-shaped and have one pair (rarely two or any) of adhesive tubes, limited to the posterior end (Balsamo *et al.*, 2008; K  nneby & Hochberg, 2015). The taxon Chaetonotida is divided into two suborders: Multitubulatina (monogeneric Neodasys) and Paucitubulatina. Within this order, the family Chaetonotidae is the most specious taxon, comprising approximately 1/3 of the species described for the whole group (Balsamo *et al.*, 2014; Garraffoni & Balsamo, 2017).

The knowledge of South America marine gastrotrichs biodiversity was unknown (no species recorded) until a few decades ago (Hochberg, 2014). The first two mentions of the taxon in Brazil occurred when du Bois-Raymond (1952) reported an undescribed species of the genus *Thaumastoderma* collected at a three to five m depth off the coast of Ilhabela Island (Northern coast of S  o Paulo State) and Forneris (1985) cited an undescribed species of the genus *Macrodasys* sampled in the intertidal zone of Porchat Island (Santos region of S  o Paulo State). However, we can consider that the gastrotrich fauna were not discovered until the pioneer taxonomical study by Todaro & Rocha (2004) along the Northern coasts of the State of S  o Paulo (Ubatuba, Caragatatuba, Ilhabela and S  o Sebasti  o). In this first study, the authors described one new species, *Macrodasys fornerisae*, and reported 42 other species (most of these species were undescribed species belonging both Macrodasysida and Chaetonotida). One year later, Todaro & Rocha (2005) reported results of a second study, mostly conducted on the Northern coasts of the State of S  o Paulo and, for the first time, in the southern part of the State of Rio de Janeiro (Paraty). In this study, the authors found 30 species, most of which had also been found in the first study, but they also reported some species not formally described and species recorded for the first time in Brazil. Subsequently, Todaro (2012, 2013) described the new species *Pseudostomella dolichopoda* and *Ptychostomella lamelliphora*, that were already reported as *Pseudostomella* sp. and *Ptychostomella* sp., respectively, in Todaro & Rocha (2004, 2005). All these studies were part of a larger research program studying the diversity of marine invertebrates of the Northern coasts of the State of S  o Paulo (Migotto & Tiago, 1999).

During the workshop “Taxonomy and Diversity of Marine Meiofauna” held in S  o Sebasti  o, State of S  o Paulo (Fonseca, Norenburg & Di Domenico, 2014), Hochberg (2014) described the new species *Crasiella fonseci*. Additionally, Ara  jo, Balsamo & Garraffoni (2014) described another species belonging to the genus *Pseudostomella* (*Pseudostomella squamalongispinosa*). These authors found and described a new species of marine Gastrotricha from Brazil outside of the State of S  o Paulo; the new species was found on the Southern coast of the State of Bahia (Nova Vi  osa).

Araújo *et al.* (2016) reported a new record of *Pseudostomella dolichopoda* Todaro, 2012, originally described from the Northern coast of São Paulo, and then collected from the State of Espírito Santo. Garraffoni, Di Domenico & Amaral (2016) analyzed the patterns of diversity of marine Gastrotricha among benthic habitats and localities along the Southeastern Brazilian coast. The authors concluded that the diversity patterns of Brazilian marine gastrotrichs could be explained by differences in sediment textures, tidal zones, and localities. Garraffoni, Di Domenico & Hochberg (2017) reported new records of marine gastrotrichs from sublittoral sediments around São Sebastião Island (where the municipality of Ilhabela is housed). Species belonging to the genus *Acanthodasys* (Macrodasysida) were reported for the first time in the Southern Hemisphere, and *Dactylopodola todaro*i was described as a new species. Recently, Todaro *et al.* (2019) described a new Macrodasysida genus (*Kryptodasys*) with three distinct species from Italy, Sweden and Brazil. The Brazilian species (*Kryptodasys carlosrochai*) appeared as “nov. gen. nov. spec.” in Todaro & Rocha (2004).

The aim of the present study was to systematize and organize the knowledge about the marine Gastrotricha diversity on the Brazilian coast, with a species inventory, critical analysis of geographical distribution patterns of these species and some future perspectives about the study of these taxa in Brazil.

MATERIALS AND METHODS

Marine ecoregions of the world

We avoided using geopolitical boundaries to analyze gastrotrich distributions because the delimitation of such areas does not reflect natural units (Nihei, 2006). Thus, we used the biogeographic regionalization for coastal and shelf areas proposed by Spalding *et al.* (2007) to establish the distribution patterns of species. The hierarchical system proposed by these authors has three levels of inclusiveness: ecoregion (smallest-scale unit), province (nested within the realm) and realm (largest spatial unit). In the present study, we used the spatial unit ecoregion, as it is defined as “Areas of relatively homogeneous species composition, clearly distinct from adjacent systems. The species composition is likely to be determined by the predominance of a small number of ecosystems and/or a distinct suite of oceanographic or topographic features” (Spalding *et al.*, 2007).

The system proposed by Spalding *et al.* (2007) is composed of 232 ecoregions covering all coastal and shelf waters of the world. Among them, five ecoregions occur in Brazil: Amazônia, Northeastern Brazil, Eastern Brazil, Southeastern Brazil and Rio Grande.

The distribution map (Fig. 1) with the known records of Brazilian Gastrotricha species and the worldwide ecoregions was made with the software Quantum GIS (<http://www.qgis.org>).

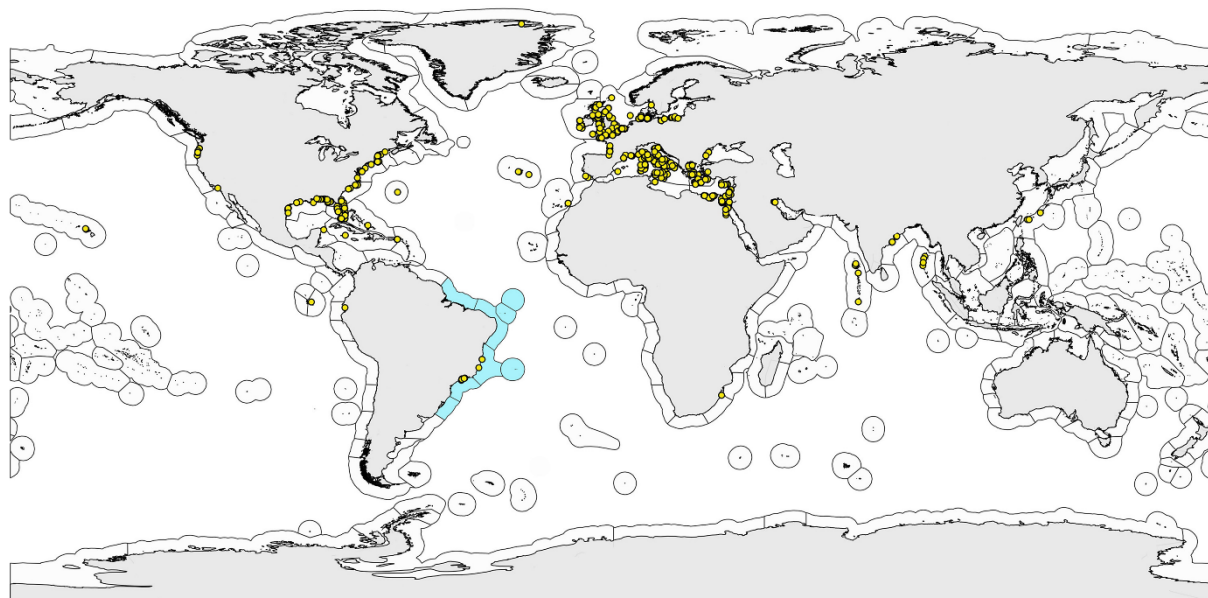


Figure 1 World map with the bioregionalization hierarchical system of ecoregions. World map with the bioregionalization hierarchical system of ecoregions according to Spalding *et al.* (2007). Ecoregions observed on the Brazilian coast are colored light blue. Dots are the sampling sites of the marine gastrotrich species found in Brazil (endemic or not).

Literature database

Distribution data on marine gastrotrichs up to 2010 were obtained from the “Global distribution of marine Gastrotricha” compilation by Dr. William D. Hummon (Todaro, 2017), and from 2011 to 2019, we gathered data directly from the literature (see complete list in Garraffoni & Balsamo, 2017; Todaro *et al.*, 2019) (Fig. 1; Data S1).

Brazilian species records

The species lists of Brazilian gastrotrichs followed the classification proposed by Todaro (2019a, 2019b).

Below the name of each species there is mention about the type locality, a summary of records per country, and the total number of records in Brazil and the world. When possible, a brief remark about the current species distribution and taxonomy status is noted. The list of the geographic coordinates of the locality sites where each species was found are arranged following the world bioregionalization framework of ecoregions (the ecoregions number are the same as those reported by Spalding *et al.* (2007)), countries and beaches.

Interactive map

All species listed in this paper were entered into a spreadsheet, and an interactive map was produced using My Maps in Google Drive. The map can be accessed at <https://www.arcgis.com/apps/View/index.html?appid=4018bc0c77644422a761b8c213eb9c73>

Screenshots from the ArcGis, 2019 Online platform of Marine Gastrotrichs of Brazil are shown in Fig. 2 for instructional purposes. Three views are available: (A) Map view with all records available (B) Map view with only specific species records (C) Map view with image and select data a specific record. Names of species can be displayed using the layer function, where species occurrences can be filtered (Figs. 2A and 2B). Each occurrence in the map is clickable, resulting in a window showing an image of the species and information about the record (Fig. 2C).

Schematic drawings of those species formally described in Brazil were redrawn from original descriptions or redescrptions. Micrographs of *Xenodasys* sp. were used to exemplify the species collected by researchers from the Laboratory of the Meiofaunal Organisms Evolution and yet not formally described. In this case, samples of the upper sediment layer were collected with a manual corer, and in the laboratory, the specimens were sorted under a stereomicroscope Zeiss DM2000, mounted on glass slides, observed in vivo under a Zeiss Axioskop 2 plus equipped with differential interference contrast and AxioCam MRC5 digital video camera.

Permits

This study was approved by SISBIO (Ministério do Meio Ambiente—project number: 27654-1).

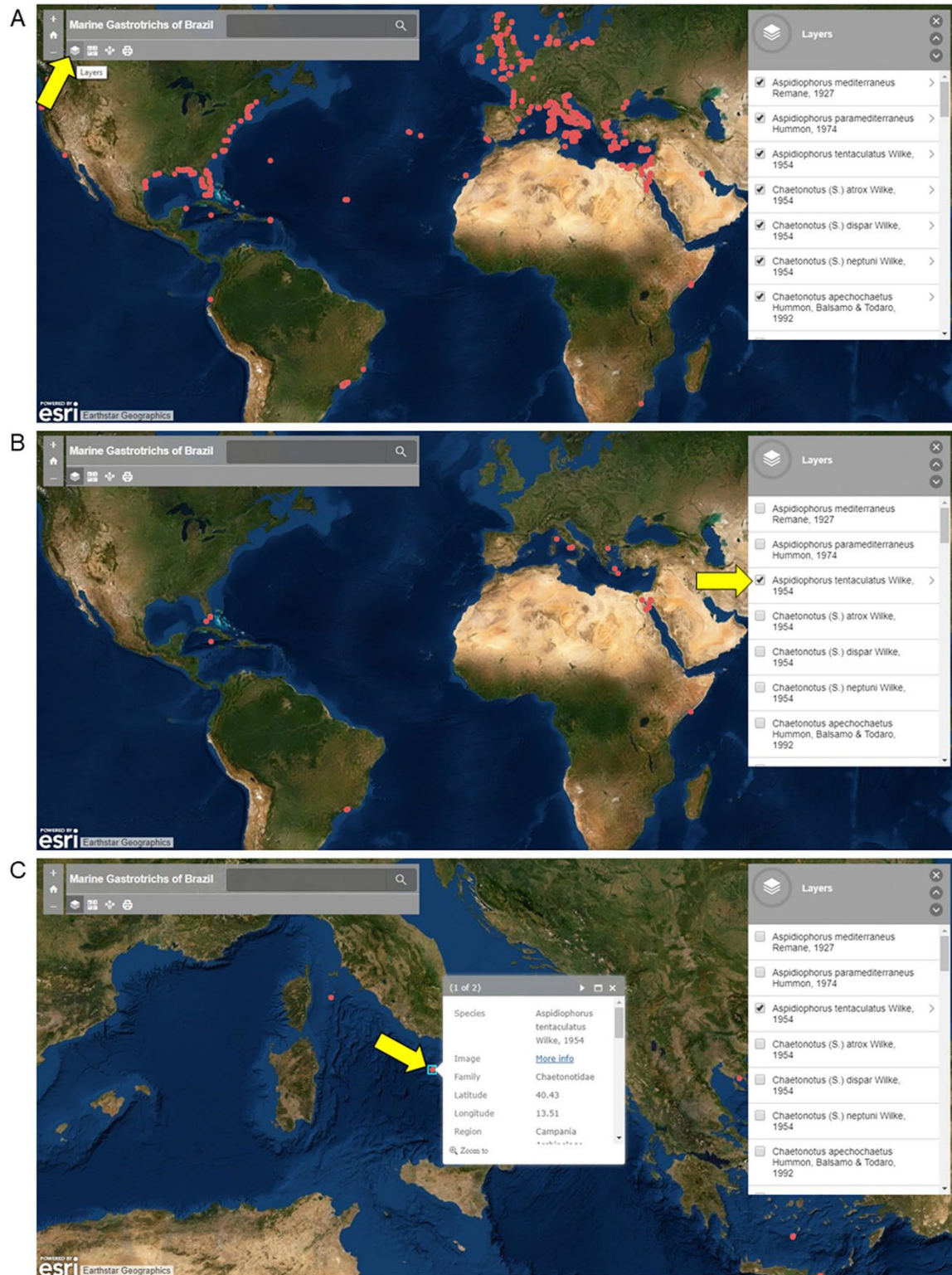


Figure 2 Screenshots of the interactive map of Marine Gastrottrichs of Brazil. Screenshots of the interactive map of Marine Gastrottrichs of Brazil. (A) All records available. (B) *Aspidiophorus tentaculatus* records. (C) Image and select data of a specific record of *Aspidiophorus tentaculatus*.

RESULTS

To date, specimens of 23 species were collected from the Brazilian coast, and all of these named taxa (at the species level) are considered valid according to modern standards (Table 1). The order Chaetonotida is the richest in species with 14 species (Chaetonotidae Zelinka, 1889: *Aspidiophorus mediterraneus* Remane, 1927; *A. paramediterraneus* Hummon, 1974; *A. tentaculatus* Wilke, 1954; *Chaetonotus* (C.) *apechochaetus* Hummon, Balsamo et Todaro, 1992; *Chaetonotus* (S.) *atrox* Wilke, 1954; *Chaetonotus* (S.) *dispar* Wilke, 1954; *Chaetonotus* (S.) *neptuni* Wilke, 1954; *Halichaetonotus decipiens* (Remane, 1929); *Halichaetonotus marivagus* Balsamo, Todaro et Tongiorgi, 1992; *Halichaetonotus euromarinus* Hummon et Todaro 2010; Xenotrichulidae Remane, 1927: *Draculiciteria tessellata* (Renaud-Mornant, 1968); *Heteroxenotrichula pygmaea* (Remane, 1934); *Heteroxenotrichula squamosa* Wilke, 1954; *Xenotrichula intermedia* Remane, 1934.

In contrast, nine species are listed within the order Macrodasyida (Thaumastodermatidae Remane, 1927: *Pseudostomella dolichopoda* Todaro, 2012, *Pseudostomella squamalongispinosa* Araújo, Balsamo et Garraffoni, 2014, *Ptychostomella lamelliphora* Todaro, 2013; Planodasyidae Rao et Clausen, 1970: *Crasiella fonsecai* Hochberg, 2014; Macrodasyidae Remane, 1926: *M. fornerisae* Todaro et Rocha, 2004, *Urodasys viviparus* Wilke, 1954, *K. carlosrochai* Todaro, Dal Zotto, Kanneby, Hochberg, 2019; Dactylopodolidae Strand, 1929: *Dactylopodola baltica* (Remane, 1926), *Dactylopodola todaroi* Garraffoni, Di Domenico et Hochberg, 2017).

Only seven species (30%), all belonging to the order Macrodasyida (*Pseudostomella dolichopoda*, *Pseudostomella squamalongispinosa*, *Ptychostomella lamelliphora*, *Crasiella fonsecai*, *M. fornerisae*, *Dactylopodola todaroi*, *K. carlosrochai*), were originally described from samples collected in Brazil (Table 1). Since the first marine gastrotrich described in Brazil were published in 2004 and the last one in 2019 (Araújo, Balsamo & Garraffoni, 2014; Araújo *et al.*, 2016; Garraffoni, Di Domenico & Hochberg, 2017; Hochberg, 2014; Todaro, 2012, 2013; Todaro & Rocha, 2004, 2005; Todaro *et al.*, 2019) the historical rates of species description are 0.43/per year, much lower when compared, in the same period, with the world historical rates of marine gastrotrich descriptions (8.93/per year).

The number of species recorded from the Brazilian coast was only 25% of the total marine gastrotrich richness estimate, as more than 40 species were collected but not yet formally described. Some of these unpublished species, for example, *Xenodasys* sp. (Fig. 3) (Xenodasyidae), *Acanthodasys* sp. 1 and sp. 2 (Thaumastodermatidae—Garraffoni, Di Domenico & Hochberg, 2017), *Mesodasys* sp., *Dolichodasys* sp. (Cephalodasyidae—Todaro

& Rocha, 2004, 2005), *Dendrodasys* sp. (Dactylopodolidae—Todaro & Rocha, 2004), *Dendrodasys* aff. *rubomarinus* (Dactylopodolidae—Garraffoni, Di Domenico & Hochberg, 2017) are mentioned for the first time in the Southern Hemisphere.

Gastrotrichs samplings were performed on at least 38 distinct beaches along the Brazilian coastline: 26 in the State of São Paulo (69%), five in the State of Rio de Janeiro (13%), three in the States of Bahia (7%) and Paraná (7%) and one in the State of Espírito Santo (4%).

Records of Brazilian marine nominal species were reported from 37 ecoregions, covering 6.2% of the 232 marine ecoregions in the world (Table 1). Among the nine ecoregions of the Brazilian coast, only two (22%) registered the occurrence of species, but a strong bias was observed; one of them, Southeastern Brazil (which encompasses the Northern coast of São Paulo State and the Southern coast of Rio de Janeiro), contained 97% of the sampling sites in Brazil (Table 1). Furthermore, the gastrotrich species recorded to have a very heterogeneous geographic distribution, with few restricted/endemic species (27%) and species with a relatively wide distribution, such as *Heteroxenotrichula pygmaea* and *A. paramediterraneus* present in 21 ecoregions, *Heteroxenotrichula intermedia* in 19 ecoregions, *A. mediterraneus* and *Chaetonotus* (*S.*) *atrox* in 17 ecoregions and *Halichaetonotus euromarinus*, *Draculiciteria tessellata* and *U. viviparus* in 13 ecoregions (Table 1).

Table 1: Geographic distribution and species list of georeferenced marine gastrotrichs records in Brazil and other localities in different ecoregions reported by Spalding *et al.* (2007).

Eco name	Eco n°	List of species	N° of taxa	N° of genera
Northern Norway and Finnmark	23	<i>Het. intermedia</i>	1	1
Baltic Sea	24	<i>Het. intermedia</i> , <i>Dac. baltica</i>	2	2
North Sea	25	<i>Asp. mediterraneus</i> , <i>Asp. paramediterraneus</i> , <i>Cha. atrox</i> , <i>Cha. neptuni</i> , <i>Hal. decipiens</i> , <i>Hal. euromarinus</i> , <i>Het. pygmaea</i> , <i>Het. squamosa</i> , <i>Het. intermedia</i> , <i>Dra. tessellata</i> , <i>Dac. baltica</i>	11	6
Celtic Seas	26	<i>Asp. mediterraneus</i> , <i>Asp. paramediterraneus</i> , <i>Cha. atrox</i> , <i>Cha. dispar</i> , <i>Cha. neptuni</i> , <i>Hal. decipiens</i> , <i>Hal. euromarinus</i> , <i>Het. pygmaea</i> , <i>Het. squamosa</i> , <i>Het. intermedia</i> , <i>Dra. tessellata</i> , <i>Dac. baltica</i>	12	6

South European Atlantic Shelf	27	<i>Asp. mediterraneus</i> , <i>Asp.</i> <i>paramediterraneus</i> , <i>Hal. decipiens</i> , <i>Hal.</i> <i>euromarinus</i> , <i>Het. squamosa</i> , <i>Het.</i> <i>intermedia</i> , <i>Dra. tessellata</i>	7	4
Azores Canaries Madeira	29	<i>Cha. atrox</i> , <i>Het. pygmaea</i> , <i>Dra. tessellata</i>	3	3
Adriatic Sea	30	<i>Asp. mediterraneus</i> , <i>Asp.</i> <i>paramediterraneus</i> , <i>Cha. apechochaetus</i> , <i>Cha. atrox</i> , <i>Cha. dispar</i> , <i>Cha. neptuni</i> , <i>Hal. decipiens</i> , <i>Hal. euromarinus</i> , <i>Het.</i> <i>pygmaea</i> , <i>Het. squamosa</i> , <i>Het.</i> <i>intermedia</i> , <i>Dra. tessellata</i> , <i>Uro. viviparus</i>	13	6
Aegean Sea	31	<i>Asp. mediterraneus</i> , <i>Asp.</i> <i>paramediterraneus</i> ; <i>Asp. tentaculatus</i> , <i>Cha. apechochaetus</i> , <i>Cha. atrox</i> , <i>Cha.</i> <i>neptuni</i> , <i>Hal. decipiens</i> , <i>Hal. euromarinus</i> , <i>Hal marivagus</i> , <i>Het. pygmaea</i> , <i>Het.</i> <i>squamosa</i> , <i>Het. intermedia</i> , <i>Dac. baltica</i> , <i>Uro. viviparus</i>	14	6
Levantine Sea	32	<i>Asp. paramediterraneus</i> , <i>Cha.</i> <i>apechochaetus</i> , <i>Cha. atrox</i> , <i>Cha. neptuni</i> , <i>Hal. decipiens</i> , <i>Hal. euromarinus</i> , <i>Het.</i> <i>pygmaea</i> , <i>Het. squamosa</i> , <i>Het.</i> <i>intermedia</i> , <i>Dac. baltica</i> , <i>Uro. viviparus</i>	11	6
Ionian Sea	34	<i>Asp. mediterraneus</i> , <i>Asp.</i> <i>paramediterraneus</i> , <i>Cha. apechochaetus</i> , <i>Cha. atrox</i> , <i>Cha. dispar</i> , <i>Cha. neptuni</i> , <i>Het. squamosa</i> , <i>Het. intermedia</i> , <i>Dra.</i> <i>tessellata</i> , <i>Uro. viviparus</i>	10	5
Western Mediterranean	35	<i>Asp. mediterraneus</i> , <i>Asp.</i> <i>paramediterraneus</i> , <i>Asp. tentaculatus</i> , <i>Cha. apechochaetus</i> , <i>Cha. atrox</i> , <i>Cha.</i> <i>dispar</i> , <i>Cha. neptuni</i> , <i>Hal. decipiens</i> , <i>Hal.</i> <i>euromarinus</i> , <i>Hal marivagus</i> , <i>Het.</i> <i>pygmaea</i> , <i>Het. squamosa</i> , <i>Het.</i> <i>intermedia</i> , <i>Dra. tessellata</i> , <i>Uro. viviparus</i>	15	6
Gulf of Maine/Bay of Fundy	40	<i>Asp. mediterraneus</i> , <i>Asp.</i> <i>paramediterraneus</i> , <i>Hal. decipiens</i> , <i>Hal.</i> <i>euromarinus</i> , <i>Het. pygmaea</i> , <i>Het.</i>	9	5

		<i>squamosa</i> , <i>Het. intermedia</i> , <i>Dra. tessellata</i> , <i>Dac. baltica</i>		
Virginian	41	<i>Asp. mediterraneus</i> , <i>Asp.</i> <i>paramediterraneus</i> , <i>Cha. atrox</i> , <i>Cha.</i> <i>dispar</i> , <i>Hal. euromarinus</i> , <i>Het. pygmaea</i> , <i>Het. squamosa</i> , <i>Het. intermedia</i> , <i>Dac.</i> <i>baltica</i>	9	5
Carolinian	42	<i>Asp. mediterraneus</i> , <i>Asp.</i> <i>paramediterraneus</i> , <i>Cha. neptuni</i> , <i>Hal.</i> <i>euromarinus</i> , <i>Het. pygmaea</i> , <i>Het.</i> <i>squamosa</i> , <i>Het. intermedia</i> , <i>Dra.</i> <i>tessellata</i> , <i>Dac. baltica</i>	9	6
Northern Gulf of Mexico	43	<i>Asp. mediterraneus</i> , <i>Asp.</i> <i>paramediterraneus</i> , <i>Cha. atrox</i> , <i>Cha.</i> <i>dispar</i> , <i>Hal. decipiens</i> , <i>Hal. euromarinus</i> , <i>Het. pygmaea</i> , <i>Het. squamosa</i> , <i>Het.</i> <i>intermedia</i> , <i>Dra. tessellata</i>	10	5
Black Sea	44	<i>Asp. mediterraneus</i> , <i>Hal. decipiens</i> , <i>Het.</i> <i>pygmaea</i> , <i>Het. intermedia</i>	4	3
Oregon, Washington, Vancouver Coast and Shelf	57	<i>Het. pygmaea</i>	1	1
Southern California Bight	59	<i>Het. intermedia</i>	1	1
Bermuda	62	<i>Uro. viviparus</i>	1	1
Bahamian	63	<i>Asp. mediterraneus</i> , <i>Asp.</i> <i>paramediterraneus</i> , <i>Het. pygmaea</i>	3	2
Eastern Caribbean	64	<i>Asp. paramediterraneus</i> , <i>Cha. dispar</i> , <i>Het.</i> <i>pygmaea</i> , <i>Dra. tessellata</i>	4	4
Southwestern Caribbean	67	<i>Uro. viviparus</i>	1	1
Greater Antilles	65	<i>Asp. tentaculatus</i>	1	1
Western Caribbean	68	<i>Asp. paramediterraneus</i>	1	1
Floridian	70	<i>Asp. mediterraneus</i> , <i>Asp.</i> <i>paramediterraneus</i> , <i>Asp. tentaculatus</i> , <i>Cha. atrox</i> , <i>Cha. dispar</i> , <i>Cha. neptuni</i> , <i>Hal. euromarinus</i> , <i>Het. pygmaea</i> , <i>Het.</i> <i>squamosa</i> , <i>Dra. tessellata</i> , <i>Dac. baltica</i> , <i>Uro. viviparus</i>	12	7

Eastern Brazil	76	<i>Pse. dolichopoda</i> , <i>Pse. squamalongispinosa</i>	2	1
Northern and Central Red Sea	87	<i>Asp. mediterraneus</i> , <i>Asp. paramediterraneus</i> , <i>Asp. tentaculatus</i> , <i>Cha. apechochaetus</i> , <i>Cha. atrox</i> , <i>Cha. neptuni</i> , <i>Hal. decipiens</i> , <i>Het. pygmaea</i> , <i>Het. squamosa</i> , <i>Uro. viviparus</i>	10	5
Central Somali Coast	93	<i>Asp. mediterraneus</i> , <i>Asp. paramediterraneus</i>	2	1
Maldives	105	<i>Cha. atrox</i> , <i>Uro. viviparus</i>	2	2
Eastern India	107	<i>Cha. atrox</i> , <i>Het. intermedia</i> , <i>Uro. viviparus</i>	3	2
Andaman and Nicobar Islands	109	<i>Cha. atrox</i> , <i>Uro. viviparus</i>	2	2
South Kuroshio	121	<i>Cha. atrox</i> , <i>Het. pygmaea</i>	2	2
Hawaii	153	<i>Asp. paramediterraneus</i> , <i>Het. pygmaea</i>	2	2
Guayaquil	171	<i>Asp. paramediterraneus</i> , <i>Het. intermedia</i>	2	2
Eastern Galapagos Islands	173	<i>Het. pygmaea</i>	1	1
Southeastern Brazil	180	<i>Asp. mediterraneus</i> , <i>Asp. paramediterraneus</i> , <i>Asp. tentaculatus</i> , <i>Cha. apechochaetus</i> , <i>Cha. atrox</i> , <i>Cha. dispar</i> , <i>Cha. neptuni</i> , <i>Hal. decipiens</i> , <i>Hal. euromarinus</i> , <i>Hal. marivagus</i> , <i>Het. pygmaea</i> , <i>Het. squamosa</i> , <i>Het. intermedia</i> , <i>Dra. tessellata</i> , <i>Cra. fonseci</i> , <i>Dac. baltica</i> , <i>Dac. todaroi</i> , <i>Den. aff. rubomarinus</i> , <i>Mac. fornerise</i> , <i>Uro. viviparus</i> , <i>Pse. dolichopoda</i> , <i>Pse. squamalongispinosa</i> , <i>Pty. lamelliphora</i>	23	12

Note: Eco, Ecoregion; N, Number; *Asp.*, *Aspidiophorus*; *Cha.*, *Chaetonotus*; *Hal.*, *Halichaetonotus*; *Het.*, *Heteroxenotrichula*; *Dra.*, *Draculiciteria*; *Cra.*, *Crasiella*; *Dac.*, *Dactylopodola*; *Den.*, *Dendrodasys*; *Mac.*, *Macrodasys*; *Uro.*, *Urodasys*; *Pse.*, *Pseudostomella*; *Pty.*, *Ptychostomella*.

DISCUSSION

Historical study of Brazilian Gastrotricha

This is the first historical review on the gastrotrichs occurring along the Brazilian coast and the first synthesis of the available literature shown as an annotated species checklist.

Although the obtained data showed scattered references from Brazilian literature, this panorama has started to change slowly. Historically, in Brazil (and in many other countries of Southern Hemisphere, Hummon, 1974; Hochberg, 2003, 2008; Todaro, Perissinotto & Bownes, 2015; Todaro, Dal Zotto & Leasi, 2015; Todaro *et al.*, 2017), only sporadic collections were carried out by foreign researchers, and the involvement of Brazilian researchers could thus be considered incipient (Balsamo *et al.*, 2014; Garraffoni & Balsamo, 2017). However, a few years ago, the senior author of the present study became the first active native researcher and started to coordinate a research group interested in uncovering the systematics, evolution and biogeography of gastrotrichs. This group has grown over time allowing to start several research projects on these topics.

Garraffoni (2017) noted three major gaps in the current knowledge about Brazilian freshwater Gastrotricha: (a) most of the Brazilian inland waters had never been sampled before. Records, in fact, show a strong bias because most of the samplings were conducted in the State of São Paulo, and only a few in other states); (b) identification keys for a great number of genera do not exist and there is difficulty in obtaining classic and old literature from the end of the century XIX and early century XX; and (c) reference collections about the taxon in Brazilian Museums are absent (see Garraffoni *et al.*, 2019b).

Unfortunately, most of these gaps are also observed for marine animals. Most of the surveys were concentrated on the Northern coast of São Paulo State and the southern coast of Rio de Janeiro State (Todaro & Rocha, 2004, 2005; Todaro, 2012, 2013; Hochberg, 2014; Garraffoni, Di Domenico & Hochberg, 2017; Todaro *et al.*, 2019), and only two studies were performed outside this area (Araújo, Balsamo & Garraffoni, 2014: Bahia State; Araújo *et al.*, 2016: Espírito Santo State) (see below section “Brazilian Gastrotricha distribution patterns”).

The unique Brazilian collection, with adequate and permanent curatorial attention in Brazil, which contains type material regarding marine Gastrotricha is located in the Zoological Museum “Adão José Cardoso” (ZUEC) of the State University of Campinas. This museum houses the type series for *Pseudostomella squamalongispinosa* Araújo, Balsamo et Garraffoni 2014 (GCH 02-04), *Dactylopodola todaroi* Garraffoni, Di Domenico et Hochberg, 2016 (GCH 26-28) and *Crasiella fonseci* Hochberg, 2014. Regarding this last species, due to problems in sending back the type material to Brazil (R. Hochberg, 2018, personal communication), in the

original description, it was only mentioned that the holotype was deposited at the ZUEC, but without an accession number. However, we had the possibility to obtain the original type material and deposit it at the ZUEC as GCH-51. Furthermore, additional material was deposited for *Pseudostomella dolichopoda* Todaro, 2012 (GCH 29). However, the representation of the Gastrotricha physical specimens in Brazilian collections (and also in the world) is extremely poor which is partially reasoned by the gastrotrichs specifics (see Garraffoni *et al.*, 2019b).

The only significant difference between Brazilian marine and freshwater gastrotrichs is related to the number of available identification keys; that mainly exists for marine species. In the last years, taxonomic keys for species belonging to six genera were published, and many listed taxa in Brazil, for example, *Aspidiophorus* (Todaro *et al.*, 2009); *Cephalodasys* (Kieneke, Schmidt-Rhaesa & Hochberg, 2015); *Dactylopodola* (Von Und Zu Gilsa *et al.*, 2014); *Paraturbanella* (Todaro *et al.*, 2017); *Pseudostomella* (Clausen, 2004; Todaro, 2012; Araújo *et al.*, 2016) and *Tetranchyroderma* (Todaro, 2002).

If the taxonomic knowledge of Brazilian gastrotrichs is far from appropriate, also studies on other biological aspects, such as ecology or natural history, are totally absent.

Brazilian Gastrotricha distribution patterns

In general, in recent years, the number of new Gastrotricha species descriptions increased in geographic locations known for poor sampling (Todaro & Rocha, 2004, 2005; Hochberg, 2003, 2008, 2014; Todaro, 2012, 2013; Hochberg, Atherton & Gross, 2013; Von Und Zu Gilsa *et al.*, 2014; Araújo, Balsamo & Garraffoni, 2014; Araújo *et al.*, 2016; Todaro, Leasi & Hochberg, 2014; Todaro, Perissinotto & Bownes, 2015; Todaro, Dal Zotto & Leasi, 2015; Todaro *et al.*, 2017, 2019; Kieneke, Schmidt-Rhaesa & Hochberg, 2015; Garraffoni, Di Domenico & Amaral, 2016; Garraffoni, Di Domenico & Hochberg, 2017; Araújo & Hochberg, 2017; Chatterjee, Priyalakshmi & Todaro, 2019).

In this scenario, when compared the 12 countries of South America, only four (Colombia: Hummon, 1974; Ecuador, Galapagos Island: Schmidt, 1974; and Uruguay: Dioni, 1960) have information available about Gastrotricha fauna, and Brazil can be considered the country with more studies and descriptions. However, when only Brazil, with a coastline encompassing almost 7,500 km and varying between $\sim 5^\circ$ and $\sim 25^\circ$ of longitude, was analyzed, it was found that more than 95% of the country has never been sampled. However, most of the scientific effort was placed only in the cost of São Paulo State (Todaro & Rocha, 2004, 2005; Todaro, 2012, 2013; Hochberg, 2014; Garraffoni, Di Domenico & Amaral, 2016; Garraffoni, Di Domenico & Hochberg, 2017; Todaro *et al.*, 2019; Supplemental Material 1). It

is important to highlight that these results in the State of São Paulo were not accidental but due to many initiatives for funding studies aimed to reveal the biodiversity of fauna and flora in the State that were supported by the Virtual Institute of Biodiversity, BIOTA-FAPESP, organized by FAPESP, the State of São Paulo Research Foundation (Migotto & Tiago, 1999; Joly *et al.*, 2010).

However, if we compared the number of sampled beaches along the São Paulo coastline (26) with the total number of beaches in continental and islands in the State (342), the station coverage is very low, with a very limited number of sampled sites (7% of the total beaches in the state). If considered the states of São Paulo and Rio de Janeiro, which together host 85% of the sampled sites located in Brazil, the sampling site is even worse (4% of the total beaches in both states). For comparison, Italy has a long-standing tradition in the study of Gastrotricha (Balsamo *et al.*, 2014) and the Italian coastline encompasses almost 7,800 km. In this country, gastrotrichs were sampled in 246 localities and comprise 177 different species (Todaro *et al.*, 2003).

As noted above, this difference regarding the knowledge of gastrotrich biodiversity between the Northern and Southern hemispheres occurs because the first studies dedicated to this group of animals were conducted by European or North-American Institutions (Balsamo *et al.*, 2014; Garraffoni & Balsamo, 2017). Unfortunately, many other meiofauna taxa (organisms that pass through 500 mm mesh, but is retained by 44 mm one) present this bias, that is, the distribution of taxon seems to reflect the distribution of specialist more than that of taxon itself. This bias is commonly known as “rotiferologist” effect (Fontaneto *et al.*, 2012). Thus, this discrepancy in information between the two hemispheres has some consequences; (a) the first record and description of a marine gastrotrichs in the Mediterranean was done by Claparède (1867). In contrast, the first mention of a Brazilian gastrotrich was noted by Eveline du Bois-Raymond Marcus 85 years after the René-Édouard Claparède publication (du Bois-Raymond, 1952), and it was approximately 140 years before Antonio Todaro and Carlos Rocha named the first new species from Brazil (Todaro & Rocha, 2004); (b) 70% of the marine gastrotrich sampling sites around the world are located in the Northern Hemisphere (mainly in Atlantic coast of the United States, German, Poland, Mediterranean and Great Britain coasts) (Garraffoni & Balsamo, 2017); (c) In recent years, the number of studies dealing with the reconstruction of intraphylum relationships of Gastrotricha based on molecular data has increased (Todaro *et al.*, 2011, 2012; Todaro, Leasi & Hochberg, 2014; Todaro, Dal Zotto & Leasi, 2015). However, the DNA used in these studies was mainly extracted from species collected in the Northern Hemisphere.

Despite the bias in sampling sites distribution, the geographic distribution of the Brazilian marine gastrotrichs possesses relatively restricted areas, that is, one or two ecoregions (six species) to widespread distributions, that is, at least four ecoregions (22 species). These numbers have a totally opposite tendency compared to marine gastrotrichs worldwide, as 80% of the species are distributed in only two ecoregions (A.R.S. Garraffoni *et al.*, unpublished data). As a consequence, the absence of wide-scale reviews in the country can produce uncontextualized taxonomic revisions and spurious data on biodiversity. Finally, in recent years, the ubiquitous distribution of marine gastrotrichs has been challenged (Curini-Galletti *et al.*, 2012; Kieneke, Martinez-Arbizu & Fontaneto, 2012; Garraffoni, Di Domenico & Amaral, 2016; Garraffoni & Balsamo, 2017), and the number of widespread species appears not as high as previously thought.

Brazilian Gastrotricha richness

As reported above, due to the low number of taxonomic studies and sample bias along the Brazilian coast, we can provide the estimated richness of gastrotrichs only for the coasts of the states of São Paulo and Rio de Janeiro (Garraffoni, Di Domenico & Amaral, 2016).

In this region, besides the 23 formally described species, at least 40 not formally described species were recorded (Todaro & Rocha, 2004, 2005; Garraffoni, Di Domenico & Amaral, 2016; Garraffoni, Di Domenico & Hochberg, 2017): thus, we can say that at least 20 species of marine gastrotrichs from only 5% of the Brazilian coast are waiting to be described.

Furthermore, many of these undescribed species belong to very rare taxa, for example, *Diplodasys* sp., *Dolichodasys* sp., *Mesodasys* sp., *Paradasys* sp., (Todaro & Rocha, 2004), sometimes never reported before from the Southern Hemisphere, for example, *Acanthodasys* sp1 and sp2 (Garraffoni, Di Domenico & Hochberg, 2017) or *Xenodasys* sp. collected by the authors of the present study in December 2018 at Fome Beach, Ilhabela Island, Northern coast of São Paulo State (Fig. 3). The last species belongs to a genus with only three species, each with regional (limited) distributions (Schuster *et al.*, 2018).

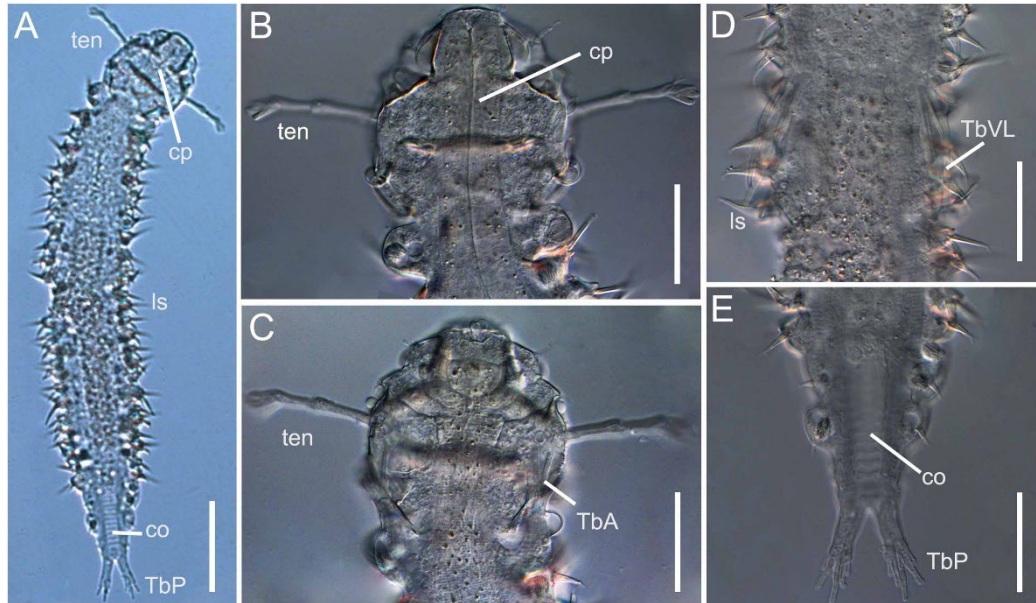


Figure 3 *Xenodasys* sp., DIC images from Brazil. (A) *Habitus*. (B) Dorsal view of the head region with tentacles. (C) Ventral view of the head region with tentacles. (D) Ventral view of the middle body with ventrolateral adhesive tubes. (E) Ventral view of the posterior end. Abbreviations: co, chordoidorgan; cp, cephalic plates; lsp, lateral spines; TbA, anterior adhesive tubes; TbP, posterior adhesive tubes; TbVL, ventrolateral adhesive tubes; ten, head tentacles. Scales: (A) 45 mm; (B–E) 20 mm.

The large number of unknown species found on the southeastern Brazilian coast is not a surprise. To date, 507 marine gastrotrichs (Garraffoni & Balsamo, 2017; Todaro, 2019a) have been described from all the world's oceans, but at least 2,244–3,244 species are still unknown and undiscovered (Appeltans *et al.*, 2012). Using species richness as a metric for assessment of the worldwide marine gastrotrich biodiversity, only less than 20% are known (Appeltans *et al.*, 2012).

CONCLUSIONS

Although the biogeographical knowledge about Brazilian gastrotrich fauna is greatly hampered by regional discrepancies in taxonomic knowledge, there is no doubt about the high diversity of the group and that many new species will be described. Thus, to achieve a fairly realistic number of Gastrotricha species in Brazil, we need to increase the number of species inventories carried out outside of the coasts of the states of São Paulo and Rio de Janeiro. This initiative will be only possible stimulating the establishment of network of researchers in order to contribute to increase regional scientific initiative.

The on-line map can be interpreted as a starting point to increase the understanding of the diversity and biogeographic patterns of gastrotrichs in Brazil and their affinities with other geographic regions.

ADDITIONAL INFORMATION

Data Availability

The following information was supplied regarding data availability:

The raw geographic coordinates and some biogeographic issues are available in the Supplemental File. The raw data shows countries and beaches where the species were found.

The interactive map is available at ArcGIS: <https://www.arcgis.com/apps/View/index.html?appid=4018bc0c77644422a761b8c213eb9c73>

REFERENCES

Appeltans W, Ah Yong ST, Anderson G, Angel MV, Artois T, Bailly N, Bamber R, Barber A, Bartsch I, Berta A, Błażewicz-Paszkowycz M, Bock P, Boxshall G, Boyko CB, Brandão SN, Bray RA, Bruce NL, Cairns SD, Chan T-Y, Cheng L, Collins AG, Cribb T, Curini-Galletti M, Dahdouh-Guebas F, Davie PJF, Dawson MN, De Clerck O, Decock W, De Grave S, De Voogd NJ, Domning DP, Emig CC, Erséus C, Eschmeyer W, Fauchald K, Fautin DG, Feist SW, Franssen CHJM, Furuya H, Garcia-Alvarez O, Gerken S, Gibson D, Gittenberger A, Gofas S, Gómez-Daglio L, Gordon DP, Guiry MD, Hernandez F, Hoeksema BW, Hopcroft RR, Jaume D, Kirk P, Koedam N, Koenemann S, Kolb JB, Kristensen RM, Kroh A, Lambert G, Lazarus DB, Lemaitre R, Longshaw M, Lowry J, Macpherson E, Madin LP, Mah C, Mapstone G, McLaughlin PA, Mees J, Meland K, Messing CG, Mills CE, Molodtsova TN, Mooi R, Neuhaus B, Ng PKL, Nielsen C, Norenburg J, Opresko DM, Osawa M, Paulay G, Perrin W, Pilger JF, Poore GCB, Pugh P, Read GB, Reimer JD, Rius M, Rocha RM, Saiz-Salinas JJ, Scarabino V, Schierwater B, Schmidt-Rhaesa A, Schnabel KE, Schotte M, Schuchert P, Schwabe E, Segers H, Self-Sullivan C, Shenkar N, Siegel V, Sterrer W, Stöhr S, Swalla B, Tasker ML, Thuesen EV, Timm T, Todaro MA, Turon X, Tyler S, Uetz P, Van der Land J, Vanhoorne B, Van Ofwegen LP, Van Soest RWM, Vanaverbeke J, Walker-Smith G, Walter TC, Warren A, Williams GC, Wilson SP, Costello MJ. 2012. The magnitude of global marine species diversity. *Current Biology* 22(23):2189–2202 DOI 10.1016/j.cub.2012.09.036.

Araújo TQ, Alcantara FC, Garraffoni ARS. 2013. New records of Gastrotricha from Minas Gerais, Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 48(1):68–75 DOI 10.1080/01650521.2013.786953.

Araújo TQ, Balsamo M, Garraffoni ARS. 2014. A new species of *Pseudostomodella* (Gastrotricha, Thaumastodermatidae) from Brazil. *Marine Biodiversity* 44(3):243–248 DOI 10.1007/s12526-013-0196-x.

Araújo TQ, Hochberg R. 2017. Description of a new species of *Thaumastoderma* (Gastrotricha: Macrotrichida: Thaumastodermatidae) from Belize and Tobago. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 130(1):120–127 DOI 10.2988/17-00003.

Araújo TQ, Wieloch AH, Vidigal THD, Hochberg R, Garraffoni ARS. 2016. *Pseudostomodella dolichopoda* Todaro, 2012 and *P. cataphracta* Ruppert, 1970 (Gastrotricha: Thaumastodermatidae): new records from Brazil and USA and an updated key to the genus. *Check List* 12(6):1–7 DOI 10.15560/12.6.1986.

ArcGis. 2019. Marine Gastrotrichs of Brazil [basemap]. Scale Not Given. Available at <https://www.arcgis.com/apps/View/index.html?appid=4018bc0c77644422a761b8c213eb9c73> (accessed 3 October 2018).

Balsamo M, d'Hondt JL, Kisielewski J, Pierboni L. 2008. Global diversity of gastrotrichs (Gastrotricha) in fresh waters. *Hydrobiologia* 595(1):85–91 DOI 10.1007/s10750-007-9006-4.

Balsamo M, Grilli P, Guidi L, d'Hondt J-L. 2014. Gastrotricha: biology, ecology and systematics. Families Dasydytidae, Dichaeturidae, Neogosseidae, Proichthyidiidae. In: Dumont H, ed. *Identification Guides to the Plankton and Benthos of Inland Waters*. Vol. 24. Weikersheim: Backhuys Publishers, Margraf Publishers, 1–187.

Chatterjee T, Priyalakshmi G, Todaro MA. 2019. An annotated checklist of the macrotrichidan Gastrotricha from India. *Zootaxa* 4545(4):495–510 DOI 10.11646/zootaxa.4545.4.3.

Claparède E. 1867. Miscellaneous zoologiques. III. Type d'un nouveau genre de gastrotriches. *Annales des Science Naturelles Zoologie* 8:16–23.

Clausen C. 2004. Gastrotricha from the Faroe Bank. *Sarsia* 89(6):423–458 DOI 10.1080/00364820410002677.

Curini-Galletti M, Artois T, Delogu V, De Smet WH, Fontaneto D, Jondelius U, Leasi F, Martínez A, Meyer-Wachsmuth I, Nilsson KS, Tongiorgi P, Worsaae K, Todaro MA. 2012.

Patterns of diversity in soft-bodied meiofauna: dispersal ability and body size matter. *PLOS ONE* 7(3):e33801 DOI 10.1371/journal.pone.0033801.

Dioni W. 1960. Notas hydrobiologicas II. *Turbanella corderoi* nov. sp. (Gastrotricha Macrotrichida) gastrotrico aberrante de águas salobras. *Anais 1 Congresso Latino-Americano de Zoologia* 1:121–125.

du Bois-Raymond ME. 1952. On South American Malacopoda. Boletins da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo 17:189–209.

Fonseca G, Norenburg J, Di Domenico M. 2014. Editorial: diversity of marine meiofauna on the coast of Brazil. Marine Biodiversity 44(3):459–462 DOI 10.1007/s12526-014-0261-0.

Fontaneto D, Barbosa AM, Segers H, Pautasso M. 2012. The ‘rotiferologist’ effect and other global correlates of species richness in monogonont rotifers. Ecography 35(2):174–182 DOI 10.1111/j.1600-0587.2011.06850.x.

Forneris L. 1985. Gastrotricha. In: Manual de Técnicas Para a Preparação de Coleções Zoológicas. Vol. 11. São Paulo: Ed. Sociedade Brasileira de Zoologia, 14.

Garraffoni ARS. 2017. Checklist de Gastrotricha do estado do Mato Grosso do Sul, Brasil. Iheringia. Série Zoologia 107:e2017104 DOI 10.1590/1678-4766e2017104.

Garraffoni ARS, Araújo TQ, Lourenço AP, Balsamo M. 2010. New data on freshwater psammic Gastrotricha from Brazil. ZooKeys 60:1–12 DOI 10.3897/zookeys.60.495.

Garraffoni ARS, Araújo TQ, Lourenço AP, Guidi L, Balsamo M. 2019a. Integrative taxonomy of a new *Redudasys* species (Gastrotricha: Macrodasyida) sheds light on the invasion of freshwater habitats by macrodasyids. Scientific Reports 9(1):2067 DOI 10.1038/s41598-018-38033-0.

Garraffoni ARS, Balsamo M. 2017. Is the ubiquitous distribution real for marine gastrotrichs? Detection of areas of endemism using parsimony analysis of endemicity (PAE). Proceedings of the Biological Society of Washington 130(1):198–211 DOI 10.2988/17-00011.

Garraffoni ARS, Di Domenico M, Amaral ACZ. 2016. Patterns of diversity in marine Gastrotricha from Southeastern Brazilian Coast is predicted by sediment textures. Hydrobiologia 773(1):105–116 DOI 10.1007/s10750-016-2682-1.

Garraffoni ARS, Di Domenico M, Hochberg R. 2017. New records of marine Gastrotricha from São Sebastião Island (Brazil) and the description of a new species. Marine Biodiversity 47(2):451–459 DOI 10.1007/s12526-016-0486-1.

Garraffoni ARS, Kieneke A, Kolicka M, Corgosinho PH, Prado J, Nihei SS, Freitas AV. 2019b. ICZN Declaration 45: a remedy for the nomenclatural and typification dilemma regarding soft-bodied meiofaunal organisms? Epub ahead of print 2019 10 July. Marine Biodiversity DOI 10.1007/s12526-019-00983-7.

Guidi L, Todaro MA, Ferraguti M, Balsamo M. 2014. Reproductive system and spermatozoa ultrastructure support the phylogenetic proximity of *Megadasys* and *Crasiella*

(Gastrotricha, Macrodasysida). Contributions to Zoology 83(2):119–131 DOI 10.1163/18759866-08302003.

Hochberg R. 2003. Two new species of *Dactylopodola* (Gastrotricha, Macrodasysida) from the islands of eastern Australia. Meiofauna Marina 12:37–46.

Hochberg R. 2008. Ultrastructure of feathered trianeres in the Thaumastodermatidae and the description of a new species of *Tetranchyroderma* (Gastrotricha: Macrodasysida) from Australia. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 88(4):729–737 DOI 10.1017/S0025315408001689.

Hochberg R. 2014. *Crasiella fonsecai*, a new species of Gastrotricha (Macrodasysida, Planodasyidae) from São Paulo, Brazil. Marine Biodiversity 44(3):237–242 DOI 10.1007/s12526-013-0165-4.

Hochberg R, Atherton S, Gross V. 2013. A new species of sublittoral marine gastrotrich, *Lepidodasys ligni* sp. n. (Macrodasysida, Lepidodasyidae), from the Atlantic coast of Florida. ZooKeys 289(1):1–12 DOI 10.3897/zookeys.289.4764.

Hummon WD. 1974. Intertidal marine Gastrotricha from Colombia. Bulletin of Marine Science 24:396–408.

Hummon WD. 2008. Gastrotricha of the North Atlantic Ocean: 1. Twenty-four new and two redescribed species of Macrodasysida. Meiofauna Marina 16:117–174.

Joly CA, Rodrigues RR, Metzger JP, Haddad CF, Verdade LM, Oliveira MC, Bolzani VS. 2010. Biodiversity conservation research, training, and policy in São Paulo. Science 328(5984):1358–1359 DOI 10.1126/science.1188639.

Kånnby T, Hochberg R. 2015. Phylum Gastrotricha. In: Thorp J, Rogers DC, eds. Ecology and General Biology: Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates. Academic Press, Elsevier, 211–223.

Kånnby T, Kirk JJ. 2017. A new species of *Redudasys* (Gastrotricha: Macrodasysida: Redudasyidae) from the United States. Proceedings of the Biological Society of Washington 130(1):128–139 DOI 10.2988/17-00006.

Kånnby T, Wicksten MK. 2014. First record of the enigmatic genus *Redudasys* Kisielewski, 1987 (Gastrotricha: Macrodasysida) from the Northern hemisphere. Zoosystema 36(4):723–733 DOI 10.5252/z2014n4a2.

Kieneke A, Martinez-Arbizu PM, Fontaneto D. 2012. Spatially structured populations with a low level of cryptic diversity in European marine Gastrotricha. Molecular Ecology 21(5):1239–1254 DOI 10.1111/j.1365-294X.2011.05421.x.

- Kieneke A, Schmidt-Rhaesa A, Hochberg R. 2015. A new species of *Cephalodasys* (Gastrotricha, Macrodasysida) from the Caribbean Sea with a determination key to species of the genus. *Zootaxa* 3947(3):367–385 DOI 10.11646/zootaxa.3947.3.4.
- Kisielewski J. 1987. Two new interesting genera of Gastrotricha (Macrodasysida and Chaetonotida) from the Brazilian freshwater psammon. *Hydrobiologia* 153(1):23–30 DOI 10.1007/BF00005502.
- Migotto AE, Tiago CG. 1999. Biodiversidade do Estado de São Paulo, Brazil, Invertebrados Marinhos. Vol. 3. São Paulo: FAPESP.
- Nihei SS. 2006. Misconceptions about parsimony analysis of endemism. *Journal of Biogeography* 33(12):2099–2106 DOI 10.1111/j.1365-2699.2006.01619.x.
- Nunes RC, Christoffersen ML. 2009. Phylogeny, biodiversity, and macroevolution: a qualitative approach. *Gaia Scientia* 3(1):23–28.
- Rao GC, Clausen C. 1970. *Planodasys marginalis* gen. et sp. nov. and Planodasyidae fam. nov. (Gastrotricha Macrodasysoidea). *Sarsia* 42:73–82.
- Remane A. 1926. Morphologie und verwandtschaftsbeziehungen der aberranten gastrotrichen I. *Zoomorphologie* 5(4):625–754.
- Remane A. 1929. Gastrotricha. In: Kükenthal W, Krumbach T, eds. *Handbuch der Zoologie*, Tome 2, Lieferung 6. Berlin: Walter de Gruyter, 121–186.
- Remane A. 1934. Die Gastrotrichen des Küstengrundwassers von Schilksee. *Schriften des Naturwissenschaftlichen Vereins für Schleswig-Holstein* 20(2):473–478.
- Renaud-Mornant J. 1968. Présence du genre *Polymerurus* en milieu marin, description de deux espèces nouvelles (Gastrotricha, Chaetonotidae). *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli* 36:141–151.
- Ruppert EE. 1978. The reproductive system of Gastrotrichs II. Insemination in Macrodasys: a unique mode of sperm transfer in Metazoa. *Zoomorphologie* 89(3):207–228 DOI 10.1007/BF00993948.
- Ruttner-Kolisko A. 1955. *Rheomorpha neiswestnovae* und *Marinellina flagellata*, zwei phylogenetisch interessante Wurmtypen aus dem Süßwasserpsammon. *Österreichische Zoologische Zeitschrift* 6:55–69.
- Schmidt P. 1974. Interstitielle Fauna von Galapagos. IV. Gastrotricha. *Mikrofauna Meeresbodens* 26:1–76.
- Schmidt-Rhaesa A. 2002. Two dimensions of biodiversity research exemplified by Nematomorpha and Gastrotricha. *Integrative and Comparative Biology* 42(3):633–640 DOI 10.1093/icb/42.3.633.

Schuster J, Atherton S, Todaro MA, Schmidt-Rhaesa A, Hochberg R. 2018. Redescription of *Xenodasys riedli* (Gastrotricha: Macrodasysida) based on SEM analysis, with first report of population density data. *Marine Biodiversity* 48(1):259–271 DOI 10.1007/s12526-017-0667-6.

Spalding MD, Fox HE, Allen GR, Davidson N, Ferdana ZA, Finlayson M, Halpern BS, Jorge MA, Lombana A, Lourie SA, Martin KD, McManus E, Molnar J, Recchia CA, Robertson J. 2007. Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. *BioScience* 57(7):573–583 DOI 10.1641/B570707.

Todaro MA. 2002. An interesting new gastrotrich from the littoral meiobenthos (Long Beach Island, USA), with a key to species of *Tetranchyroderma* (Gastrotricha, Macrodasysida). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 82(4):555–563 DOI 10.1017/S0025315402005878.

Todaro MA. 2012. A new marine gastrotrich from the State of São Paulo (Brazil), with a key to species of *Pseudostomella* (Gastrotricha, Thaumastodermatidae). *ZooKeys* 223:39–51 DOI 10.3897/zookeys.223.3975.

Todaro MA. 2013. A new non-naked species of *Ptychostomella* (Gastrotricha) from Brazil. *ZooKeys* 289:13–24 DOI 10.3897/zookeys.289.4683.

Todaro MA. 2017. Global distribution of marine Gastrotricha (by Hummon W.D.). Available at www.gastrotricha.unimore.it/Global_distribution_of_marine_Gastrotricha.pdf (accessed 14 June 2019).

Todaro MA. 2019a. Marine. In: Todaro MA, ed. *Gastrotricha World Portal*. Available at <http://www.gastrotricha.unimore.it/marine.htm> (accessed 14 June 2019).

Todaro MA. 2019b. Freshwater. In: Todaro MA, ed. *Gastrotricha World Portal*. Available at <http://www.gastrotricha.unimore.it/marine.htm> (accessed 14 June 2019).

Todaro MA, Dal Zotto M, Bownes SJ, Perissinotto R. 2017. Two new interesting species of Macrodasysida (Gastrotricha) from KwaZulu-Natal (South Africa). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 130(1):140–155 DOI 10.2988/17-00010.

Todaro MA, Dal Zotto M, Jondelius U, Hochberg R, Hummon WD, K  nneby T, Rocha CEF. 2012. Gastrotricha: a marine sister for a freshwater puzzle. *PLOS ONE* 7(2):e31740 DOI 10.1371/journal.pone.0031740.

Todaro MA, Dal Zotto M, K  nneby T, Hochberg R. 2019. Integrated data analysis allows the establishment of a new, cosmopolitan genus of marine Macrodasysida (Gastrotricha). *Scientific Reports* 9(1):7989 DOI 10.1038/s41598-019-43977-y.

Todaro MA, Dal Zotto M, Leasi F. 2015. An integrated morphological and molecular approach to the description and systematisation of a novel genus and species of Macrodasys (Gastrotricha). PLOS ONE 10(7):e0130278 DOI 10.1371/journal.pone.0130278.

Todaro MA, Dal Zotto M, Maiorova AS, Adrianov AV. 2009. A new species of *Aspidiophorus* (Gastrotricha, Chaetonotida) from the Russian Far East with a key to marine species of the genus. Marine Biology Research 5(3):297–303 DOI 10.1080/17451000802419430.

Todaro MA, Hummon WD. 2008. An overview and a dichotomous key to genera of the phylum Gastrotricha. Meiofauna Marina 16:3–20.

Todaro MA, K  nneby T, Dal Zotto M, Jondelius U. 2011. Phylogeny of Thaumastodermatidae (Gastrotricha: Macrodasys) inferred from nuclear and mitochondrial sequence data. PLOS ONE 6(3):e17892 DOI 10.1371/journal.pone.0017892.

Todaro MA, Leasi F, Hochberg R. 2014. A new species, genus and family of marine Gastrotricha from Jamaica, with a phylogenetic analysis of Macrodasys based on molecular data. Systematics and Biodiversity 12(4):473–488 DOI 10.1080/14772000.2014.942718.

Todaro MA, Matinato L, Balsamo M, Tongiorgi P. 2003. Faunistics and zoogeographical overview of the Mediterranean and Black Sea marine Gastrotricha. Biogeographia 24:131–160.

Todaro MA, Perissinotto R, Bownes SJ. 2015. Two new marine Gastrotricha from the Indian Ocean coast of South Africa. Zootaxa 3905(2):193–208 DOI 10.11646/zootaxa.3905.2.2.

Todaro MA, Rocha CEF. 2004. Diversity and distribution of marine Gastrotricha along the northern beaches of the state of S  o Paulo (Brazil), with description of a new species of *Macrodasys* (Macrodasys, Macrodasysidae). Journal of Natural History 38(13):1605–1634 DOI 10.1080/0022293031000156169.

Todaro MA, Rocha CEF. 2005. Further data on marine gastrotrichs from the State of S  o Paulo and the first records from the State of Rio de Janeiro (Brazil). Meiofauna Marina 14:27–31.

Von Und Zu Gilsa A, Kieneke A, Hochberg R, Schmidt-Rhaesa A. 2014. Two new species of the genus *Dactylopodola* (Gastrotricha: Macrodasys) from the Bahamas, with an updated key to the genus. Cahiers de Biologie Marine 55:333–345.

Weiss MJ. 2001. Widespread hermaphroditism in freshwater gastrotrichs. Invertebrate Biology 120(4):308–341 DOI 10.1111/j.1744-7410.2001.tb00040.x.

ARTIGO 2

A New Species of *Paraturbanella* Remane, 1927 (Gastrotricha, Macrodsyida) from the Brazilian Coast, and the Molecular Phylogeny of Turbanellidae Remane, 1926

Ariane Campos¹, M. Antonio Todaro² and André Rinaldo Senna Garraffoni¹

¹Department of Animal Biology, Institute of Biology, University of Campinas, SP 13083970, Brazil

²Department of Life Sciences, University of Modena and Reggio Emilia, via G. Campi, 213/D, I-41125 Modena, Italy

Artigo publicado, disponível em: <https://www.mdpi.com/1424-2818/12/2/42>

Campos, A.; Todaro, M.A.; Garraffoni, A.R.S. 2020. A New Species of *Paraturbanella* Remane, 1927 (Gastrotricha, Macrodsyida) from the Brazilian Coast, and the Molecular Phylogeny of Turbanellidae Remane, 1926. Diversity 12, 42. <https://doi.org/10.3390/d12020042>

ABSTRACT

The family Turbanellidae includes *Paraturbanella* and five other genera. Despite the fact that the monophyly of these genera were not satisfactorily tested, species belonging to the genus *Paraturbanella* are distinguished from turbanellids by sharing a peculiar group of tubes on the ventrolateral side of the anterior pharyngeal region known as “*dohrni*” tubes. In this study, *Paraturbanella tricaudata* species nova (sp. nov.) from the intertidal zone of a sandy beach in Trindade (Rio de Janeiro State) and the sublittoral sand of Prumirim Island (São Paulo State), Brazil, is described. The new species can be distinguished from all other *Paraturbanella* species by the presence of three caudal cones (one medial and two laterals to it) and peculiar arrangement of the male system. This is the first description of a *Paraturbanella* species from Brazil and the third registered from the Southern Hemisphere (as opposed to 19 species in the Northern Hemisphere); thus, knowledge of marine gastrotrichs biodiversity in this region is far from satisfactory.

Keywords: gastrotricha; meiofauna; biodiversity; taxonomy; South America; South Hemisphere; nuclear genes

INTRODUCTION

Gastrotricha are meiofauna representatives (encompassing animals ranging in size from about 0.042 to 0.500 mm) living in freshwater and marine ecosystems around the world [1,2]. The *phylum* is divided into two orders—Chaetonotida Remane, 1925 [3] and Macrodasyida Remane, 1925 [3]. The latter group is composed in its majority of hermaphroditic and marine species, which live interstitially in sandy bottoms [2,4]. The order Macrodasyida includes 10 families, 36 genera and approximately 380 described species [2,5,6]. They have a strap-shaped body, a pharynx with pharyngeal pores, and, usually, numerous adhesive tubes in the anterior, lateral and posterior regions.

The family Turbanellidae Remane, 1927 [7] includes six genera: the monospecific *Prostobuccantia* Evans & Hummon, 1991 [8] and *Pseudoturbanella* d'Hondt, 1968 [9]; *Dinodasys* Remane, 1927 [7] (two species); *Desmodasys* Clausen, 1965 [10] (three species); *Paraturbanella* Remane, 1927 [7] (23 species); and *Turbanella* Schultze, 1853 [11] (32 species).

Although knowledge of phylogenetic relationships within Turbanellidae is still limited, *Turbanella* and *Paraturbanella* species have several common characteristics, but the presence of extraordinary adhesive tubes easily distinguishes the genus *Paraturbanella* from *Turbanella* [2,6,12–16].

The type species of the genus *Paraturbanella* was collected in the Gulf of Naples (Italy) and described as *Paraturbanella dohrni*, based on the presence of an extraordinary pair of accessory adhesive tubes (known also as “*dohrni*”, or “*Seitenfüßchen*” in German). Remane could distinguish these animals from the *Turbanella* species [7].

Nowadays, twenty-three species are currently known: *P. africana* Todaro, Dal Zotto, Bownes & Perissinotto, 2017 [17]; *P. aggregotubulata* Evans, 1992 [18]; *P. armoricana* (Swedmark, 1954) [19]; *P. boadeni* Rao & Ganapati, 1968 [20]; *P. brevicaudata* Rao, 1991 [21]; *P. cuanensis* Maguire, 1976 [22]; *P. dohrni* Remane, 1927 [7]; *P. dolichodema* Hummon, 2010 [23]; *P. eireanna* Maguire, 1976 [22]; *P. intermedia* Wieser, 1957 [24]; *P. levantia* Hummon, 2011 [25]; *P. manxensis* Hummon, 2008 [26]; *P. mesoptera* Rao, 1970 [27]; *P. pacifica* Schmidt, 1974 [28]; *P. pallida* Luporini, Magagnini & Tongiorgi, 1971 [29]; *P. palpibara* Rao & Ganapati, 1968 [20]; *P. pediballetor* Hummon, 2008 [26]; *P. sanjuanensis* Hummon, 2010 [23]; *P. scanica* Clausen, 1996 [30]; *P. solitaria* Todaro, 1995 [31]; *P. stradbroki* Hochberg, 2002 [32]; *P. teissieri* Swedmark, 1954 [19]; and *P. xaymacana* Dal Zotto, Leasi & Todaro, 2018 [33].

Herein, we describe a new species of *Paraturbanella* from Brazil, previously reported as *Paraturbanella* sp. 2 [34,35].

MATERIAL AND METHODS

Sampling and Sample Processing

Information about the description of the new species is mainly taken from specimens found in samples collected by hand from the shallow intertidal area of Praia do Cachadaço, Trindade–Paraty (23°21′15.8″ S, 44°43′41.5″ W), Rio de Janeiro State, Brazil, in October 2017. The sandy sediment was filtered (0.40 µm mesh), and extraction of animals from the sediment was carried out by anaesthetization with MgCl₂. The supernatant was poured into a Petri dish, and with a micro-pipette it was possible to separate the gastrotrichs into embryo dishes. Specimens were observed alive with a stereomicroscope ZEISS Stemi 2000. Additional information comes from specimens collected and documented by one of us (M. Antonio Todaro) in 2002 and 2003 [34,35]; the sampling sites and distribution of *Paraturbanella* species along the Brazilian coast were plotted on the map, elaborated using ArcGis [36] (Figure 1), and made available at <https://www.arcgis.com/home/webmap/viewer.html?webmap=fafb1d0942b4483a99ddf828fc24039a>

Microscopical Study—Differential Interference Contrast (DIC)

The gastrotrichs of interest were picked out with a micropipette, mounted on glass slides, and studied using Zeiss Axio Imager M2 plus Differential Interference Contrast optics, with Zen Lite Zeiss software (Zen Blue) and an Axiocam 105 color camera. The observation was taken using a slow-moving living specimen and the measures followed convention [37], according to the position of morphological characteristics along the body. The software used to measure the structures of specimens was Image J.

Scanning Electron Microscopy (SEM)

The specimens were fixed in glutaraldehyde 2.5%, rinsed with cacodylate buffer 0.1 M, dehydrated in a graded ethanol series, and critically point dried with CO₂. Stubs were coated with gold and analyzed using a scanning electron microscope JSM 5800 LV, with 10 kV voltage.

Granulometric Analysis

The particle size analyses were made following the sediment screening method using different opening meshes [38]. A fraction of the sample was separated and oven dried at 60 °C for 24 h. The dried material was sieved in different Granutest sieves with progressively smaller openings, and the fraction retained in each sieve was weighed and noted. Through these values, sediment fractions were weighed and granulometric characters (median, standard deviation, skewness and kurtosis) were calculated using GRANPLOTS with line segments [39].

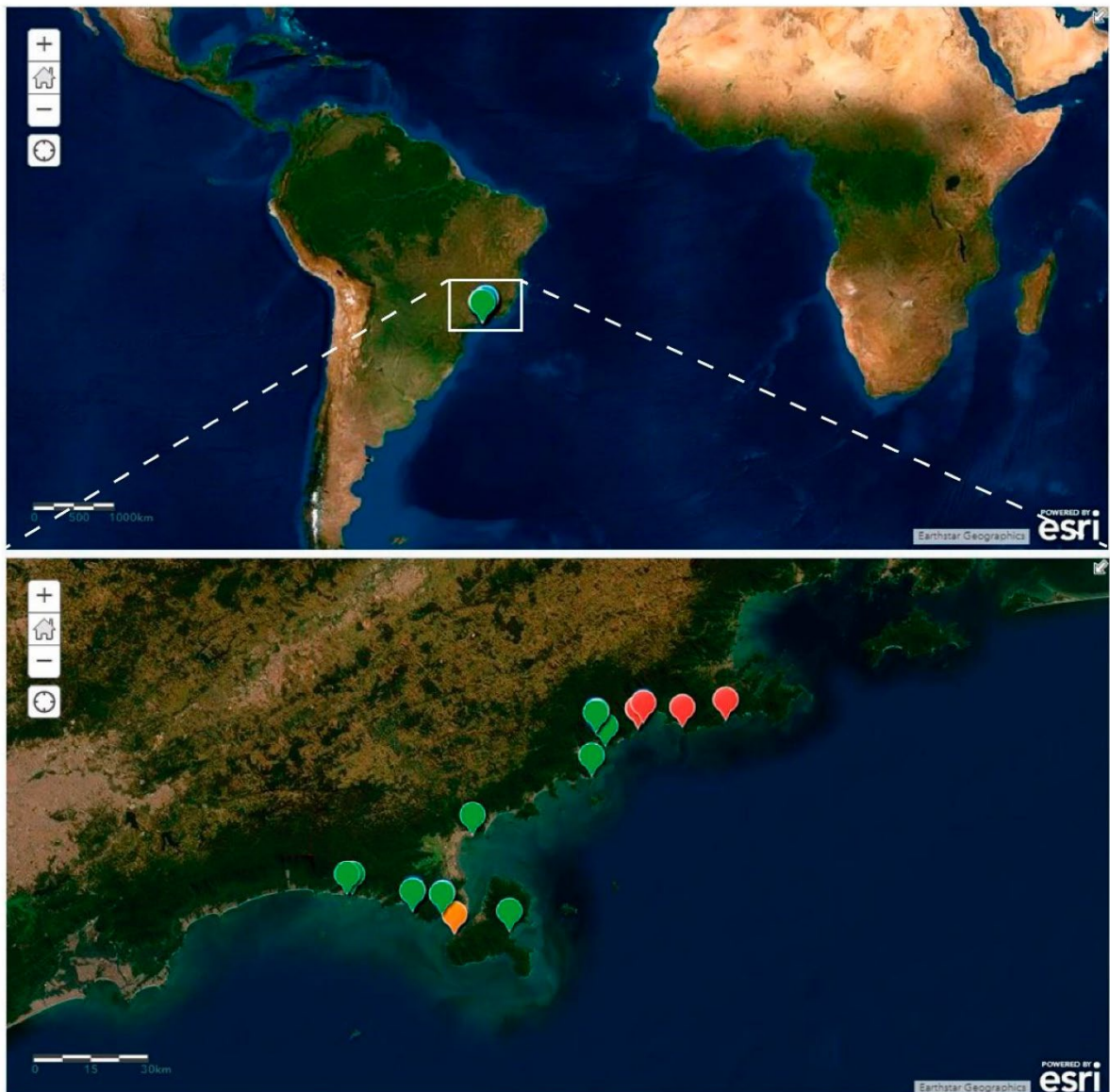


Figure 1. Map of Brazil showing the distribution of *Paraturbanella* species. Red: *Paraturbanella tricaudata* species nova (sp. nov.). Green: *Paraturbanella* sp. 1 [34,35]. Orange: *Paraturbanella* sp. 3 [34].

DNA Extraction, Amplification and Sequences

Genomic DNA was extracted from entire individuals of *Paraturbanella tricaudata* species nova (sp. nov.) using a QIAmp DNA Micro Kit (Quiagen, Hilden, Germany), following the manufacturer's instructions. PCR amplification was performed in a 20 µL reaction mixture containing 3 µL of genomic DNA, 13.5 µL of water, 2 µL of 10x buffer, 0.5 µL of dNTP, 0.2 µL of Taq Platinum (Quiagen) and 0.4 µL (4 pmol) of specific primers [4]. The DNA fragments were sequenced using BigDye Terminator reactions in a 3500xL Genetic Analyzer (Life Technologies, Carlsbad, CA, USA) at the CBMEG laboratory (Campinas, Brazil). The 18S rDNA and 28S rDNA sequences of *Paraturbanella tricaudata* sp. nov. were deposited in GenBank (Table 1).

Phylogenetic Analysis

All the formal species of the family Turbanellidae from which sequences of 18S rDNA and/or 28S rDNA were available in GenBank were included as the ingroup in the present analysis (*Paraturbanella*: 5 species; *Turbanella*: 5 species). The species and respective GenBank accession numbers are listed in Table 1. The outgroup was composed of two *Megadasys* species and four *Mesodasys* species due to the close phylogenetic position of these taxa with the taxon Turbanellidae [4,40]. Each gene dataset was aligned separately using BioEdit Sequence Alignment Editor and Mafft v.7.402 (L-INS-I approach) [41].

Parsimony analysis was performed using a heuristic search with equally weighted characters that was available using TNT software [42]. Most parsimonious trees were searched by the heuristic method, with 1000 replications, holding 1,000,000 trees per search (command line: mult = replications 1000 hold 100,000) and collapsing the tree after the search.

For maximum likelihood analysis, GTRCAT model was chosen and RAxML [43] was run with a 1000 bootstrap replicates.

Table 1 Taxa of Gastrotricha included in this study, with respective GenBank accession numbers of 18S and 28S rDNA sequences.

Species	18S	28S	References
<i>Megadasys</i> sp. 1	JF357656	JF357704	Todaro et al. [47]
<i>Megadasys minor</i> Kisielewski, 1987	AY228131	-	Todaro et al. [48]
<i>Mesodasys littoralis</i> Remane, 1951	JF357658	JF357706	Todaro et al. [47]
<i>Mesodasys laticaudatus</i> Remane, 1951	JF357657	JF357705	Todaro et al. [47]
<i>Mesodasys</i> sp.	AY963690	KF921011	Petrov et al. [49]

<i>Mesodasys adenotubulatus</i> Hummon, Todaro & Tongiorgi, 1993	AM231780	-	Todaro et al. [48]
<i>Paraturbanella</i> sp.	KF921017	-	Petrov et al. [49]
<i>Paraturbanella teissieri</i> Swedmark, 1954	JF357661	JF357709	Todaro et al. [47,48]
<i>Paraturbanella pallida</i> Luporini, Magagnini & Tongiorgi, 1973	JF357660	JF357708	Todaro et al. [47]
<i>Paraturbanella dohrni</i> Remane, 1927	JF357659	JF357707	Todaro et al. [47]
<i>Paraturbanella tricaudata</i> sp. nov.	SUB6819988	SUB6819996	Present study
<i>Turbanella</i> sp.	JF970238	-	Paps & Riutort [53]
<i>Turbanella cornuta</i> Remane, 1925	AF157007	JF357711	Todaro et al. [47]
<i>Turbanella pilosum</i> Kolicka, 2018	MF325920	MF325905	Kolicka et al. [50]
<i>Turbanella lutheri</i> Remane, 1952	JF357669	-	Todaro et al. [47]
<i>Turbanella bocqueti</i> Kaplan, 1958	JF357662	JF357710	Todaro et al. [47]

RESULTS

Taxonomic Account

Phylum Gastrotricha Metschnikoff, 1865.

Order Macrodasysida Remane, 1925 [3] (Rao & Clausen, 1970) [48].

Family Turbanellidae Remane, 1926 [49]

Genus *Paraturbanella* Remane, 1927 [7]

Paraturbanella tricaudata sp. nov. (Table 2 and Figures 2–6).

Synonym *Paraturbanella* sp. 2—Todaro & Rocha [34,35].

Table 2 Morphometric features of *Paraturbanella tricaudata* sp. nov. Min: minimum value. Max: maximum value. N: total number of measured adult specimens. SD: standard deviation.

Character	Min–Max (µm)	Average (µm)	SD (µm)	N
Lt: total body length	417–480	449.00	31.51	5
Lbc: length of buccal cavity	18.6–22.3	19.9	1.2	10
Diameter of mouth opening	13.3–17.4	15.0	1.3	10
Head width at cephalic swellings	35.8–51.5	40.4	5.1	8
Neck constriction width	30.1–34.1	32.3	1.7	8
Maximum trunk width	40.9–49.1	43.2	2.8	8
Lph: length of pharynx	127.1–141.9	136.9	4.9	6
Distance of the pharyngeal pores from PhJIn	20.2–27.1	23.5	2.8	6
“Dohrni” longer tube length	22.6–33.8	27.8	4.9	6
“Dohrni” shorter tube length	15.6–19.4	18.5	2.5	5
Maximum length of TbA	8.7–9.6	9.2	0.4	4
Length of TbP	6.2–7.9	7.0	0.9	5

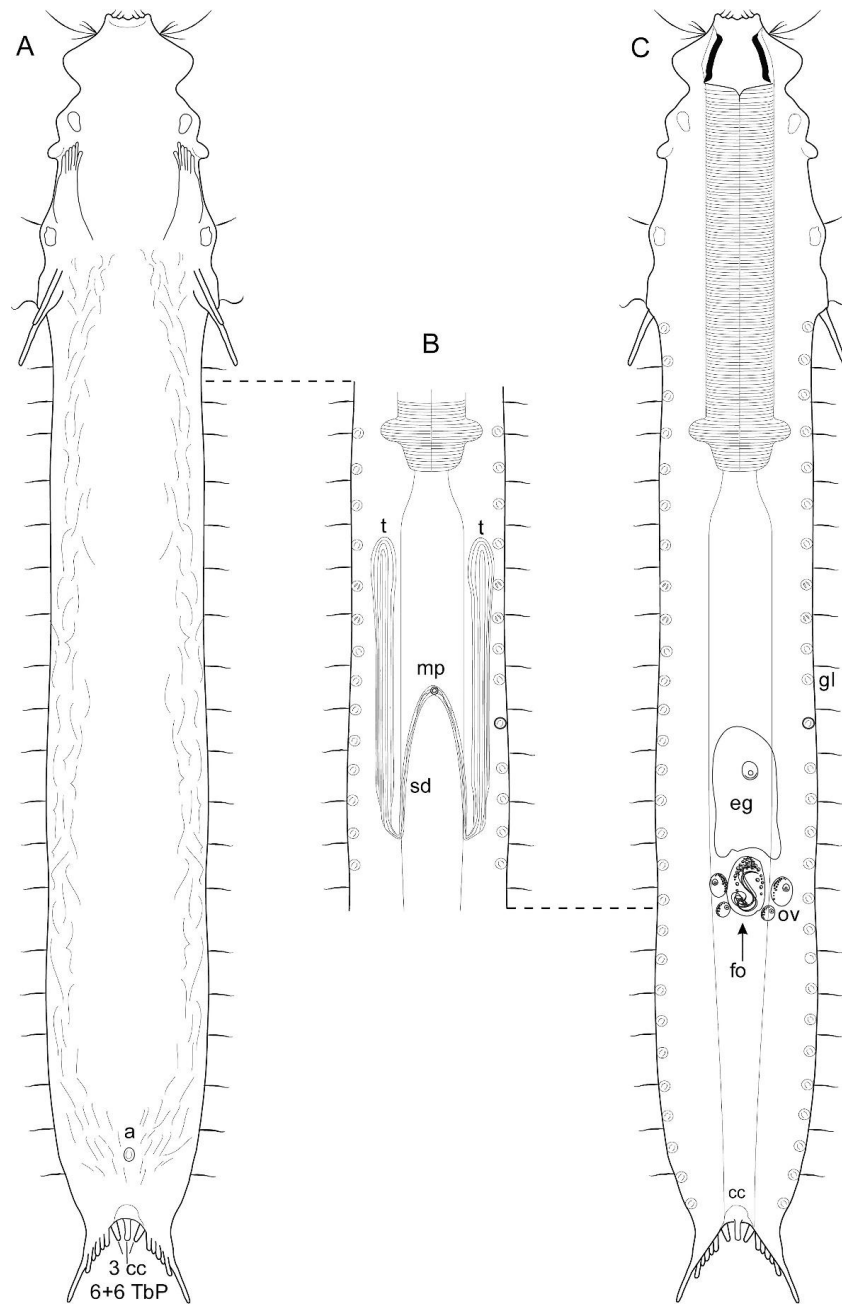


Figure 2 *Paraturbanella tricaudata* sp. nov. schematic drawing. (A) Ventral view of the *Habitus*. (B) Detail of the mid-trunk region, showing a ventral view of the male system. (C) Dorsal view of the *Habitus*, showing a mature egg, the frontal organ and the ovaries. Abbreviations: a = anus, fo = frontal organ, gl = gland, mp = male pore, ov = ovary, sd = sperm duct, and t = testes.

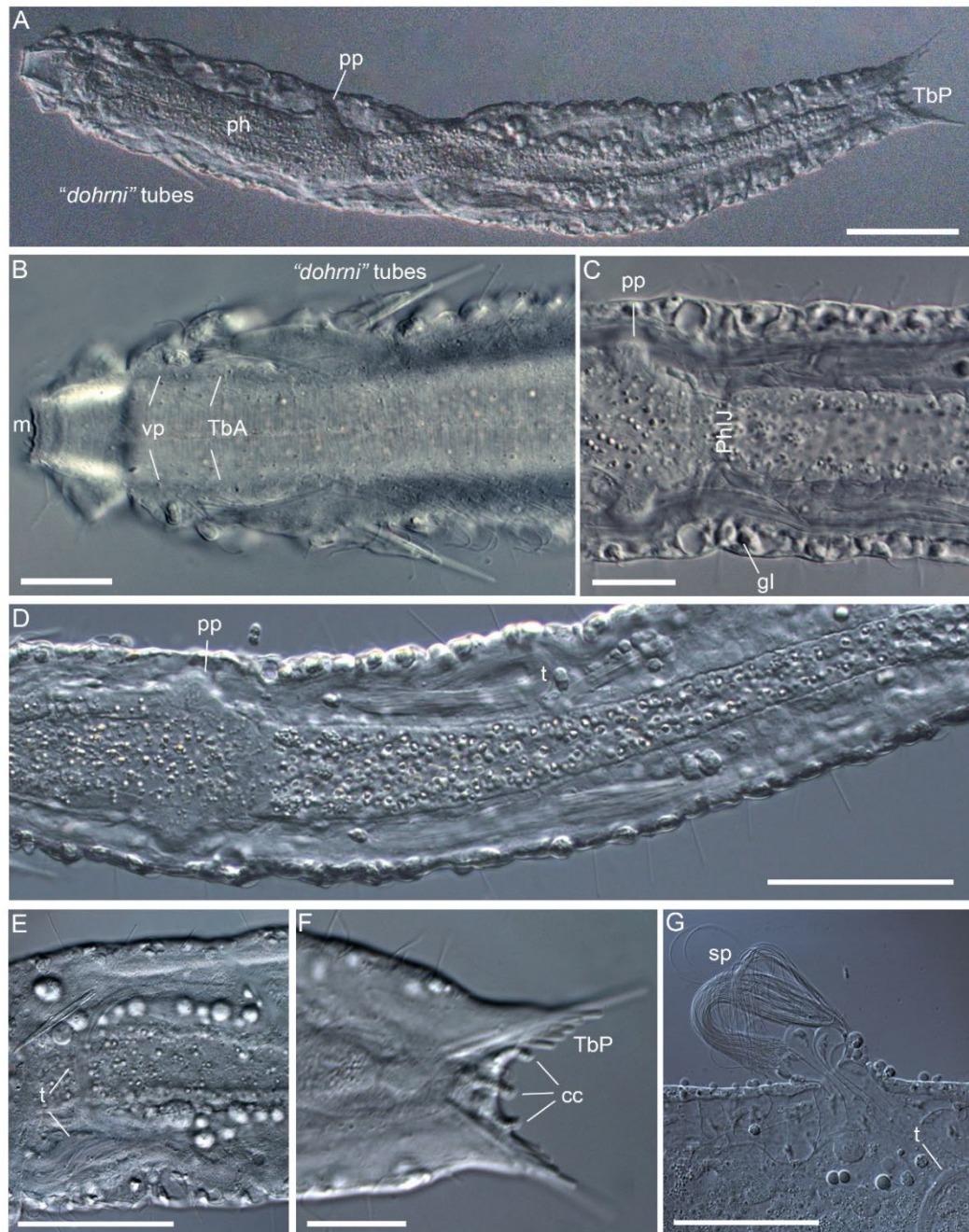


Figure 3 *Paraturbanella tricaudata* sp. nov. DIC photomicrographs. (A) Dorsal view of the *Habitus*. (B) Anterior region showing the mouth (m), peribuccal swellings, anterior adhesive tubes (TbA), “dohrni” tubes and ventral papillae (vp). (C) Pharyngeal pores (pp), pharyngo-intestinal junction (PhIJ), and epidermal glands (eg). (D) Paired testes (t)—they are lateral and extend posteriorly, with sperm ducts. (E) Sperm duct recurving to the front of the mid-intestine. (F) Caudal lobes, posterior adhesive tubes (TbP), and caudal cones (cc). (G) Sperm (sp) released from the side of the body due to excessive compression. Scale bar: A = 50; B, C, E, F = 20; D = 40; G = 10 μ m.

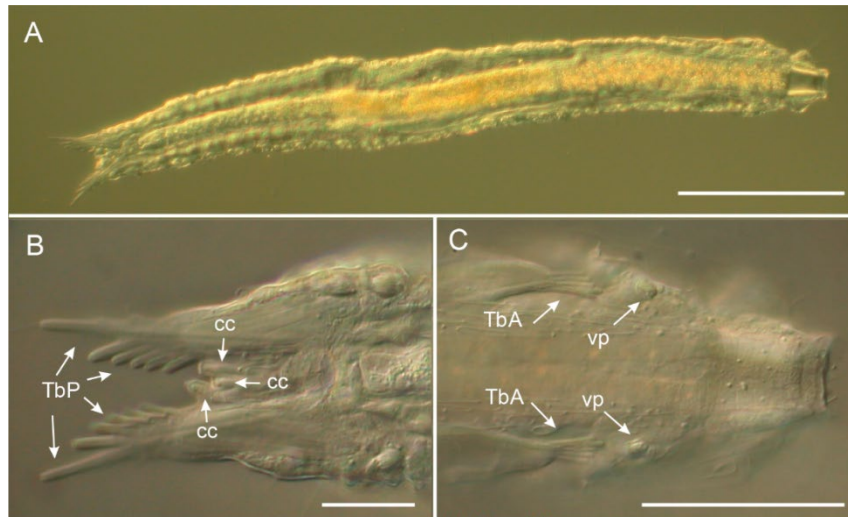


Figure 4 Adult specimen of *Paraturbanella tricaudata* sp. nov. (2002–2003 sampling). (A) *Habitus*; (B) ventral view of the posterior body end, showing posterior adhesive tubes (TbP) and tree caudal cones (cc); (C) ventral view of the anterior region, showing the anterior adhesive tubes (TbA) and ventral papillae (vp). Scale bars: A = 100; B, C = 50 μ m.

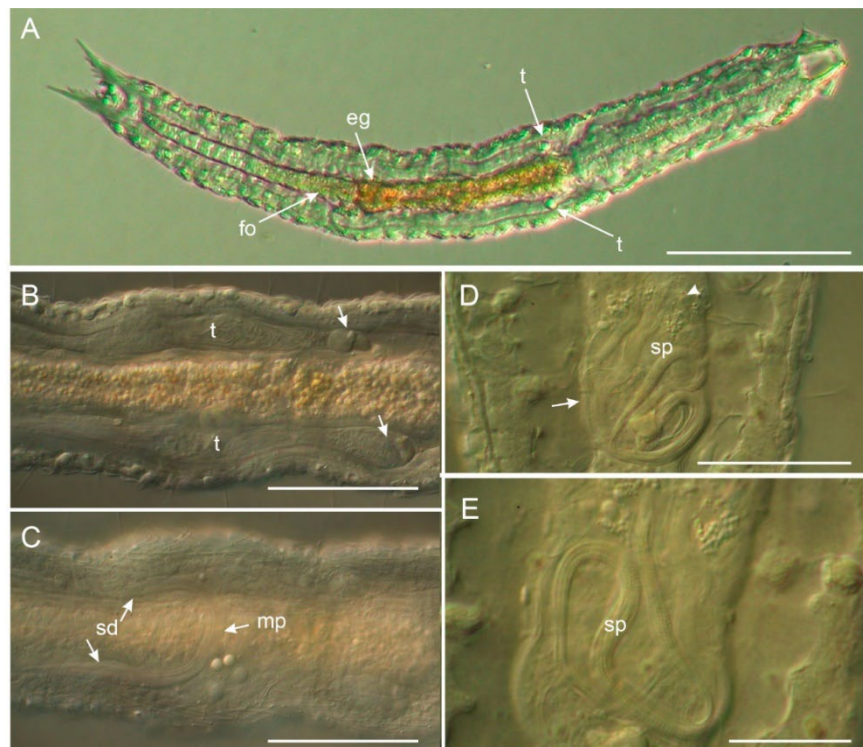


Figure 5 Adult specimen of *Paraturbanella tricaudata* sp. nov. (2002–2003 sampling). (A) *Habitus*, indicating the anterior most portion of the testes (t), frontal organ (fo) and the largest egg (egg). (B) Trunk region showing the testes (t), including the anterior most portion (arrows). (C) Trunk region from a slightly different focal plane showing the anastomosis of the sperm ducts (sd) and the ventral, ephemeral male pore (mp). (D) Dorsal view of the trunk region showing the frontal organ with a bundle of allosperm inside; the arrowhead indicates the location of the dorsal external pore through which sperm (sp) have been injected. (E) Close-up of the spermatozoa bundle inside the frontal organ. Scale bars: A = 100; B, C = 50; D, E = 20 μ m.

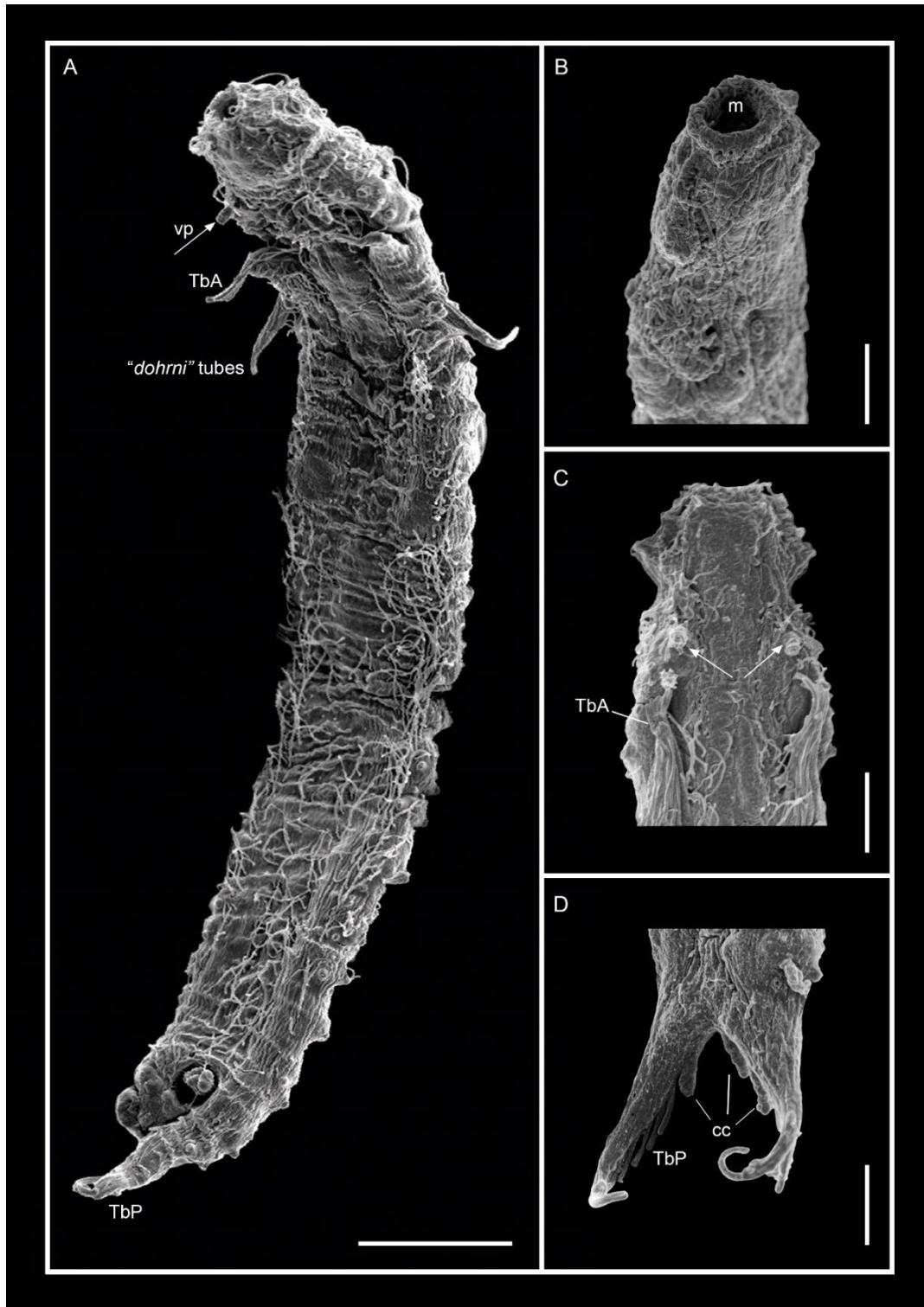


Figure 6 *Paraturbanella tricaudata* sp. nov. (SEM). (A) Ventrolateral view of the *Habitus*, showing ventral papillae (vp), anterior adhesive tubes (TbA), "dohrni" tubes and ventral ciliation. (B) Anterior region showing the terminal mouth (m). (C) Ventral view of the anterior region, showing the peribuccal swellings, anterior adhesive tubes (TbA) and ventral papillae (arrows). (D) Posterior body region showing the caudal lobe carrying adhesive tubes (TbP) and caudal cones (arrows). Scale bar: A = 20; B, C and D = 10 μm.

Examined material: Holotype. Photographs of an adult specimen, collected on 9th November 2017 from Praia do Cachadaço, in the Trindade district in the municipality of Paraty, Rio de Janeiro State, Brazil (23°21'15.8" S 44°43'41.5" W). Bare sand of 30 cm depth had the following sediment characteristics: mean = 1.4111 phi (medium sand), SD = 0.8137, skewness = -0.8573, kurtosis = 4.4435, and median = 1.3215.

The specimen was observed alive with a compound microscope, but due to the fragility of the organisms, it was inadvertently destroyed during the study and is no longer available [50]. The holotype is illustrated in Figure 2 (according to the International Code of Zoological Nomenclature, 2017: Article 73, Recommendation 73G, in Declaration 45), and photos are available at the Museum of Zoology, Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), Brazil, under the accession number ZUEC GCH 61.

Paratypes. Photographs of five adult specimens (adults), collected on 9th November 2017 from Praia do Cachadaço, in Trindade district in the municipality of Paraty, Rio de Janeiro State, Brazil. The specimens were observed alive with a compound microscope, but due to the fragility of the organisms, physical specimens were inadvertently destroyed during the study and are no longer available [50]. Photographs of each specimen are available at the Museum of Zoology, Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), Brazil, under accession numbers ZUEC GCH 62–66.

Additional material: From the type locality, ten specimens were prepared for SEM and from locations sampled between 2002–2003 [34,35], two specimens are shown in Figures 4 and 5.

Etymology: The specific name refers to the triple caudal cone.

Repository: <http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:pub:EFA8F92E-7298-4982-B832-54F71E4BB995>

Diagnosis: The body is strap-shaped, and its length ranges from 417 to 480 µm. It has a large terminal mouth with a diameter ranging from 13.3 to 17.4 µm. The buccal cavity is heavily cuticularized, and it has a head with noticeable peribuccal swelling and ventral papillae. The pestle organ is absent. The pharyngo-intestinal junction (PhJIn) is between U34 and U38, and the distance of the pharyngeal pores from PhJIn varies from 20.2 to 27.1 µm. Epidermal glands are arranged in a single column on each side. There are five to six anterior adhesive tubes (TbA) on each side, all occurring on fleshy hands. There are two accessory adhesive tubes (“*dohrni*” tubes) of unequal length per side (the longer tube maximum length is 33.8 µm and the shorter is 19.4 µm). There are six posterior adhesive tubes (TbP) per side, the outermost being the longest. Dorsal adhesive tubes (TbD), ventral adhesive tubes (TbV), ventrolateral

adhesive tubes (TbVL), and lateral adhesive tubes (TbL) are absent. In the posterior region, body tapering occurs gradually to the caudal base, and the caudum has three caudal cones, one medial and two laterals. Paired testes extend into sperm ducts, which turn anteriorly at U65 and fuse in a mid-ventral pore at U53. The frontal organ is at U71. About 20–30 epidermal glands are distributed along both lateral body margins.

Description: The description is based on both the holotype and ten paratypes (see Table 2). The body is strap-shaped and 417 μm in total length. The head bears noticeable lateral peribuccal swelling (U03) and a pair of papillae ventrally but no pestle organ; the cephalic region is delimited by a neck constriction 34.1 μm wide (U05). Body tapering occurs gradually to the caudal base, and the caudum bilobed has three caudal cones (U96). Widths at the outer oral opening, neck constriction, mid-pharynx, PhJIn, mid-intestine, furcal base, and their locations along the body length are: 16.4, 37.1, 25.2, 22.2, 19.7, and 33.0 μm at U0, U05, U20, U37, U64, and U93, respectively. Epidermal glands are arranged along the body in one column per side of 30 glands, which vary in size (1.6–4.7 μm in diameter).

Adhesive tubes: There are five or six anterior adhesive tubes (TbA) per side, all of which occur on fleshy hands that insert at U15. The innermost, mimicking a thumb, is the shortest, while the second from the inner side is the longest. Accessory adhesive tubes (“*dohrni*” tubes) are posterolaterally directed, and there are two per side of unequal length (the longer tube is 14 μm and the shorter is 9 μm) at U17. Dorsal adhesive tubes (TbD), ventral adhesive tubes (TbV), ventrolateral adhesive tubes (TbVL), and lateral adhesive tubes (TbL) are absent. There are six posterior adhesive tubes (TbP) per side, the outermost being the longest. The distance between the external TbP is greater than the width of the body’s caudal base.

Ciliation: The cephalic region has ciliary patches and circumcephalic rows in the mouth. Ventral locomotor cilia are arranged in two longitudinal bands that trace the lateral body sides and join posteriorly near the anal opening. Additional sensory bristles are organized in lateral, dorsolateral and dorsal columns.

Digestive tract: The mouth is terminal and surrounded by the mouth ring, composed of a strengthened cuticle; buccal cavity (6.4 μm wide and 19.1 μm long) mug shaped with walls heavily cuticularized. The pharynx is 142 μm in length and 22.6 μm in wide (U30), with pharyngeal pores near the base at about U33 and PhJIn at U37; the intestine is straight and the anus ventral is at U85.

Reproductive tract: It is hermaphroditic, with paired testes from U52 to U67, which extend into two sperm ducts at U60, turning anteriorly and fusing in a mid-ventral pore at U90.

The frontal organ at U70 is vesicular and filled with bundled spermatozoa; the caudal organ is absent; the paired ovaries are at U68, and mature egg dorsal (to the intestine) occurs at U60.

Variability and Remarks on General Morphology

Seven additional adult measured specimens showed six TbP per side and three caudal cones, meaning that these traits are rather constant within and among the investigated populations. On the other hand, the number of TbA is slightly variable but not related to the size of the animal; in fact, one of the specimens attaining a maximum length of 480 μm (Figure 5) possessed only five TbA per side while another attaining 332 μm in total length had six TbA.

Taxonomic Remarks

Currently, there are 23 described species belonging to the genus *Paraturbanella* [6,17,33]. The new species bares closest resemblance to five species: *P. africana* Todaro, Dal Zotto, Bownes & Perissinotto, 2017 [17]; *P. teissieri* Swedmark, 1954 [19]; *P. sanjuanensis* Hummon, 2010 [23]; *P. solitaria* Todaro, 1995 [31]; and *P. xaymacana* Dal Zotto, Leasi & Todaro, 2018 [33], showing similar body and head shape, as well as peribuccal swelling [33].

The species *Paraturbanella tricaudata* sp. nov. is considered new because it has three caudal cones, while the others have just one cone; moreover, the arrangement of the reproductive system, and in particular the location of the male pore, in combination with the extension and anatomical positioning of the testes is unique among congeneric species (two sperm ducts at U60 turning anteriorly and fusing in a mid-ventral pore).

Phylogenetic Analyses

The final alignment of the combined dataset yielded 3525 positions (1693 in 18S rDNA and 1832 in 28S rDNA). The parsimony analysis yields only one most-parsimonious tree with 4626 steps (Figure 7).

Parsimony and Maximum Likelihood analyses yielded congruent topologies. In both analyses the phylogenies showed that the family Turbanellidae (both supported by very high bootstrap value - 100) and the genera *Turbanella* and *Paraturbanella* were monophyletic (Parsimony: *Turbanella* with good bootstrap values - 85; Maximum Likelihood: both genera supported by very high bootstrap value, respectively 100 and 99) and sister groups.

The phylogenetic position of *Paraturbanella tricaudata* sp. nov. was not stable in both analyses. The new species appeared as the sister-group of *Paraturbanella* sp. and both species were closely related with *P. pallida* in Maximum Parsimony analysis (Figure 7). However,

Paraturbanella tricaudata sp. nov. was sister-group of *P. pallida* and both species were closely related with *Paraturbanella* sp. in Maximum Likelihood analysis (Figure 8).

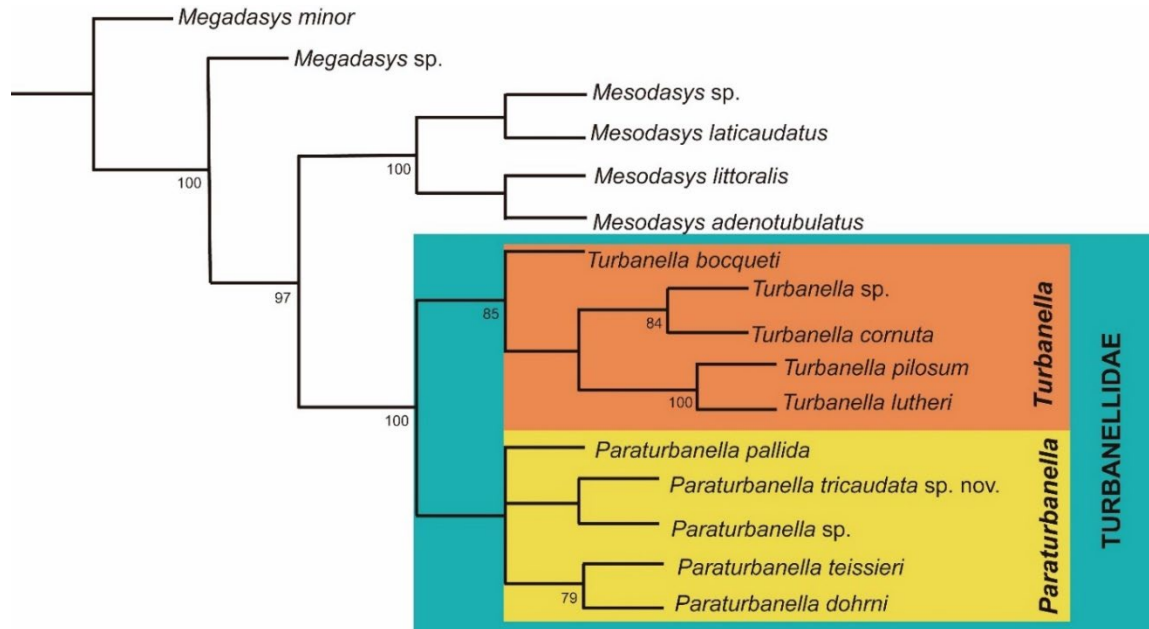


Figure 7 Maximum parsimony reconstruction based on molecular data (18S and 28S rDNA). Molecular dataset aligned in MAFFT. Numbers at nodes indicate bootstrap support (> 75).

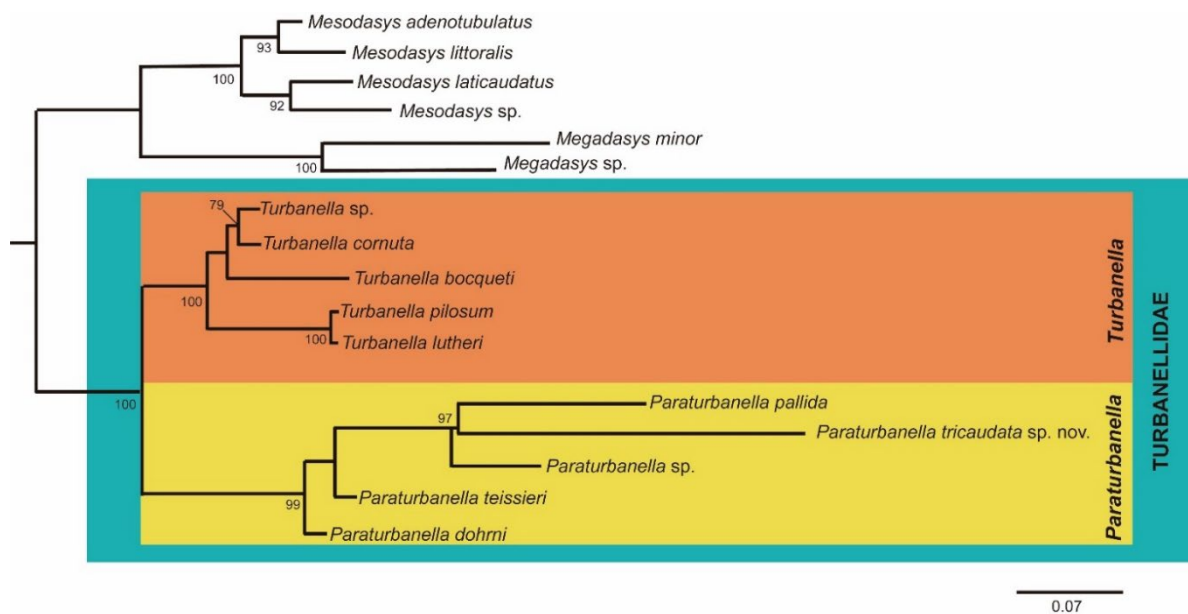


Figure 8 Phylogenetic relationships of Turbanellidae species inferred from Maximum Likelihood analysis of 18S and 28S rRNA. Numbers at nodes represent bootstrap support (1000 bootstrap replicates).

Conclusive Remarks

The majority of marine gastrotrich sampling sites are in the Northern Hemisphere [51], while in tropical countries the investigated areas are very scattered [14,16,17,30,52]. The Brazilian coast is poorly sampled, although it shows a high diversity of marine gastrotrichs, according to current literature [5,51]. In terms of knowledge of Turbanellidae diversity from Brazil, there are at least four candidate species to be formally described (one *Turbanella* species and three *Paraturbanella* species) from the north coast of São Paulo State [34,35].

The Brazilian coast represents a potentially important area for the discovery of new species, and it is worth noting that this region is of particular interest in the study of marine meiofauna and the diversity of Gastrotricha, as recorded in previous studies [2,34,35,51–54]. We emphasize the importance of investigating new geographic areas in order to improve our understanding of morphological diversity and the species richness of gastrotrich species.

Finally, the inclusion of new sequences of data concerning *Paraturbanella tricaudata* sp. nov. and the use of distinct phylogenetic approaches did not change the scenario found by Todaro et al. [44], Kolicka et al. [13], and Garraffoni et al. [4]. However, it is important to highlight that the low number of Turbanellidae species sequenced (from two of the six genera) may result in misleading the phylogenetic relationships within this clade.

REFERENCES

1. Balsamo, M.; d'Hondt, J.L.; Kisielewski, J.; Todaro, M.A.; Tongiorgi, P.; Guidi, L.; Grilli, P.; de Jong, Y. Fauna Europaea: Gastrotricha. Biodivers. Data J. 2015, 3, e5800.
2. Todaro, M.A.; Sibaja-Cordero, J.A.; Segura-Bermúdez, O.A.; Coto-Delgado, G.; Goebel-Otárola, N.; Barquero, J.D.; Cullell-Delgado, M.; Dal Zotto, M. An introduction to the study of Gastrotricha, with a taxonomic key to families and genera of the group. Diversity 2019, 11, 117.
3. Remane, A. Neue aberrante Gastrotrichen II: *Turbanella cornuta* nov.spec. und *T. hyalina* M. Schultze, 1853. Zool. Anz. 1925, 64, 309–314.
4. Garraffoni, A.R.S.; Araújo, T.Q.; Lourenço, A.P.; Guidi, L.; Balsamo, M. Integrative taxonomy of a new *Redudasys* species (Gastrotricha: Macrodasyida) sheds light on the invasion of freshwater habitats by macrodasyids. Sci. Rep. 2019, 9, 2067.
5. Campos, A.; Garraffoni, A.R.S. A synopsis of knowledge, zoogeography and an online interactive map of Brazilian marine gastrotrichs. PeerJ 2019, 7, e7898.
6. Todaro, M.A. (Ed.) Marine. In Gastrotricha World Portal; 2019; Available online: <http://www.gastrotricha.unimore.it/marine.htm> (accessed on 30 November 2019).

7. Remane, A. Neue Gastrotricha Macrodasypoidea. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Ontog. Tiere 1927, 54, 203–242.
8. Evans, W.A.; Hummon, W.D. A new genus and species of Gastrotricha from the Atlantic coast of Florida, U.S.A. Trans. Am. Microsc. Soc. 1991, 110, 321–327.
9. d'Hondt, J.L. Contribution a la connaissance des Gastrotriches intercotidaux du Golfe de Gascogne. Cah. Biol. Mar. 1968, 9, 387–404.
10. Clausen, C. *Desmodasys phocoides* gen. et. sp. n., family Turbanellidae (Gastrotricha Macrodasypoidea). Sarsia 1965, 21, 17–21.
11. Schultze, M. Über *Chaetonotus* und *Ichthydium* (Ehrb.) und eine neue verwandte Gattung *Turbanella*. Müller's Arch. Anat. Physiol. 1853, 6, 241–254.
12. Kieneke, A.; Riemann, O.; Ahlrichs, W.H. Novel implications for the basal internal relationships of Gastrotricha revealed by an analysis of morphological characters. Zool. Scr. 2008, 37, 429–460.
13. Kolicka, M.; Kotwicki, L.; Dabert, M. Diversity of Gastrotricha on Spitsbergen (Svalbard Archipelago, Arctic) with a description of seven new species. Ann. Zool. 2018, 68, 609–740.
14. Todaro, M.A.; Dal Zotto, M.; Perissinotto, R.; Bownes, S.J. First records of Gastrotricha from South Africa, with description of a new species of *Halichaetonotus* (Chaetonotida, Chaetonotidae). Zookeys 2011, 142, 1–13.
15. Todaro, M.A.; Leasi, F.; Hochberg, R. A new species, genus and family of marine Gastrotricha from Jamaica, with a phylogenetic analysis of Macrodasypoda based on molecular data. Syst. Biodivers. 2014, 12, 473–488.
16. Todaro, M.A.; Perissinotto, R.; Bownes, S.J. Two new marine Gastrotricha from the Indian Ocean coast of South Africa. Zootaxa 2015, 3905, 193–208.
17. Todaro, M.A.; Dal Zotto, M.; Bownes, S.J.; Perissinotto, R. Two new interesting species of Macrodasypoda (Gastrotricha) from KwaZulu-Natal (South Africa). Proc. Biol. Soc. Wash. 2017, 130, 140–155.
18. Evans, W.A. Five new species of marine Gastrotricha from the Atlantic coast of Florida. Bull. Mar. Sci. 1992, 51, 315–328.
19. Swedmark, B. *Turbanella armoricana* n. sp., nouveau gastrotriche macrodasypoide de la côte nord de Bretagne. Bull. Soc. Zool. Fr. 1954, 79, 469–473.
20. Rao, G.C.; Ganapati, P.N. Some new interstitial gastrotrichs from the beach sands of Waltair coast. Proc. Sci. Acad. India 1968, 67, 35–53.

21. Rao, G.C. Meiofauna, In: Fauna of Lakshadweep, State Fauna Series. Zool. Surv. India 1991, 2, 73–75.
22. Maguire, C. Two new species of *Paraturbanella cuanensis* and *P. eireanna*. Cah. Biol. Mar. 1976, 17, 405–410.
23. Hummon, W.D. Marine Gastrotricha of San Juan Island, Washington, USA, with notes on some species from Oregon and California. Meiofauna Mar. 2010, 18, 11–40.
24. Wieser, W. Gastrotricha Macrodasypoidea from the intertidal of Puget Sound. Trans. Am. Microsc. Soc. 1957, 76, 372–381.
25. Hummon, W.D. Marine Gastrotricha of the Near East: 1. Fourteen new species of Macrodasypoidea and a redescription of *Dactylopodola agadasys* Hochberg, 2003. ZooKeys 2011, 94, 1–59.
26. Hummon, W.D. Gastrotricha of the North Atlantic Ocean: 1. Twenty-four new and two redescribed species of Macrodasypoidea. Meiofauna Mar. 2008, 16, 117–174.
27. Rao, G.C. 3 New interstitial Gastrotrichs from Andhra Coast, India. Cah. Biol. Mar. 1970, 11, 109–120.
28. Schmidt, P. Interstitielle Fauna von Galapagos. IV. Gastrotricha. Mikrofauna Meeresbodens. 1974, 26, 1–76.
29. Luporini, P.; Magagnini, G.; Tongiorgi, P. Contribution a la connaissance des gastrotriches des côtes de Toscane. Cah. Biol. Mar. 1971, 12, 433–455.
30. Clausen, C. Three new species of Gastrotricha Macrodasypoidea from the Bergen area, western Norway. Sarsia 1996, 81, 119–129.
31. Todaro, M.A. *Paraturbanella solitaria*, a new psammic species (Gastrotricha: Macrodasypoidea: Turbanellidae), from the coast of California. Proc. Biol. Soc. Wash. 1995, 108, 553–559.
32. Hochberg, R. Two new species of Turbanellidae (Gastrotricha: Macrodasypoidea) from a high-energy beach on North Stradbroke Island, Australia. N. Zeal. J. Mar. Fresh. 2002, 36, 311–319.
33. Dal Zotto, M.; Leasi, F.; Todaro, M.A. A new species of Turbanellidae (Gastrotricha, Macrodasypoidea) from Jamaica, with a key to species of *Paraturbanella*. ZooKeys 2018, 734, 105–119.
34. Todaro, M.A.; Rocha, C.E. Diversity and distribution of marine Gastrotricha along the northern beaches of the State of São Paulo (Brazil), with description of a new species of *Macrodasys* (Macrodasypoidea, Macrodasypidae). J. Nat. Hist. 2004, 38, 1605–1634.

35. Todaro, M.A.; Rocha, C.E. Further data on marine gastrotrichs from the State of São Paulo and the first records from the State of Rio de Janeiro (Brazil). *Meiofauna Mar.* 2005, 14, 27–31.
36. ArcGis. *Paraturbanella* in Brazil [basemap], Scale Not Given. 2019. Available online: <https://www.arcgis.com/home/webmap/viewer.html?webmap=fafb1d0942b4483a99ddf828fc24039a> (accessed on 17 November 2019).
37. Hummon, W.D.; Todaro, M.A.; Tongiorgi, P. Italian Marine Gastrotricha: II. One new genus and ten new species of Macrodasyida. *Boll. Zool.* 1993, 60, 109–127.
38. Suguio, K. *Introdução à Sedimentologia*; Edgard Blucher: São Paulo, Brazil, 1973; p. 307.
39. Balsillie, J.H.; Donoghue, J.F.; Butler, K.M.; Koch, J.L. Plotting equation for Gaussian percentiles and a spreadsheet program for generating probability plots. *J. Sediment. Res.* 2002, 72, 929–933.
40. Todaro, M.A.; Dal Zotto, M.; Kånneby, T.; Hochberg, R. Integrated data analysis allows the establishment of a new, cosmopolitan genus of marine Macrodasyida (Gastrotricha). *Sci. Rep.* 2019, 9, 7989.
41. Katoh, K.; Standley, D.M. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: Improvements in performance and usability. *Mol. Biol. Evol.* 2013, 30, 772–780.
42. Goloboff, P.A.; Farris, J.S.; Nixon, K.C. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 2008, 24, 774–786.
43. Stamatakis, A.; Hoover, P.; Rougemont, J. A rapid bootstrap algorithm for the RAxML web servers. *Syst. Biol.* 2008, 57, 758–771. [CrossRef]
44. Todaro, M.A.; Kånneby, T.; Dal Zotto, M.; Jondelius, U. Phylogeny of Thaumastodermatidae (Gastrotricha: Macrodasyida) inferred from nuclear and mitochondrial sequence data. *PLoS ONE* 2011, 6, e17892.
45. Todaro, M.A.; Littlewood, D.T.J.; Balsamo, M.; Herniou, E.A.; Cassanelli, S.; Manicardi, G.; Tongiorgi, P. The interrelationships of the Gastrotricha using nuclear small rRNA subunit sequence data, with an interpretation based on morphology. *Zool. Anz.* 2003, 242, 145–156.
46. Petrov, N.B.; Pegova, A.N.; Manylov, O.G.; Vladychenskaya, N.S.; Mugue, N.S.; Aleshin, V.V. Molecular phylogeny of Gastrotricha on the basis of a comparison of the 18S rRNA genes: Rejection of the hypothesis of a relationship between Gastrotricha and Nematoda. *Mol. Biol.* 2007, 41, 445–452.

47. Paps, J.; Riutort, M. Molecular phylogeny of the phylum Gastrotricha: New data brings together molecules and morphology. *Mol. Phylogenet. Evol.* 2012, 63, 208–212.
48. Rao, G.C.; Clausen, C. *Planodasys marginalis* gen. et sp. nov. and Planodasyidae fam. nov. (Gastrotricha Macrodasyoidea). *Sarsia* 1970, 42, 73–82.
49. Remane, A. Morphologie und Verwandtschaftbeziehungen der aberranten Gastrotrichen I. *Z. Morph. Oekol. Tiere* 1926, 5, 625–754.
50. Garraffoni, A.R.; Kieneke, A.; Kolicka, M.; Corgosinho, P.H.; Prado, J.; Nihei, S.S.; Freitas, A.V. ICZN Declaration 45: A remedy for the nomenclatural and typification dilemma regarding soft-bodied meiofaunal organisms? *Mar. Biodivers.* 2019, 49, 2199–2207.
51. Garraffoni, A.R.S.; Balsamo, M. Is the ubiquitous distribution real for marine gastrotrichs? Detection of areas of endemism using Parsimony Analysis of Endemicity (PAE). *Proc. Biol. Soc. Wash.* 2017, 130, 197–210.
52. Araújo, T.Q.; Balsamo, M.; Garraffoni, A.R.S. A new species of *Pseudostomella* (Gastrotricha, Thaumastodermatidae) from Brazil. *Mar. Biodivers.* 2014, 44, 243–248.
53. Garraffoni, A.R.S.; Di Domenico, M.; Amaral, A.C.Z. Patterns of diversity in marine Gastrotricha from Southeastern Brazilian Coast is predicted by sediment textures. *Hydrobiologia* 2016, 773, 105–116.
54. Hochberg, R.; Atherton, S.; Kieneke, A. Marine Gastrotricha of Little Cayman Island with the description of one new species and an initial assessment of meiofaunal diversity. *Mar. Biodivers.* 2014, 44, 89–113.

ARTIGO 3

Description of *Paraturbanella* sp. nov., new record of *P. tricaudata* and discussion of reproductive traits in turbanellids (Gastrotricha)

ABSTRACT:

A new species sampled from the intertidal zone of a sandy beach at Bahia State, Brazil, is described here based on distinct morphological techniques (light, scanning electronic and confocal microscopies) and molecular data (18S rDNA, 28S rDNA, and COI mtDNA). *Paraturbanella* sp. nov. can be differentiated from other *Paraturbanella* species by the arrangement of male reproductive organs (testes are paired as sperm ducts from U37 to U50, turning anteriorly and fusing in a ventral intestine with pore at U40), the frontal organ is present, piston pits are present, TbL and TbP are present and disposed in clusters, and in posterior region only one caudal cone is present. A molecular phylogeny of the family Turbanellidae using a multigene approach found *Turbanella* and *Paraturbanella* to be monophyletic. Furthermore, a comparative table was prepared with data on the reproductive aspects of turbanellids. This is the second species description belonging to the genus *Paraturbanella* collected in Brazil, but the knowledge of Neotropical Gastrotricha biodiversity is far to be complete. Additionally, for the first time, the species *Paraturbanella tricaudata* was recorded outside of its type locality (Rio de Janeiro State) now registered in São Paulo State.

Keywords: marine gastrotrich, meiofauna, Southwestern Atlantic Ocean, invertebrate, Bahia State

INTRODUCTION

In Brazil, the study of meiofauna began in the 20th century, with an approach mainly focused on description of new species (Fonseca *et al.*, 2014; Maria *et al.*, 2016). After the 1990s, taxonomic studies began to be published more frequently and were consolidated analysis based on mostly ecological aspects (Fonseca *et al.*, 2014) (e.g. Todaro & Rocha 2004, 2005, Amaral & Nalin 2011).

The Brazilian coast extends for approximately 10,800 kilometers (Amaral *et al.*, 2016). Exhibit about 2,000 beaches, but only in 2.5% of these beaches the meiofauna was investigated (Maria *et al.* 2016). In the last decades, taxonomical meiofaunal studies have intensified in Brazil, concentrated on the Southeastern coast region, especially in São Paulo State (Fonseca *et al.* 2014). A possible explanation for related the number of studies with the geographical area must be considered that the first centers of meiofauna investigations were established in the Southeastern and Northeastern regions ((Maria *et al.* 2016).

The invertebrate animals that comprise the phylum Gastrotricha live in aquatic habitats (523 marine species and 375 species living in freshwater environments) (Kieneke and Schmidt-Rhaesa, 2015, Todaro, 2023). Until now 898 species were described, grouped into two orders Macrodasyida Remane, 1925 [Rao and Clausen 1970] and Chaetonotida Remane, 1925 [Rao and Clausen 1970] (Kieneke & Schmidt-Rhaesa, 2015, Todaro *et al.* 2019b; Balsamo *et al.* 2020).

In marine sandy bottoms, gastrotrichs can represent the most abundant meiofauna taxon, however, the position may vary between the groups like Nematoda and Copepoda (Coull, 1985; Todaro *et al.*, 1995; Hochberg, 1999; Amaral and Nallin, 2011).

Herein we described a new species of *Paraturbanella* based on three distinct morphological techniques and molecular data. We also report *Paraturbanella tricaudata* Campos, Todaro & Garraffoni, 2020 for the first time outside its type locality.

MATERIAL AND METHODS

Geographic distribution

The specimens *Paraturbanella tricaudata* were collected in Sununga Beach, Ubatuba city, São Paulo State, Brazil (23°30'33.8"S, 45°07'58.4"W), found in samples from the intertidal area, in June 2022. Specimens of *Paraturbanella* sp. nov. were sampled at Itacimirim Beach, Porto Seguro city, Bahia State, Brazil (16°25'4.3''S, 39°3'7.4''W), on January 22nd, 2020. Information about the sampling locations and the distribution of species collected in Brazil (at São Paulo State and Bahia State – Figure 1) was inserted into the interactive map (Campos and Garraffoni, 2019), available at the link: <https://www.arcgis.com/apps/View/index.html?appid=4018bc0c77644422a761b8c213eb9c73>



Figure 1 Location of sampling points in the State of São Paulo and Bahia, Brazil. Green: *Paraturbanella* sp. nov. sampled at Bahia State. Yellow: *Paraturbanella tricaudata* Campos, Todaro and Garraffoni, 2020 sampled at Ubatuba city (São Paulo State).

Sampling and live observations with Differential Interference Contrast (DIC)

The sediment sampled was filtered with a sieve (mesh size of 0.40 μm), then MgCl_2 was added to the anaesthetization. The filtered sediment was placed in a Petri dish and the sample was observed using a stereomicroscope and the microorganisms were individualized using a micro-pipette.

Subsequently, the gastrotrichs were arranged on glass slides and analyzed with Zeiss Axio Imager M2 light microscope with Differential Interference Contrast (DIC) and Axio Cam MRC5 digital video camera. The images were obtained using the software ZEN Blue 3.4 and the measures were realized with software ImageJ. A careful and laborious observation of specific characters of tiny and transparent organisms was taken and measures followed the convention, that the position of morphological characters is provided in percent units (U) of total body length, anterior tip of body = U0, posterior tip of body = U100 terminology proposed by Schoepfer-Sterrer (1969).

Scanning Electron Microscopy (SEM)

The samples were fixed in glutaraldehyde 2.5%, rinsed with cacodylate buffer 0.1 M. Followed by the dehydration in an ethanolic series, and critically point dried with CO_2 . Sputtering was used to cover the stubs with a thin layer of gold. Finally, the specimens were observed in the Laboratório de Microscopia Eletrônica (LME) - Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP)) using a Scanning Electron Microscope JSM 5800 LV, with 10 kV voltage.

Laser Scanning Confocal Microscopy (LSCM)

Specimens were fixed in 4% paraformaldehyde 0.1 M Phosphate Buffer Saline (PBS), pH 7.2. Samples were rinsed in PBS and stained with Alexa Fluor 488 phalloidin (Life Technologies®) applied to stain the body's muscular system. For mounting of glass slides in Fluoromount G (Southern Biotechnology Associates, Birmingham, AL), the samples were subtly washed in PBS. Marine gastrotrichs were observed in the National Institute of Science and Technology on Photonics Applied to Cell Biology (INFABIC) at the Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), using a Zeiss LSM 780-NLO confocal on an Axio Observer Z.1 microscope (Carl Zeiss AG, Germany). Argon laser of 488 nm was used to excite the samples, and confocal z-stacks were collected and processed in as .TIF files. Files were processed with Amira to generate z-projections.

Molecular Analysis

The genomic DNA extraction process was realized from five individuals of *Paraturbanella* sp. nov. using a QIAmp DNA Micro Kit (Quiagen®, Hilden, Germany), following the manufacturer's instructions. PCR amplification was performed in a 20 µL reaction mixture containing 3 µL of genomic DNA, 13.5 µL of water, 2 µL of 10x buffer, 0.5 µL of dNTP, 0.2 µL of Taq Platinum (Quiagen®) and 0.4 µL (4 pmol) of specific primers (Garraffoni *et al.*, 2019a). The DNA fragments were sequenced using BigDye Terminator reactions in a 3500xL Genetic Analyzer (Life Technologies®, Carlsbad, CA, USA) at the CBMEG laboratory (Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP)). In GenBank the sequences of 18S rDNA, 28S rDNA and COI mtDNA of the new species were included (Table 1).

Phylogenetic Data

Turbanellid species with available sequences of 18S rDNA and/or 28S rDNA and/ or COI mtDNA in GenBank were incorporated as the ingroup in the current analysis (*Paraturbanella*: 6 species; *Turbanella*: 5 species). Table 1 includes the species along with their corresponding GenBank accession numbers. For the outgroup, four species of *Mesodasys* and two species of *Megadasys* were included, chosen for their closely related phylogenetic position with the Turbanellidae taxon (Garraffoni *et al.*, 2019b; Todaro *et al.*, 2019a). The gene dataset was separately aligned with the software BioEdit Sequence Alignment Editor and Mafft v.7.402 (L-INS-I approach) (Kato & Standley, 2013). The parsimony analysis was realized by applying the heuristic search with equally weighted characters that was available using TNT software (Goloboff *et al.*, 2008). Most parsimonious trees were searched by the heuristic method, with 1000 replications, holding 1,000,000 trees per search (command line: mult = replications 1000 hold 100,000) and collapsing the tree after the search. For maximum likelihood analysis, GTRCAT model was chosen and RAxML (Stamatakis, *et al.* 2008) was run with a with 1000 bootstrap replicates.

Table 1) Species and respective GenBank accession numbers.

Species	18S	28S	COI	References
<i>Megadasys</i> sp. 1	JF357656	JF357704	JF432042	Todaro <i>et al.</i> 2011
<i>Megadasys minor</i> Kisielewski, 1987	AY228131	-	-	Todaro <i>et al.</i> 2003
<i>Mesodasys littoralis</i> Remane, 1951	JF357658	JF357706	JF432044	Todaro <i>et al.</i> 2011

<i>Mesodasys laticaudatus</i> Remane, 1951	JF357657	JF357705	JF432050	Todaro <i>et al.</i> 2011
<i>Mesodasys</i> sp.	AY963690	KF921011	KC706821	Petrov <i>et al.</i> 2007 and Leray <i>et al.</i> 2013
<i>Mesodasys adenotubulatus</i> Hummon, Todaro & Tongiorgi, 1993	AM231780	-	-	Todaro <i>et al.</i> 2003
<i>Paraturbanella</i> sp.	KF921017	-	-	Petrov <i>et al.</i> 2007
<i>Paraturbanella</i> sp. nov.				Present study
<i>Paraturbanella teissieri</i> Swedmark, 1954	JF357661	JF357709	-	Todaro <i>et al.</i> 2011
<i>Paraturbanella pallida</i> Luporini, Magagnini & Tongiorgi, 1973	JF357660	JF357708	JF432045	Todaro <i>et al.</i> 2011
<i>Paraturbanella dohrni</i> Remane, 1927	JF357659	JF357707	-	Todaro <i>et al.</i> 2011
<i>Paraturbanella tricaudata</i> sp. nov.	MN947597	MN947578	-	Campos <i>et al.</i> 2020
<i>Turbanella</i> sp.	JF970238	-	-	Paps & Riutort 2012
<i>Turbanella cornuta</i> Remane, 1925	AF157007	JF357711	KY778233	Todaro <i>et al.</i> 2011 and Kieneke & Nikoukar 2017
<i>Turbanella pilosum</i> Kolicka, 2018	MF325920	MF325905	MF374707	Kolicka <i>et al.</i> 2018
<i>Turbanella lutheri</i> Remane, 1952	JF357669	-	JF432051	Todaro <i>et al.</i> 2011
<i>Turbanella bocqueti</i> Kaplan, 1958	JF357662	JF357710	JF432046	Todaro <i>et al.</i> 2011

RESULTS

Taxonomic Account

Phylum Gastrotricha Metschnikoff, 1865

Order Macrodasyida Remane, 1925 (Rao & Clausen, 1970)

Family Turbanellidae Remane, 1926

Genus *Paraturbanella* Remane, 1927

***Paraturbanella tricaudata* Campos, Todaro and Garraffoni, 2020**

Material examined: Photographs of six specimens (adults), collected on June 2022 in Sununga Beach, Ubatuba City, São Paulo State, Brazil (23°30'33.8"S 45°07'58.4"W). The photos were deposited at the Museu de Diversidade Biológica – MDBio/ Área Zoologia – IB/ UNICAMP.

Description: The body is ribbon-like, with a broad terminal mouth, varying in diameter. The mouth cavity is extensively covered with a cuticle layer, with a prominent swelling around the mouth and papillae on the underside. The head has a triangular shape with two lateral cephalic cones. The pestle organ is absent. There are five to six adhesive tubes (TbA) positioned at the front, all situated on flesh-like appendages, on each side. There are two additional adhesive tubes ("Dohrni" tubes), with different sizes. There are six posterior adhesive tubes (TbP) per side. Dorsal adhesive tubes (TbD), ventral adhesive tubes (TbV), ventrolateral adhesive tubes (TbVL), and lateral adhesive tubes (TbL) are absent. In the posterior region, the body moderately tapers towards the tail, and the tail features three conical structures, one centrally positioned and two on the sides. The male reproductive trait consists of paired testes extending into sperm ducts, which then curve towards the front and merge into a mid-ventral pore. Was observed the frontal organ, while the organ caudal was not present. The epidermal glands are distributed in a simple column on each side of the body (Figure 2).

Remarks: Specimens collected in the new locality show practically all morphological characteristics reported in the original description (Campos *et al.*, 2020), despite that they show different number of anterior and posterior adhesive tubes in adult individuals (i.e., with the presence of visible reproductive organs). The present specimens have five anterior adhesive tubes (TbA) on each side inserted into fleshy hands and five posterior adhesive tubes (TbP) in the bilobed caudal region, while in the original description the specimens have a range of 5 to 6 TbA on each side and 6 TbP in the caudal lobe (Campos *et al.* 2020).

It is important that the comparison is made between adult specimens, as juvenile and subadult individuals may have a greater number of tubes.

Localities: Brazil, Prumirim Island (Ubatuba), Picinguaba Beach (Ubatuba), Guaecá Beach (São Sebastião), Santiago Beach (São Sebastião), Prumirim Beach (Ubatuba) at São Paulo State. Cachadaço Beach (Trindade – Paraty) at Rio de Janeiro State.

New locality: Brazil, Sununga Beach (Ubatuba) at São Paulo State (23°30'33.8"S 45°07'58.4"W).

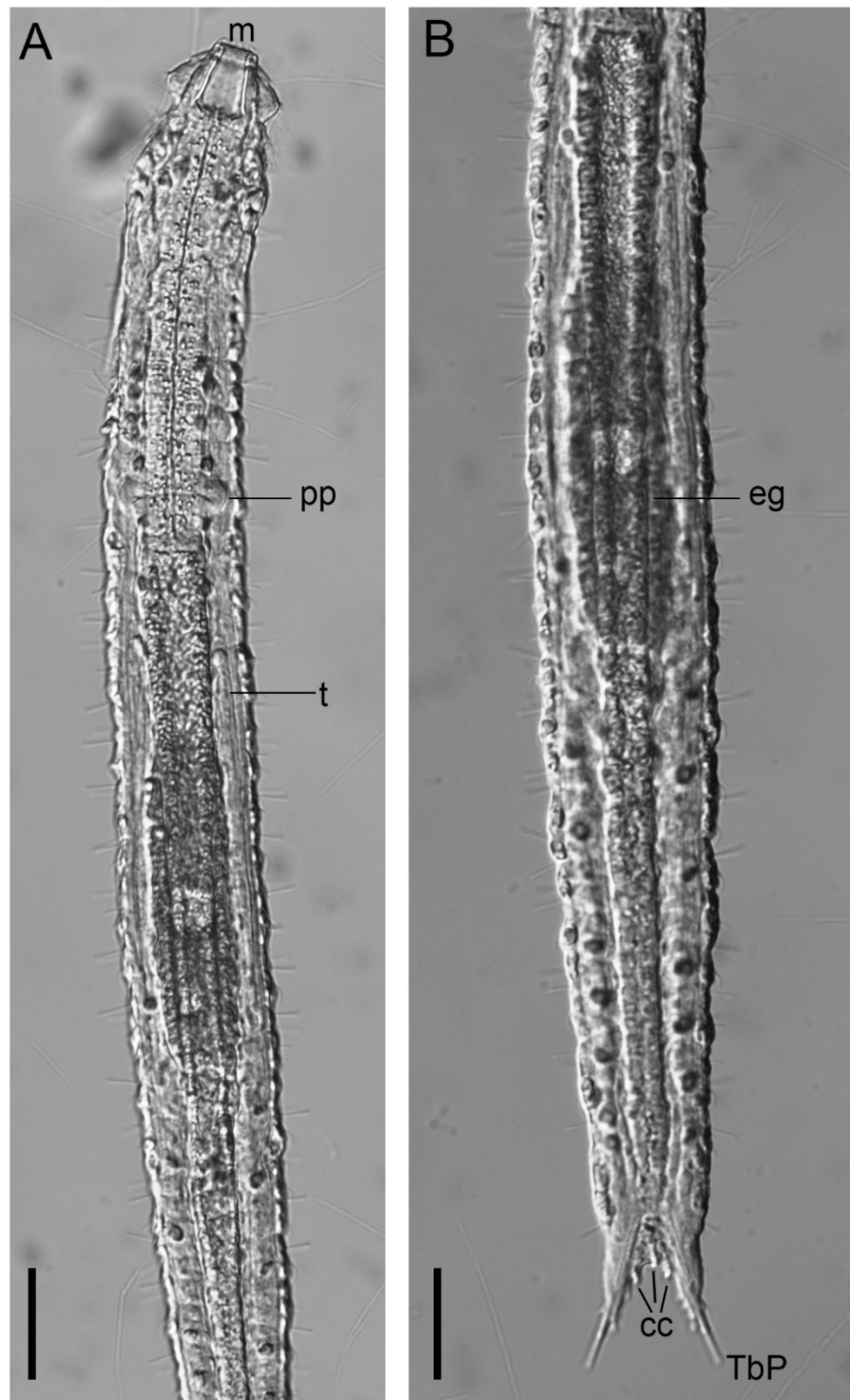


Figure 2 DIC photographs of adult specimen *Paraturbanella tricaudata* Campos, Todaro and Garraffoni, 2020. *Habitus* A) Anterior. Mouth (m) is terminal and cuticularized. Head with lateral cephalic cone. Pharyngeal pores (pp). Testes (t) are paired. B) Posterior. Egg (eg) in the middle region of the body. In the caudal lobe there are three cone caudal (cc) and posterior adhesive tubes (TbP). Scale bar: 50 μ m.

Taxonomic Account

Phylum Gastrotricha Metschnikoff, 1865

Order Macrodasysida Remane, 1925 (Rao & Clausen, 1970)

Family Turbanellidae Remane, 1926

Genus *Paraturbanella* Remane, 1927

***Paraturbanella* sp. nov.**

Figures 3-7, Table 2

Examined material

Holotype: photomicrographs are of an adult specimen sampled on 22nd January 2020, from Itacimirim Beach (16°25'4.3''S, 39°3'7.4''W) Bahia State, Brazil. The specimen was investigated alive, but due to the fragility of its body, it is no longer available (Garraffoni *et al.*, 2019). The digital image data are deposited at the Museu de Diversidade Biológica - MDBio - IB/UNICAMP, Brazil.

Paratypes: images of five adult specimens sampled on 22nd January 2020 from Itacimirim Beach, at the Camaçari municipality, Bahia State, Brazil. Photographs of each specimen are available at the Museu de Diversidade Biológica - MDBio - IB/UNICAMP, Brazil.

Additional material: from the type locality four specimens were prepared for SEM, five specimens were prepared for molecular analysis, and three for confocal technique.

Diagnosis: the body is transparent, dorsoventrally flattened, and its length varies from 594 - 900 µm. The mouth is terminal, and the buccal cavity is heavily cuticularized with a diameter ranging from 14 to 20 µm. The position of neck constriction is U03, and the width varies from 32 to 55 µm. The head is not triangular, i.e., it is not demarcated by evident lateral cephalic cones. A pair of prominent ventral papillae (U07) and dorsal glands (U08) are observed. Piston pits are present. The position of pharyngo-intestinal junction (PhJIn) is between U27 and U37. The relative distance of the pharyngo-intestinal junction to the pharyngeal pores varies 25 to 35 µm. There are approximately 25 epidermal glands arranged in two lateral rows (U61 – U92) along body margins. There are four to five anterior adhesive tubes (TbA) on each side, arranged on fleshy base. Paired accessory adhesive tubes (“*dohrni*” tubes) at U15 each is made of two tubes of unequal length (longest tube 44 µm in length shortest, 20 µm). There are six posterior adhesive tubes (TbP) per side. Dorsal adhesive tubes (TbD) and lateral adhesive tubes (TbL) are present and arranged in a cluster. Ventral adhesive tubes (TbV) and ventrolateral adhesive tubes (TbVL) are absent. Body tapering occurs subtly to the tail,

which has only a conical structure, the caudal cone, positioned in the center of the caudal lobe. Hermaphroditic specimens with paired testes from U37 to U50, which extend into two sperm ducts, turning anteriorly of mid-gut and fusing in a ventral pore at U40. Ovary probably paired, mature egg at U46 – U60, dorsal (to the intestine). Frontal organ is present at U68, observed close to the left side of the body. Caudal organ was not observed.

Description: mostly based on the adult holotype 900 μm in total length (see Table 2). The head bears peribuccal swelling and a pair of papillae ventral (U07) and dorsally (U08). The head is not demarcated by lateral cephalic cones, i.e., the head is not triangular. There is a neck constriction 55 μm wide (U03). Piston pits are present. Body tapering occurs subtly to the caudal base constriction (U93), and the caudum bilobed has one central caudal cone (U95). Widths at the outer oral opening, neck constriction, mid-pharynx, PhJIn, mid-intestine, furcal base (furca constriction), and their positions along the body length are: 20, 55, 30, 28, 26, 57 μm , at U02, U03, U20, U34, U58, U90; respectively. The anterior epidermal glands are arranged in a single column on each side, and in posterior region (U61 – U92) epidermal glands are distributed in two columns, each side of the body (Figures 3, 4).

Adhesive tubes: four to five anterior adhesive tubes (TbA) per side, disposed on fleshy hands that insert at U14, the innermost, like a thumb, is the shortest. Two pairs of tubes with different sizes are disposed in the latero-ventral region of the body, and posterolaterally directed, denominated as “Dohrni” tubes, the smaller tube is 20 μm long, while the larger tube is 44 μm . Dorsal adhesive tubes (TbD) clustered in the mid trunk region and lateral adhesive tubes (TbL) are present (Figure 6). Ventral adhesive tubes (TbV) and ventrolateral adhesive tubes (TbVL) are absent. There are six posterior adhesive tubes (TbP) per side, distributed throughout the caudal lobe, the outermost being the longest. The distance between the external TbP is greater than the width of the body’s caudal base.

Ciliation: present in the cephalic region including the mouth. Ventral locomotor cilia are arranged in two longitudinal columns along the body and come together posteriorly close to the anal opening. Additional sensory bristles are organized in lateral, dorsolateral, and dorsal columns.

Digestive tract: the mouth is terminal and surrounded by the muscular ring, covered by a cuticle, the diameter of the buccal cavity is 20 μm , with walls heavily cuticularized. The pharynx is 230 μm in length and 30 μm in wide. The pharyngeal pores are inserted at U25, near to the pharyngo-intestinal junction (PhJIn) at U27. The intestine is straight, and the anal pore is ventral.

Reproductive system: the specimens are hermaphroditic. The testes extend parallel to each other in the spermatic ducts at U37 to U50. In the middle region of the intestine, the ducts are fusing in a mid-ventral pore at U40. The caudal organ was not observed. The frontal organ is present at U68, as a vesicular accessory reproductive organ observed close to the left side of the body. The mature egg dorsal occurs between U46 - U60 (Figure 5).

Musculature: the muscular system consists of ventrolateral muscles that extend along the length of the body. Anteriorly, the ventrolateral muscles insert at the position of the anterior adhesive tubes, while posteriorly, the muscles insert in the caudal lobes. The lateral muscles span the entire body length, flanking the ventrolateral muscle. While longitudinal muscles in the intestine appear to be continuations of muscles from the pharynx. The ventral longitudinal muscles insert posteriorly close to the muscular sphincter of the anus (Figure 7).

In this study, was possible to observe some muscles, but the phalloidin marked other structures beyond the muscles, like ventral papilla, *Dohrni* tubes, epidermal glands, caudal organ, and pharyngo-intestinal pore and anus.

Remarks on General Morphology

Five additional adult measured specimens showed one cone caudal at posterior region; lateral adhesive tubes (TbL) are present – these characteristics are visible only in SEM (Figure 6); the testes are paired as sperm ducts from U37 to U50, turning anteriorly and fusing in a ventral intestine with pore at U40; frontal organ is present and subtly positioned to the left.

Taxonomic Remarks

Currently, the genus *Paraturbanella* includes twenty-four species. The new species resembles to *Paraturbanella aggregotubulata* Evans, 1992; *Paraturbanella boadeni* Rao & Ganapati, 1968; *Paraturbanella brevicaudata* Rao, 1991; *Paraturbanella scanica* Clausen, 1996; *Paraturbanella stradbrokei* Hochberg, 2002 due to the presence of dorsal tubes (TbD) and lateral adhesive tubes (TbL). However, *Paraturbanella aggregotubulata* has 6 anterior adhesive tubes (TbA), and 7 posterior adhesive tubes (TbP) and the piston pits are absent, which differs from new species that have 4-5 TbA, 6 TbP and piston pits are present. In specimens of *Paraturbanella stradbrokei* the piston pits and median caudal cone are absent, while the new species have piston pits and one caudal cone. Specimens of *Paraturbanella scanica* have testes are positioned posterior to the pharynx, which differs from the *Paraturbanella* sp. nov. positioned at phJIn. *Paraturbanella boadeni* have anterior adhesive tubes (TbA) inserted on the outer side of a cuticular rod; in contrast, the new species have anterior tubes supported by a

mobile protuberance like fleshy hand. Finally, *Paraturbanella brevicaudata* has 6 TbA, 5 TbP and has short and reduced caudal lobes and *Paraturbanella* sp. nov has 4-5 TbA, 6 TbP and a median caudal cone.

The *Paraturbanella* sp. nov. is considered new because it is the unique species has the following combination of features: one cone caudal; the arrangement of the male reproductive system, in which the testes are paired as sperm ducts and curved anteriorly and fusing in a ventral intestine at U40 and, the position of the frontal organ to the left.

Table 2. Morphometric features *Paraturbanella* sp. nov.

Character	Ind. 1	Ind. 2	Ind. 3	Ind. 4	Ind. 5	Average (µm)
Total body length - head to end of TbP (µm)	674	693	860	594	900	744
Diameter of buccal cavity (µm)	17	15	14	20	20	17
Neck constriction width (µm)	40	44	32	42	55	43
Number of TbA (each side)	4	4	5	4	5	4
Maximum length of TbA (µm)	13	15	15	17	15	15
Measure of <i>dohrni</i> - shorter tube (µm)	27	28	-	27	20	26
Measure of <i>dohrni</i> - longer tube (µm)	44	44	-	42	36	42
Length of pharynx (µm)	200	210	-	190	230	208
Width mid-pharynx (µm)	24	30	26	26	30	27
Measure maximum of pharynx in relation the body lenght (ratio)	30%	30%	-	32%	26%	0
Distance of the pharyngeal pores from PhJIn (µm)	27	25	-	25	35	28
Width PhJIn (µm)	26	25	-	27	28	27
Width mid-intestine (µm)	21	19	-	21	26	22
Maximum trunk width (µm)	52	54	47	60	82	59
Width furcal base (µm)	45	44	44	48	57	48
Maximum length of TbP (µm)	20	16	17/16	17	16	17
Number of TbP (each side)	5	5	5	4	6	5
Number of epidermic glands (per side)	12	-	-	-	25	19

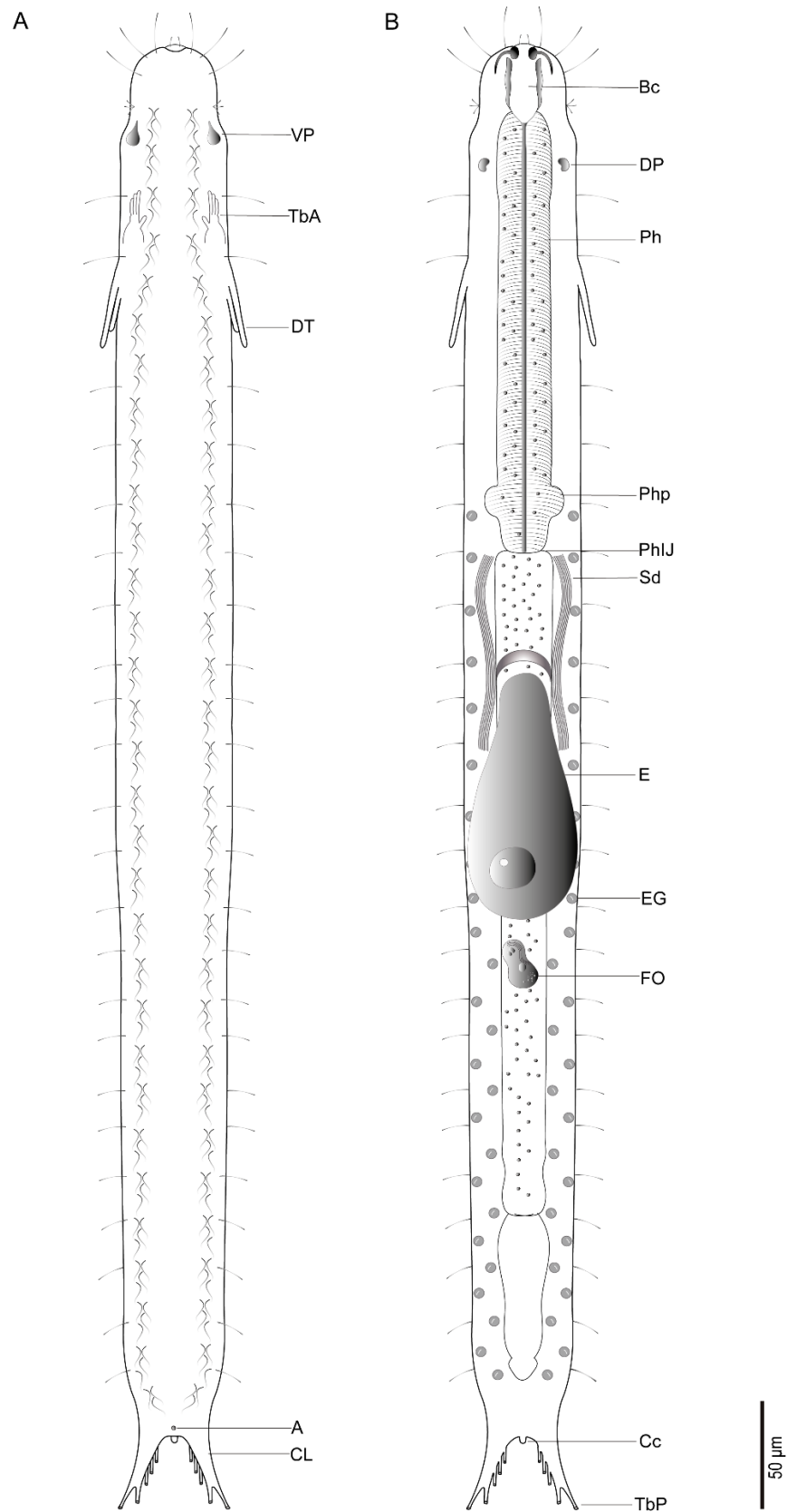


Figure 3 Illustration of *Paraturbanella* sp. nov. **A)** *Habitus*: dorsal view. **B)** *Habitus*: ventral view. Abb: A, anus; Bc, buccal cavity; Cc, caudal cone; CL, caudal lobe; DP, dorsal papilla; DT, Dohrni tubes; E, egg; EG, epidermal gland; FO, frontal organ; Ph, pharynx; PhIJ, pharyngo-intestinal junction; Php, pharyngeal pores; Sd, sperm duct; TbA, anterior adhesive tubes; TbP, posterior adhesive tubes; VP, ventral papilla.

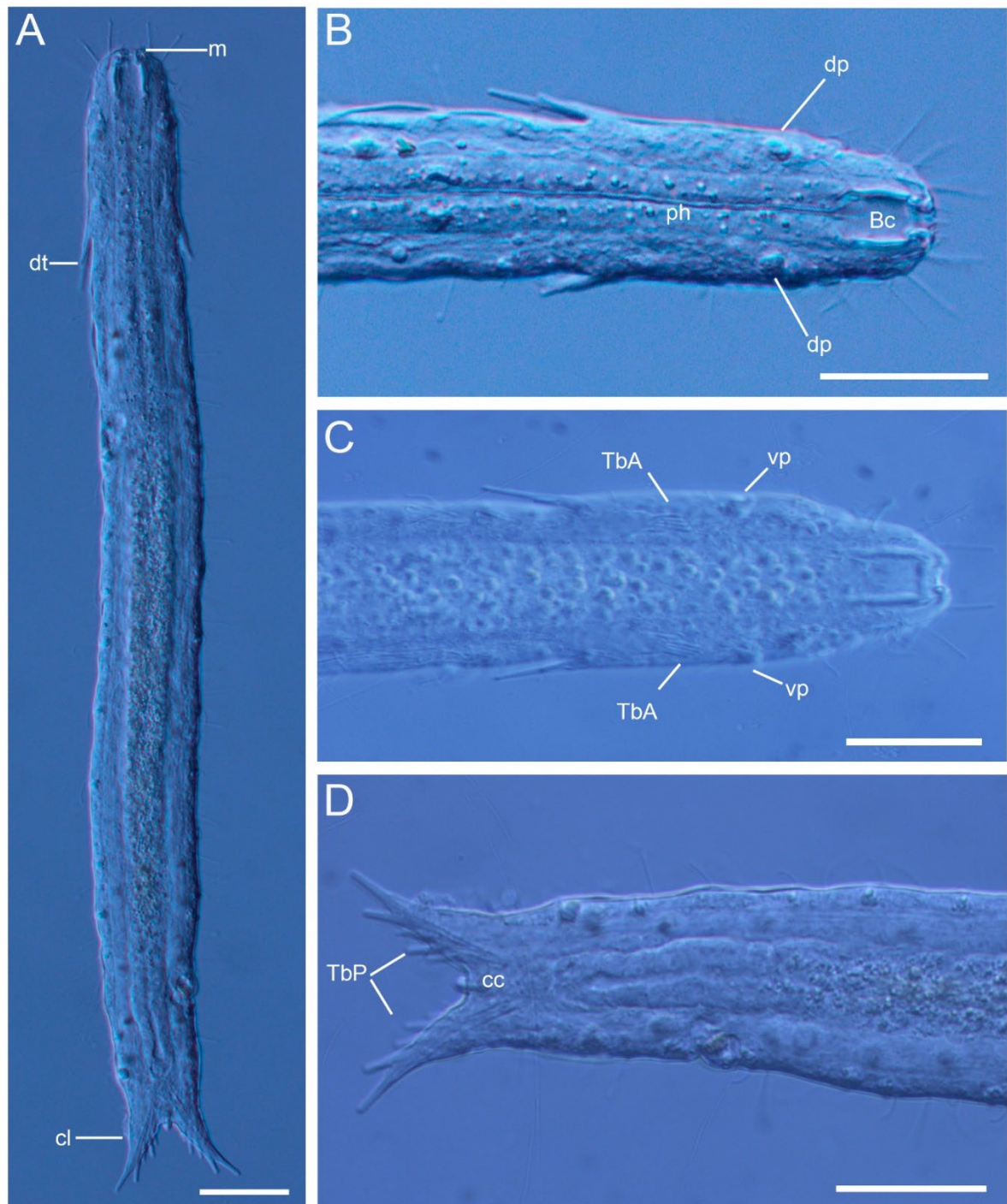


Figure 4 *Paraturbanella* sp. nov. DIC photomicrographs. **A)** Dorsal view of the *Habitus*: anterior region with the mouth (m), "Dhorni" tubes (dt) and in posterior end the caudal lobe (cl). **B)** Buccal cavity (Bc), dorsal papillae (dp) and pharynx (ph). **C)** Ventral papillae (vp) and Anterior adhesive Tubes (TbA). **D)** Posterior adhesive Tubes (TbP) and one cone caudal (cc). Scale bar: 50 µm.

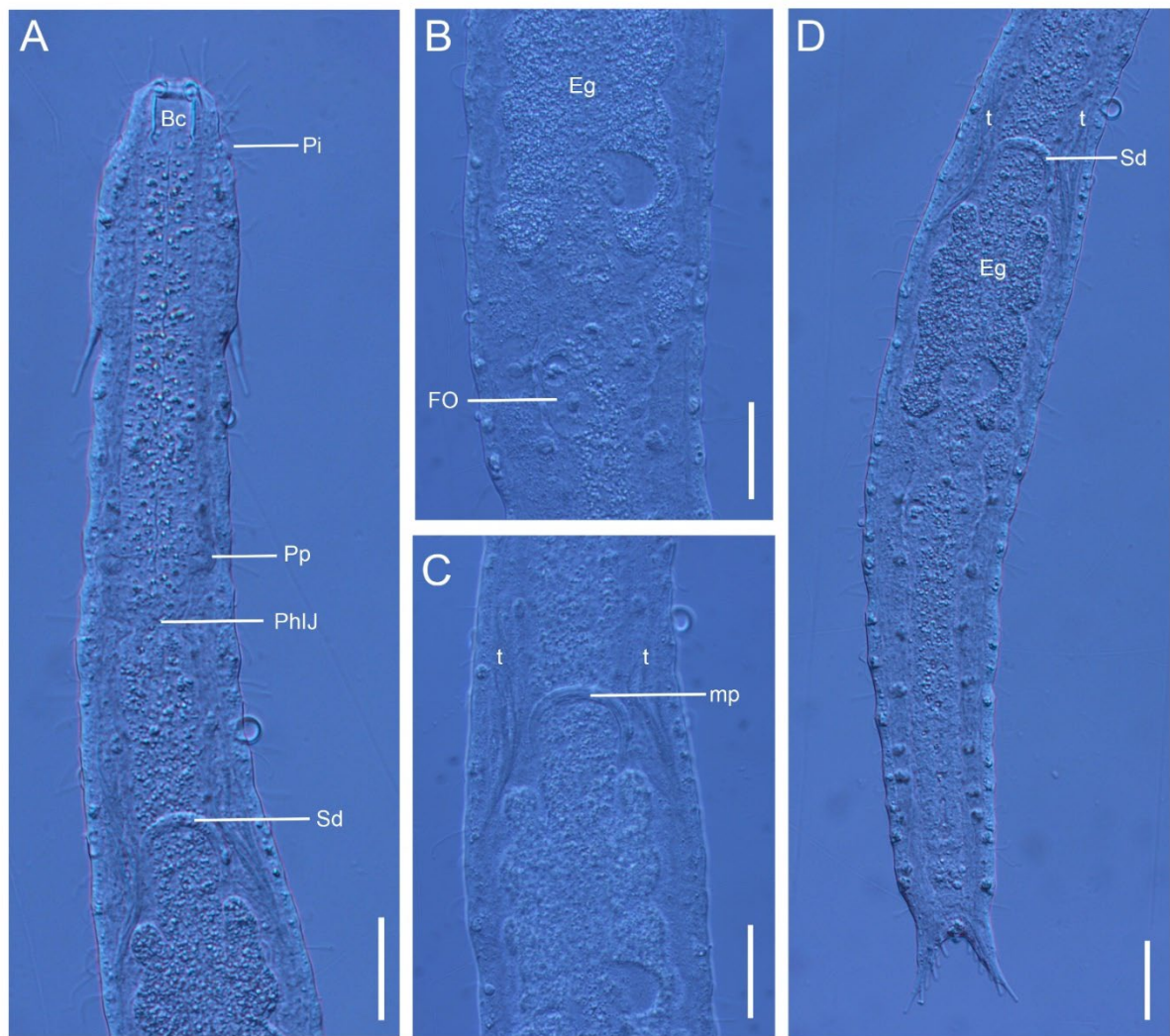


Figure 5 Adult specimen with reproductive system of *Paraturbanella* sp. nov. **A)** Anterior region: Buccal cavity (Bc); piston pit (pi); pharyngeal pores (pp), pharyngo-intestinal junction (PhIJ) and sperm ducts (Sd) recurving to the front of the intestine. **B)** Largest egg (Eg) and Frontal Organ (FO). **C)** Testes (t) are paired, with sperm duct with male pore recurving in front of the intestine (mp). **D)** Egg (eg) well developed, sperm duct (sd) and testes (t). Scale bar: 50 μ m.

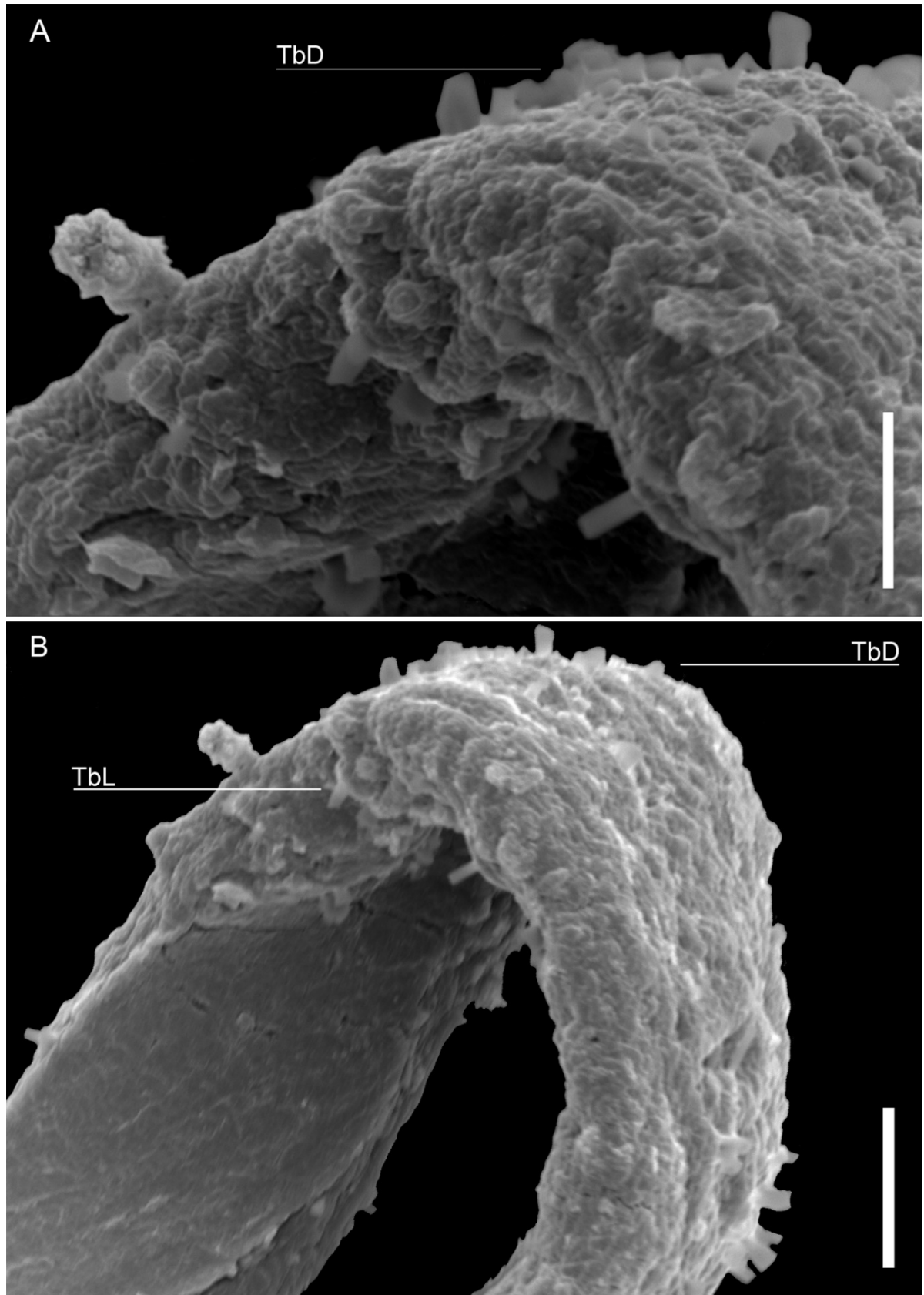


Figure 6 Photomicrography of *Paraturbanella* sp. nov. **A)** Dorso lateral view, with adhesive tubes (AT). Scale bar: 5 μ m. **B)** Lateral and Dorsal adhesive tubes (AT) Scale bar: 10 μ m.

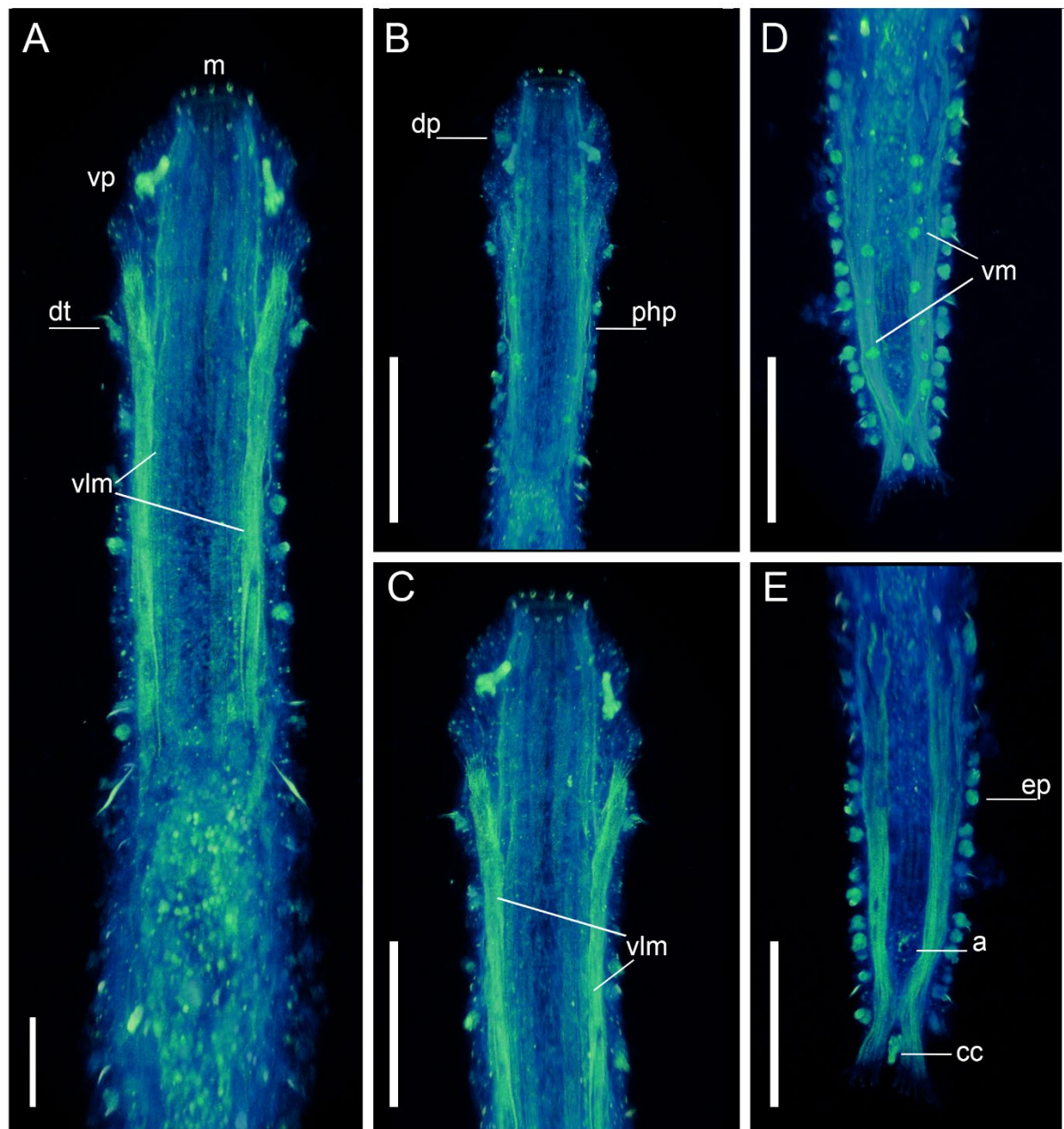


Figure 7 CLSM of phalloidin stained muscle of *Paraturbanella* sp. nov. **A)** Anterior region: mouth (m), ventral papillae (vp), dohrni tubes (dt) and ventro lateral muscles (vlm). **B)** Dorsal papillae (dp) and pharyngeal pore (php). **C)** Ventro lateral muscles (vlm). **D)** Ventral longitudinal muscle (vm). **E)** Epidermal glands (ep), anus (a) and caudal cone (cc). Scale bar: 50 μ m.

Phylogenetic Analyses

Congruent topologies were obtained with Parsimony and Maximum Likelihood analyses. The family Turbanellidae is supported by high bootstrap value (100) and the genera *Paraturbanella* and *Turbanella* were considered monophyletic. The position of *Paraturbanella* sp. nov. has demonstrated stability in relation to Maximum Parsimony (Figure 8) and from the Maximum Likelihood analysis of the concatenated genes 18S rDNA, 28S rDNA and COI mtDNA (Figure 9).

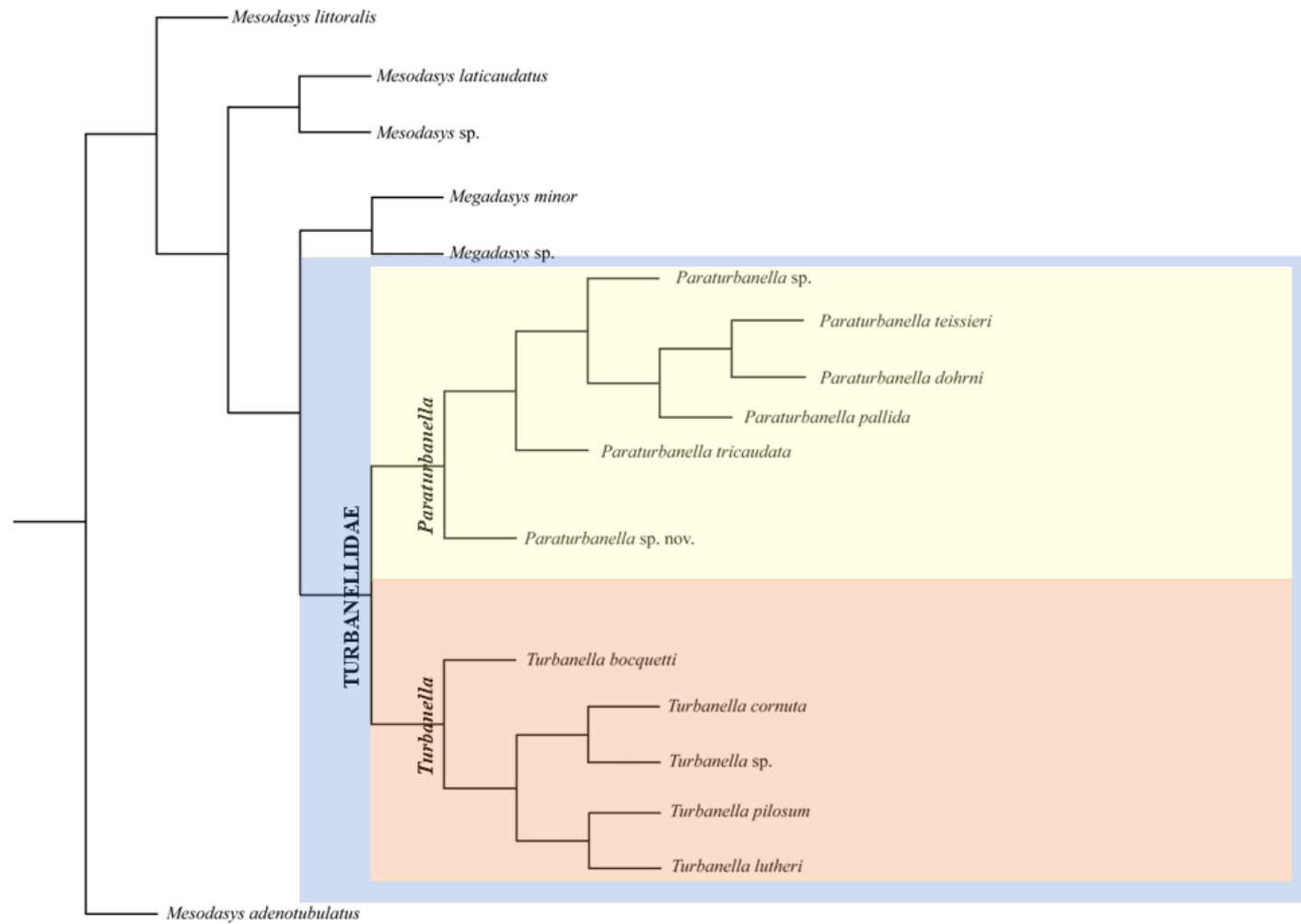


Figure 8 Maximum Parsimony reconstruction based on 18S rDNA, 28S rDNA and COI mtDNA.

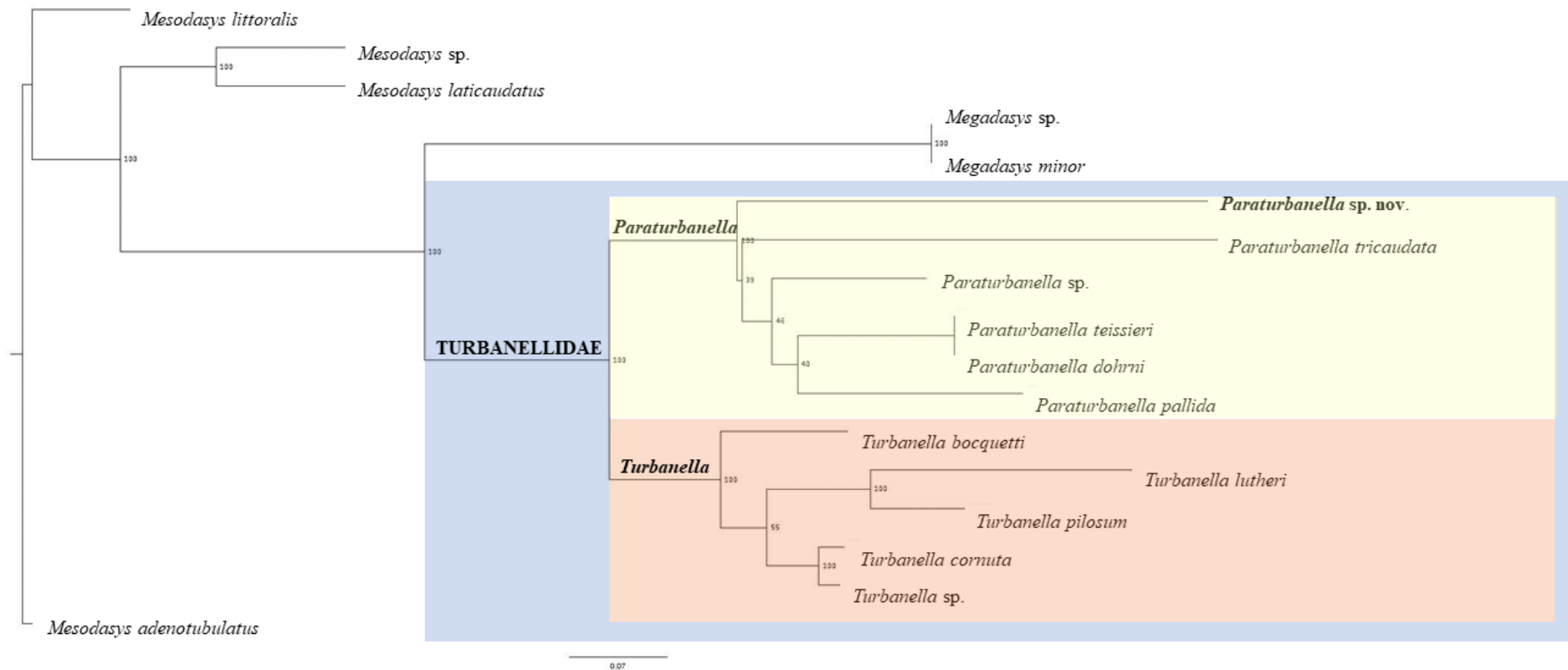


Figure 9 Phylogenetic relationships of Turbanellidae inferred from the Maximum Likelihood analysis of the concatenated genes 18S rDNA, 28S rDNA and COI mtDNA.

DISCUSSION

General aspects of reproductive traits of *Paraturbanella*

The reproductive traits of Macrodasyida are anatomically complex and variable in relation to the quantity and arrangement of gonads and reproductive organs (Ruppert & Shaw 1977; Hummon & Hummon, 1983; Ruppert, 1991). Most species are simultaneous or sequential hermaphrodites (protandrous) and have cross-fertilization, internally and with direct development. The reproductive system consists of one (or two) testes, one (or two) ovaries, and a pair of accessory sexual organs that are known as the frontal organ and caudal organ, located in the region of the trunk (the frontal organ functions as a seminal receptacle while the caudal structure is a copulatory organ) (Ruppert 1978, 1991).

The family Turbanellidae have specimens of *Paraturbanella* and *Turbanella* that alternate in male and female, and this sexual condition is probably shared with species of the other four genera, for which, however, data are insufficient or even absent. The main characteristics of the reproductive biology of turbanellids are two elongated and lateral tests, and two ovaries located on the sides of the intestine maturing in a cephalic direction (Teuchert, 1968, 1975, 1976, 1977).

According to the table 3, most species are hermaphrodites, some species like *P. dolichodema* Hummon, 2010, *P. manxensis* Hummon, 2008, *P. pediballetor* Hummon, 2008 are simultaneous hermaphrodites, while *P. levantia* Hummon, 2011 is of protandrous (allows the organism to switch between functional male and functional female) to simultaneous type.

The organization of the male reproductive system is an important character diagnostic. In general, the majority paraturbanellids have paired testes that extend as sperm ducts to about the mid-intestinal body region. Each sperm duct curves medially to a middle ventral pore in the intestinal region. The development of oogenesis occurs from the posterior region to the middle region of the body. On the other hand, in *Turbanella* species, the sperm ducts do not curve anteriorly but instead terminate at their posterior extremities in separate ventrolateral gonopores. The accessory reproductive organs of turbanellids are situated mid-dorsally above the gut and between the anus and ovum.

There is a paucity of descriptions of accessory reproductive organs for *Paraturbanella* genus (information is available in Table 3 and Figure 10). The frontal organ like a bursa or sperm-storing device has been observed in the following five species: *Paraturbanella* sp. nov.; *Paraturbanella africana* Todaro, Dal Zotto, Bownes & Perissinotto, 2017; *Paraturbanella*

cuanensis Maguire, 1976; *Paraturbanella tricaudata* Campos, Todaro & Garraffoni, 2020 and *Paraturbanella xaymacana* Dal Zotto, Leasi & Todaro, 2018.

Clausen (1996) described a puzzling case of a copulatory organ (synonym of caudal organ, which serves as a penis structure) present in only the species *Paraturbanella scanica*, observed in two specimens, at U85 - U95, with shape in frontal section like an eight, inside view like a heart.

This scarce source of information on the reproductive aspects of turbanellids proves to be a promising area with wide research possibilities. Providing unprecedented data on gastrotrich reproduction. Current technologies offer new perspectives for the detailed description of the internal structures of organisms, thus complementing past descriptions. Being an invitation for new studies of unique relevance on meiofaunal biodiversity.

Table 3 Reproductive aspects of specimens *Paraturbanella* genera.

Species	Testes and sperm duct	Ovaries, oocytes and eggs	Frontal organ	Caudal organ
<i>Paraturbanella africana</i> Todaro, Dal Zotto, Bownes & Perissinotto, 2017	Paired testes (U60–U68). Sperm ducts recurving at U75 and emptying to the exterior via a common pore at U38.	Ovaries paired. Maturing from posterior to anterior (U63–U70). A large egg was present in the mid-gut region at U55.	Vesicular, dorsal to the intestine at about U70, containing sparse spermatozoa.	Absent
<i>Paraturbanella aggregotubulata</i> Evans, 1992	Testes begin just posterior to pharyngeal pores, thence tapering into vasa deferentia that continue posteriorly to mid-trunk where they turn anteriorly to base of testes and join ventrally at midline.	Not described.	Not described.	Not described.
<i>Paraturbanella armoricana</i> (Swedmark, 1954)	Not described.	Not described.	Not described.	Not described.
<i>Paraturbanella boadeni</i> Rao and Ganapati, 1968	Paired testis in lateral to the intestine.	Situated lateral to the intestine.	Not described.	Not described.
<i>Paraturbanella brevicaudata</i> Rao, 1991	Paired testes are situated lateral to the intestine.	Situated lateral to the intestine. Two or three egg cells were observed in mature specimens.	Not described.	Not described.
<i>Paraturbanella cuanensis</i> Maguire, 1976	Paired and extend from the gut/PhIJ at U50	Paired and lie dorsally.	Muscular body, 25-30 μm long which could be a bursa.	Not described.
<i>Paraturbanella dohrni</i> Remane, 1927	Not described.	Not described.	Not described.	Not described.

<i>Paraturbanella dolichodema</i> Hummon, 2010	Paired testes extend rearward from just behind the PhJIn at U28, vasa deferentia recurving to the fore and exiting at about U34.	Above the mid-gut. The largest developing ovum ($93 \times 45 \mu\text{m}$) lies above the mid-gut, other oocytes lying on either side to the rear.	Not described.	Not described.
<i>Paraturbanella eireanna</i> Maguire, 1976	Not described.	Not described.	Not described.	Not described.
<i>Paraturbanella intermedia</i> Wieser, 1957	Paired testes.	Paired oocytes.	Not described.	Not described.
<i>Paraturbanella levantia</i> Hummon, 2011	Paired testes extend rearward from just behind the PhJIn, their vasa deferentia recurving from the rear to the fore and exiting behind together at U31.	Small developing ova occurs bilaterally in the mid-gut region.	Not described.	Not described.
<i>Paraturbanella manxensis</i> Hummon, 2008	Paired testes extend rearward from before the PhJIn at U31, its vasa deferentia likely recurving to the fore and exiting behind the PhJIn at about U35.	The developing ovum, lying above the gut.	Not described.	Not described.
<i>Paraturbanella mesoptera</i> Rao, 1970	Paired testes.	Ovary situated lateral to the intestine.	Not described.	Not described.
<i>Paraturbanella pacifica</i> Schmidt, 1974	Paired testes.	Paired oocytes.		
<i>Paraturbanella pallida</i> Luporini, Magagnini & Tongiorgi, 1973	Usual turbanellid pattern.	Usual turbanellid pattern	Not described.	Not described.

<i>Paraturbanella palpibara</i> Rao & Ganapati, 1968	Usual turbanellid pattern.	Usual turbanellid pattern.	Not described.	Not described.
<i>Paraturbanella pediballetor</i> Hummon, 2008	Paired testes extend rearward from U31, well behind the PhJIn, its vasa deferentia likely recurving to the fore and exiting further behind at about U33.	The developing ovum, occurring in the mid-gut region.	Not described.	Not described.
<i>Paraturbanella sanjuanensis</i> Hummon, 2010	Paired testes extend rearward from in front of the PhJIn at U31, but the sperm-bearing portion occurs from U37 to U49, their vasa deferentia recurving to the fore and apparently exiting at U36.	The developing ovum occurs in the mid-gut region.	Not described.	Not described.
<i>Paraturbanella scanica</i> Clausen, 1996	Paired testes from U40, far behind pharynx, continuing as vasa deferentia to U60 before turning medioanteriorly to unite subintestinally at U45; sperm filiform, with five open windings in the 15 µm long head portion.	Paired ovaries posterior to vasa deferentia. Large oocytes dorsolaterally at U50-65.	Not described.	Copulatory organ seen only in two specimens, at U85-95; shape in frontal section like an eight, in side view like a heart.

<i>Paraturbanella solitaria</i> Todaro, 1995	Paired bilateral testes. Testes originate 32-38 μm posterior to the pharyngeal-intestinal junction, thence tapering in sperm ducts (vasa deferentia) that run backward laterally to the intestine until the mid-trunk, where apparently, they turn anteriorly to join at the midline, ventrally to the intestine, 65-70 μm posterior to the pharyngeal-intestinal junction.	Probably, bilateral ovaries. A single mature oocyte, was visible dorsal to the mid-intestine.	Not described.	Not observed.
<i>Paraturbanella stradbrokei</i> Hochberg, 2002	Paired testes begin lateral to the intestine at U39 and extend caudally as vasa deferentia at U55 where they turn sharply toward the midline and lead anteriorly to U40, where they unite at the body midline.	Not described.	Not described.	Not observed.
<i>Paraturbanella teissieri</i> Swedmark, 1954	Not described.	Not described.	Not described.	Not described.
<i>Paraturbanella xaymacana</i> Dal Zotto, Leasi & Todaro, 2018	Paired testes extend posteriorly from U51, with short sperm ducts recurving at U63, and the pore at U49.	Ovaries paired. Maturing from posterior to anterior (U64–U68). A large egg was present in the mid-gut region centred at U51.	Vesicular, dorsal to the intestine centered at about U63. It is ovoid in shape and have sperm and secretory substance.	Absent.

<i>Paraturbanella tricaudata</i> Campos, Todaro and Garraffoni, 2020	Paired testes at U52 - U67. The sperm ducts at U60, turning anteriorly and fusing in a ventral intestine with pore at U53.	Paired ovaries are at U68, and mature egg dorsal occurs at U60.	The vesicular frontal organ at U70 is and filled with bundled spermatozoa. .	Absent.
--	--	---	--	---------

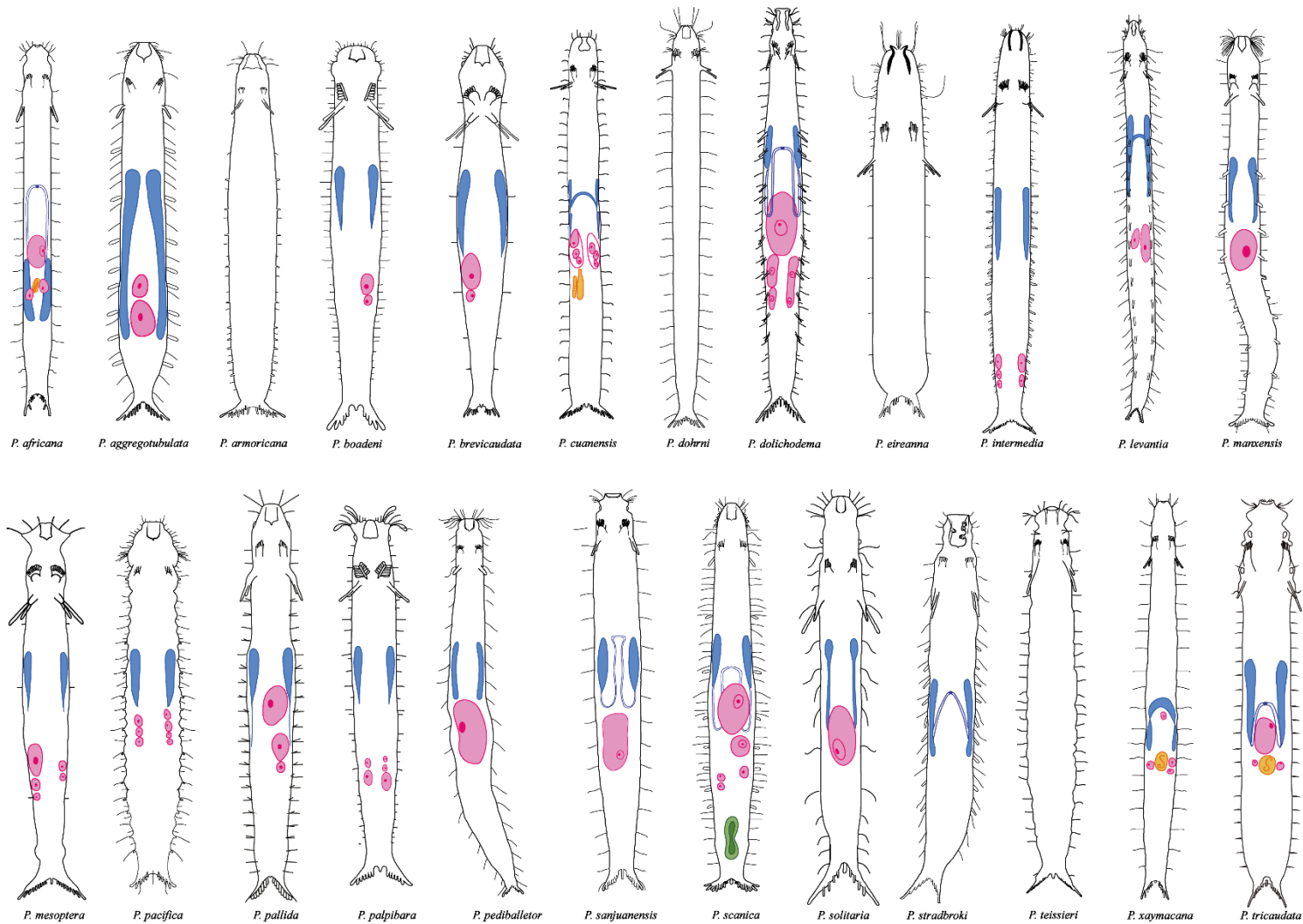


Figure 10 Schematic drawing of comparative reproductive organs of *Paraturbanella* genus. Blue: male reproductive system; pink: female reproductive system; orange: frontal organ and green: caudal organ.

Acknowledgments

We thank the access to equipment and assistance provided by the National Institute of Science and Technology on Photonics Applied to Cell Biology (INFABIC) - Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP); INFABIC is co-funded by Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) (2014/50938-8) and Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) (465699/2014-6).

We also thank the access to equipment provided by the Laboratório de Microscopia Eletrônica (LME) Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP).

References

- ArcGis. 2019. Marine Gastrotrichs of Brazil [basemap]. Scale Not Given. Available at <https://www.arcgis.com/apps/View/index.html?appid=4018bc0c77644422a761b8c213eb9c73> (accessed 10 October 2023).
- Amaral, A. C. Z. & Nalin S. A. H. 2011. Biodiversidade e ecossistemas bentônicos marinhos do Litoral Norte de São Paulo, Sudeste do Brasil. Campinas, SP: UNICAMP/IB. ISBN (e-book): 573pp.
- Amaral, A. C. Z., Corte, G. N., Denadai, M. R., Colling, L. A., Borzone, C., Veloso, V., Omena, E. P.; Zalmon, I. R.; Rocha-Barreira, C. A.; Souza, J. R. B.; Rosa, L. C., Almeida, T. C. M. 2016. Brazilian sandy beaches: characteristics, ecosystem services, impacts, knowledge and priorities. *Brazilian Journal of Oceanography*, 64, 5-16.
- Balsamo, M., Artois, T., Smith, J. P., Todaro, M. A., Guidi, L., Leander, B. S., N. W. Van Steenkiste. 2020. The curious and neglected soft-bodied meiofauna: Rouphozoa (Gastrotricha and Platyhelminthes). *Hydrobiologia*, 847, 2613-2644.
- Campos, A., Todaro, M. A., Garraffoni, A. R. S. 2020. A new species of *Paraturbanella* Remane, 1927 (Gastrotricha, Macrodasyida) from the Brazilian coast, and the molecular phylogeny of Turbanellidae Remane, 1926. *Diversity*, 12(2), 42.
- Clausen, C. 1996. Three new species of Gastrotricha Macrodasyida from the Bergen area, western Norway. *Sarsia*, 81(2), 119-129.
- Coull, B. C. 1985. Long-term variability of estuarine meiobenthos: an 11 year study. *Marine Ecology. Progress Series*, 24, 205-218.
- Dal Zotto, M., Leasi, F., Todaro, M. A. 2018. A new species of Turbanellidae (Gastrotricha, Macrodasyida) from Jamaica, with a key to species of *Paraturbanella*. *ZooKeys*, (734), 105.
- Evans, W. A. 1992. Five new species of marine Gastrotricha from the Atlantic coast of Florida. *Bulletin of Marine Science*, 51(3), 315-328.
- Fonseca, G., Norenburg, J., Di Domenico, M. 2014. Diversity of marine meiofauna on the coast of Brazil. *Marine Biodiversity*, 44, 459-462.
- Garraffoni, A. R., Kieneke, A., Kolicka, M., Corgosinho, P. H., Prado, J., Nihei, S. S.; Freitas, A.V. 2019a. ICZN Declaration 45: A remedy for the nomenclatural and typification dilemma regarding soft-bodied meiofaunal organisms? *Marine Biodiversity*, 49, 2199-2207.

- Garraffoni, A. R. S., Araújo, T. Q., Lourenço, A. P., Guidi, L., Balsamo, M. 2019. Integrative taxonomy of a new *Redudasys* species (Gastrotricha: Macrodasysida) sheds light on the invasion of freshwater habitats by macrodasysids. *Scientific Reports*, 9, 2067.
- Goloboff, P. A., Farris, J. S., Nixon, K. C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24, 774-786
- Hochberg, R. 1999. Spatiotemporal size-class distribution of *Turbanella mustela* (Gastrotricha: Macrodasysida) on a northern California beach and its effect on tidal suspension. *Pacific Science*, 53, 50-60.
- Hochberg, R. 2002. Two new species of Turbanellidae (Gastrotricha: Macrodasysida) from a high-energy beach on North Stradbroke Island, Australia. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 36(2), 311-319.
- Hummon, M. R. & Hummon, W. D. 1983. Gastrotricha. In Adiyodi, K. G. and Adiyodi, R. G. (Eds): *Reproductive Biology of Invertebrates. Spermatogenesis and Sperm Function*, Vol. II, pp. 195-205. Wiley & Sons, London.
- Hummon, W. D., Todaro, M. A., Tongiorgi, P. 1993. Italian marine Gastrotricha: II. One new genus and ten new species of Macrodasysida. *Italian Journal of Zoology*, 60(1), 109-127.
- Hummon, W. D. 2008. Gastrotricha of the North Atlantic Ocean: 1. Twenty-four new and two redescribed species of Macrodasysida. *Meiofauna Marina*, 16, 117-174.
- Hummon, W. D. 2010. Marine Gastrotricha of San Juan Island, Washington, USA, with notes on some species from Oregon and California. *Meiofauna Marina*, 18, 11-40.
- Hummon, W. D. 2011. Marine Gastrotricha of the Near East: 1. Fourteen new species of Macrodasysida and a redescription of *Dactylopodola agadasys* Hochberg, 2003. *ZooKeys*, (94), 1.
- Katoh, K. & Standley, D. M. 2013. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: Improvements in performance and usability. *Molecular Biology and Evolution*, 30, 772-780.
- Kieneke, A. & Schmidt-Rhaesa, A. 2015. Gastrotricha, pp. 1-134. In: A. Schmidt-Rhaesa (Ed.), *Handbook of Zoology. Gastrotricha, Cycloneuralia and Gnathifera*. Vol. 3. 354 pp. Gastrotricha and Gnathifera, De Gruyter, Berlin.
- Kieneke, A., & Nikoukar, H. 2017. Integrative morphological and molecular investigation of *Turbanella hyalina* Schultze, 1853 (Gastrotricha: Macrodasysida), including a redescription of the species. *Zoologischer Anzeiger*, 267, 168-186.

- Kolicka, M., Kotwicki, L., Dabert, M. 2018. Diversity of Gastrotricha on Spitsbergen (Svalbard Archipelago, Arctic) with a description of seven new species. *Annales Zoologici*, 68, 609-740. Museum and Institute of Zoology, Polish Academy of Sciences.
- Leray, M., Yang, J. Y., Meyer, C. P., Mills, S. C., Agudelo, N., Ranwez, V., ... Machida, R. J. 2013. A new versatile primer set targeting a short fragment of the mitochondrial COI region for metabarcoding metazoan diversity: application for characterizing coral reef fish gut contents. *Frontiers in Zoology*, 10(1), 1-14.
- Luporini, P., Magagnini, G., Tongiorgi, P. 1971. Contribution à la connaissance des gastrotriches des côtes de Toscane. Contribution to the knowledge of gastrotrichs from the coasts of Tuscany. *Cahiers de Biologie Marine*, (4).
- Maguire, C. 1976. Two new species of *Paraturbanella*: *P. cuanensis* and *P. eireanna*. *Cahiers de Biologie Marine*, 17, 405-410.
- Maria, T. F., Wandeness, A. P., Esteves, A. M. 2016. State of the art of the meiofauna of Brazilian Sandy Beaches. *Brazilian Journal of Oceanography*, 64, 17-26.
- Paps, J. & Riutort, M. 2012. Molecular phylogeny of the phylum Gastrotricha: New data brings together molecules and morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 63(1), 208-212.
- Petrov, N. B., Pegova, A. N., Manylov, O. G., Vladychenskaya, N. S., Mugue, N. S., Aleshin, V. V. 2007. Molecular phylogeny of Gastrotricha on the basis of a comparison of the 18S rRNA genes: Rejection of the hypothesis of a relationship between Gastrotricha and Nematoda. *Molecular Biology*, 41, 445-452.
- Rao, G. C. & Ganapati, P. N. 1968. Some new interstitial gastrotrichs from the beach sands of Waltair coast. In *Proceedings/Indian Academy of Sciences* (Vol. 67, No. 2, pp. 35-53). New Delhi: Springer India.
- Rao, G. C. & C. Clausen. 1970. *Planodasys marginalis* gen. et sp. nov. and Planodasyidae fam. nov. (Gastrotricha Magrodasyoidea). *Sarsia*, 42, 73-82.
- Rao, G. C. 1991. Lakshadweep: General features. *Fauna of Lakshadweep*, State Fauna Series, 2, 5-40.
- Remane, A. 1926. Morphologie und Verwandtschaftbeziehungen der aberranten Gastrotrichen I. *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 5, 625-754.
- Remane, A. 1927. Neue Gastrotricha Macrodasypoidea. *Zool. Jahrb. Abt. Anat. Ontog. Tiere*. 54, 203-242.

- Ruppert, E. E. & Shaw, K. 1977. The reproductive system of gastrotrichs. I. Introduction with morphological data for two new *Dolichodasys* species. *Zoologica Scripta*, 6, 185-195.
- Ruppert, E. E. 1978. The reproductive system of gastrotrichs. *Zoomorphology*, 89(3), 207-228.
- Ruppert, E. E. 1991. Gastrotricha. In Harrison, F. W. and Ruppert, E. E. (Eds): *Microscopic Anatomy of Invertebrates Aschelminthes*, Vol. 4, pp. 41-109. Wiley-Liss, New York.
- Schöpfer-Sterrer, C. 1969. *Chordodasys riedligen*. nov., spec. nov. a macrodasyid gastrotrich with a chordoid organ. *Cahiers de Biologie Marine*, 10, 391-404
- Schmidt, P. 1974. Interstitielle Fauna von Galapagos. IV. Gastrotricha. *Mikrofauna Meeresbodens*, 26, 1-76.
- Swedmark, B. 1954. *Turbanella armoricana* n. sp. nouveau Gastrotriche Macrodasyoide de la côte nord de Bretagne. *Bulletin de la Société zoologique de France*, 79, 469-473.
- Swedmark, B. 1954. Description de *Paraturbanella teissieri*, n. sp. (Gastrotriche Macrodasyoide). *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 79, 46-49.
- Stamatakis, A., Hoover, P.; Rougemont, J. 2008. A rapid bootstrap algorithm for the RAxML web servers. *Systematic Biology*, 57, 758-77.
- Teuchert, G. 1968. Zur Forpflanzung und Entwicklung der Macrodasyoidea (Gastrotricha). *Z Morphol Oekol, Tiere* 63, 343-418.
- Teuchert, G. 1975. Differenzierung von Spermien bei dem marinen gastrotrich *Turbanella cornuta* Remane (Macrodasyoidea). *Verh Anat Ges*, 69, 743-748
- Teuchert, G. 1976. Elektronenmikroskopische Untersuchungen über die Spermatogenese und Spermatohistogenese von *Turbanella cornuta* Remane (Gastrotricha). *Journal of Ultrastructure Research*, 56, 1-14.
- Teuchert, G. 1977. The ultrastructure of the marine gastrotrich *Turbanella cornuta* Remane (Macrodasyoidea) and its functional and phylogenetical importance. *Zoomorphologie*, 88, 189-246.
- Todaro, M. A. 1995. *Paraturbanella solitaria*, a new psammic species (Gastrotricha: Macrodasysida: Turbanellidae), from the coast of California. *Proceedings-Biological Society of Washington*, 108, 553-559.
- Todaro, M.A., Fleeger, J. W., Hummon, W. D. 1995. Marine gastrotrichs from the sand beaches of the northern Gulf of Mexico: species list and distribution. *Hydrobiologia*, 310, 107-117.
- Todaro, M. A., Littlewood, D. T. J., Balsamo, M., Herniou, E. A., Cassanelli, S., Manicardi, G., Tongiorgi, P. 2003. The interrelationship of the Gastrotricha using nuclear small

- rRNA subunit sequence data, with an interpretation based on morphology. *Zoologischer Anzeiger*, 242, 145-156.
- Todaro M. A. & Rocha C. E. F. 2004. Diversity and distribution of marine Gastrotricha along the northern beaches of the state of São Paulo (Brazil), with description of a new species of *Macrodasys* (Macrodasysida, Macrodasysidae). *Journal of Natural History*, 38, 1605-1634.
- Todaro M. A. & Rocha C. E. F. 2005. Further data on marine gastrotrichs from the State of São Paulo and the first records from the State of Rio de Janeiro (Brazil). *Meiofauna Marina*, 14, 27-31.
- Todaro, M. A., Kåneby, T., Dal Zotto, M., Jondelius, U. 2011 Phylogeny of Thaumastodermatidae (Gastrotricha: Macrodasysida) inferred from nuclear and mitochondrial sequence data. *PLoS ONE*, 6, e17892.
- Todaro, M. A., Dal Zotto, M., Bownes, S. J., Perissinotto, R. 2017. Two new interesting species of Macrodasysida (Gastrotricha) from KwaZulu-Natal (South Africa). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 130(1), 140-155.
- Todaro, M. A., Dal Zotto, M., Kåneby, T., Hochberg, R. 2019a. Integrated data analysis allows the establishment of a new, cosmopolitan genus of marine Macrodasysida Gastrotricha). *Scientific Reports*, 9, 7989.
- Todaro, M. A., Sibaja-Cordero, J. A., Segura-Bermúdez, O. A., Coto-Delgado, G., Goebel-Otárola, N., Barquero, J. D., Cullell-Delgado, M., Dal Zotto, M. 2019b. An Introduction to the Study of Gastrotricha, with a Taxonomic Key to Families and Genera of the Group. *Diversity*, 11, 117.
- Todaro, M. A. 2023. Marine and freshwater Gastrotricha. In: *Gastrotricha World Portal*. <http://www.gastrotricha.unimore.it> (accessed in October 2023).
- Wieser, W. 1957. Gastrotricha Macrodasysoidea from the intertidal of Puget Sound. *Transactions of the American Microscopical Society*, 76(4), 372-381.

ARTIGO 4

Filogenia baseada em dados morfológicos da família Turbanellidae (Gastrotricha, Macrodasyida)

RESUMO

Este estudo visa contribuir com dados para esclarecer as relações de parentesco entre os gastrótricos marinhos da família Turbanellidae. Inicialmente foi realizada uma padronização de termos para descrever as estruturas morfológicas dos espécimes. Posteriormente, construiu-se uma análise cladística com uma matriz de 33 caracteres fundamentada em uma pesquisa bibliográfica com descrições e desenhos esquemáticos das espécies. O grupo interno contempla 63 espécies de turbanelídeos pertencentes a 6 gêneros, enquanto o grupo externo possui 5 espécies de 3 gêneros distintos. A análise filogenética mostrou a família Turbanellidae monofilética ao incluir a espécie *Chordodasiopsis antennatus*. Os gêneros *Paraturbanella* e *Desmodasys* são considerados monofiléticos. O gênero monoespecífico *Pseudoturbanella* apareceu relacionado com *Turbanella*, e *Prostobuccantia* relacionado com *Paraturbanella*. Finalmente, *Turbanella* e *Dinodasys* são considerados nessa análise como táxons não monofiléticos.

Palavras-chave: invertebrados marinhos, meiofauna, análise filogenética, morfologia.

INTRODUÇÃO

Os gastrótricos são micrometazoários de vida livre e estão presentes em uma ampla variedade de ecossistemas aquáticos, tanto marinho quanto de água doce. O grupo representa uma parcela significativa da meiofauna e tem uma distribuição cosmopolita (Todaro & Hummon in Artois *et al.*, 2011). Foram descritas 899 espécies até o momento, sendo possível que esse número seja subestimado (Kånneby *et al.*, 2012; Todaro, 2023ab). Os indivíduos apresentam variações em relação a morfologia, biologia e ecologia, logo são classificados em duas ordens Macrodasysida e Chaetonotida (Balsamo *et al.*, 2014, 2015; Hummon & Todaro, 2009; Kieneke & Schmidt-Rhaesa, 2015).

Macrodasysida representa uma ordem com 11 famílias, 36 gêneros e 380 espécies em que a maioria dos indivíduos vive em ambiente marinho (376 espécies), e apenas 4 espécies vivem em água doce (Balsamo *et al.*, 2014, 2015; Todaro, 2023ab). Em geral, os macrodasysidas apresentam as seguintes características: i) presença de tubos adesivos ao longo do corpo, na região anterior (TbA), lateral (TbL), dorsal (TbD) ou ventral (TbV) e tubos adesivos posteriores (TbP) inseridos em um lobo caudal; ii) o lúmen faríngeo tem a forma de Y invertido e, iii) poros da faringe são comumente observados (Kieneke & Schmidt-Rhaesa, 2015).

Dentre as famílias pertencentes a ordem Macrodasysida, Turbanellidae Remane, 1927 contém a primeira espécie de Gastrotricha marinho descrita formalmente, *Turbanella hyalina* Schultze, 1853, que pertence ao gênero *Turbanella* Schultze, 1853 (atualmente com 32 espécies). Além deste, existem outros cinco gêneros: *Desmodasys* Clausen, 1965 (3 espécies); *Dinodasys* Remane, 1927 (2 espécies); *Paraturbanella* Remane, 1927 (24 espécies); *Prostobuccantia* Evans & Hummon, 1991 e *Pseudoturbanella* d'Hondt, 1968 (monoespecíficos). Os indivíduos dessa família possuem o corpo flexível e alongado. Esses organismos possuem na região anterior, um par de órgãos extensíveis semelhantes a mãos carnudas com tubos adesivos inseridos (TbA). E na extremidade bilobada existe um órgão posterior com tubos adesivos (TbP). Enquanto a ciliação ventral, geralmente é distribuída em toda a região anterior e pareadas em fileiras ao longo do tronco (Kieneke & Schmidt-Rhaesa, 2015).

Devido a ampla diversidade das espécies e distribuição geográfica de turbanelídeos, sugere-se que eles tenham uma antiga origem evolutiva. De acordo com estudos, a monofilia de Turbanellidae é sustentada por três sinapomorfias: (1) epiderme multiciliada, que aparentemente surgiu pelo menos duas vezes ao longo da história evolutiva de Macrodasysida (Rieger 1976); (2) vasos deferentes (ou ductos espermáticos) pareados, podem apresentar um

alto polimorfismo no grupo. (3) Glândulas epidérmicas com conteúdo em bandas que não estão presentes em todos os membros da família. Além disso, a ultraestrutura das glândulas foi descrita apenas em *Chordodasiopsis antennatus* (Rieger, Ruppert, Rieger & Schoepfer-Sterrer, 1974) (Hochberg e Litvaits, 2001). Os tubos *Dorhni* podem representar uma quarta autapomorfia da família. Porém, nem todos os turbanelídeos apresentam essa estrutura. Adicionalmente, órgãos adesivos semelhantes foram encontrados em membros de outras famílias como em Cephalodasyidae e Macrodasyidae, tornando a resolução ainda mais desafiadora (Hochberg e Litvaits, 2001).

Neste estudo o objetivo foi reconstruir a filogenia morfológica da família Turbanellidae, apresentando as relações de homologias primárias. E foram testadas diversas hipóteses de relacionamento entre as espécies da família, mapeando características morfológicas internas e externas taxonomicamente importantes na árvore filogenética.

MATERIAL E MÉTODOS

Codificação e análise de caracteres

A matriz de dados tem a dimensão de 68 espécies (tabela 1). O grupo interno contempla todas as espécies formalmente descritas da família Turbanellidae. No total são 63 espécies, pertencentes aos gêneros: *Desmodasys* Clausen, 1965 (3 espécies); *Dinodasys* Remane, 1927 (2 espécies); *Paraturbanella* Remane, 1927 (24 espécies); *Prostobuccantia* Evans & Hummon, 1991 (1 espécie); *Pseudoturbanella* d'Hondt, 1968 (1 espécie) e *Turbanella* Schultze, 1853 (32 espécies). Enquanto o grupo externo é composto por 5 espécies dos gêneros: *Chordodasiopsis* Todaro, Guidi, Leasi & Tongiorgi, 2006 (1 espécie); *Crasiella* Clausen, 1968 (3 espécies) e *Planodasys* Rao in Rao & Clausen, 1970 (1 espécie). A escolha destes táxons foi feita com base em filogenias moleculares pretéritas (Todaro *et al.* 2011, 2012, 2014, 2015, 2019; Kieneke & Todaro, 2020). Por outro lado, a inclusão da espécie *Chordasosiopsis antennatus* (Rieger, Ruppert, Rieger & Schoepfer-Sterrer, 1974) que pertence à família Xenodasyidae foi fundamentada pela proximidade com os turbanelídeos, de acordo com a filogenia morfológica que demonstrou Turbanellidae *sensu lato* (Turbanellidae tradicional + *Chordasosiopsis*) como um grupo monofilético (Kieneke *et al.*, 2008).

A matriz de dados foi construída com auxílio do software Mesquite v.3.81 (Maddison & Maddison, 2023). No total, 33 caracteres morfológicos foram incluídos (tabela 2). A maioria dos caracteres foi codificada como multiestado ou binário, mas alguns foram codificados como contingentes. A codificação contingente (Forey & Kitching, 2000), também chamada de codificação C (Pleijel, 1995) ou codificação condicional (Hawkins *et al.*, 1997) codifica primeiro um caráter binário, em uma coluna da matriz, e um código adicional para presença e ausência do caráter na próxima coluna. Os estados não aplicáveis foram codificados como “-” e os estados desconhecidos como “?” (tabela 3).

Análise cladística

Utilizou-se o programa TNT v. 6.1 para análise de Parcimônia (Goloboff *et al.*, 2003, 2008, 2016, 2023), com o uso de diferentes parâmetros de pesagem de caracteres, ou seja, caracteres com pesos iguais e com pesagem implícita simples (Mirande, 2009). Uma busca heurística foi realizada (*Traditional Search Function*) utilizando 1.000 réplicas com SPR (subtree-pruning-regrafting) com 100 árvores salvas por replicação. Ramos com comprimento igual a zero foram colapsados.

A utilização da pesagem implícita (*Implied Weighting*) busca diminuir a influência dos caracteres homoplásticos na árvore, enquanto o aumento de suporte e estabilidade são consequências. O valor de K determina quão forte as análises irão “ponderar” contra a homoplasia. Por outro lado, com um valor alto de K, a análise será mais “fraca”, e os métodos se aproximam de uma pesagem igual. A melhor hipótese é o equilíbrio entre estabilidade e resolução em uma análise de sensibilidade. Portanto, a curva K demonstra a relação entre distorção e ajuste em intervalos regulares (Mirande 2009; Goloboff, 2014). Quando a pesagem implícita foi utilizada, os valores de K foram aqueles atribuídos a um ajuste de caracteres “não perfeitamente hierárquico” de 50%, 55,3%, 60,6%, 66%, 71,3%, 76,6%, 82%, 87,3%, 92,6 % e 98% (comando de script `aaa 3 10 50 98 7`) – todos relativos ao ajuste de um “perfeitamente hierárquico” (intervalos regulares de 5,333%). Mirande (2009) propôs valores de ajuste/distorção em intervalos regulares, que podem ser obtidos sob diferentes valores K (Mirande, 2009 – arquivo `aaa.run`). O software WINCLADA 1.00.08 (Nixon 2002) foi utilizado para otimização de caracteres e edição de árvores. Finalmente, para resumir as informações obtidas em cladogramas mais parcimoniosos, o *consensu strictu* foi utilizado.

Tabela 1. Espécies analisadas e a respectiva literatura consultada para codificar os caracteres.

Grupo interno	Literatura
1. <i>Paraturbanella africana</i> Todaro, Dal Zotto, Bownes & Perissinotto, 2017	Todaro <i>et al.</i> (2017)
2. <i>Paraturbanella aggregotubulata</i> Evans, 1992	Evans (1992)
3. <i>Paraturbanella armoricana</i> (Swedmark, 1954)	Swedmark (1954)
4. <i>Paraturbanella boadeni</i> Rao & Ganapati, 1968	Rao & Ganapati (1968)
5. <i>Paraturbanella brevicaudata</i> Rao, 1991	Rao (1991)
6. <i>Paraturbanella cuanensis</i> Maguire, 1976	Maguire (1976)
7. <i>Paraturbanella dohrni</i> Remane, 1927	Remane (1927)
8. <i>Paraturbanella dolichodema</i> Hummon, 2010	Hummon (2010)
9. <i>Paraturbanella eireanna</i> Maguire, 1976	Maguire (1976)
10. <i>Paraturbanella intermedia</i> Wieser, 1957	Wieser (1957)
11. <i>Paraturbanella levantia</i> Hummon, 2011	Hummon (2011)
12. <i>Paraturbanella manxensis</i> Hummon, 2008	Hummon (2008)
13. <i>Paraturbanella mesoptera</i> Rao, 1970	Rao (1970)
14. <i>Paraturbanella pacifica</i> Schmidt, 1974	Schmidt (1974)
15. <i>Paraturbanella pallida</i> Luporini, Magagnini & Tongiorgi, 1971	Luporini <i>et al.</i> (1971)
16. <i>Paraturbanella palpibara</i> Rao & Ganapati, 1968	Rao & Ganapati (1968)
17. <i>Paraturbanella pediballetor</i> Hummon, 2008	Hummon (2008)
18. <i>Paraturbanella sanjuanensis</i> Hummon, 2010	Hummon (2010)
19. <i>Paraturbanella scanica</i> Clausen, 1996	Clausen (1996)
20. <i>Paraturbanella solitaria</i> Todaro, 1995	Todaro (1995)
21. <i>Paraturbanella stradbrokei</i> Hochberg, 2002	Hochberg (2002)
22. <i>Paraturbanella teissieri</i> Swedmark, 1954	Swedmark (1954)
23. <i>Paraturbanella xaymacana</i> Dal Zotto, Leasi & Todaro, 2018	Dal Zotto <i>et al.</i> (2018)
24. <i>Paraturbanella tricaudata</i> Campos, Todaro & Garraffoni, 2020	*Campos <i>et al.</i> (2020)
25. <i>Turbanella ambronensis</i> Remane, 1943	Remane (1943)
26. <i>Turbanella aminensis</i> Rao, 1991	Rao (1991)
27. <i>Turbanella amphiatlantica</i> Hummon & Kelly, 2011	Hummon & Kelly (2011)
28. <i>Turbanella bengalensis</i> Rao & Ganapati, 1968	Rao & Ganapati (1968)
29. <i>Turbanella bocqueti</i> Kaplan, 1958 sensu Boaden, 1974 (<i>T. tiophyla</i>)	Boaden, 1974
30. <i>Turbanella brusci</i> Hochberg, 2002	Hochberg (2002)
31. <i>Turbanella caledoniensis</i> Hummon, 2008	Hummon (2008)
32. <i>Turbanella corderoi</i> Dioni, 1960	Dioni (1960); Hummon (1974)
33. <i>Turbanella cornuta</i> Remane, 1925	Remane (1925)
34. <i>Turbanella cuspidata</i> Yamauchi & Kajihara, 2018	Yamauchi & Kajihara (2018)
35. <i>Turbanella erythrothalassia</i> Hummon, 2011	Hummon (2011)

36. <i>Turbanella hyalina</i> Schultze, 1853	Schultze (1853); Remane (1925); Kieneke & Nikoukar (2017); Kolicka <i>et al.</i> (2014)
37. <i>Turbanella indica</i> Rao, 1981	Rao (1981)
38. <i>Turbanella lobata</i> Yamauchi & Kajihara, 2018	Yamauchi & Kajihara (2018)
39. <i>Turbanella lutheri</i> Remane, 1952	Remane (1952)
40. <i>Turbanella mikrogada</i> Hummon, 2008	Hummon (2008)
41. <i>Turbanella multidigitata</i> Kisielewski, 1987	Kisielewski (1987)
42. <i>Turbanella mustela</i> Wieser, 1957	Wieser (1957)
43. <i>Turbanella ocellata</i> Hummon, 1974	Hummon (1974)
44. <i>Turbanella otti</i> Schrom in Riedl, 1970	Riedl (1970)
45. <i>Turbanella pacifica</i> Schmidt, 1974	Schmidt (1974)
46. <i>Turbanella palaciosi</i> Remane, 1953	Remane (1953)
47. <i>Turbanella petiti</i> Remane, 1952	Remane (1952)
48. <i>Turbanella pilosum</i> Kolicka, Kotwicki & Dabert, 2018	Kolicka <i>et al.</i> (2018)
49. <i>Turbanella pontica</i> Valkanov, 1957	Valkanov (1957)
50. <i>Turbanella reducta</i> Boaden, 1974	Boaden (1974)
51. <i>Turbanella remanei</i> Forneris, 1961	Forneris (1961)
52. <i>Turbanella scilloniensis</i> Hummon, 2008	Hummon (2008)
53. <i>Turbanella subterranea</i> Remane, 1934	Remane (1934)
54. <i>Turbanella varians</i> Maguire, 1976	Maguire (1976)
55. <i>Turbanella veneziana</i> Schrom, 1972	Schrom (1972)
56. <i>Turbanella wieseri</i> Hummon, 2010	Hummon (2010)
57. <i>Desmodasys abyssalis</i> Kieneke & Zekely, 2007	Kieneke & Zekely (2007)
58. <i>Desmodasys borealis</i> Clausen, 2000	Clausen (2000)
59. <i>Desmodasys phocoides</i> Clausen, 1965	Clausen (1965)
60. <i>Dinodasys delawarensis</i> Hummon, 2008	Hummon (2008)
61. <i>Dinodasys mirabilis</i> Remane, 1927	Remane (1927)
62. <i>Prostobuccantia brocha</i> Evans & Hummon, 1991	Evans & Hummon (1991)
63. <i>Pseudoturbanella stylifera</i> d'Hondt, 1968	d'Hondt (1968)
Grupo externo	Literatura
64. <i>Chordodasiopsis antennatus</i> (Rieger, Ruppert, Rieger & Schoepfer-Sterr, 1974)	Rieger, Ruppert, Rieger & Schoepfer-Sterr (1974); Todaro, Guidi, Leasi & Tongiorgi (2006).
65. <i>Crasiella fonseci</i> Hochberg, 2014	Hochberg (2014)
66. <i>Crasiella kocoti</i> Araújo & Hochberg, 2023	Araújo & Hochberg (2023)
67. <i>Planodasys marginalis</i> Rao in Rao & Clausen, 1970	Rao & Clausen (1970)
68. <i>Crasiella skaia</i> Hummon, 2010	Hummon (2010)

* material tipo foi analisado

Descrição morfológica de determinados caracteres e padronização de termos

A fim de facilitar e ampliar a comparação de estruturas entre os organismos, se faz necessária a padronização de termos morfológicos, que apresentarão resultados mais eficazes para a comunicação entre taxonomistas e irá facilitar as abordagens multidisciplinares (Vogt *et al.* 2010).

Há uma clara diferença entre o estudo morfológico e a análise filogenética (este possui uma hipótese de homologies primárias). A figura 1 a seguir apresenta um resumo e diferencia os dois processos.

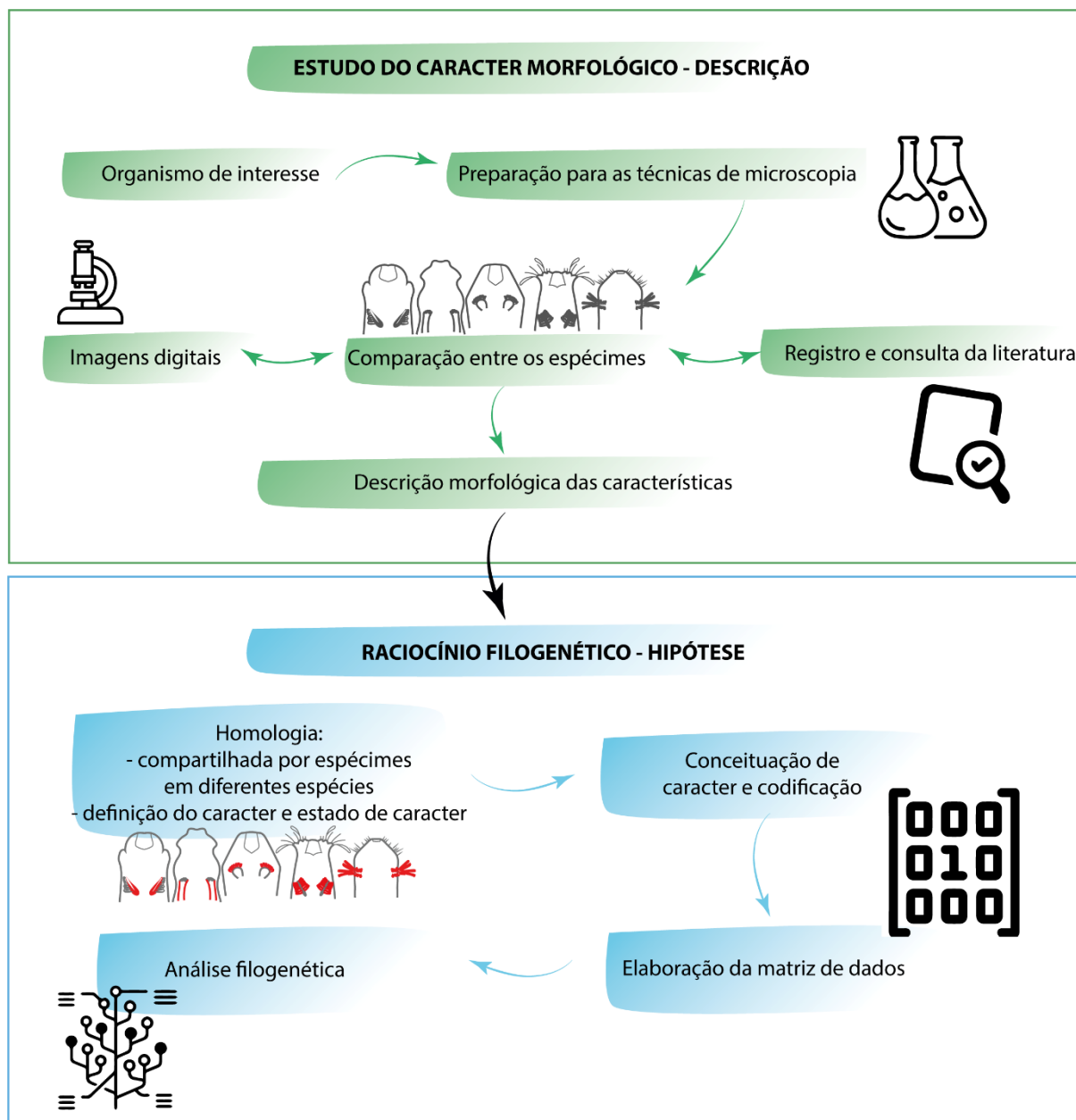


Figura 1. Fluxograma com as etapas do estudo do caráter morfológico (descrição) e do raciocínio filogenético, este é conduzido por uma hipótese (adaptação de Vogt *et al.*, 2010).

A inferência de homologia é uma relação histórica entre características ou propriedades de características e, portanto, não é diretamente observável. Por exemplo, uma única característica não possui uma propriedade de homologia, mas os conjuntos de características podem compartilhar uma homologia (Rieppel, 2007). As hipóteses de homologia podem fornecer uma possível explicação para a semelhança de características, baseando-se na suposição de uma origem evolutiva em comum (Voigth *et al.* 2010).

A seguir apresentam-se algumas inferências sobre homologia de estruturas analisadas das espécies pertencentes a família Turbanellidae. E ressalta-se a importância da padronização dos termos utilizados para descrever uma determinada estrutura. É comum encontrar na literatura, ao longo dos anos diferentes nomes que são criados para descrever a mesma estrutura, o que gera uma confusão ao comparar diferentes organismos. A figura 2 apresenta alguns desenhos esquemáticos que fornecem o entendimento sobre as hipóteses de homologia.

Formato da cabeça – caracteres 1, 2 e 3

O formato da cabeça foi dividido em três partes, parte 1: posterior (vermelho), parte 2: intermediária (verde) e parte 3: anterior (laranja) (figura 2.a).

Essas regiões delimitadas foram consideradas homólogas com base nos estudos de Teuchert (1976), em que ele diferencia duas regiões cefálicas de *Turbanella cornuta*: ele denomina 1) como órgão sensorial posterior da cabeça e 2) órgão sensorial anterior da cabeça. O caráter 3) foi incluído, a partir da descrição da espécie de *Turbanella wieseri*, pois a cabeça apresenta uma forma esculpida (Hummon, 2010) aqui representada pelo desenho esquemático com três extensões cefálicas.

Papila ventral – caráter 4

Em algumas espécies, como em *Paraturbanella tricaudata* e *P. teissieri* foi descrita uma papila ventral na região anterior (figura 2.b). Curiosamente, na espécie *P. africana* foi observada apenas em indivíduos juvenis.

Faixa de cílios na região anterior (cabeça) – caráter 5

A disposição ciliar na região cefálica foi diferenciada em: uma faixa dorsal (figura 2.c), faixa ao redor da cabeça (figura 2.d) e duas faixas dorsais (figura 2.e).

Inchaço peribucal e projeção que se estende além da boca – caracteres 6 e 7

Na região da boca, dois caracteres foram considerados, o primeiro faz referência a uma dilatação ao redor da boca, presente nas espécies de *Paraturbanella* (figura 2.f). Enquanto as projeções que se estendem além da boca estão presentes no gênero monotípico *Prostobuccantia* (figura 2.g).

Tamanho e formato da cavidade bucal – caracteres 8 e 9

A forma interna da cavidade bucal pode ser esquematizada em: forma de caneca (figura 2.h), funil (figura 2.i), vaso (figura 2.j) ou cilíndrico (figura 2.k).

Cuticularização da cavidade bucal – caráter 10

Esse caráter foi descrito por Clausen (1996) ao elaborar uma matriz de dados com quatorze espécies do gênero *Paraturbanella*. O grau de cuticularização corresponde ao espessamento da parede bucal interna (figura 2.l-n).

Poço de pistão (*piston pit*) – caráter 11

Essa estrutura também pode ser denominada em inglês: *pestle organ* ou *projective organ*; ou em alemão podemos encontrar os termos: *Seitensinnesorgan* ou *Stempelgruben*, ou ainda a tradução de: apêndices sensoriais ou órgão sensorial da cabeça. Neste estudo, optamos pela denominação de poço de pistão ou *piston pit*, devido ao uso nos trabalhos mais recentes e a referência ao seu formato de pistão inserido em uma cavidade.

Essas nomenclaturas em inglês e alemão foram utilizadas ao longo dos anos para descrever a mesma estrutura que apresenta a forma de botão, arredondada, que se localiza em uma depressão lateral na região da cabeça e pode ser provida de numerosos cílios sensoriais (Remane, 1936) (figura 2.o).

Alguns estudos sugerem que esse seja um dispositivo sensorial, com uma função quimiorreceptora para os indivíduos. De acordo com Teuchert (1976), o *piston pit* poderia ser homólogo ao órgão sensorial posterior da cabeça (Remane, 1936) que é conhecido em diferentes espécies.

Órgão Dohrni – caráter 12

Na literatura encontramos os seguintes termos como sinônimos *Seitenfusschen*, *lateral foot*, *foot bears*, *accessory adhesive tubes*, *adhesive organ* ou *extraordinary adhesive tubes*.

Aqui optamos por utilizar o órgão *Dohrni*, pois consideramos a base dos tubos, que é uma protuberância móvel da cutícula além de um par de tubos adesivos ventro-lateralmente inseridos entre U10-U18 (acima do poro faríngeo), direcionados obliquamente para trás, com comprimento desigual (um tubo longo e um curto). De acordo com Remane (1927) a primeira homologia consiste na estrutura do *Seitenfusschen* (Remane, 1927) de *Chordodasiopsis antennatus* e *Paraturbanella*. Este representa um órgão adesivo complexo, aparentemente derivado dos tubos adesivos ventro-laterais (TbVL) (Rieger *et al.* 1974).

No presente estudo, consideramos o órgão *Dohrni* como uma característica diagnóstica do gênero *Paraturbanella* (figura 2.p), devido a sua inserção ventro-lateral, diferente da inserção na espécie *Chordodasiopsis antennatus*, em que o órgão *Dohrni* é dorsal.

Os tubos “brocha” são encontrados em indivíduos da espécie *Prostobuccantia brocha*, que representa um par de tubos alongados e de comprimento desigual fundidos em suas bases, inseridos ventro-lateralmente em U36, a função é adesiva ou sensorial. Possuem composição semelhante ao tubo *dohrni*, porém, a posição do U é diferente, logo não consideramos como sinônimos.

Tubos cirrata – caráter 13

Os tubos cirrata são individualizados, inseridos ventralmente em cada lateral do corpo próximo à junção faringo-intestinal. Podem ser encontrados em indivíduos do gênero *Turbanella* (figura 2.q)

Tubos adesivos anteriores (TbA) – caracteres 14, 15 e 16

Os termos, *anterior foot* e *ventral foot* foram sinonimizados. Na codificação, dividimos em dois caracteres, base e tubos, o que era antes denominado de órgão adesivo anterior.

Os tubos adesivos na região anterior (TbA) inseridos na posição de U20 até U25 foram considerados homólogos, independente do nome indicado na descrição. Aqui são considerados apenas os tubos e não a base de inserção. Frequentemente, eles estão concentrados em dois grupos laterais na região ventral (figura 2.r-s); em alguns casos, eles se originam de uma base comum (figura 2.t).

Base dos tubos adesivos anteriores – caracteres 17, 18 e 19

Em algumas espécies são observadas extensões adicionais da parede corporal, servindo como base para os tubos adesivos (Kieneke & Schmidt-Rhaesa, 2015). Essa base está presente

nas espécies que pertencem ao gênero *Paraturbanella*. E está ausente nas espécies de *Desmodasys*.

Quando presente, a base pode apresentar uma forma de haste cuticular (figura 2.u) ou de base carnuda/lobular (figura 2.v), sugere-se, portanto, uma relação de homologia da estrutura que sustenta os tubos adesivos. Para a estrutura em forma de haste cuticular devemos considerar que as únicas espécies que possuem esse formato foram descritas e ilustradas apenas por Rao e Ganapati (1968).

Tubos adesivos posteriores (TbP) e laterais (TbL) – caracteres 22 e 24

Os tubos adesivos são estruturas glandulares, presentes em diferentes regiões do corpo nos macrodasídeos. Morfologicamente, são extensões tubulares da cutícula do corpo com dois tipos de glandulócitos, comumente acompanhados por um cílio. Eles têm função secretora (Tyler & Rieger, 1980; Ruppert, 1991). Logo, todos os tubos adesivos foram considerados homólogos de acordo com a sua posição de inserção ao longo do corpo.

Extremidade caudal bilobada e arranjo dos TbP – caracteres 20 e 23

Na região posterior do corpo, a extremidade caudal é bilobada, porém com formas distintas (figura 2.w), assim como o arranjo dos tubos adesivos podem variar em duas fileiras (figura 2.x), em uma única fileira (figura 2.y) ou ao redor do lobo (figura 2.z).

Cerdas sensoriais – caráter 25

Entre estes estão os cílios sensoriais externos (pelos táteis ou cerdas táteis), posicionados individualmente ou associados a tubos adesivos. Na literatura, encontram-se os termos *sensory bristles* e *sensory hairs*, aqui sinonimizados como cerdas sensoriais.

Cone caudal – caráter 28

Também denominado de *median tail*, ou papila mediana anal. Aqui optamos pelo termo cone caudal, que representa uma estrutura cônica inserida entre os dois lobos caudais, próximo a região do ânus. Essa estrutura é diferente dos tubos adesivos, e se assemelha a uma proeminência da cutícula, sem função secretora, mas que pode representar uma estrutura sensorial.

Posição dos testículos – caráter 29

Com o progresso das técnicas em microscopia, os taxonomistas têm cada vez mais utilizado caracteres de órgãos internos, como posição, forma e função, um exemplo é o sistema reprodutivo masculino, em que os resultados têm se mostrado promissor e revelado uma importância significativa nas análises filogenéticas. Porém, poucos trabalhos consultados apresentam uma descrição detalhada da anatomia interna.

Glândulas celulares epidérmicas – caráter 31

Nos macrodasídeos, a epiderme geralmente contém células glandulares (glandulócitos), também denominadas como glândulas epidérmicas. As glândulas epidérmicas podem estar dispostas em fileiras longitudinais pareadas ao longo da região dorsal dos animais. Cada glândula epidérmica é composta por um único glandulócito e atua como uma unidade individual, além das organelas e de um núcleo grande posicionado na região basal, existem poucos grânulos de secreção com conteúdo de coloração irregular. Os produtos de secreção são liberados através de um poro apical dentro da cutícula (Teuchert 1977, Ruppert 1991). Em *Turbanella cornuta*, a região apical do glandulócito é formado por uma protrusão celular que é circundada por até 50 microvilosidades, que não penetram na cutícula. Mais próximo, 10 anéis de microvilosidades circundam a glândula epidérmica. A hipótese é que essas microvilosidades sirvam como proteção mecânica contra a pressão das células da epiderme circundantes (Teuchert 1977). Até o momento, não há hipótese convincente para o papel funcional do sistema de glândulas epidérmicas em macrodasyidas (Ruppert 1991; Kieneke & Schimidit-Rhaesa, 2015).

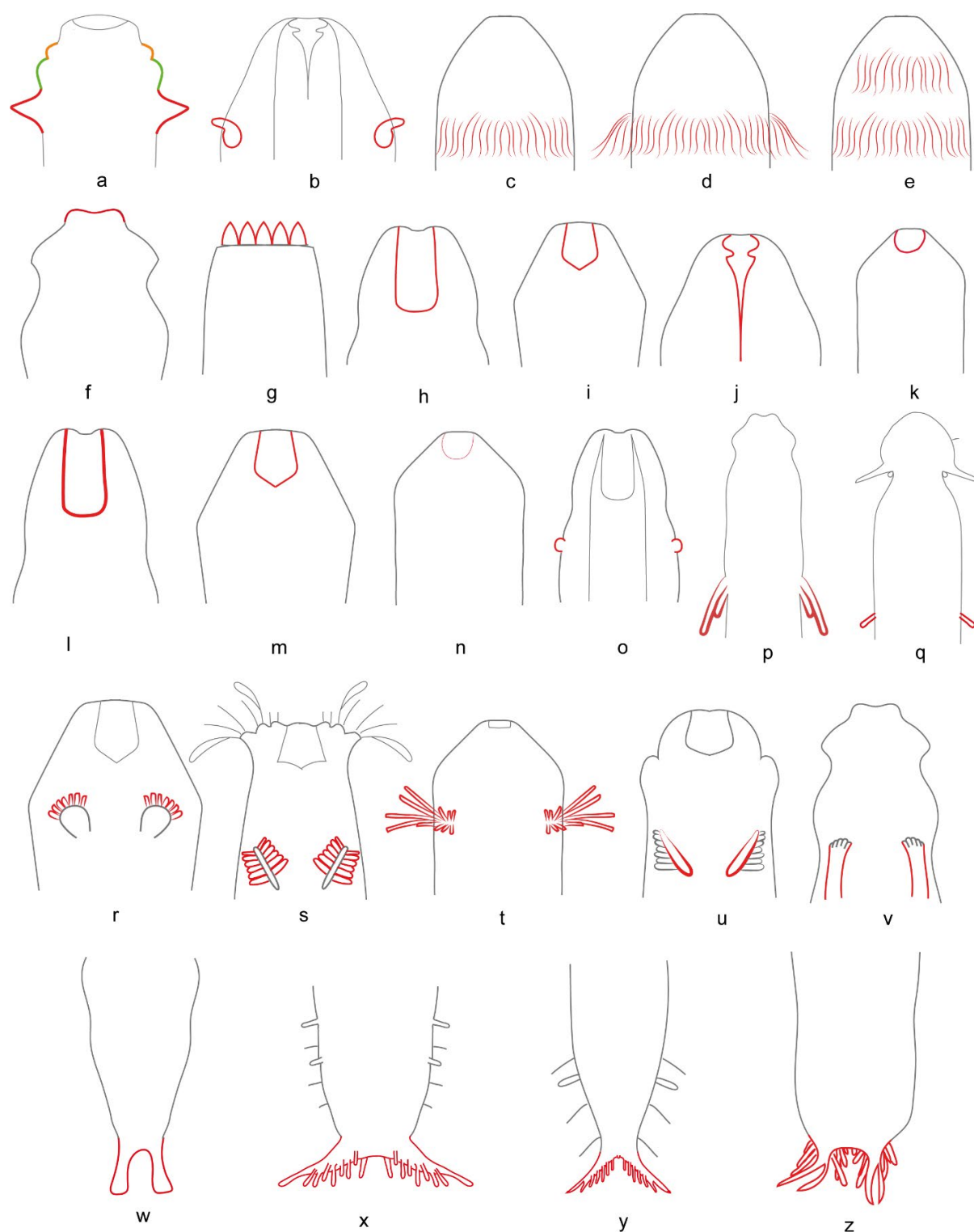


Figura 2. Desenho esquemático mostrando os principais caracteres da família Turbanellidae (em vermelho). a) Laranja: parte anterior da cabeça. Verde: parte intermediária. Vermelho: parte posterior da cabeça. b) Papila ventral. c) Uma faixa dorsal de cílios na região anterior. d) Faixa de cílios ao redor da cabeça. e) Duas faixas dorsais de cílios. f) Inchaço peribucal. g) Projeções bucais. h) Formato da cavidade bucal em caneca. i) Forma em funil. j) Forma de vaso. k) Forma cilíndrica. l) Parede bucal fortemente cuticularizada. m) Parede bucal cuticularizada. n) Parede bucal fracamente cuticularizada. o) *Piston pits*. p) Órgão *Dohrni*. q) Tubos cirrata. r) Tubos adesivos anteriores. s) Tubos adesivos anteriores distribuídos dos dois lados. t) Tubos adesivos em tufo. u) Base em forma de haste. v) Base em mãos carnosas. w) Base bilobada sem tubos adesivos. x) Tubos adesivos em duas fileiras. y) Tubos adesivos em uma fileira. z) Tubos adesivos ao redor do lobo caudal.

Tabela 2) Lista dos caracteres morfológicos das espécies de Turbanellidae codificados na presente análise

1. Extensão cefálica lateral – posterior
0: contínua
1: arredondada
2: triangular curto
3: triangular alongado
4: segmentada
2. Extensão cefálica lateral – mediana
0: contínua
1: triangular
3. Extensão cefálica lateral – anterior
0: ausente
1: presente
4. Papila ventral
0: ausente
1: presente
5. Faixa de cílios na região anterior (cabeça)
0: ausente
1: 1 faixa dorsal
2: 1 faixa dorsal e 1 faixa ventral - circuncefálico
3: 2 faixas dorsais
6. Inchaço peribucal
0: ausente
1: presente
7. Projeção que se estende além da boca
0: ausente
1: presente
8. Tamanho da cavidade bucal
0: pequena
1: média
2: grande
9. Forma da cavidade bucal
0: forma de caneca
1: forma de funil
2: forma de vaso
3: forma cilíndrica
10. Cuticularização da cavidade bucal
0: ausente
1: fortemente
2: levemente
11. Piston pit
0: ausente
1: presente
12. Órgão Dohrni – Um par de tubos adesivos de cada lado de tamanhos desiguais, com inserção ventro-lateral, próximo ao poro da faringe (U16)
0: ausente
1: presente
13. Tubos Cirrata – tubos simples, inseridos próximos a junção faringo-intestinal (U35)
0: ausente
1: presente
14. Tamanho proporcional dos Tubos adesivos Anteriores (TbA)
0: comprimento igual
1: comprimento desigual
15. TbA individualizado
0: ausente
1: presente
16. TbA dispostos em tufo ventrolateral
0: ausente
1: presente

17. Base do TbA

- 0: ausente
- 1: presente

18. Base do TbA em forma de mão carnuda

- 0: ausente
- 1: presente

19. Base do TbA em forma de haste cuticular

- 0: ausente
- 1: presente

20. Extremidade caudal bilobada

- 0: pés
- 1: dedos
- 2: pedículos

21. Cílios no lobo caudal

- 0: ausente
- 1: presente

22. Tubo adesivo Posterior (TbP)

- 0: ausente
- 1: presente

23. Arranjo dos TbP

- 0: uma fileira
- 1: duas fileiras
- 2: ao redor

24. Tubo adesivo Lateral (TbL)

- 0: ausente
- 1: presente

25. Cílios sensoriais na lateral do corpo

- 0: ausente
- 1: presente

26. Intestino (tamanho proporcional em relação ao corpo)

- 0: $< 1/2$
- 1: $1/2$ até $2/3$
- 2: $> 2/3$

27. Posição dos poros faríngeos (em relação a junção faring-intestinal)

- 0: posterior
- 1: anterior
- 2: at PhJIn

28. Cone caudal/ “Median tail”/ Papila/ Papila anal cônica/

- 0: ausente
- 1: presente

29. Posição dos testículos

- 0: na junção faringo-intestinal ou próximo
- 1: posterior a junção faring-intestinal

30. Arranjo dos cílios ventrais locomotores

- 0: 2 faixas longitudinais
- 1: 2 faixas longitudinais com maior número na região anterior
- 2: completamente ventral
- 3: 4 faixas longitudinais

31. Glândulas epidérmicas

- 0: ausente
- 1: presente

32. Distribuição das glândulas epidérmicas

- 0: 1 coluna de cada lado
- 1: 2 colunas de cada lado
- 2: 4 colunas de cada lado

33. Mancha ocelar

- 0: ausente
 - 1: presente
-

Tabela 3. Matriz de caracteres morfológicos considerada na análise filogenética de Turbanellidae. “?”: dado desconhecido; “-”: estado de caractere inaplicável

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	
<i>Crasiella skaia</i>	1	0	0	0	0	0	?	0	0	2	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	2	0	1	1	0	0	0	2	1	1	0	
<i>Paraturbanella africana</i>	1	0	0	0	0	1	0	2	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	
<i>Paraturbanella aggregotubulatta</i>	0	0	0	0	1	1	0	2	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	2	0	1	0	0	1	0	0	
<i>Paraturbanella armoricana</i>	0	0	0	0	0	1	1	2	0	?	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	?	?	1	0	0	
<i>Paraturbanella boadeni</i>	1	0	0	0	0	1	0	2	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	
<i>Paraturbanella brevicaudata</i>	1	0	0	0	0	1	0	2	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	
<i>Paraturbanella cuanensis</i>	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	
<i>Paraturbanella dohrni</i>	0	0	0	0	0	1	0	2	0	?	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	?	1	1	?	0	
<i>Paraturbanella dolichodema</i>	0	0	0	?	0	1	0	2	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	
<i>Paraturbanella eireanna</i>	0	0	0	0	0	1	0	2	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	?	0	1	0	0	
<i>Paraturbanella intermedia</i>	0	0	0	0	0	1	0	2	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	
<i>Paraturbanella levantia</i>	0	0	0	0	2	1	0	1	2	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	2	0	0	0	0	1	0	0	
<i>Paraturbanella manxensis</i>	0	0	0	?	2	1	0	2	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	
<i>Paraturbanella mesoptera</i>	2	0	0	1	0	1	0	2	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	
<i>Paraturbanella pacifica</i>	1	0	0	?	0	1	0	2	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	?	1	1	0	
<i>Paraturbanella pallida</i>	0	0	0	?	0	1	0	2	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	
<i>Paraturbanella palpibara</i>	2	0	0	1	0	1	0	2	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	
<i>Paraturbanella pediballetor</i>	0	0	0	0	2	1	0	2	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	
<i>Paraturbanella sanjuanensis</i>	1	0	0	0	0	1	0	2	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	
<i>Paraturbanella scanica</i>	0	0	0	?	0	1	0	2	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	2	0	1	1	0	1	0	0	
<i>Paraturbanella solitaria</i>	2	0	0	0	0	1	0	2	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	?	?	0	
<i>Paraturbanella stradbrokei</i>	1	0	0	0	2	1	0	2	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	
<i>Paraturbanella teissieri</i>	2	0	0	1	0	1	1	2	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	?	0	1	0	0	
<i>Paraturbanella xaymacana</i>	0	0	0	?	0	1	0	2	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	
<i>Paraturbanella tricaudata</i>	2	0	0	1	0	1	0	2	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0
<i>Turbanella ambronensis</i>	1	0	0	1	1	0	0	2	1	?	0	0	0	0	0	0	?	?	?	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	
<i>Turbanella aminensis</i>	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33
<i>Turbanella amphiatlantica</i>	3	1	1	0	1	0	1	0	1	2	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	2	0	1	0	1	1	1	0
<i>Turbanella bengalensis</i>	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Turbanella bocqueti</i>	3	0	0	1	0	0	0	?	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	?	1	2	0
<i>Turbanella brusci</i>	1	1	0	0	1	0	0	?	?	?	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	3	1	1	0
<i>Turbanella caledoniensis</i>	0	0	0	0	2	0	0	?	1	2	0	0	1	?	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Turbanella corderoi</i>	2	0	0	?	0	0	0	?	1	0	?	0	1	?	0	0	?	?	?	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	?	1	0	0
<i>Turbanella cornuta</i>	3	0	0	1	0	0	0	?	0	?	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0
<i>Turbanella cuspidata</i>	3	1	1	1	3	0	0	1	1	2	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	2	0	1	0	1	1	1	0
<i>Turbanella erythrothalassia</i>	1	1	0	0	1	0	0	1	0	2	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0
<i>Turbanella hyalina</i>	1	1	0	0	1	0	1	0	1	?	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	2	0	1	0	1	1	1	0
<i>Turbanella indica</i>	3	1	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	?	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	?	1	1	0	0	0	0	1	1	0
<i>Turbanella lobata</i>	2	1	0	0	1	0	0	1	1	2	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0
<i>Turbanella lutheri</i>	1	1	0	1	1	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	?	1	1	0
<i>Turbanella mikrogada</i>	0	0	0	0	2	0	0	0	2	2	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	?	1	0	-	0
<i>Turbanella multidigitata</i>	1	1	0	0	1	0	0	?	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0
<i>Turbanella mustela</i>	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Turbanella ocellata</i>	0	0	0	0	2	0	0	?	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	2	0	0	0	1	1	1	1
<i>Turbanella otti</i>	3	1	0	0	3	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	?	?	0
<i>Turbanella pacifica</i>	1	0	0	1	0	0	0	2	0	2	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	?	?	1	1	0
<i>Turbanella palaciosi</i>	0	0	0	0	2	0	0	?	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	?	1	1	0
<i>Turbanella petiti</i>	3	1	0	?	0	0	0	2	0	0	0	0	?	?	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	?	?	1	1	0
<i>Turbanella pilosum</i>	2	1	0	0	3	0	1	0	3	2	0	0	?	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0
<i>Turbanella pontica</i>	1	1	0	?	0	0	0	?	1	0	0	0	?	?	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	?	?	0
<i>Turbanella reducta</i>	3	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	?	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	?	0	1	0	0
<i>Turbanella remanei</i>	2	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0	?	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Turbanella scillonensis</i>	1	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	?	0	0	?	1	1	1	0
<i>Turbanella subterranea</i>	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	?	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0
<i>Turbanella varians</i>	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	?	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0
<i>Turbanella veneziana</i>	1	1	0	?	3	0	0	2	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	?	?	0

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33
<i>Turbanella wieseri</i>	3	1	1	1	3	0	0	1	0	2	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0
<i>Desmodasys abyssalis</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	3	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	2	0	0	2	0	-	?
<i>Desmodasys borealis</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	3	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	2	0	0	2	1	0	1
<i>Desmodasys phocoides</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	3	2	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	2	0	0	0	1	0	1
<i>Dinodasys delawarensis</i>	3	1	0	1	2	0	0	0	1	2	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	?	0	1	1	0
<i>Dinodasys mirabilis</i>	3	1	0	1	1	0	1	0	3	0	0	0	?	?	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	2	0	0	?	?	1	1	0
<i>Prostobuccantia brocha</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	?	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Pseudoturbanella styliifera</i>	3	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	1	?	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	?	?	1	1	0
<i>Chordodasiopsis antennatus</i>	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	-	0	1	1	2	0	0	0	1	1	0
<i>Crasiella fonsecai</i>	1	0	0	0	0	0	1	0	0	?	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	2	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0
<i>Crasiella kocoti</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	2	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0
<i>Planodasys marginalis</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	2	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0

RESULTADOS

A análise feita pelo programa TNT, considerando todos os caracteres como não ordenados e com pesos iguais, resultou em 100 árvores mais parcimoniosas, com comprimento de 199 passos, índice de consistência (IC) = 23 e índice de retenção (IR) = 68. A figura 3 apresenta a árvore de consenso estrito com o valor de *bootstrap*.

A fim de esclarecer as relações de parentesco com uma melhor resolução entre os táxons do grupo interno, foi utilizada a pesagem implícita. Os resultados estão organizados nas tabelas 4 e 5, onde uma coluna foi adicionada para indicar a quantidade de árvores ótimas, ou seja, com auxílio do software Winclada, as árvores subótimas foram excluídas.

Tabela 4. Resultados da análise com pesagem implícita simples.

	<i>distref</i>	<i>kref</i>	nº passos	árvores	árvores ótimas	<i>fit</i>	<i>difspr</i>	<i>agree</i>	<i>nodcons</i>
0	50	3.146	220	348	100	12.957	0	0	0
1	55.333	3.897	220	324	96	12.057	0	47	46
2	60.667	4.852	221	198	60	11.126	0	47	46
3	66	6.107	221	204	60	10.15	1	44	43
4	71.333	7.828	219	198	60	9.064	0	44	45
5	76.667	10.336	218	348	100	7.881	0	44	45
6	82	14.331	216	350	72	6.613	16	22	18
7	87.333	21.69	204	5	3	4.986	12	31	22
8	92.667	39.752	202	5	3	3.135	15	40	29
9	98	154.146	200	30	12	0.935	23	27	15

distref: distância de referência; *kref*: valor K de referência; *fit*: função *fitting*, medida de pesagem para homoplasia ou distorção para cada caráter (Goloboff, 1993); *difspr*: distância de SPR (Subtree-Pruning-Regrafting); *agree*: subárvores de acordo; *nodcons*: nós correspondentes.

Os resultados filogenéticos obtidos em um amplo intervalo de valores de K apresentaram topologias muito semelhantes. Para a análise de pesagem implícita simples o valor de $K = 39.752$ foi escolhido, com 3 árvores ótimas, número de passos = 202, valor de distância de referência = 92.667 e distância de SPR = 15.

O consenso estrito das árvores mais parcimoniosas obtidas com os valores de K escolhidos, são propostos como as hipóteses apresentadas nas figuras 4 e 5 com a árvore consenso estrito da pesagem implícita simples.

Uma árvore de máxima parcimônia foi recuperada utilizando a pesagem implícita e essa árvore foi escolhida para mapear os caracteres (figuras 6-8).

Através dessa análise, a família Turbanellidae junto com a espécie *Chordadosiopsis antennatus*, inicialmente escolhida como grupo externo foi sustentado pelas seguintes autapomorfias: caráter 7) projeção que se estende além da boca; caráter 10) cuticularização da cavidade bucal; caráter 15) os tubos adesivos anteriores (TbA) são individualizados e caráter 20) a forma da extremidade caudal bilobada.

O caráter 27) posição dos poros faríngeos sustenta o clado formado pela espécie *Chordadosiopsis antennatus* e as três espécies do gênero *Desmodasys*. E a sinapomorfia presente nas espécies *D. abyssalis*, *D. borealis* e *D. phocoides* é o caráter 16) tubos adesivos anteriores (TbA) dispostos em tufo lateral.

Os gêneros *Turbanella*, *Pseudoturbanella*, *Dinodasys*, *Prostobuccantia*, e *Paraturbanella* formam um clado sustentado pelos caracteres 17) presença da base dos tubos adesivos e 18) base em forma de mão carnuda.

O gênero monoespecífico *Prostobuccantia* é o grupo irmão de *Paraturbanella* que é sustentado pelos caracteres 12) órgão *Dohrni* e 6) inchaço peribucal.

Por outro lado, os gêneros *Dinodasys* e *Turbanella* não são considerados monofiléticos.

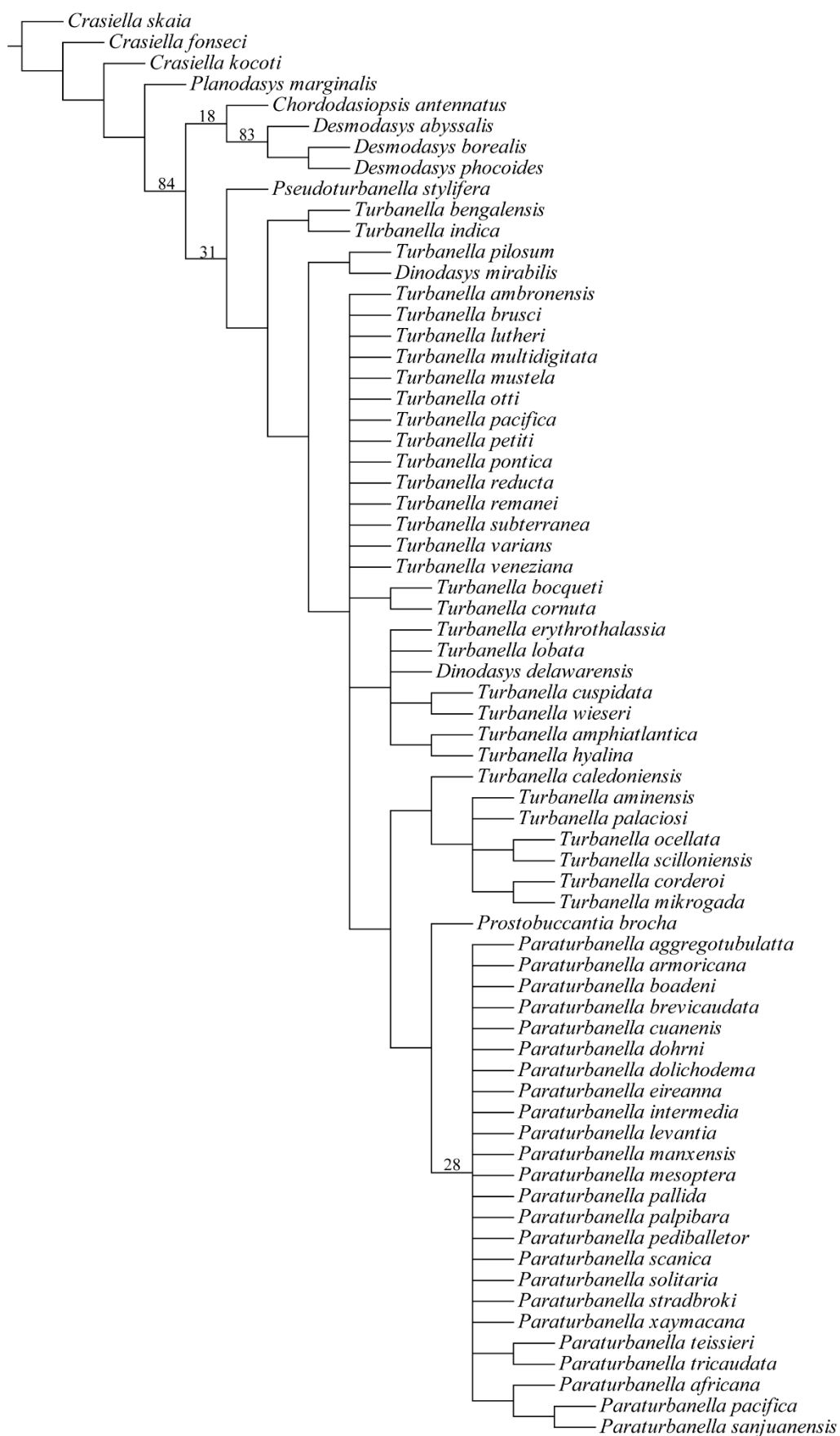


Figura 3. Árvore consenso com valores de *bootstrap* obtida a partir das 100 árvores mais parcimoniosas, com pesos iguais.

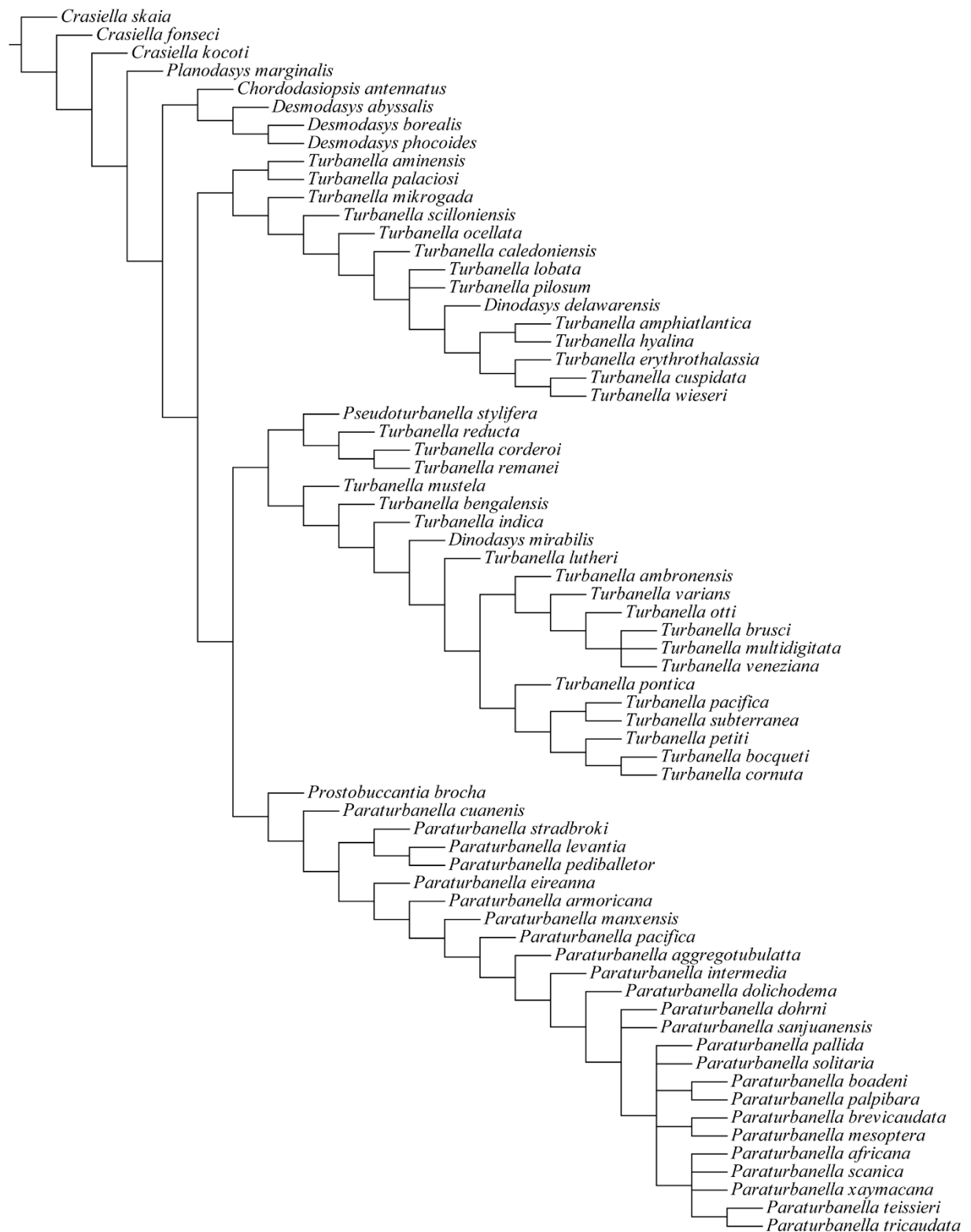


Figura 4. Árvore consenso estrito entre as 3 árvores mais parcimoniosas obtidas com método de pesagem implícita (*script* proposto por Mirande, 2009).

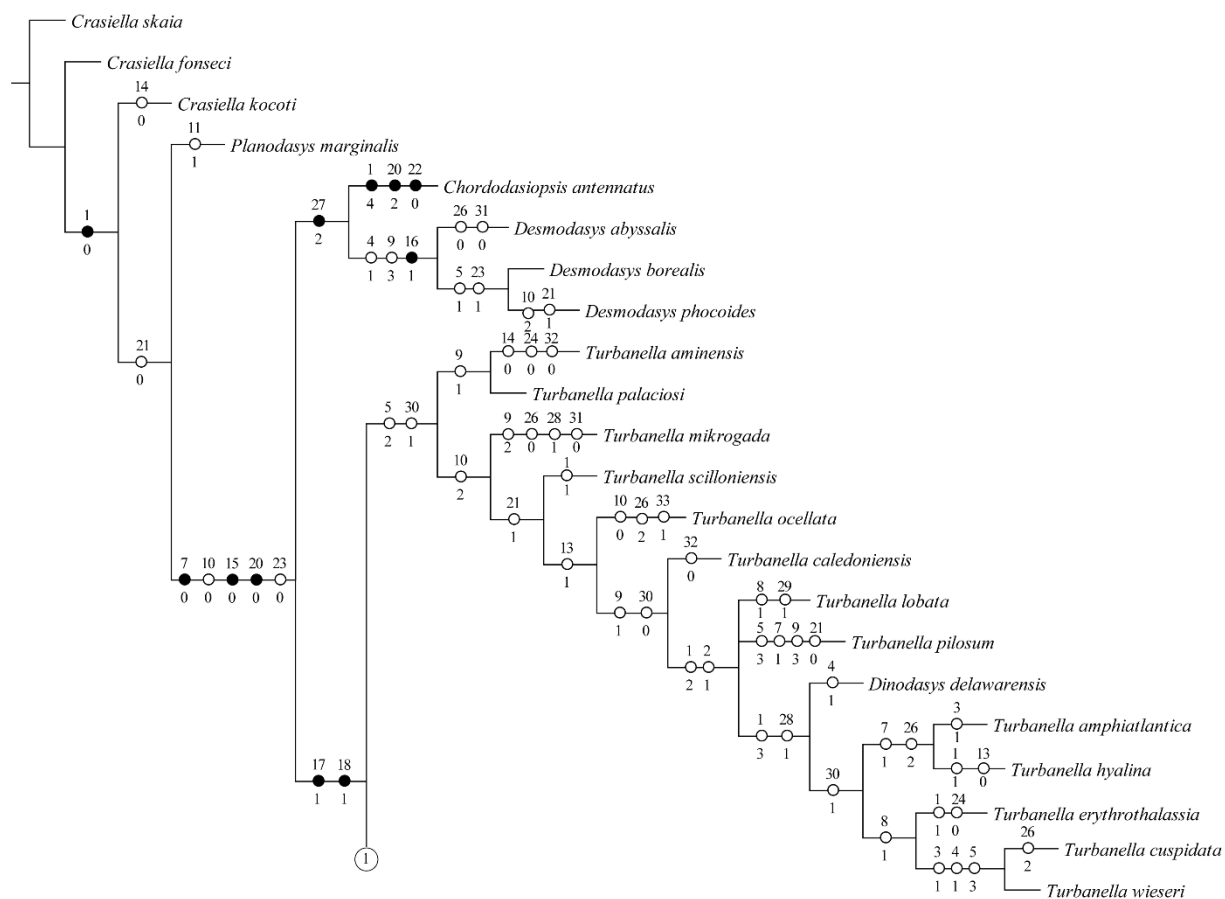


Figura 5. Árvore de máxima parcimônia com pesagem simples com 202 passos, IC = 23 e IR = 68, com os caracteres mapeados (parte 1). Círculos pretos são sinapomorfias e círculos brancos são homoplasias.

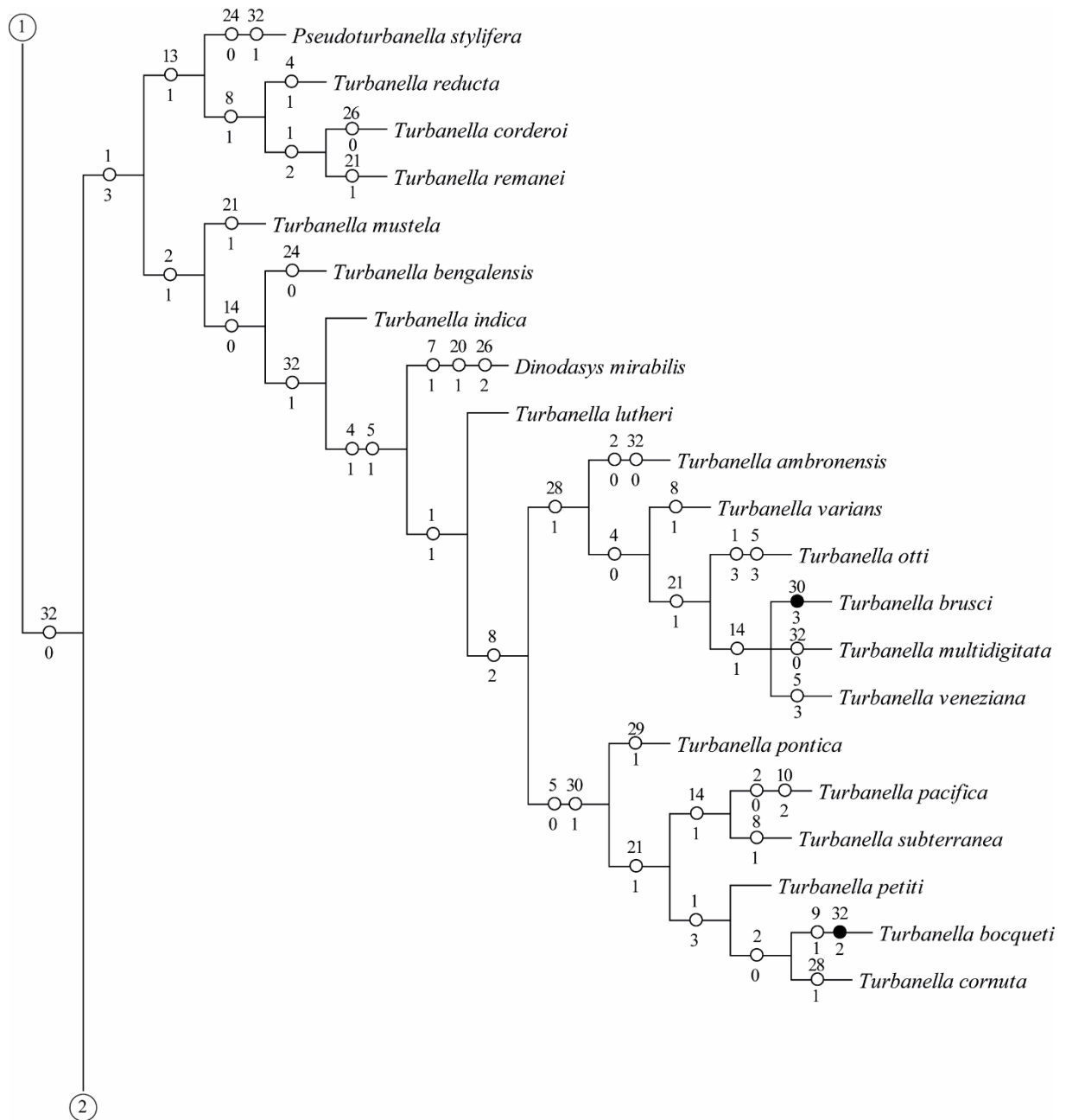


Figura 6. Árvore de máxima parcimônia com pesagem simples com 202 passos, IC = 23 e IR = 68, com os caracteres mapeados (parte 2). Círculos pretos são sinapomorfias e círculos brancos são homoplasias.



Figura 7. Árvore de máxima parcimônia com pesagem simples com 202 passos, IC = 23 e IR = 68, com os caracteres mapeados (parte 3). Círculos pretos são sinapomorfias e círculos brancos são homoplasias.

DISCUSSÃO E CONCLUSÃO

Este estudo fornece a primeira iniciativa para entender as relações filogenéticas entre as espécies do táxon Turbanellidae, baseando-se em dados morfológicos. As análises existentes utilizaram um sistema de classificação baseado em caracteres diagnósticos, mas que não foram testados com uma hipótese evolutiva. Por exemplo, as chaves de identificação e análise dos caracteres morfológicos foram utilizadas para a discriminação taxonômica de espécies até então descritas na família Turbanellidae (Wieser, 1957; Kaplan, 1958). Clausen (1996) elaborou um sistema “tabular key” com 14 espécies do táxon *Paraturbanella* e oito “estados” de caracteres. Kolicka *et al.* (2018) reuniu dados morfométricos das espécies semelhantes a *Turbanella pilosum* em uma tabela com vinte e cinco caracteres de sete turbanelídeos. E recentemente foi disponibilizada a chave de identificação para as espécies do táxon *Paraturbanella* (Dal Zotto *et al.* 2018).

Na presente análise, utilizamos uma abordagem com hipóteses filogenéticas para investigar a distribuição dos caracteres morfológicos que fornecem dados para verificar se são diagnósticos dos táxons, ou se são considerados homoplásticos. Apesar de termos encontrado muitas homoplasias, este é o primeiro trabalho que aborda evolutivamente as relações entre as espécies, demonstrando um progresso para o estudo dos turbanelídeos.

Na investigação foi possível recuperar a família Turbanellidae *sensu lato* (Turbanellidae tradicional + *Chordodasiopsis*) como monofilética, ou seja, a espécie pertencente inicialmente ao grupo externo: *Chordodasiopsis antennatus* aparece como grupo irmão de *Desmodasys*. Essa proximidade filogenética também foi demonstrada pelo estudo proposto por Kieneke *et al.* (2008) ao realizarem uma análise filogenética com dados morfológicos dos gastrótricos, recuperaram *Chordodasiopsis* e turbanelídeos como um grupo monofilético.

A espécie *Chordodasys antennatus* (atual *Chordodasiopsis antennatus*) foi descrita em 1974 por Rieger *et al.* como um tipo aberrante de gastrótrico, com muitos apêndices pelo corpo e neste trabalho há evidências de proximidade com espécies da família Turbanellidae. A primeira homologia proposta pelos autores foi a estrutura conhecida como tubos *Dohrni*, um órgão adesivo complexo com dois tubos adesivos, ambos localizados na mesma base, semelhante a estrutura presente nos paraturbanelídeos. A outra semelhança consistia em uma estrutura notável que parecia uma mão carnosa com tubos adesivos inseridos, encontrados em turbanelídeos e em indivíduos das espécies *Chordodasys riedli* (atual *Xenodasys riedli*).

Recentemente, uma revisão taxonômica levou ao estabelecimento do gênero *Chordodasiopsis* ao integrar a espécie *Chordodasys antennatus* Todaro *et al.* (2006), pois os

espécimes apresentam um órgão cordóide que consiste em células musculares em forma de placa localizadas posteriormente ao intestino. Também foi realizada uma sistematização para alocar os gêneros *Xenodasys* e *Chordadosiopsis* na família Xenodasyidae.

Com o intuito de melhorar a resolução entre os turbanelídeos foi feita uma análise de parcimônia com pesagem implícita, reduzindo o conflito provocado pelos caracteres homoplásticos. Optou-se para discutir os resultados baseados no método de pesagem implícita (Mirande 2009). Na análise, a espécie *Chordadosiopsis antennatus* possui as autapomorfias: caráter 1) extensão cefálica lateral; caráter 20) extremidade caudal distinta em pedículos e caráter 22) ausência dos tubos adesivos posteriores (TbP) e é considerada grupo irmão do gênero *Desmodasys*, que apresenta tubos adesivos anteriores (TbA) dispostos em tufos (caráter 16).

Os gêneros *Turbanella*, *Pseudoturbanella*, *Dinodasys*, *Prostobuccantia*, e *Paraturbanella* formam um clado com base nos caracteres 17) presença da base dos tubos adesivos anteriores (TbA) e 18) forma da base em mãos carnudas.

O gênero monoespecífico *Prostobuccantia* é grupo irmão do gênero *Paraturbanella*, considerado monofilético pelo caráter 6) inchaço peribucal. Ambos os grupos apresentam uma estrutura semelhante ao órgão *Dohrni*, que consiste em um par de tubos adesivos laterais com tamanho desigual, fundidos em sua base, inseridos ventro-lateralmente, porém em *Prostobuccantia* esses tubos são inseridos em U36 (posterior a junção faringo-intestinal), por isso, denominados como tubos “brocha”. E em todas as espécies de *Paraturbanella*, o par de tubos adesivos estão inseridos próximo ao poro da faringe (U16). Comparativamente, as espécies de *Turbanella* podem apresentar tubos cirrata, este foi codificado como um caráter diferente do tubo *Dohrni* devido a sua distinta estrutura, são tubos solitários e se inserem ventralmente próximo da junção faringo-intestinal (U35), podendo ser observado também indivíduos de *Pleurodasys* e *Xenodasys*.

Neste estudo morfológico, analisamos todas as espécies da família Turbanellidae formalmente descritas, *Turbanella* (32 espécies), *Paraturbanella* (24 espécies), *Desmodasys* (3 espécies); *Dinodasys* (2 espécies); *Prostobuccantia* e *Pseudoturbanella* (monoespecíficos). Com base principalmente nos caracteres que contemplam a organização externa do corpo do animal, características como por exemplo, forma da cabeça ou dos tubos adesivos. Sistemas de caracteres, como anatomia reprodutiva interna, atualmente é considerado de extrema importância para a descrição das espécies, porém, representa ainda uma questão problemática para obter dados de um grande conjunto de táxons devido à exígua informação. Portanto, os

caracteres relacionados ao sistema reprodutivo como a presença, forma ou posição dos órgãos frontal e caudal não foram considerados. E isso mostra a relevância e a necessidade de mais estudos taxonômicos e filogenéticos com o grupo investigado.

Ao comparar com uma outra fonte de dados, por exemplo, com as análises de sequências genéticas da família Turbanellidae, que mostram *Turbanella* como monofilético (Campos *et al.*, 2020) diverge dos resultados obtidos, pois neste estudo *Turbanella* é um grupo não monofilético. Um dos pontos a ser considerado é a quantidade de espécies, no estudo molecular foram analisadas as sequências disponíveis no genBank, com 5 espécies de *Turbanella* e 5 espécies de *Paraturbanella*, o que representa aproximadamente 16% do total das espécies de *Turbanella* e cerca de 21% do total de *Paraturbanella*, podendo ter interferido no resultado da análise filogenética. Logo, este é um exemplo que mostra a necessidade de sequenciar mais espécies da família Turbanellidae para uma análise futura que contemple a descrição morfológica e molecular dos turbanelídeos.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os quatro capítulos apresentados contribuíram para responder as questões propostas durante o projeto.

1) Quais são as espécies de gastrótricos marinhos que ocorrem na costa brasileira?

A partir desse questionamento, construímos o primeiro artigo publicado em 2019: “*A synopsis of knowledge, zoogeography and an online interactive map of Brazilian marine gastrotrichs*”. Esse estudo apresenta uma síntese do conhecimento, reunindo dados sobre as 23 espécies de gastrótricos marinhos encontrados na costa brasileira (8 endêmicas) e os outros 1581 registros distribuídos em 36 eco regiões ao redor do mundo. Ao acessar o link é possível visualizar um mapa interativo *online* onde todas as ocorrências das espécies são apresentadas, acompanhadas das coordenadas geográficas, países, características, eco regiões e ilustrações das espécies. Além disso foi realizada uma análise sobre a distribuição dos gastrótricos marinhos do Brasil e uma estimativa das espécies não descritas. Disponível em: <https://peerj.com/articles/7898/>

2) **Como descrever uma nova espécie?** Em colaboração com o professor Todaro, especialista italiano em gastrótricos marinhos descrevemos uma espécie do gênero *Paraturbanella* e publicamos o artigo em 2020: “*A new species of Paraturbanella Remane, 1927 (Gastrotricha, Macrodasyida) from the Brazilian coast, and the molecular phylogeny of Turbanellidae Remane, 1926*”. Este estudo apresenta a descrição de uma nova espécie, *Paraturbanella tricaudata*, coletada em Trindade – litoral do Rio de Janeiro. Ela pode ser diferenciada morfológicamente de todas as outras espécies do gênero *Paraturbanella* pela presença de três cones caudais (um medial e dois laterais) e disposição peculiar do sistema masculino. Essa é a primeira descrição de uma espécie de *Paraturbanella* do Brasil e a terceira registrada no Hemisfério Sul (em oposição a 19 espécies no Hemisfério Norte). Disponível em: <https://www.mdpi.com/1424-2818/12/2/42>

3) **Vamos descrever outra espécie? Um novo registro? E discutir sobre os aspectos reprodutivos?** O estudo “*Description of Paraturbanella sp. nov., new record of P. tricaudata and discussion of reproductive traits in turbanellids (Gastrotricha)*” contempla a descrição de uma nova espécie de gastrótrico marinho, pertencente ao gênero *Paraturbanella*, coletada na Bahia, que diferencia-se da espécie *P. tricaudata*, encontrada em Trindade – RJ, principalmente pelo arranjo dos órgãos reprodutivos masculinos, pela presença do órgão frontal, *piston pits*, TbL e TbP estão presentes e na região posterior, existe apenas um cone caudal. Adicionalmente, um novo registro da espécie *Paraturbanella tricaudata*, coletada na praia do Sununga, em

Ubatuba (SP), contribui com informações sobre a distribuição geográfica do grupo. E foi elaborada uma discussão comparativa sobre os órgãos reprodutivos dos turbanelídeos já descritos na literatura.

4) Como construir uma filogenia? O trabalho intitulado “*Filogenia baseada em dados morfológicos da família Turbanellidae (Gastrotricha, Macrodasyida)*” reúne as descrições morfológicas, padronização dos termos, hipóteses de homologias e reconstrução da relação de parentesco e análise comparativa com pesagem implícita dos caracteres das espécies pertencentes a família Turbanellidae.

Finalmente, a tese foi elaborada com o intuito de colaborar com informações para a biodiversidade meiofaunal de determinadas regiões litorâneas do Brasil. Além de explorar técnicas microscopia, que fornecem dados detalhados para uma descrição de espécie e o estudo dos caracteres morfológicos sob o viés evolutivo contribui para uma análise filogenética dos gastrótricos marinhos.

REFERÊNCIAS

- Artois, T., Fontaneto, D., Hummon, W. D., McInnes, S. J., Todaro, M. A., Sørensen, M. V., Zullini, A. 2011. Ubiquity of microscopic animals? Evidence from the morphological approach in species identification. *Biogeography of microscopic organisms: Is everything small everywhere*, 245-249.
- Araújo, T. Q., & Hochberg, R. 2023. A new species of *Crasiella* (Gastrotricha: Planodasyidae) from Capron Shoal, Florida, USA. *Zootaxa*, 5311(3), 393-404.
- Balsamo, M., Grilli, P., Guidi, L., d'Hondt, J.L. 2014. Gastrotricha - Biology, Ecology and Systematics. Families Dasydytidae, Dichaeturidae, Neogosseidae, Proichthyidiidae. Identification guides to the plankton and benthos of inland waters. Vol. 24, pp. 1-187. Backhuys Publishers.
- Balsamo, M., d'Hondt, J. L., Kisielewski, J., Todaro, M. A., Tongiorgi, P., Guidi, L., ... de Jong, Y. 2015. Fauna Europaea: Gastrotricha. *Biodiversity Data Journal*, nº 3.
- Boaden, P. J. S. 1974. Three new thiobiotic Gastrotricha. *Cahiers de Biologie Marine*, 15(3), 267-378.
- Campos, A., Todaro, M. A., Garraffoni, A. R. S. 2020. A new species of *Paraturbanella* Remane, 1927 (Gastrotricha, Macrodasysida) from the Brazilian coast, and the molecular phylogeny of Turbanellidae Remane, 1926. *Diversity*, 12(2), 42.
- Clausen, C. 1965. *Desmodasys phocoides* gen. et. sp. n., family Turbanellidae (Gastrotricha Macrodasysoidea). *Sarsia*, 21, 17-21.
- Clausen, C. 1996. Three new species of Gastrotricha Macrodasysida from the Bergen area, western Norway. *Sarsia*, 81(2), 119-129.
- Clausen, C. 2000. Gastrotricha Macrodasysida from the Tromsø region, northern Norway. *Sarsia*, 85, 357-384.
- Dal Zotto, M., Leasi, F., Todaro, M. A. 2018. A new species of Turbanellidae (Gastrotricha, Macrodasysida) from Jamaica, with a key to species of *Paraturbanella*. *ZooKeys*, (734), 105.
- d'Hondt, J. L. 1968. Contribution à la connaissance des Gastrotriches intercostaux du Golfe de Gascogne. *Cahiers de Biologie Marine*, 9, 387-404.
- Dioni, W. 1960. Notas hydrobiológicas II. *Turbanella corderoi* nov. sp. (Gastrotricha Macrodasysoidea) gastrotrico aberrante de aguas salobras. *Anais Ist Congr. Latin-Amer. Zool.*, 1, 121-125.

- Evans, W. A., & Hummon, W. D. 1991. A new genus and species of Gastrotricha from the Atlantic coast of Florida, USA. *Transactions of the American microscopical Society*, 321-327.
- Evans, W. A. 1992. Five new species of marine Gastrotricha from the Atlantic coast of Florida. *Bulletin of Marine Science*, 51(3), 315-328.
- Forey, P. L. & Kitching, I. 2000. Experiments in coding multistate characters. In: Scotland R, Pennington T eds. *Homology and systematics: coding characters for phylogenetic analysis*. London: Taylor & Francis, 54-80.
- Forneris, L. 1961. Beiträge zur Gastrotrichenfauna der Nord-und Ostsee. *Kieler Meeresforschungen*, 17(2), 206-218.
- Goloboff, P. 1991. Homoplasy and the choice among cladograms. *Cladistics*, 7, 215-232.
- Goloboff, P.A., Farris J. S., Nixon KC. 2003. TNT: Tree Analysis Using New Technology.
- Goloboff, P.A., Farris J. S., Nixon KC. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24, 774-786.
- Goloboff, P. A. 2014. Extended implied weighting. *Cladistics*, 30(3), 260-272.
- Goloboff, P. & Catalana, S. 2016. TNT, version 1.5 with a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics*, 32(3), 221-238.
- Goloboff, P. & Morales M. 2023. TNT version 1.6, with a graphical interface for MacOs and Linux, including new routines in parallel. *Cladistics*, 39(2), 144-153.
- Hawkins, J. A., Hughes C. E., Scotland, R.W. 1997. Primary Homology Assessment, Characters and Character States. *Cladistics*, 13: 275-283.
- Hochberg, R., & Litvaitis, M. K. 2001. Macrodsyida (Gastrotricha): a cladistic analysis of morphology. *Invertebrate Biology*, 120(2), 124-135.
- Hochberg, R. 2002. Two new species of Turbanellidae (Gastrotricha: Macrodsyida) from a high-energy beach on North Stradbroke Island, Australia. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 36(2), 311-319.
- Hochberg, R. 2014. *Crasiella fonsecai*, a new species of Gastrotricha (Macrodsyida, Planodasyidae) from São Paulo, Brazil. *Marine Biodiversity*, 44, 237-242.
- Hummon, W. D. 1974. Gastrotricha from Beaufort, North Carolina, USA. *Cahiers de Biologie Marine*, 15(4), 3.
- Hummon, W. D. 1974. Intertidal marine gastrotricha from Colombia. *Bulletin of Marine Science*, 24(2), 396-408.

- Hummon, W. D. 2008. Gastrotricha of the North Atlantic Ocean: 1. Twenty-four new and two redescribed species of Macrodasysida. *Meiofauna Marina*, 16, 117-174.
- Hummon, W. D. & Todaro, M. A. 2009. Italian marine Gastrotricha: VI. Seven new species of Macrodasysida. *Zootaxa*, 2278(1), 47-68.
- Hummon, W. D. 2010. Marine Gastrotricha of San Juan Island, Washington, USA, with notes on some species from Oregon and California. *Meiofauna Marina*, 18, 11-40.
- Hummon, W. D. 2010. Marine Gastrotricha of the Caribbean Sea: a review and new descriptions. *Bulletin of Marine Science*, 86(3), 661-708.
- Hummon, W. D. 2011. Marine Gastrotricha of the Near East: 1. Fourteen new species of Macrodasysida and a redescription of *Dactylopodola agadasys* Hochberg, 2003. *ZooKeys*, (94), 1.
- Hummon, W. D. & Kelly, J. L. 2011. *Turbanella amphiatlantica*, a new species of Gastrotricha (Macrodasysida) from eastern North America and northwest Europe. *Meiofauna Marina*, 19, 61-70.
- Kånneby, T., Todaro & M. A., Jondelius, U. 2012. A phylogenetic approach to species delimitation in freshwater Gastrotricha from Sweden. *Hydrobiologia*, 683, 185-202.
- Kaplan, G. 1958. Premières observations sur les gastrotriches psammophiles des côtes du Calvados. *Archive de Zoologie Expérimentale et Générale*, 1, 27-37.
- Kieneke, A. & Zekely, J. 2007 *Desmodasys abyssalis* sp. nov. first record of a deep sea gastrotrich from hydrothermal vents. *JMBA2 Biodiversity Records*, 5895.
- Kieneke, A., Riemann, O., Ahlrichs, W. H. 2008. Novel implications for the basal internal relationships of Gastrotricha revealed by an analysis of morphological characters. *Zoologica Scripta*, 37(4), 429-460.
- Kieneke, A. & Schmidt-Rhaesa, A. 2015. Gastrotricha, pp. 1-134. In: A. Schmidt-Rhaesa (Ed.), *Handbook of Zoology. Gastrotricha, Cycloneuralia and Gnathifera*. Vol. 3. 354 pp. Gastrotricha and Gnathifera, De Gruyter, Berlin.
- Kieneke, A. & Nikoukar, H. 2017. Integrative morphological and molecular investigation of *Turbanella hyalina* Schultze, 1853 (Gastrotricha: Macrodasysida), including a redescription of the species. *Zoologischer Anzeiger*, 267, 168-186.
- Kisielewski, J. 1987. New records of marine Gastrotricha from the French coasts of Manche and Atlantic. I: Macrodasysida, with descriptions of seven new species. *Bulletin du Muséum National d'histoire naturelle. Section A, Zoologie, biologie et écologie animales*, 9(4), 837-877.

- Kolicka, M., Kisielewski, J., Kotwicki, L., Zawieruchal, K., Grzelak, K. 2014. Checklist of Gastrotricha of the Polish Baltic Sea with the first reports of *Heterolepidoderma joermungandri* Kanneby, 2011, and *Turbanella hyalina* Schultze, 1853. *Zootaxa*, 3869, 101-130.
- Kolicka, M., Kotwicki, L., Dabert, M. 2018. Diversity of Gastrotricha on Spitsbergen (Svalbard Archipelago, Arctic) with a description of seven new species. In *Annales Zoologici* 68(4), 609-739. Museum and Institute of Zoology, Polish Academy of Sciences.
- Luporini, P., Magagnini, G., Tongiorgi, P. 1971. Contribution à la connaissance des gastrotriches des côtes de Toscane. Contribution to the knowledge of gastrotrichs from the coasts of Tuscany. *Cahiers de Biologie Marine*, (4).
- Maddison, W. P. & Maddison, D. R. 2023. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.81.
- Maguire, C. 1976. *Turbanella varians* n. sp., a marine gastrotrich with local morphological variants. *Cahiers de Biologie Marine*, 17, 185-194.
- Maguire, C. 1976. Two new species of *Paraturbanella*: *P. cuanensis* and *P. eireanna*. *Cahiers de Biologie Marine*, 17, 405–410.
- Mirande, M. J. 2009. Weighted parsimony phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes). *Cladistics*, 25(6), 574-613.
- Nixon, K. C. 2002. WinClada (beta). Version. 1.00.08. Published by the author, Ithaca, New York.
- Pleijel F. 1995. On character coding for phylogeny reconstruction. *Cladistics* 11, 309-315.
- Rao, G., & Ganapati, P. N. 1968. Some new interstitial gastrotrichs from the beach sands of Waltair coast. In *Proceedings/Indian Academy of Sciences*, 67(2), 35-53. New Delhi: Springer India.
- Rao, G. C. & C. Clausen. 1970. *Planodasys marginalis* gen. et sp. nov. and *Planodasyidae* fam. nov. (Gastrotricha Magrodasyoidea). *Sarsia*, 42, 73-82.
- Rao, G. C. 1970. Three new interstitial gastrotrichs from Andhra coast, India. *Cahiers de Biologie Marine*, 11, 109-120.
- Rao, G. C. 1981. *Crasiella indica* n.sp. (Gastrotricha, Macrodasyida) from Orissa coast, India. *Bulletin of the Zoological Survey of India*, 4(1), 3-6.
- Rao, G. C. 1991. Lakshadweep: General features. *Fauna of Lakshadweep, State Fauna Series*, 2, 5-40.

- Remane, A. 1925. Morphologie und Verwandtschaftbeziehungen der aberranten Gastrotrichen I. Z. Morph. Oekol. Tiere, 5, 625-754
- Remane, A. 1927. Neue Gastrotricha Macrodasypoidea. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Ontog. Tiere, 54, 203-242.
- Remane, A. 1934. Die Gastrotrichen des Kuestengrundwassers von Schilksee. Schr. Naturwiss. Ver. Schleswig-Holstein, 20, 473-478.
- Remane, A. 1936. Gastrotricha und Kinorhyncha. Dr. H.G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs 4, (Vermes) 1-242.
- Remane, A. 1943. *Turbanella ambronensis* nov. spec., ein neues Gastrotrich aus der Otoplanenzone der Nordsee. Zoologischer Anzeiger, 141, 237-240.
- Remane, A. 1952. Zwei neue *Turbanella*-Arten aus dem marinen Kuestengrundwasser. Kieler Meeresforsch, 9, 62-65; Taf.9
- Remane, A. 1953. Ein neues Gastrotrich aus dem Pazifik, *Turbanella palaciosi* nov. spec. Zoologischer Anzeiger, 151, 272-276.
- Rieger, R. M., Ruppert, E. E., Rieger, G. E., Schoepfer-Sterrer, C. 1974. On the fine structure of gastrotrichs, with description of *Chordodasys antennatus* sp. n. Zoologica Scripta, 3, 219-237.
- Rieger, R. M. 1976. Monociliated epidermal cells in Gastrotricha: significance for concepts of early metazoan evolution. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research, 14(3), 198-226.
- Rieppel, O. 2007. The nature of parsimony and instrumentalism in systematics. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research, 45(3), 177-183.
- Ruppert, E. E. 1991. Gastrotricha. In Harrison, F. W. and Ruppert, E. E. (Eds): Microscopic Anatomy of Invertebrates Aschelminthes, Vol. 4, pp. 41-109. Wiley-Liss, New York
- Schmidt, P. 1974. Interstitielle Fauna von Galapagos. IV. Gastrotricha. Mikrofauna Meeresbodens 26, 1-7.
- Schrom, H. 1972. North Adriatic gastrotrichs. Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen, 23, 286-351.
- Schrom, H. in R. Riedl. 1970. Klasse: Gastrotricha, pp. 216-218. In: Fauna und Flora der Adria, 2nd ed. Verlag Paul Parey, Hamburg.
- Schultze, M. 1853. *Chaetonotus* und *Ichthydium* (Ehrb.) und eine neue verwandte Gattung *Turbanella*. Eichler.

- Swedmark B. 1954. *Turbanella armoricana* sp. n., nouveau gastrotriche macrodasyoide de la cote nord de Bretagne. Bulletin de la Société zoologique de France, 79, 469-473.
- Teuchert, G. 1976. Sinneseinrichtungen bei *Turbanella cornuta* Remane (Gastrotricha). Zoomorphologie, 83, 193-207.
- Teuchert, G. 1977. The ultrastructure of the marine gastrotrich *Turbanella cornuta* Remane (Macrodasyoidea) and its functional and phylogenetical importance. Zoomorphologie, 88(3), 189-246.
- Todaro, M. A. 1995. *Paraturbanella solitaria*, a new psammic species (Gastrotricha: Macrodasyida: Turbanellidae), from the coast of California. Proceedings-Biological Society of Washington, 108, 553-559.
- Todaro, M. A., Guidi, L., Leasi, F., Tongiorgi, P. 2006. Morphology of *Xenodasys* (Gastrotricha): the first species from the Mediterranean Sea and the establishment of *Chordodasiopsis* gen. nov. and Xenodasyidae fam. nov. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 86(5), 1005-1015.
- Todaro, M. A., Dal Zotto, M., Bownes, S. J., Perissinotto, R. 2017. Two new interesting species of Macrodasyida (Gastrotricha) from KwaZulu-Natal (South Africa). Proceedings of the Biological Society of Washington, 130(1), 140-155.
- Todaro, M. A. 2023a. Marine. In Gastrotricha World Portal. Todaro, M. A. (ed.) [disponível na internet em <http://www.gastrotricha.unimore.it/marine.htm>]. Acesso em 10 de outubro de 2023.
- Todaro, M. A. 2023b. Freshwater. In Gastrotricha World Portal. Todaro, M. A. (ed.) [disponível na internet em <http://www.gastrotricha.unimore.it/freshwater.htm>]. Acesso em 10 de outubro de 2023.
- Tyler, S., & Rieger, G. E. 1980. Adhesive organs of the gastrotricha: I. Duo-gland organs. Zoomorphologie, 95(1), 1-15.
- Valkanov, A. 1957. Erster versuch zur erforschung der Gastrotrichen des Schwarzen Meeres. Annual of Sofia University, Faculty of Biology, 50, 383-399.
- Vogt, L., Bartolomaeus, T., Giribet, G. 2010. The linguistic problem of morphology: structure versus homology and the standardization of morphological data. Cladistics, 26, 301-325.
- Wieser, W. 1954. *Turbanella lutheri* Remane var. *scanica* nov. var., ein neues Gastrotrich aus dem Grundwasser der schwedischen Ostseeküste. Kungl. Fysiogr. Sällsk. Lund Föerhandl, 24, 151-156.

- Wieser, W. 1957. Gastrotricha Macrodasypoidea from the intertidal of Puget Sound. Transactions of the American Microscopical Society, 76(4), 372-381.
- Yamauchi, S. & Kajihara, H. 2018. Marine Macrodasypoda (Gastrotricha) from Hokkaido, Northern Japan. Species Diversity 23, 183-192.

APÊNDICES

CAPÍTULO 1

Supplemental Information

List of marine gastrotrichs species (formally described) records throughout Brazilian coast and the world.

Wo: world (except Brazil), BR: Brazil

Order Chaetonotida Remane, 1925 (Rao and Clausen, 1970)

Family Chaetonotidae Zelinka, 1889

Genus *Aspidiophorus* Voigt, 1903

Aspidiophorus mediterraneus Remane, 1927

Terra typica: Mergellina, Campania, Italy: 40°,50'N/14°,14'E

Record numbers: DENMARK: (1); GERMANY: (3); SCOTLAND:(4); IRELAND: (1); CHANNEL ISLES:(2); FRANCE: (8); PORTUGAL: (1); ITALY: (44); GREECE: (5); UNITED STATES OF AMERICA: (25); BULGARIA: (1); ROMANIA: (3); EGYPT: (9); ISRAEL: (1); SOMALIA: (1); BRAZIL: (3); total: Wo: (109); Br: (3)

25. North Sea - DENMARK: Romo: 55°,04'N/08°,33'E; GERMANY: Deutche Bucht: 54°,13'N/08°,00'E; Litoral Station: 55°,01'N/08°,26'E; Puan Klent: 54°,48'N/08°,18'E; SCOTLAND: Rattray: 57°,34'N/01°,50'W.

26. Celtic Seas - IRELAND: Derrymore Strand: 52°,13'N/09°,51'W; CHANNEL ISLES: Corbiere Point: 49°,10'N/02°,16'W; Vazon Bay: 49°,28'N/02°,36'W; SCOTLAND: Ballantrae: 55°,06'N/05°,00'W; Irvine Bay A: 55°,37'N/04°,44'W; Irvine Bay C: 55°,36'N/04°,42'W; FRANCE: Ile de Batz: 48°,44'N/04°,00'W; Banc de Duslen/Pighet: 48°,43'N/03°,58'W; Courseules: 49°,18'N/00°,28'W; Luc-sur-Mer: 49°,16'N/00°,21'W; Lagune du Brusc: 43°,03'N/05°,47'E; Goudes: 43°,12'N/05°,20'E; Pointe Rouge: 43°,13'N/05°,21'E; Plage d. Sablettes: 43°,03'N/05°,59'E

27. South European Atlantic Shelf - PORTUGAL: Faro: 36°,58'N/07°,58'W

30. Adriatic Sea - ITALY: Alberoni: 45°,21'N/12°,19'E; Caorle 45°,35'N/12°,52'E; Punta Sabbioni: 45°,25'N/12°,41'E; San Nicolò: 45°,23'N/12°,21'E; Francavilla al Mare: 42°,21'N/14°,17'E; Foce dell'Isonzo: 45°,45'N/13°,31'E; Miramare: 45°,41'N/13°,43'E; Grotta del Sale: 42°,06'N/15°,29'E

31. Aegean Sea - GREECE: Edem: 37°,54'N/23°,42'; Tripiti: 40°,21'N/23°,53'E; Amnissos W: 35°,19'N/25°,11'E; Matala: 34°,59'N/24°,45'E; Lindos: 36°,04'N/28°,06'E

34. Ionian Sea - ITALY: Porto Colombo: 41°,05'N/17°,05'E; Cala Incina: 40°,57'N/17°,18'E; Cala Paura: 41°,00'N/17°,13'E; San Cataldo: 40°,22'N/18°,18'E; S. M. di Leuca: 39°,47'N/18°,18'E; San Isidoro: 40°,09'N/17°,57'E; Torre Vado: 39°,49'N/18°,15'E; Punta Braccetto: 36°,49'N/14°,28'E; Golfo di Dragunara: 40°,35'N/08°,11'E; Baia di Santa Reparata: 41°,15'N/09°,09'E
35. Western Mediterranean - ITALY: San Ambrogio: 38°,02'N/14°,04'E; San Vito lo Capo: 38°,10'N/12°,45'E; Isola Gallinara: 44°,02'N/08°,17'E; Genova: 44°,25'N/08°,56'E; Portovenere: 44°,02'N/09°,49'E; Bagno Gorgona MP: 43°,44'N/10°,16'E; Scalo Morosini: 43°,32'N/10°,17'E; Bagni Pancaldi: 43°,32'N/10°,17'E; Marina di Pisa: 43°,44'N/10°,16'E; Favignana: 37°,56'N/12°,20'E; Bagnara: 41°,03'N/13°,53'E; Via Caracciolo: 40°,50'N/14°,15'E; Palazzo Donn'Anna: 40°,49'N/14°,13'E; Lido di Fusaro: 40°,50'N/14°,01'E; Licola: 40°,54'N/14°,02'E; Mergellina: 40°,50'N/14°,14'E; Capo di Posillipo: 40°,47'N/14°,12'E; Golfo di Pozzuoli: 40°,48'N/14°,06'E; Villa Rosebery: 40°,47'N/14°,12'E; Punta del Capel Rosso: 42°,19'N/10°,55'E; Chiaia: 40°,43'N/13°,51'E; Citara: 40°,44'N/13°,54'E; P. Fetovaia: 42°,43'N/10°,08'E; Zuccale: 42°,45'N/10°,21'E; Cala Liberotto: 40°,26'N/09°,50'E; Spiaggia di S. Agostino: 41°,13'N/13°,30'E
40. Gulf of Maine/Bay of Fundy - UNITED STATES OF AMERICA: Duxbury I: 43°,00'N/70°,40'W; Plum Island S: 42°,41'N/70°,46'W.
41. Virginian - UNITED STATES OF AMERICA: Woodneck Beach: 41°,35'N/70°,39'W; Indian River Inlet Inside: 38°,36'N/75°,04'W; Indian River Inlet Outside: 38°,36'N/75°,04'W; Roosevelt Inlet Inside: 38°,47'N/75°,09'W40.
42. Carolinian - UNITED STATES OF AMERICA: DU Marine Lab: 34°,43'N/76°,40'W; Debidue: 33°,20'N/79°,10'W; St. Augustine Beach: 29°,53'N/81°,17'W;
43. Northern Gulf of Mexico - UNITED STATES OF AMERICA: Pine Beach: 30°,14'N/87°,44'W; Galveston Island: 29°,11'N/94°,57'W; Matakesset Beach Inside: 41°,21'N/70°,29'W; Panama City Beach: 30°,06'N/85°,46'W; Gulf - Cape San Blas SW: 29°,40'N/85°,23'W; St. George Island W: 29°,37'N/84°,52'W; Vero Beach: 27°,39'N/80°,21'W; - Anna Marie Inside: 27°,31'N/82°,44'W; Gasparilla Island PM: 26°,43'N/82°,15'W; Honeymoon Key O: 28°,03'N/82°,49'W; Manasota Beach: 27°,00'N/82°,24'W.
44. Black Sea - BULGARIA: Varna: 43°,12'N/27°,57'E; ROMANIA: Constanta: 44°,10'N/28°,39'E; Mamia: 44°,15'N/28°,37'E; Capul Midia: 44°,21'N/28°,41'E

63. Bahamian - UNITED STATES OF AMERICA: Little Duck Key: 24°,40'N/80°,13'W;
70. Floridian - UNITED STATES OF AMERICA: Bahia Honda Key SE: 24°,39'N/81°,15'W;
Bahia Honda Key SW: 24°,39'N/81°,16'W; Duvall St. Fine: 24°,35'N/81°,50'W; Duvall
St. Coarse: 24°,35'N/81°,50'W;
87. Northern and Central Red Sea - EGYPT: Cleopatra: 31°,12'N/29°,56'E; Markaz:
30°,53'N/28°,51'E; Sharm el-Arab I: 26°,03'N/33°,54'E; M Bareika W:
27°,45'N/34°,12'E; Giftun IsSS: 27°,10'N/33°,57'E; Nabq S: 28°,04'N/34°,25'E; Ras
Nasrani: 27°,56'N/34°,23'E; Nuweiba: 28°,58'N/34°,39'E; Ras Sudr: 29°,36'N/32°,40'E;
ISRAEL: Coral Beach S: 29°,29'N/34°,54'E
93. Central Somali Coast - SOMALIA: Elad: 02°,08'N/-45°,35'W
180. Southeastern Brazil - BRAZIL: Praia Martim de Sá: 23°,37'S/45°,23'W; Prumirim Beach:
23°,22'S/44°,57'W; Segredo Beach: 23°,49'S/45°,25'W

Aspidiophorus paramediterraneus Hummon, 1974

Terra typica: Piver's Island, Carteret County, North Carolina, United State of America:
34°,43'N/76°,40'W

Record numbers: ENGLAND: (7); GERMANY: (1); SCOTLAND: (7); CHANNEL ISLES:
(3); IRELAND: (1); ISLE OF MAN: (2); WALES: (1); FRANCE: (11); ITALY: (66);
GREECE: (11); CYPRUS: (1); EGYPT: (12); ISRAEL: (1); UNITED STATES OF
AMERICA: (34); THE CARIBBEAN ISLANDS: (3); MEXICO: (1); SOMALIA: (1);
ECUADOR: (1) BRAZIL: (3); total: Wo: (164); Br: (3)

25. North Sea - ENGLAND: Bognor Regis: 50°,45'N/00°,42'W; GERMANY: Loreley Bank:
54°,12'N/08°,00'E; SCOTLAND: Fetlar Island: 60°,36'N/00°,56'W; Fetlar Island:
60°,36'N/00°,56'W;
26. Celtic Seas - CHANNEL ISLES: Corbiere Point: 49°,10'N/02°,16'W; Gorey:
49°,11'N/02°,02'W; Petit Point: 49°,25'N/02°,32'W; SCOTLAND: Firemore Beach A:
57°,49'N/05°,41'W; Firemore Beach D: 57°,49'N/05°,41'W; Irvine Bay A:
55°,37'N/04°,44'W; Kirkcolm: 54°,58'N/05°,04'W; Monifieth: 56°,28'N/02°,49'W;
IRELAND: Ballyrisode Strand: 51°,30'N/09°,39'W; ENGLAND: Braunton Marsh:
51°,04'N/04°,10'W; Cove: 49°,53'N/06°,20'W; Old Quay Flats: 49°,57'N/06°,17'W;
Pentle Bay: 49°,56'N/06°,19'W; Porthmellon: 49°,54'N/06°,18'W; Studland:
50°,35'N/01°,56'W; FRANCE: Ile de Batz: 48°,44'N/04°,00'W; Banc de Duslen/ Pighet:
48°,43'N/03°,58'W; Aber de Roscoff: 48°,42'N/04°,00'W; Lab de Roscoff:

48°,43'N/03°,59'W; ISLE OF MAN: Derby Haven: 54°,05'N/04°,39'W; Port Erin S: 54°,05'N/04°,45'W; WALES: Llanbedrog: 52°,51'N/04°,34'W

27. South European Atlantic Shelf - FRANCE: Plage d'Eyrac: 44°,39'N/01°,10'W
30. Adriatic Sea - ITALY Cala delle Arene: 42°,07'N/15°,30'E; Grotta del Sale: 42°,06'N/15°,29'E; Grotta delle Viole: 42°,06'N/15°,29'E; Puglia - Grotto di Cala Corvino: 40°,58'N/17°,18'E; Cozze: 41°,02'N/17°,08'E; Torre Guaceto: 40°,43'N/17°,48'E; Lido Porto Nuovo: 41°,51'N/16°,11'E; San Cataldo: 40°,22'N/18°,18'E; Costa N-E: 42°,07'N/15°,31'E; Francavilla al Mare: 42°,21'N/14°,17'E; Montesilvano Marina: 42°,25'N/14°,09'E; Pesaro: 43°,58'N/12°,55'E; Cala di Turchi: 42°,09'N/15°,30'E
31. Aegean Sea - GREECE: Akroteri Red: 36°,17'N/25°,22'E; Kehres: 37°,55'N/23°,01'E; Krassa (=Banana): 39°,08'N/23°,23'E; Loutsas: 37°,56'N/24°,01'E; Varkiza: 37°,48'N/23°,48'E; Ierissos: 40°,22'N/23°,52'E; Glystra: 36°,02'N/28°,00'E; Lindos: 36°,04'N/28°,06'E; Agios Minas: 36°,21'N/27°,57'E; Tsambika: 36°,12'N/28°,09'E; Plakias: 35°,11'N/24°,23'E.
32. Levantine Sea - CYPRUS: Protaras: 34°,58'N/34°,04'E; EGYPT: Hannoville ('Agami): 31°,06'N/29°,43'E; Betash ('Agami) 31°,06'N/29°,43'E; Abu Qir, 31°,18'N/30°,02'E; el-Arish E: 31°,08'N/33°,43'E; el-Arish W: 31°,07'N/33°,41'E; el-Arish EO: 31°,07'N/33°,42'E; Cleopatra, 31°,12'N/29°,56'E; Mersa Matruh; 31°,20'N/27°,14'E
34. Ionian Sea - ITALY: Marina di Ginosola: 40°,25'N/16°,49'E; Giardini Noxos: 37°,50'N/15°,17'E; San Isidoro: 40°,09'N/17°,57'E; Torre Vado: 39°,49'N/18°,15'E; Baia Verde: 40°,00'N/18°,01'E
35. Western Mediterranean - FRANCE: Plage de Calvi: 42°,33'N/08°,46'E; Anse de Fautea: 41°,42'N/09°,24'E; Marine de Farinole: 42°,44'N/09°,20'E; Marine de Pietracorbara: 42°,50'N/09°,24'E; Sagone: 42°,06'N/08°,41'E; Ile de Jarre: 43°,11'N/05°,21'E; ITALY: Albisola Marina: 44°,18'N/08°,29'E; Framura: 44°,07'N/09°,50'E; San Remo: 43°,48'N/07°,46'E; Torre al Bagno: 43°,02'N/09°,50'E; La Biodola: 42°,48'N/10°,15'E; Cavo: 42°,51'N/10°,25'E; Pomonte: 42°,47'N/10°,06'E; San Andrea: 42°,48'N/10°,07'E; Marina Donoratico: 43°,09'N/10°,40'E; Bagno Gorgona MP: 43°,44'N/10°,16'E; Bagni Pancaldi: 43°,32'N/10°,17'E; Baia di Anzachena: 41°,08'N/09°,28'E; Calasetta: 39°,07'N/08°,21'E; Portu la Rena: 40°,55'N/08°,43'E; Capo Turri: 38°,58'N/08°,26'E; ala Pisana: 35°,30'N/12°,37'E; Lacco Ameno: 40°,45'N/13°,53'E; Bagnetielli: 40°,44'N/13°,55'E; Casamicciola: 40°,44'N/13°,54'E;

Chiaia: 40°,43'N/13°,51'E; Spiaggia degli Inglesi: 40°,45'N/13°,56'E; Spiaggia di Ischia Porto: 40°,45'N/13°,56'E; Anzio: 41°,31'N/12°,32'E; Hotel Ninfeo SSA: 41°,13'N/13°,30'E; Spiaggia di Serapo: 41°,12'N/13°,33'E; Terracina: 41°,17'N/13°,15'E; Arenella: 42°,22'N/10°,53'E; Cannelle: 42°,21'N/10°,54'E; Via Caracciolo: 40°,50'N/14°,15'E; Palazzo Donn'Anna: 40°,49'N/14°,13'E; Lido di Fusaro: 40°,50'N/14°,01'E; Licola: 40°,54'N/14°,02'E; Castel dell'Ovo: 40°,50'N/14°,16'E; Palinuro: 40°,00'N/15°,15'E; Capo di Posillipo: 40°,47'N/14°,12'E; Golfo di Pozzuoli: 40°,48'N/14°,06'E; Torregaveta: 40°,47'N/14°,02'E; Tombolo di Feniglia: 42°,24'N/11°,14'E; Mortelliccio: 42°,56'N/10°,41'E; Punta Ala: 42°,49'N/10°,44'E; P. Fetovaia: 42°,43'N/10°,08'E; Zuccale: 42°,45'N/10°,21'E; Marina di Gairo: 39°,45'N/09°,41'E; Porto Sardinia: 41°,09'N/09°,28'E; Chiaia di Luna: 40°,54'N/12°,57'E; Cala Nave: 40°,47'N/13°,36'E; Lido di Procida: 40°,44'N/14°,00'E; S.M. Navarrese: 39°,58'N/09°,41'E; San Vito lo Capo: 38°,10'N/12°,45'E

40. Gulf of Maine/Bay of Fundy - UNITED STATES OF AMERICA: Saquish Neck I: 43°,00'N/70°,40'W; Singing Beach: 42°,34'N/70°,45'W; Griffiths Head RSP: 43°,46'N/69°,43'W
41. Virginian - UNITED STATES OF AMERICA: Cape Henlopen Bight: 38°,47'N/75°,05'W; Crane's Beach: 41°,32'N/70°,41'W; Egypt Beach: 41°,45'N/70°,26'W
42. Carolinian - UNITED STATES OF AMERICA: Shackleford East: 34°,41'N/76°,38'W; Shackleford Point West: 34°,41'N/76°,39'W; DU Marine Lab: 34°,43'N/76°,40'W; Myrtle Beach: 33°,39'N/78°,55'W
43. Northern Gulf of Mexico - UNITED STATES OF AMERICA: Pine Beach: 30°,14'N/87°,44'W; Destin Beach: 30°,23'N/86°,29'W; Grayton Beach: 30°,19'N/86°,09'W; Pensacola Beach: 30°,17'N/87°,08'W; St. George Island E: 29°,41'N/84°,44'W; St. George Island W: 29°,37'N/84°,52'W.
63. Bahamian - UNITED STATES OF AMERICA: Little Duck Key: 24°,40'N/80°,13'W
64. Eastern Caribbean - THE CARIBBEAN ISLANDS: Magens Bay: 18°,22'N/64°,55'W; Lindbergh Bay: 18°,20'N/64°,58'W; Muller Bay: 18°,20'N/64°,51'W
68. Western Caribbean - MEXICO: Cancún Island: 21°,05'N/86°,47'W
70. Floridian - UNITED STATES OF AMERICA: Anna Marie Inside: 27°,31'N/82°,44'W ; Delnor-Wiggins SRA: 26°,17'N/81°,49'W; Egmont Key NE: 27°,35'N/82°,45'W; Egmont Key NW: 29°,13'N/85°,24'W; Egmont Key SE: 27°,35'N/82°,45'W; Englewood Beach: 26°,57'N/82°,23'W; Gasparilla Island PM: 26°,43'N/82°,15'W; Gasparilla Island RA

26°,44'N/82°,15'W; Honeymoon Key O: 28°,03'N/82°,49'W; Mullet Key NO: 27°,38'N/82°,44'W; Venice Beach: 27°,05'N/82°,23'W; Adams Key: 25°,24'N/80°,14'W; Elliott Key Dock: 25°,26'N/80°,12'W; Bahia Honda Key SE: 24°,39'N/81°,15'W; Bahia Honda Key NW: 24°,39'N/81°,16'W; Big Pine Key STB: 24°,39'N/81°,20'W; Sombrero Beach: 24°,41'N/81°,05'W.

87. Northern and Central Red Sea - EGYPT: Daghashland: 29°,26'N/32°,45'E; Nuweiba: 28°,58'N/34°,39'E; Sharm el-Sheikh: 27°,50'N/34°,15'E; Uyun Musa: 29°,52'N/32°,38'E; ISRAEL: Kiryat Yam: 31°,52'N/35°,03'E.

93. Central Somali Coast - SOMALIA: Gesira: 01°,57'N/45°,11'W

152. Hawaii - UNITED STATES OF AMERICA: Kaiona Beach: 21°,19'N/157°,41'W.

171. Guayaquil - ECUADOR: Jambeli Island O: 02°,14'S/80°,14'W

180. Southeastern Brazil - BRAZIL: Castelhanos Beach: 23°,51'S/45°,17'W; Grande Beach: 23°,51'S/45°,25'W; Segredo Beach: 23°,49'S/45°,25'W

Aspidiophorus tentaculatus Wilke, 1954

Terra typica: Capo di Posillipo, Napoli, Campania, Italy: 40°,47'N/14°,12'E

Record numbers: GREECE: (4); ITALY: (7); CAYMAN ISLAND: (1); EGYPT: (7); ISRAEL: (6); UNITED STATES OF AMERICA: (6); SOMALIA: (1); BRAZIL (3); total: Wo: (32); Br: (3)

31. Aegean Sea - GREECE: Monolithos: 36°,20'N/25°,29'E; Perissa: 36°,16'N/25°,27'E; Ierissos: 40°,22'N/23°,52'E; Vai: 35°,14'N/26°,16'E

35. Western Mediterranean - ITALY: Via Caracciolo: 40°,50'N/14°,15'E; Castel dell'Ovo: 40°,50'N/14°,16'E; Capo di Posillipo: 40°,47'N/14°,12'E; Villa Rosebery: 40°,47'N/14°,12'E; Casamicciola: 40°,44'N/13°,54'E; Chiaia: 40°,43'N/13°,51'E; Cala Scirocco: 42°,20'N/10°,20'E

65. Greater Antilles - CAYMAN ISLAND: Grape Tree Bay 19°,41'N/ 80°03'W

87. Northern and Central Red Sea - EGYPT: Giftun IsSE: 27°,10'N/33°,57'E; Main Beach RM: 27°,44'N/34°,12'E; Middle Garden: 27°,54'N/34°,21'E; Moon Beach: 29°,14'N/32°,53'E; Moon Valley: 27°,15'N/33°,48'E; Ras Sudr: 29°,36'N/32°,40'E; Tareef el-Reeh S: 28°,49'N/34°,36'E; ISRAEL: Coral Beach M2: 29°,30'N/34°,55'E; Coral Beach M3: 29°,30'N/34°,55'E; Coral Beach M4: 29°,30'N/34°,55'E; Coral Beach M5: 29°,30'N/34°,55'E; Coral Beach N1: 29°,30'N/34°,55'E; Princess Hotel: 29°,29'N/34°,54'E

70. Floridian - UNITED STATES OF AMERICA: Monroe - Bahia Honda Key SE: 24°,39'N/81°,15'W; Bahia Honda Key NW: 24°,39'N/81°,16'W; Crandon Park N: 25°,43'N/80°,09'W; Crandon Park Outside: 25°,43'N/80°,09'W; Elliott Key Dock: 25°,26'N/80°,12'W; Matheson Hammock Beach: 25°,40'N/80°,15'W
93. Central Somali Coast - SOMALIA: Gesira: 01°,57'N/45°,11'W
180. Southeastern Brazil - BRAZIL: Prumirim Island: 23°,21'S/44°,56'W; Vermelha Beach: 23°,25'S/45°,02'W; Fome Beach: 23°44'27.9"S 45°16'00.9"W

Genus *Chaetonotus* Ehrenberg, 1830

Chaetonotus (Chaetonotus) apechochaetus Hummon, Balsamo and Todaro, 1992

Terra typica: Marina di Ginosa, Taráto, Puglia, Italy: 40°,25'N/16°,49'E

Record numbers: ITALY: (4); GREECE: (10); CYPRUS: (2); EGYPT: (8); ISRAEL: (4); FRANCE: (27); BRAZIL: (3); total: Wo: (55); Br: (3)

30. Adriatic Sea - ITALY: Costa N-O: 42°,08'N/15°,31'E; 42°,08'N/15°,31'E
31. Aegean Sea - GREECE: Akroteri White: 36°,17'N/25°,21'E; Monolithos: 36°,20'N/25°,29'E; Kehres: 37°,55'N/23°,01'E; Loutsas: 37°,56'N/24°,01'E; Varkiza: 37°,48'N/23°,48'E; Sani: 40°,05'N/23°,18'E Ialiosos: 36°,23'N/28°,10'E; Lindos: 36°,04'N/28°,06'E; Tsambika: 36°,12'N/28°,09'E; Matala: 34°,59'N/24°,45'E
32. Levantine Sea - CYPRUS: Agia Napa: 34°,58'N/33°,59'E; Yeroskipos (=Geroskipos): 34°,43'N/32°,25'E; EGYPT: el-Arish EO: 31°,07'N/33°,42'E; Cleopatra: 31°,12'N/29°,56'E; ISRAEL: Coral Beach M: 29°,30'N/34°,55'E; Coral Beach N1: 29°,30'N/34°,55'E; North Beach: 29°,32'N/34°,57'E; Princess Hotel: 29°,29'N/34°,54'E
34. Ionian Sea - ITALY: Marina di Ginosa 40°,25'N/16°,49'E; Torre San Giovanni: 39°,53'N/18°,07'E
35. Western Mediterranean - FRANCE: Plage de Calvi: 42°,33'N/08°,46'E; Anse de Fautea: 41°,42'N/09°,24'E; Marine de Farinole: 42°,44'N/09°,20'E; Plage du Padulone: 42°,06'N/09°,33'E; Sagone: 42°,06'N/08°,41'E; ITALY: Torre al Bagno: 43°,02'N/09°,50'E; Cala della Mortola: 43°,04'N/09°,50'E; Seno della Perruccia: 43°,02'N/09°,47'E; Cavo: 42°,51'N/10°,25'E; San Andrea: 42°,48'N/10°,07'E; Genova: 44°,25'N/08°,56'E; San Remo: 43°,48'N/07°,46'E; Isola Gallinara: 44°,02'N/08°,17'E; Bagno Gorgona MP: 43°,44'N/10°,16'E; Marina di Pisa: 43°,44'N/10°,16'E; Baia di Anzachena: 41°,08'N/09°,28'E; Masua: 39°,19'N/09°,35'E; Baia di Santa Reparata: 41°,15'N/09°,09'E; Punta Braccetto: 36°,49'N/14°,28'E; Porto Palo: 37°,35'N/12°,53'E;

- Punta Ala: 42°,49'N/10°,44'E; Cannelle: 42°,21'N/10°,54'E; Punta del Capel Rosso: 42°,19'N/10°,55'E ; Casamicciola: 40°,44'N/13°,54'E; Spiaggia degli Inglesi: 40°,45'N/13°,56'E; Cala Nave: 40°,47'N/13°,36'E; Lido di Procida: 40°,44'N/14°,00'E
87. Northern and Central Red Sea - EGYPT: Shaab Abu Ramada 1: 27°,13'N/33°,52'E; Shaab Abu Ramada 2: 27°,13'N/33°,52'E; Shaab Abu Ramada 3: 27°,13'N/33°,52'E; M Bareika N: 27°,46'N/34°,12'E; Giftun IsSE: 27°,10'N/33°,57'E; Moon Valley: 27°,15'N/33°,48'E
180. Southeastern Brazil - BRAZIL: Prumirim Island: 23°,21'S/44°,56'W; Segredo Beach: 23°,49'S/45°,25'W; Rancho Beach: 23°20'55.0"S 44°43'15.7"W

Chaetonotus (Schizochaetonotus) atrox Wilke, 1954

Terra typica: Via Caracciolo, Napoli, Campania, Italy: 40°,50'N/14°,15'E

Record numbers: DENMARK: (1); GERMANY: (3); SWEDEN: (1); BRITISH ISLES: (1); WALES: (1); ENGLAND: (2); FRANCE: (6); PORTUGAL: (1); ITALY: (37); GREECE: (11); CYPRUS: (2); EGYPT: (21); ISRAEL: (3); UNITED STATES OF AMERICA: (13); INDIA: (8); JAPAN: (3); BRAZIL: (4); total: Wo: (114); Br: (4)

25. North Sea - DENMARK: Romo: 55°,04'N/08°,33'E; GERMANY: Felswatt: 54°,11'N/07°,51'E; Litoral station: 55°,01'N/08°,26'E; Uthörn: 55°,02'N/08°,26'E ; SWEDEN: Gulmarsfjord: 58°,20'N/11°,30'E
26. Celtic Seas - BRITISH ISLES: Corbiere Point: 49°,10'N/02°,16'W; WALES: Porth Tre Castell: 53°,11'N/04°,34'W; ENGLAND: Bar Point: 49°,56'N/06°,18'W; Old Quay Flats: 49°,57'N/06°,17'W; FRANCE: Ile de Batz: 48°,44'N/04°,00'W; Banc de Duslen/Pighet: 48°,43'N/03°,58'W; Aber de Roscoff: 48°,42'N/04°,00'W
29. Azores Canaries Madeira - PORTUGAL: Porto Pim: 38°,30'N/28°,17'W
30. Adriatic Sea - ITALY: Punta Falconetto: 42°,08'N/15°,31'E; Foce dell'Isonzo: 45°,45'N/13°,31'E; Numana: 43°,25'N/13°,36'E; San Cataldo: 40°,22'N/18°,18'E; Grotto della Principessa: 39°,48'N/18°,22'E; Termoli: 42°,00'N/14°,59'E; Grotta delle Viole: 42°,06'N/15°,29'E
31. Aegean Sea - GREECE: Akroteri White: 36°,17'N/25°,21'E; Perissa: 36°,16'N/25°,27'E; Kehres: 37°,55'N/23°,01'E; Loutsas: 37°,56'N/24°,01'E; Varkiza: 37°,48'N/23°,48'E; Lindos: 36°,04'N/28°,06'E; Agios Minas: 36°,21'N/27°,57'E; Tsambika: 36°,12'N/28°,09'E; Makryalos: 35°,02'N/25°,57'E; Matala: 34°,59'N/24°,45'E; Vai: 35°,14'N/26°,16'E.

32. Levantine Sea - CYPRUS: Coral Bay: 34°,50'N/32°,21'E; Yeroskipos (=Geroskipos): 34°,43'N/32°,25'E; EGYPT: el-Arish E: 31°,08'N/33°,43'E; el-Arish W: 31°,07'N/33°,41'E; el-Arish EO: 31°,07'N/33°,42'E; Bir Mesud: 31°,14'N/29°,58'E; Boghoush W: 31°,16'N/27°,49'E; Cleopatra: 31°,12'N/29°,56'E; Mamura: 31°,17'N/30°,01'E; Mersa Matruh: 31°,20'N/27°,14'E; Riese: 31°,08'N/33°,44'E; ISRAEL: Coral Beach M3: 29°,30'N/34°,55'E; Coral Beach M4: 29°,30'N/34°,55'E; Coral Beach N1: 29°,30'N/34°,55'E
34. Ionian Sea - ITALY: Brancaleone: 37°,58'N/16°,07'E; Torre Vado: 39°,49'N/18°,15'E; Baia Verde: 40°,00'N/17°,59'E
35. Western Mediterranean - FRANCE: Plage de Calvi: 42°,33'N/08°,46'E; Moriani Plage: 42°,22'N/09°,31'E; Ile Riou: 43°,09'N/05°,22'E; ITALY: Albisola Marina: 44°,18'N/08°,29'E; Genova: 44°,25'N/08°,56'E; San Remo: 43°,48'N/07°,46'E; Bagno Gorgona MP: 43°,44'N/10°,16'E; Secche delle Meloria: 43°,32'N/10°,16'E; Marina di Pisa: 43°,44'N/10°,16'E; Seno della Perruccia: 43°,02'N/09°,47'E; Sardinia - Calasetta: 39°,07'N/08°,21'E; Capo Turri: 38°,58'N/08°,26'E; Bagnetielli: 40°,44'N/13°,55'E; Casamicciola: 40°,44'N/13°,54'E; Chiaia: 40°,43'N/13°,51'E; Citara: 40°,44'N/13°,54'E; Spiaggia degli Inglesi: 40°,45'N/13°,56'E; Via Caracciolo: 40°,50'N/14°,15'E; Cuma: 40°,52'N/14°,01'E; Palazzo Donn'Anna: 40°,49'N/14°,13'E; Paestum: 40°,25'N/14°,58'E; Palinuro: 40°,00'N/15°,15'E; Capo di Posillipo: 40°,47'N/14°,12'E; Torregaveta: 40°,47'N/14°,02'E; Punta del Fenaio: 42°,24'N/10°,53'E; Tombolo di Feniglia: 42°,24'N/11°,14'E; Mortelliccio: 42°,56'N/10°,41'E; Cala Nave: 40°,47'N/13°,36'E; Porto Sardinia: 41°,09'N/09°,28'E; Spiaggia di Serapo: 41°,12'N/13°,33'E
41. Virginian - UNITED STATES OF AMERICA: Ship Bottom: 39°,38'N/74°,11'W
43. Northern Gulf of Mexico - UNITED STATES OF AMERICA: FSU Marine Lab: 29°,50'N/84°,34'W; Honeymoon Key O: 28°,03'N/82°,49'W; Panama City Beach: 30°,06'N/85°,46'W; Cape San Blas SW: 29°,40'N/85°,23'W; St. George Island E: 29°,41'N/84°,44'W; St. George Island W: 29°,37'N/84°,52'W.
70. Floridian - UNITED STATES OF AMERICA: - Miami Beach: 25°,47'N/80°,07'W; Wiggins SRA: 26°,17'N/81°,49'W; Crandon Park Outside: 25°,43'N/80°,09'W; Elliott Key Dock: 25°,26'N/80°,12'W; Sands Key: 25°,30'N/80°,11'W; Duvall St. Coarse: 24°,35'N/81°,50'W

87. Northern and Central Red Sea - EGYPT: Shaab Abu Ramada 2: 27°,13'N/33°,52'E; Sharm el-Arab O: 26°,03'N/33°,54'E; Wadi `Araba: 29°,08'N/32°,39'E; M. Bareika W: 27°,45'N/34°,12'E; Giftun IsSE: 27°,10'N/33°,57'E; Giftun VSI: 27°,10'N/33°,49'E; Giftun VSO: 27°,10'N/33°,49'E; Moon Valley: 27°,15'N/33°,48'E; Na'ama Bay S: 27°,53'N/34°,19'E; Port Bay, Sharm: 27°,50'N/34°,14'E; Sharm el-Sheikh: 27°,50'N/34°,15'E; Tareef el-Reeh: 28°,50'N/34°,36'E; ISRAEL: Coral Beach M3: 29°,30'N/34°,55'E; Coral Beach M4: 29°,30'N/34°,55'E; Coral Beach N1: 29°,30'N/34°,55'E
105. Maldives – INDIA: Kavaratti Island: 10°,33'N/72°,38'E; Minicoy Island: 8°,17'N/73°,04'E
107. Eastern India - INDIA: Bahuda Estuary: 19°,30'N/84°,45'E; Gopalpur Beach: 19°,15'N/84°,55'E; Bhilimilipatnam: 17°,44'N/83°,23'E; Light House Point #5: 17°,41'N/83°,17'E
109. Andaman and Nicobar Islands – INDIA: Car Nicobar - Unassigned: 13°N/93°E; Hut Bay: 10°,38'N/92°,33'E
121. South Kuroshio - JAPAN: Iriomote Jima Sta. 2: 24°,10'N/123°,53'E; Ishigaki: 24°,09'N/124°,03'E; Okinawa Sta. 9: 26°,12'N/127°,39'E
180. Southeastern Brazil - BRAZIL: Castelhanos Beach: 23°,51'S/45°,17'W; Prumirim Island: 23°,22'S/44°,57'W; Vermelha Beach: 23°,25'S/45°,02'W; Segredo Beach: 23°,37'S/45°,23'W

Chaetonotus (Schizochaetonotus) dispar Wilke, 1954

Terra typica: Mergellina, Napoli, Campania, Italy: 40°,50'N/14°,14'E

Record numbers: FRANCE: (1); SCOTLAND: (1); FRANCE: (2); ITALY: (57); UNITED STATES OF AMERICA: (15); THE CARIBBEAN ISLANDS: (1) BRAZIL: (3); total: Wo: (77); Br: (3)

26. Celtic Seas - FRANCE: Ile Callot W: 48°,40'N/03°,56'W; SCOTLAND: Laggan: 56°,51'N/05°,49'W
30. Adriatic Sea - FRANCE: Marine de Pietracorbara: 42°,50'N/09°,24'E; Ile de Jarre: 43°,11'N/05°,21'E; ITALY: Alimini: 40°,12'N/18°,26'E; San Cataldo: 40°,22'N/18°,18'E; Punta Falconetto: 42°,08'N/15°,31'E; Fosse dell'Isonzo: 45°,45'N/13°,31'E; Miramare: 45°,41'N/13°,43'E; Cala Spino: 42°,07'N/15°,30'E
34. Ionian Sea - ITALY: Marina di Ginosa: 40°,25'N/16°,49'E; San Isidoro: 40°,09'N/17°,57'E; 40°,13'N/17°,54'E; Torre Lapillo: 40°,16'N/17°,51'E; Torre Vado:

39°,49'N/18°,15'E; Giardini Noxos: 37°,50'N/15°,17'E; Rada di Portopalo: 36°,40'N/15°,07'E; Grotta delle Viole: 42°,06'N/15°,29'E

35. Western Mediterranean - ITALY: Torre al Bagno: 43°,02'N/09°,50'E; Punta di Civitata: 43°,01'N/09°,49'E; Cala della Mortola: 43°,04'N/09°,50'E; Seno della Perruccia: 43°,02'N/09°,47'E; Punta del Recisello: 43°,03'N/09°,48'E; Cala dello Zurletto: 43°,03'N/09°,51'E; La Biodola: 42°,48'N/10°,15'E; Cavo: 42°,51'N/10°,25'E; San Andrea: 42°,48'N/10°,07'E; Bagno Gorgona MP: 43°,44'N/10°,16'E; Secche delle Meloria: 43°,32'N/10°,16'E; Bagni Pancaldi: 43°,32'N/10°,17'E; Spiaggia dei Conigli: 35°,30'N/12°,37'E; Cala Pisana: 35°,30'N/12°,37'E; Torre Corsari: 39°,41'N/08°,27'E; Golfo di Dragunara: 40°,35'N/08°,11'E; Lacco Ameno: 40°,45'N/13°,53'E; Casamicciola: 40°,44'N/13°,54'E; Chiaia: 40°,43'N/13°,51'E; Citara: 40°,44'N/13°,54'E; Grotta del Mago: 40°,32'N/14°,04'E; Ansedonia: 42°,24'N/11°,17'E; Bagnara: 41°,03'N/13°,53'E; Via Caracciolo: 40°,50'N/14°,15'E; Mergellina: 40°,50'N/14°,14'E; Castel dell'Ovo: 40°,50'N/14°,16'E; Paestum: 40°,25'N/14°,58'E; Palinuro: 40°,00'N/15°,15'E; Capo di Posillipo: 40°,47'N/14°,12'E; Golfo di Pozzuoli: 40°,48'N/14°,06'E; Villa Rosebery: 40°,47'N/14°,12'E; Torregaveta: 40°,47'N/14°,02'E; Marina di Campo: 42°,44'N/10°,17'E; P. Fetovaia: 42°,43'N/10°,08'E; Zuccale: 42°,45'N/10°,21'E; Cannelle: 42°,21'N/10°,54'E; Cala Gemelle: 42°,19'N/10°,18'E; Cala Maestra: 42°,21'N/10°,17'E; Cala Mendolina: 42°,19'N/10°,17'E; Lido di Procida: 40°,44'N/14°,00'E ; San Vito lo Capo: 38°,10'N/12°,45'E; San Fernando: 38°,30'N/15°,55'E; Cala Scirocco: 42°,20'N/10°,20'E; Spiaggia di Serapo: 41°,12'N/13°,33'E
41. Virginian - UNITED STATES OF AMERICA: Griffiths Head RSP: 43°,46'N/69°,43'W
43. Northern Gulf of Mexico - UNITED STATES OF AMERICA: Pine Beach: 30°,14'N/87°,44'W; Cape Henlopen Bight: 38°,47'N/75°,05'W; Okaloosa - Destin Beach: 30°,23'N/86°,29'W; Grayton Beach: 30°,19'N/86°,09'W; Navarre Beach: 30°,16'N/86°,55'W; Panama City Beach: 30°,06'N/85°,46'W; Pensacola Beach: 30°,17'N/87°,08'W
64. Eastern Caribbean - THE CARIBBEAN ISLANDS: Little Lameshur Bay: 18°,19'N/64°,44'W
70. Floridian - UNITED STATES OF AMERICA: Anna Marie Inside: 27°,31'N/82°,44'W; Adams Key: 25°,24'N/80°,14'W; Crandon Park N: 25°,43'N/80°,09'W; Crandon Park

Inside: 25°,43'N/80°,09'W; Crandon Park Outside: 25°,43'N/80°,09'W; Elliott Key Dock: 25°,26'N/80°,12'W; Bahia Honda Key NW: 24°,39'N/81°,16'W

180. Southeastern Brazil - BRAZIL: Belga: 23°,52'S/45°,26'W; P. Grande: 23°,51'S/45°,25'W; Vermelha Beach: 23°,11'S/44°,38'W

Chaetonotus (Schizochaetonotus) neptuni Wilke, 1954

Terra typica: Capo di Posillipo, Napoli, Campania, Italy; 40°,47'N/14°,12'E

Record numbers: BELGIUM: (1); FRANCE: (3); GREECE: (4); CYPRUS: (1); EGYPT: (11); ITALY: (30); UNITED STATES OF AMERICA:(4); BRAZIL: (3); total: Wo: (54); Br: (3)

25. North Sea - BELGIUM: North Sea 430: 51°,32'N/02°,40'E

26. Celtic Seas - FRANCE: Banc de Duslen/Pighet: 48°,43'N/03°,58'W; Basse Plate: 48°,44'N/04°,02'W

30. Adriatic Sea - ITALY: Grotto di Cala Corvino: 40°,58'N/17°,18'E; San Cataldo: 40°,22'N/18°,18'E; Torre Guaceto: 40°,43'N/17°,48'E; Cala Spino: 42°,07'N/15°,30'E

31. Aegean Sea - GREECE: Glystra: 36°,02'N/28°,00'E; Ialiosos: 36°,23'N/28°,10'E; Lindos: 36°,04'N/28°,06'E; Matala: 34°,59'N/24°,45'E

32. Levantine Sea - CYPRUS: Coral Bay: 34°,50'N/32°,21'E; EGYPT: Abu Qir: 31°,18'N/30°,02'E; Cleopatra: 31°,12'N/29°,56'E; Mersa Matruh: 31°,20'N/27°,14'E

34. Ionian Sea - ITALY: S.M. di Leuca: 39°,47'N/18°,18'E; San Isidoro: 40°,09'N/17°,57'E; Torre Vado: 39°,49'N/18°,15'E

35. Western Mediterranean - ITALY: Torre al Bagno: 43°,02'N/09°,50'E; Punta del Recisello: 43°,03'N/09°,48'E; Porto Vecchio: 43°,04'N/09°,50'E; Genova: 44°,25'N/08°,56'E; Pomonte: 42°,47'N/10°,06'E; Bosa Marina: 40°,17'N/08°,29'E; Calasetta: 39°,07'N/08°,21'E; Golfo di Dragunara: 40°,35'N/08°,11'E; Portu la Rena: 40°,55'N/08°,43'E; San Teodoro: 40°,47'N/09°,41'E; Cala Pisana: 35°,30'N/12°,37'E; Punta Ala 42°,49'N/10°,44'E; Lacco Ameno: 40°,45'N/13°,53'E; Grotta delle Formiche: 40°,54'N/14°,10'E; Spiaggia degli Inglesi: 40°,45'N/13°,56'E; Via Caracciolo: 40°,50'N/14°,15'E; Donn'Anna: 40°,49'N/14°,13'E; Palinuro: 40°,00'N/15°,15'E; Capo di Posillipo: 40°,47'N/14°,12'E; Punta del Fenaio: 42°,24'N/10°,53'E; Cala Liberotto: 40°,26'N/09°,50'E; Cala Nave: 40°,47'N/13°,36'E; Zuccale: 42°,45'N/10°,21'E. FRANCE: Sagone: 42°,06'N/08°,41'E

42. Carolinian - UNITED STATES OF AMERICA: Cape Hatteras Sta.5: 34°,10'N/76°,39'W;
Cape Hatteras Sta.9: 34°,34'N/76°,40'W
70. Floridian - UNITED STATES OF AMERICA: Egmont Key SE: 27°,35'N/82°,45'W;
Gasparilla Island PM: 26°,43'N/82°,15'W
87. Northern and Central Red Sea - EGYPT: Daghashland: 29°,26'N/32°,45'E; Giftun IsSE:
27°,10'N/33°,57'E; Giftun VSO: 27°,10'N/33°,49'E; Middle Garden: 27°,54'N/34°,21'E;
Moon Valley: 27°,15'N/33°,48'E; Na'ama Bay N: 27°,53'N/34°,19'E; Nabq S:
28°,04'N/34°,25'E; Ras Nasrani: 27°,56'N/34°,23'E
180. Southeastern Brazil - BRAZIL: Castelhanos Beach: 23°,51'S/45°,17'W; Fome Beach:
23°44'27.9"S/45°16'00.9"W; Prumirim Island: 23°,21'S/44°,56'W

Genus *Halichaetonotus* Remane, 1936

Halichaetonotus decipiens (Remane, 1926)

Terra typica: Kiel, Germany: 54°N/10°E

Record numbers: FRANCE: (11); GERMANY: (2); ITALY: (2); GREECE: (1); EGYPT: (7);
UNITED STATES OF AMERICA: (3); BULGARIA: (1); ROMANIA: (2); BRAZIL:
(5); total: Wo: (29); Br: (5)

25. North Sea - FRANCE: Ambleteuse: 50°,48'N/01°,35'E; Hardelot: 50°,38'N/01°,34'E; Le
Hourdel: 50°,12'N/01°,31'E; Onival: 50°,04'N/01°,23'E; Sangatte: 50°,56'N/01°,46'E;
Wissant: 50°,53'N/01°,38'E; Courseules: 49°,18'N/00°,28'W; Luc-sur-Mer:
49°,16'N/00°,21'W; GERMANY: Felswatt of Hlgoland: 54°,11'N/07°,51'E; Kieler
Bucht: 54°N/10°E
26. Celtic Seas - FRANCE: Ile Callot W: 48°,40'N/03°,56'W
27. South European Atlantic Shelf - FRANCE: Montalivet: 45°,26'N/01°,10'W
30. Adriatic Sea - ITALY: Torre Fortore: 41°,54'N/15°,21'E; Marche - Numana:
43°,25'N/13°,36'E
31. Aegean Sea - GREECE: Sitia: 35°,11'N/26°,06'E
32. Levantine Sea - EGYPT: Cleopatra: 31°,12'N/29°,56'E; Mamura: 31°,17'N/30°,01'E; Mersa
Matruh: 31°,20'N/27°,14'E; Fâid: 30°,19'N/32°,18'E
35. Western Mediterranean - FRANCE: Marine de Pietracorbara: 42°,50'N/09°,24'E; ITALY:
Punta del Recisello: 43°,03'N/09°,48'E; Cala Pisana: 35°,30'N/12°,37'E; Fiumicino:
41°,47'N/12°,13'E; Pozzuoli: 40°,50'N/14°,06'E

40. Gulf of Maine/Bay of Fundy - UNITED STATES OF AMERICA: Plum Island SE: 42°,42'N/70°,46'W; Plum Island SW: 42°,42'N/70°,47'W
43. Northern Gulf of Mexico - UNITED STATES OF AMERICA: Padre Island S: 26°,06'N/97°,09'W
44. Black Sea: BULGARIA: Varna: 43°,12'N/27°,57'E; ROMANIA: Constanta: 44°,10'N/28°,39'E; Mamia: 44°,15'N/28°,37'E
87. Northern and Central Red Sea - EGYPT: Bareika N: 27°,46'N/34°,12'E; M Bareika W: 27°,45'N/34°,12'E; Nabq: 28°,05'N/34°,25'E
180. Southeastern Brazil - BRAZIL: Castelhanos Beach: 23°,51'S/45°,17'W; Grande Beach 23°,51'S/45°,25'W; Praia de Siriuba: 23°,45'S/45°,20'W; Praia Martim de Sá: 23°,37'S/45°,23'W; Segredo Beach: 23°,49'S/45°,25'W

Halichaetonotus euromarinus Hummon & Todaro 2010

Terra typica: Uthörn, Island Sylt, Germany: 55°,02'N/08°,26'E

Record numbers: GERMANY: (5); BELGIUM: (3); CHANNEL ISLES: (5); ENGLAND: (12); FRANCE: (3); IRELAND: (8); WALES: (4); SCOTLAND: (16); ISLE OF MAN: (1); FRANCE: (9); ITALY: (29); GREECE: (14); CYPRUS: (2); EGYPT: (17); ISRAEL: (10); UNITED STATES OF AMERICA: (29); BRAZIL: (2); total: Wo: (167); Br: (2)

25. North Sea - GERMANY: Lister Ley: 55°,01'N/08°,26'E; Munkmarsch: 54°,54'N/08°,22'E; Uthörn: 55°,02'N/08°,26'E; Lister Tief: 55°,04'N/08°,20'E; Loreley Bank: 54°,12'N/08°,00'E ; BELGIUM: Mariakerke: 51°,13'N/02°,53'E; Oostduinkerke: 51°,06'N/02°,34'E; Zwin: 51°,19'N/03°,21'E; CHANNEL ISLES: Gorey: 49°,11'N/02°,02'W; Greve du Lecq: 49°,14'N/02°,12'W; Ouaisne Bay: 49°,10'N/02°,11'W; Vazon Bay: 49°,28'N/02°,36'W; Petit Point: 49°,25'N/02°,32'W; ENGLAND: Brancaster: 52°,58'N/00°,29'E; Coresand Buoy: 50°,29'N/04°,09'W; Cove: 49°,53'N/06°,20'W; Hunstanton: 52°,56'N/00°,19'E; Paignton: 50°,23'N/03°,32'W; Seaton Carew: 54°,39'N/01°,11'W; Stoup Beck: 54°,26'N/00°,32'W; Thorp Bay: 51°,30'N/00°,40'E; Tynemouth: 55°,01'N/01°,26'W; Walton on the Naze: 51°,50'N/01°,07'E; Whitsand Bay W: 50°,19'N/04°,17'W; Whitsand Bay E: 50°,18'N/04°,14'W
26. Celtic Seas - FRANCE: Ambleteuse: 50°,48'N/01°,35'E; Courseules: 49°,18'N/00°,28'W; Banc de Duslen/Pighet: 48°,43'N/03°,58'W; IRELAND: Ballyrisode Strand: 51°,30'N/09°,39'W; Castle Gregory: 52°,15'N/10°,02'W; Inch Strand:

- 52°,07'N/09°,59'W; Keem Strand: 53°,57'N/10°,11'W; Trawmore Strand: 53°,57'N/10°,03'W; Waterville: 51°,50'N/10°,13'W; WALES: Borth: 52°,28'N/03°,56'W; Llanbedrog: 52°,28'N/03°,56'W; Morfa Nefyn: 52°,56'N/04°,39'W; Oxwich Beach: 51°,32'N/04°,04'W; SCOTLAND: Achnahaird: 58°,04'N/05°,18'W; Balnakeil: 58°,34'N/04°,43'W; Clashnessie: 58°,13'N/05°,20'W; Cruden Bay: 57°,24'N/01°,51'W; Farr Beach: 58°,31'N/04°,12'W; Firemore Beach A: 57°,49'N/05°,41'W; Firemore Beach D: 57°,49'N/05°,41'W; Gruinard Bay: 57°,51'N/05°,28'W; Irvine Bay A: 55°,37'N/04°,44'W; Lunan Bay: 56°,37'N/02°,30'W; Mellon Udrigle: 57°,53'N/05°,34'W; Oldshoremore: 58°,28'N/05°,08'W; Portlogan: 54°,43'N/04°,57'W; Rattray Head: 57°,34'N/01°,50'W; East Tongue: 58°,30'N/04°,22'W; Turnberry: 55°,18'N/04°,50'W; ISLE OF MAN: Port Erin N: 54°,05'N/04°,46'W; NORTHERN IRELAND: Glenariffe: 55°,03'N/06°,02'W; Whitepark Bay: 55°,14'N/06°,24'W
27. South European Atlantic Shelf - FRANCE: Plage d'Eyrac: 44°,39'N/01°,10'W; L'Herbe: 44°,42'N/01°,15'W; Petit Nice: 44°,33'N/01°,17'W; Le PiQuay: 44°,42'N/01°,15'W; Pylasur-Mer: 44°,38'N/01°,13'W
30. Adriatic Sea - ITALY: Grotto della Principessa: 39°,48'N/18°,22'E; Alberoni: 45°,21'N/12°,19'E; Eraclea Mare: 45°,32'N/12°,45'E; Foce dell'Isonzo: 45°,45'N/13°,31'E; Bibione: 45°,37'N/13°,02'E; Miramare: 45°,41'N/13°,43'E; Lido Porto Nuovo: 41°,51'N/16°,11'E; San Cataldo: 40°,22'N/18°,18'E; Siponto: 41°,37'N/15°,54'E; Vieste: 41°,52'N/16°,10'E
31. Aegean Sea - GREECE: Akroteri Red: 36°,17'N/25°,22'E; Monolithos: 36°,20'N/25°,29'E; Kehres: 37°,55'N/23°,01'E; Krassa (=Banana): 39°,08'N/23°,23'E; Loutsas: 37°,56'N/24°,01'E; Marathon: 38°,08'N/24°,02'E; Sani: 40°,05'N/23°,18'E; Tripiti: 40°,21'N/23°,53'E; Vourvourou: 40°,12'N/23°,47'E; Ierissos: 40°,22'N/23°,52'E; 35°,21'N/24°,19'E; Matala: 34°,59'N/24°,45'E; Pachia Ammos: 35°,06'N/25°,48'E; Plakias: 35°,11'N/24°,23'E; Tsambika: 36°,12'N/28°,09'E
32. Levantine Sea - CYPRUS: Agia Napa: 34°,58'N/33°,59'E; Coral Bay: 34°,50'N/32°,21'E; EGYPT: Aghiba: 31°,23'N/27°,00'E; Aida Hotel: 30°,50'N/29°,15'E; el-Arish E: 31°,08'N/33°,43'E; el-Arish W: 31°,07'N/33°,41'E; el-Arish EO: 31°,07'N/33°,42'E; Atic Hotel: 30°,48'N/29°,03'E; Betash ('Agami): 31°,06'N/29°,43'E; Bir Mesud: 31°,14'N/29°,58'E; Boghoush E: 31°,16'N/27°,49'E; Green Beach: 31°,03'N/29°,41'E; Hannoville ('Agami): 31°,06'N/29°,43'E; Mamura: 31°,17'N/30°,01'E; Marakia Resort: 30°,54'N/29°,29'E; Mersa Matruh: 31°,20'N/27°,14'E; Obacid: 31°,24'N/27°,02'E; Abd

el'Rahman: 30°,59'N/28°,42'E; Riese: 31°,08'N/33°,44'E; ISRAEL: Ahziv: 33°,02'N/35°,05'E; Ashkelon: 31°,40'N/34°,34'E; Ashdod: 31°,48'N/34°,38'E; Carmel TN: 32°,43'N/34°,56'E; Carmel TS: 32°,43'N/34°,56'E; Netanya N: 32°,19'N/34°,51'E; Nitzanim: 31°,44'N/34°,36'E; Palmachim N: 31°,53'N/34°,41'E; Palmachim S: 31°,53'N/34°,41'E; Tel Aviv: 32°,04'N/34°,45'E

35. Western Mediterranean - FRANCE: Marine de Farinole: 42°,44'N/09°,20'E ITALY: La Biodola: 42°,48'N/10°,15'E; Diano Marina: 43°,54'N/08°,05'E; Punta del Recisello: 43°,03'N/09°,48'E; Manfria: 37°,06'N/14°,06'E; Porto Palo: 37°,35'N/12°,53'E; Cala Sabina: 41°,02'N/09°,33'E; Baia di Santa Reparata: 41°,15'N/09°,09'E; Bagnara 41°,03'N/13°,53'E; Lido di Fusaro: 40°,50'N/14°,01'E; Paestum: 40°,25'N/14°,58'E; Golfo di Pozzuoli: 40°,48'N/14°,06'E; Torregaveta: 40°,47'N/14°,02'E; Casamicciola: 40°,44'N/13°,54'E; Chiaia: 40°,43'N/13°,51'E; Mortelliccio: 42°,56'N/10°,41'E; Porto Sardinia: 41°,09'N/09°,28'E; Ladispoli: 41°,57'N/12°,03'E; Torre Scissura: 41°,14'N/13°,29'E; Spiaggia di Serapo: 41°,12'N/13°,33'E
40. Gulf of Maine/Bay of Fundy - UNITED STATES OF AMERICA: Plum Island S: 42°,41'N/70°,46'W; Salisbury: 42°,50'N/70°,48'W; Situate: 42°,11'N/70°,42'W
41. Virginian - UNITED STATES OF AMERICA: Nobska Beach M: 41°,31'N/70°,40'W; Nobska Beach W: 41°,31'N/70°,40'W; Virginia Beach: 36°,52'N/75°,58'W
42. Carolinian - UNITED STATES OF AMERICA: Beaufort Inlet Green Out: 34°,40'N/76°,40'W; Shackleford East: 34°,41'N/76°,38'W
43. Northern Gulf of Mexico - UNITED STATES OF AMERICA: Pine Beach: 30°,14'N/87°,44'W; Daytona Beach: 29°,12'N/80°,59'W; Ormond Beach: 29°,17'N/80°,59'W; Matanzas Outside: 29°,42'N/81°,14'W; S Ponte Vedra Beach: 30°,01'N/81°,19'W; Destin Beach: 30°,23'N/86°,29'W; Egmont Key NE: 27°,35'N/82°,45'W; Egmont Key NW: 29°,13'N/85°,24'W; Grayton Beach: 30°,19'N/86°,09'W; Honeymoon Key C: 28°,03'N/82°,49'W; Old Beach: 29°,48'N/84°,40'W; Cape San Blas SW: 29°,40'N/85°,23'W; Grand Isle C: 29°,14'N/89°,56'W; Sea Rim State Park: 29°,40'N/93°,54'W;
70. Floridian - UNITED STATES OF AMERICA: Englewood Beach: 26°,57'N/82°,23'W; Gasparilla Island BGC: 26°,44'N/82°,15'W; Gasparilla Island PM: 26°,43'N/82°,15'W; Gasparilla Island RA: 26°,44'N/82°,15'W; Pepper Beach: 27°,44'N/80°,22'W; Seagull Beach: 28°,13'N/80°,36'W; Sebastian Beach: 27°,48'N/80°,25'W

180. Southeastern Brazil - BRAZIL: Castelhanos Beach: 23°,51'S/45°,17'W; Grande Beach: 23°,51'S/45°,25'W

Halichaetonotus marivagus Balsamo, Todaro and Tongiorgi, 1992

Terra typica: Punta del Recisello, Isola di Capraia, Toscana, Italy: 43°,03'N/09°,48'E

Record numbers: GREECE (2), ITALY (2), BRAZIL (1); total: Wo: (4); Br: (1)

31. Aegean Sea - GREECE Akroteri White: 36°,17'N/25°,21'E; Agios Minas: 36°,21'N/27°,57'E;
35. Western Mediterranean - ITALY: Punta Ala: 42°,49'N/10°,44'E; Punta del Recisello: 43°,03'N/09°,48'E
180. Southeastern Brazil - Brazil: Grande Beach: 23°,51'S/45°,25'W

Family Xenotrichulidae Remane, 1927

Genus Heteroxenotrichula Wilke, 1954

Heteroxenotrichula pygmaea (Remane, 1934)

Terra typica: Schilksee, Germany: 54°,25'N/10°,11'E

Record numbers: FRANCE: (5); GERMANY: (5); WALES: (1); AZORE ISLANDS: (2); ITALY: (12); GREECE: (10); EGYPT: (19); UNITED STATES OF AMERICA: (29); BULGARIA: (1); BAHAMAS: (1); THE CARIBBEAN ISLANDS: (2); JAPAN: (2); GALAPAGOS (1); HAWAII: (1); BRAZIL: (2); total: Wo: (91); Br: (2)

25. North Sea - FRANCE: Andernos: 44°,43'N/01°,06'W; Trezen ar Skoden: 48°,44'N/04°,05'W; Wimereux: 50°,46'N/01°,35'E; Zuydcoote: 51°,05'N/02°,29'E; GERMANY: Ellenbogen N: 55°,03'N/08°,26'E; Litorals Station: 55°,01'N/08°,26'E; Uthörn: 55°,02'N/08°,26'E; Weststrand: 55°,02'N/08°,23'E; Schilksee: 54°,25'N/10°,11'E
26. Celtic Seas - WALES: Oxwich Beach: 51°,32'N/04°,04'W
29. Azores Canaries Madeira - AZORE ISLANDS: Porto Pim: 38°,30'N/28°,17'W; Praia do Populo: 37°,44'N/25°,36'W
30. Adriatic Sea - ITALY: Alimini: 40°,12'N/18°,26'E; San Cataldo: 40°,22'N/18°,18'E; Laguna di Grado: 45°,43'N/13°,22'E; Foce dell'Isonzo: 45°,45'N/13°,31'E; Grotto della Principessa: 39°,48'N/18°,22'E
31. Aegean Sea - GREECE: Perissa: 36°,16'N/25°,27'E; Amnissos W: 35°,19'N/25°,11'E; Kalamaki: 35°,01'N/24°,45'E; Plakias: 35°,11'N/24°,23'E; Agios Minas: 36°,21'N/27°,57'E; Ashkelon: 31°,40'N/34°,34'E; Nitzanim: 31°,44'N/34°,36'E;

- Palmachim N: 31°,53'N/34°,41'E; Palmachim S: 31°,53'N/34°,41'E; North Beach: 29°,32'N/34°,57'E
32. Levantine Sea - EGYPT: Betash ('Agami): 31°,06'N/29°,43'E; Boghoush E: 31°,16'N/27°,49'E; Boghoush W: 31°,16'N/27°,49'E; Hannover (Agami): 31°,06'N/29°,43'E
35. Western Mediterranean - FRANCE: Carnon: 43°,31'N/03°,57'E; ITALY: Bagnara: 41°,03'N/13°,53'E; Cuma: 40°,52'N/14°,01'E; Paestum: 40°,25'N/14°,58'E; Casamicciola: 40°,44'N/13°,54'E; Grotta del Mago: 40°,32'N/14°,04'E; Cala Liberotto: 40°,26'N/09°,50'E; Lido di Procida: 40°,44'N/14°,00'E
40. Gulf of Maine/Bay of Fundy - UNITED STATES OF AMERICA: Plum Island SW: 42°,42'N/70°,47'W
41. Virginian - UNITED STATES OF AMERICA: Roosevelt Inlet Inside: 38°,47'N/75°,09'W; Crane's Beach: 41°,32'N/70°,41'W; Egypt Beach: 41°,45'N/70°,26'W; MBL Beach: 41°,32'N/70°,41'W; Quissett Beach: 41°,33'N/70°,40'W; Woodneck Beach: 41°,35'N/70°,39'W; Nobska Beach: 41°,31'N/70°,40'W; Matakesset Beach Inside: 41°,21'N/70°,29'W; Shinnecock Inlet I: 40°,50'N/72°,30'W
42. Carolinian - UNITED STATES OF AMERICA: Vilano Beach: 29°,55'N/81°,17'W; Bogue Inlet Beach: 34°,38'N/77°,05'W;
43. Northern Gulf of Mexico - UNITED STATES OF AMERICA: Padre Island N: 27°,28'N/97°,16'W
44. Black Sea - BULGARIA: Varna: 43°,12'N/27°,57'E
57. Oregon, Washington, Vancouver Coast and Shelf - UNITED STATES OF AMERICA: CG Beach, SL-Loc 8,9: 43°,20'N/124°,19'W; Humbug Mtn SP: 43°,21'N/124°,20'W; S Jetty O: 44°,00'N/124°,08'W; Ponsler SP: 44°,10'N/124°,07'W; CapeMears: 45°,29'N/123°,55'W; Netarts: 45°,26'N/123°,57'W; Salishan I: 44°,55'N/124°,01'W; Salishan O: 44°,55'N/124°,01'W; Seaside: 45°,59'N/123°,55'W; First Lagoon: 48°,27'N/122°,59'W
63. Bahamian - BAHAMAS: East Plana Cay: 22°,37'N/73°,30'W
64. Eastern Caribbean - THE CARIBBEAN ISLANDS: Coki Bay: 18°,21'N/64°,52'W; Muller Bay: 18°,20'N/64°,51'W
70. Floridian - UNITED STATES OF AMERICA: Bahia Honda Key SE: 24°,39'N/81°,15'W; Sombrero Beach: 24°,41'N/81°,05'W; Crandon Park Inside: 25°,43'N/80°,09'W; Elliott

Key Dock: 25°,26'N/80°,12'W; Pompano Beach: 26°,13'N/80°,05'W; Sebastian Beach: 27°,48'N/80°,25'W

87. Northern and Central Red Sea - EGYPT: Fâyid; 30°,19'N/32°,18'E; Beach Albatross: 27°,07'N/33°,49'E; Sharm el-Arab O: 26°,03'N/33°,54'E; Wadi `Araba: 29°,08'N/32°,39'E; Giftun IsSS: 27°,10'N/33°,57'E; Main Beach RM: 27°,44'N/34°,12'E; Moon Beach: 29°,14'N/32°,53'E; Nabq: 28°,05'N/34°,25'E; Nabq S: 28°,04'N/34°,25'E; Ras Nasrani: 27°,56'N/34°,23'E; Port Bay, Sharm: 27°,50'N/34°,14'E; Ras Sudr: 29°,36'N/32°,40'E; Tareef el-Reeh: 28°,50'N/34°,36'E; Tip RM: 27°,43'N/34°,15'E; `Uyun Musa: 29°,52'N/32°,38'E
121. South Kuroshio - JAPAN: Iriomote Jima Sta. 2: 24°,10'N/123°,53'E; Ishigaki Jima Sta. 7: 24°,09'N/124°,03'E
153. Hawaii - HAWAII: Lā`ie Beach: 21°,38'N/157°,55'W
173. Eastern Galapagos Islands - GALAPAGOS Site 5d Darwin Station: 00°,45'S/90°,17'W152.
180. Southeastern Brazil - BRAZIL: Praia do Engenho: 23°,12'S/44°,39'W; Grande Beach: 23°,51'S/45°,25'W

Heteroxenotrichula squamosa Wilke, 1954

Terra typica: Via Caracciolo, Napoli, Campania, Italy: 40°,50'N/14°, 15'E

- Record numbers: DENMARK: (1); BELGIUM: (2); GERMANY: (3); SCOTLAND: (3); BRITISH ISLES: (1); WALES: (1); SCOTLAND: (10); PORTUGAL: (1); ITALY: (68); SPAIN: (1); GREECE: (19); CYPRUS: (2); EGYPT: (12); ISRAEL: (1); FRANCE: (9); UNITED STATES OF AMERICA: (26); BRAZIL: (3); total: Wo: (160); Br: (3)
25. North Sea - DENMARK: Romo: 55°,04'N/08°,33'E; BELGIUM: Mariakerke: 51°,13'N/02°,53'E; Zwin: 51°,19'N/03°,21'E; GERMANY: Dune S: 54°,10'N/07°,54'E; Litoral Station: 55°,01'N/08°,26'E; Weststrand: 55°,02'N/08°,23'E; SCOTLAND: Cruden Bay: 57°,24'N/01°,51'W; West Sands: 56°,21'N/02°,48'W; Tentsmuir Sands S: 56°,23'N/02°,48'W; BRITISH ISLES: Vazon Bay: 49°,28'N/02°,36'W.
26. Celtic Seas - WALES: Oxwich Beach: 51°,32'N/04°,04'W; SCOTLAND: Firemore Beach A: 57°,49'N/05°,41'W; Firemore Beach D: 57°,49'N/05°,41'W; Gruinard: 57°,51'N/05°,28'W; Irvine Bay A: 55°,37'N/04°,44'W; Irvine Bay C: 55°,36'N/04°,42'W; Oldshoremore: 58°,28'N/05°,08'W; East Tongue: 58°,30'N/04°,22'W;

27. South European Atlantic Shelf - PORTUGAL: Tres Irmãos: 37°,06'N/08°,33'W; FRANCE: Plage d'Eyrac: 44°,39'N/01°,10'W; Pilat Plage: 44°,36'N/01°,13'W
30. Adriatic Sea - ITALY: Alimini: 40°,12'N/18°,26'E; Grotto di Cala Corvino: 40°,58'N/17°,18'E; Torre Fortore: 41°,54'N/15°,21'E; Peschici: 41°,56'N/16°,00'E; San Cataldo: 40°,22'N/18°,18'E; Siponto: 41°,37'N/15°,54'E
31. Aegean Sea - GREECE: Akroteri Red: 36°,17'N/25°,22'E; Perissa: 36°,16'N/25°,27'E; Loutsas: 37°,56'N/24°,01'E; Varkiza: 37°,48'N/23°,48'E; Stomion: 39°,53'N/22°,51'E; Psakoudia: 40°,15'N/23°,29'E; Paralia Skotinas: 40°,02'N/22°,35'E; Plakias: 35°,11'N/24°,23'E; Amnissos E: 35°,20'N/25°,16'E; Amnissos W: 35°,19'N/25°,11'E; Georgiopolis: 35°,21'N/24°,19'E; Kalamaki: 35°,01'N/24°,45'E; Makryalos: 35°,02'N/25°,57'E; Matala: 34°,59'N/24°,45'E; Pachia Ammos: 35°,06'N/25°,48'E; Sitia: 35°,11'N/26°,06'E; Vai: 35°,14'N/26°,16'E; Zakros: 35°,05'N/26°,14'E ; Tsambika: 36°,12'N/28°,09'E
32. Levantine Sea - CYPRUS: Coral Bay: 34°,50'N/32°,21'E; Dhekelia: 34°,58'N/33°,43'E; EGYPT: Aghiba: 31°,23'N/27°,00'E; el-Arish E: 31°,08'N/33°,43'E; el-Arish W: 31°,07'N/33°,41'E; Atic Hotel: 30°,48'N/29°,03'E; Bir Mesud: 31°,14'N/29°,58'E; Boghoush W: 31°,16'N/27°,49'E; Green Beach: 31°,03'N/29°,41'E; Markaz: 30°,53'N/28°,51'E; Mersa Matruh: 31°,20'N/27°,14'E; Abd el'Rahman: 30°,59'N/28°,42'E; ISRAEL: Ashdod: 31°,48'N/34°,38'E; Netanya TN: 32°,19'N/34°,51'E; Netanya TS: 32°,19'N/34°,51'E; Palmachim N: 31°,53'N/34°,41'E; Palmachim S: 31°,53'N/34°,41'E
34. Ionian Sea - ITALY: Lido Arenella: 37°,00'N/15°,17'E; Giardini Noxos: 37°,50'N/15°,17'E; Brancaleone: 37°,58'N/16°,07'E; Marina di Ginosa: 40°,25'N/16°,49'E; Torre Lapillo: 40°,16'N/17°,51'E; Torre San Giovanni: 39°,53'N/18°,07'E; Baia Verde: 40°,00'N/18°,01'E; Lido di Policoro: 40°,11'N/16°,44'E
35. Western Mediterranean - FRANCE: Fautea: 41°,42'N/09°,24'E; Plage de Pero: 42°,08'N/08°,35'E; Marine de Pietracorbara: 42°,50'N/09°,24'E; Les Lacques: 43°,11'N/05°,41'E; Banyuls sur Mer: 42°,29'N/03°,07'E; Canet Plage: 42°,42'N/03°,01'E; St-Marie la Mer: 42°,43'N/03°,01'E; ITALY: Albisola Marina: 44°,18'N/08°,29'E; San Remo: 43°,48'N/07°,46'E; La Biodola: 42°,48'N/10°,15'E; Cavo: 42°,51'N/10°,25'E; Marina Donoratico: 43°,09'N/10°,40'E; Bagno Gorgona MP: 43°,44'N/10°,16'E; Bagni Pancaldi: 43°,32'N/10°,17'E; Marina di Pisa: 43°,44'N/10°,16'E; Seno della Perruccia:

43°,02'N/09°,47'E; Punta Braccetto: 36°,49'N/14°,28'E; Porto Palo: 37°,35'N/12°,53'E; Torre Corsari: 39°,41'N/08°,27'E; Baia di Santa Reparata: 41°,15'N/09°,09'E; Punta Ala: 42°,49'N/10°,44'E; Marina di Alberese: 42°,39'N/11°,01'E; Marina di Alberese TCL: 42°,39'N/11°,04'E; Ansedonia: 42°,24'N/11°,17'E; Castiglione: 42°,45'N/10°,51'E; Tombolo di Feniglia: 42°,24'N/11°,14'E; Tombolo Giannella: 42°,27'N/11°,09'E; Mortelliccio: 42°,56'N/10°,41'E; Bagnara: 41°,03'N/13°,53'E; Marina Camerota: 40°,00'N/15°,21'E; Via Caracciolo: 40°,50'N/14°,15'E; Cuma: 40°,52'N/14°,01'E; Lido di Fusaro: 40°,50'N/14°,01'E; Licola: 40°,54'N/14°,02'E; Paestum: 40°,25'N/14°,58'E; Palinuro: 40°,00'N/15°,15'E; Capo di Posillipo: 40°,47'N/14°,12'E; Marina di Cerveteri: 41°,59'N/12°,01'E; Fiumicino: 41°,47'N/12°,13'E; Ladispoli: 41°,57'N/12°,03'E; Anzio: 41°,31'N/12°,32'E; Montalto Marina: 42°,20'N/11°,33'E; Sabaudia: 41°,15'N/13°,02'E; Camping S. Andrea: 41°,30'N/12°,10'E; Porto S. Felice: 41°,13'N/13°,05'E; Santa Severa: 42°,02'N/11°,56'E; Torre Scissura: 41°,14'N/13°,29'E; Spiaggia di Serapo: 41°,12'N/13°,33'E; Terracina: 41°,17'N/13°,15'E; Chiaia: 40°,43'N/13°,51'E; Citara: 40°,44'N/13°,54'E; Spiaggia degli Inglesi: 40°,45'N/13°,56'E; Porto d'Ischia: 40°,45'N/13°,56'E; Jelso: 38°,27'N/14°,56'E; Jesi: 38°,22'N/14°,59'E; Cala Nave: 40°,47'N/13°,36'E; Lido di Procida: 40°,44'N/14°,00'E; San Ambrogio: 38°,02'N/14°,04'E; Trappeto: 38°,05'N/13°,03'E; San Vito lo Capo: 38°,10'N/12°,45'E; Torregaveta: 40°,47'N/14°,02'E; SPAIN: El Calô: 38°,41'N/01°,28'E

40. Gulf of Maine/Bay of Fundy - UNITED STATES OF AMERICA: Gurnet Point O: 43°,00'N/70°,40'W; Salisbury: 42°,50'N/70°,48'W; Old Orchard Beach S: 43°,29'N/70°,22'W; Seabrook Beach: 42°,53'N/70°,49'W
41. Virginian - UNITED STATES OF AMERICA: Crane's Beach: 41°,32'N/70°,41'W; Egypt Beach: 41°,45'N/70°,26'W; MBL Beach: 41°,32'N/70°,41'W; Nauset Outside: 41°,40'N/70°,00'W; Nobska Beach W: 41°,31'N/70°,40'W; Nobska Beach M: 41°,31'N/70°,40'W; Quissett Beach: 41°,33'N/70°,40'W; Matakesset Beach Outside: 41°,21'N/70°,29'W; Matakesset Beach Inside: 41°,21'N/70°,29'W; Long Beach: 38°,27'N/76°,28'W; Indian River Inlet Outside: 38°,36'N/75°,04'W
42. Carolinian - UNITED STATES OF AMERICA: Bogue Inlet Beach: 34°,38'N/77°,05'W; North Inlet Inside: 33°,20'N/79°,10'W; North Inlet Outside: 33°,20'N/79°,10'W
43. Northern Gulf of Mexico - UNITED STATES OF AMERICA: Pensacola Beach: 30°,17'N/87°,08'W; Cape San Blas SW: 29°,40'N/85°,23'W

70. Floridian - UNITED STATES OF AMERICA: Pompano Beach: 26°,13'N/80°,05'W; Sebastian Beach: 27°,48'N/80°,25'W; Anna Marie Outside: 27°,32'N/82°,43'W; Gasparilla Island PM: 26°,43'N/82°,15'W; Mustang Island C: 27°,43'N/97°,09'W; Padre Island C: 27°,05'N/97°,23'W
87. Northern and Central Red Sea - EGYPT: Giftun IsSS: 27°,10'N/33°,57'E; Nabq: 28°,05'N/34°,25'E; ISRAEL: Coral Beach M3: 29°,30'N/34°,55'E
180. Southeastern Brazil - BRAZIL: Prumirim Beach 23°22'39.1''S/ 44° 57'18.2''W; Guaecá Beach 23°49'03.0''S/45°27'51.5''W; Castelhanos Beach 23°51'27.8''S/45°17'20.5''W

Xenotrichula intermedia Remane, 1934

Terra typica: Schilksee, Germany: 54°,25'N/10°,11'E

Record numbers: NORWEGIAN SEA: (2); POLAND: (7); GERMANY: (9); DENMARK: (1); BELGIUM: (3); SCOTLAND: (14); ENGLAND: (18); FRANCE: (36); WALES: (3); ISLE OF MAN: (1); IRELAND: (5); BRITHISH ISLES: (3); PORTUGAL: (1); ITALY: (53); GREECE: (13); CYPRUS: (1); EGYPT (8); ISRAEL: (5); ALGERIA: (6); UNITED STATES OF AMERICA: (53); BULGARIA: (2); ROMANIA: (3); INDIA: (1); ECUADOR: (1); BRAZIL: (9); total: Wo: (249); Br: (9)

23. Northern Norway and Finnmark - NORWEGIAN SEA: Brensholm, Kvalo I: 69°,35'N/18°,02'E; Grindø Isl. NE: 69°,37'N/18°,48'E
24. Baltic Sea - POLAND: Chalpowo: 54°,55'N/18°,21'E; Czolpino: 54°,43'N/17°,12'E; Hel Peninsula N: 54°N/18°E; Krynica Morska N: 54°,23'N/19°,28'E; Krynica Morska S: 54°,22'N/19°,28'E; Mrzezyno: 54°,15'N/15°,17'E; Wolin Park: 53°,57'N/14°,28'E
25. North Sea - GERMANY: Blidsel-Bucht: 55°,00'N/08°,23'E; Düne S: 54°,10'N/07°,54'E; Ellenbogen N: 55°,03'N/08°,26'E; Lister Tief: 55°,04'N/08°,20'E; Litoral Station: 55°,01'N/08°,26'E; Munkmarsch: 54°,54'N/08°,22'E; Puan Klent: 54°,48'N/08°,18'E; Uthörn: 55°,02'N/08°,26'E; Schilksee: 54°,25'N/10°,11'E; DENMARK: Romo: 55°,04'N/08°,33'E; BELGIUM: Bredene: 51°,14'N/02°,56'E; Oostduinkerke: 51°,06'N/02°,34'E; Zwin: 51°,19'N/03°,21'E; SCOTLAND: Collieston: 57°,20'N/01°,56'W; Cruden Bay: 57°,24'N/01°,51'W; Monifieth: 56°,28'N/02°,49'W; Rattray Head: 57°,34'N/01°,50'W; ENGLAND Seaton Carew: 54°,39'N/01°,11'W; Shotley Gate: 51°,56'N/01°,06'E; Studland: 50°,35'N/01°,56'W; Tynemouth: 55°,01'N/01°,26'W; Walton-on-the-Naze: 51°,50'N/01°,07'E; Stoup Beck: 54°,26'N/00°,32'W; Thorp Bay: 51°,30'N/00°,40'E; Whitsand Bay E: 50°,18'N/04°,14'W;

FRANCE: Ambleteuse: 50°,48'N/01°,35'E; Berck-Plage: 50°,26'N/01°,33'E; Cayeux-sur-Mer: 50°,09'N/01°,29'E; Hadelot: 50°,38'N/01°,34'E; Onival: 50°,04'N/01°,23'E; Quend-Plage: 50°,20'N/01°,32'E; Wimereux: 50°,46'N/01°,35'E; Zuydcoote: 51°,05'N/02°,29'E; Aber de Roscoff: 48°,42'N/04°,00'W; Courseules: 49°,18'N/00°,28'W; Franceville: 49°,15'N/00°,12'W

26. Celtic Seas - WALES: Borth: 52°,28'N/03°,56'W; Llanbedrog: 52°,51'N/04°,34'W; Oxwich Beach: 51°,32'N/04°,04'W; ISLE OF MAN: Port Erin N: 54°,05'N/04°,46'W; IRELAND: Glenariffe: 55°,03'N/06°,02'W; Strangford Buoy: 54°,19'N/05°,28'W; Str. Lough, Entr.: 54°,20-23'N/05°,33-38'W; Keem Strand: 53°,57'N/10°,11'W; Waterville: 51°,50'N/10°,13'W; SCOTLAND: Firemore Beach A: 57°,49'N/05°,41'W; Firemore Beach D: 57°,49'N/05°,41'W; Fraserburgh: 57°,40'N/01°,59'W; Gruinard Bay: 57°,51'N/05°,28'W; Irvine Bay A: 55°,37'N/04°,44'W; Irvine Bay C: 55°,36'N/04°,42'W; Portlogan: 54°,43'N/04°,57'W; PortobelloE: 55°,56'N/03°,06'W; Portobello W: 55°,56'N/03°,06'W; Sandhead Beach: 54°,48'N/04°,56'W; ENGLAND: Bar Point: 49°,56'N/06°,18'W; Blue Anchor Bay: 51°,11'N/03°,23'W; Brancaster: 52°,58'N/00°,29'E; Exmouth Beach: 50°,35'N/03°,20'W; Hunstanton: 52°,56'N/00°,19'E; Little Bay: 49°,58'N/06°,17'W; Pakefield: 52°,27'N/01°,31'E; Par: 49°,57'N/06°,16'W; Pentle Bay: 49°,56'N/06°,19'W; Porthmellon: 49°,54'N/06°,18'W; FRANCE: Ile de Batz: 48°,44'N/04°,00'W; Ile Callot W: 48°,40'N/03°,56'W; BRITISH ISLES: Gorey: 49°,11'N/02°,02'W; Greve du Lecq: 49°,14'N/02°,12'W; Ouaisne Bay: 49°,10'N/02°,11'W

27. South European Atlantic Shelf - FRANCE: Plage d'Angoulains: 46°,07'N/01°,10'W; Bonne Anse: 45°,41'N/01°,13'W; Chanel d'Ares: 44°,42'N/01°,12'W; Banc de Bernet: 44°,38'N/01°,14'W; Le Betey: 44°,44'N/01°,07'W; Bidart: 43°,25'N/01°,37'W; Le Canon: 44°,42'N/01°,15'W; Camp Americain: 44°,39'N/01°,15'W; Claouey: 44°,44'N/01°,13'W; Plage d'Eyrac: 44°,39'N/01°,10'W; Cap-Ferret W: 44°,37'N/01°,17'W; Gujan: 44°,39'N/01°,05'W; L'Herbe: 44°,42'N/01°,15'W; La Hume: 44°,38'N/01°,07'W; Hortense: 44°,38'N/01°,15'W; Petit Nice: 44°,33'N/01°,17'W; Le PiQuay: 44°,42'N/01°,15'W; Pyla-sur-Mer: 44°,38'N/01°,13'W; Conche St-Brice: 44°,45'N/01°,09'W; La Vigne: 44°,39'N/01°,15'W; Cassey: 44°,43'N/01°,06'W; PORTUGAL: Belliche: 37°,01'N/08°,57'W

30. Adriatic Sea - ITALY: Bibione: 45°,37'N/13°,02'E; Eraclea Mare: 45°,32'N/12°,45'E; Caorle O: 45°,35'N/12°,52'E; Francavilla al Mare: 42°,21'N/14°,17'E; Montesilvano

- Marina: 42°,25'N/14°,09'E; Lignano Sabbia d'Oro: 45°,40'N/13°,07'E; Pesaro: 43°,58'N/12°,55'E; Peschici: 41°,56'N/16°,00'E; Siponto: 41°,37'N/15°,54'E; Vieste: 41°,52'N/16°,10'E; Lido Porto Nuovo: 41°,51'N/16°,11'E; Petacciato Marina: 41°,11'N/14°,51'E; Ravenna Lido: 44°,28'N/12°,18'E; San Benedetto: 42°,47'N/13°,53'E; Senigallia: 43°,42'N/13°,13'E; Grotta delle Viole: 42°,06'N/15°,29'E
31. Aegean Sea - GREECE: L. Lithochorou: 40°,07'N/22°,33'E; Platamonas: 39°,56'N/22°,42'E; Loutsas: 37°,56'N/24°,01'E; Pírgadikí: 40°,18'N/23°,41'E; Salonikós: 40°,17'N/23°,40'E; Sani: 40°,05'N/23°,18'E; Tripiti: 40°,21'N/23°,53'E; Vourvourou: 40°,12'N/23°,47'E;- Stomion: 39°,53'N/22°,51'E; Amnissos W: 35°,19'N/25°,11'E; Giofiros: 35°,20'N/25°,05'E; Plakias: 35°,11'N/24°,23'E; Tsambika: 36°,12'N/28°,09'E
32. Levantine Sea - CYPRUS: Agia Napa: 34°,58'N/33°,59'E; EGYPT: Aida Hotel: 30°,50'N/29°,15'E; el-Arish W: 31°,07'N/33°,41'E; Atic Hotel: 30°,48'N/29°,03'E; Bir Mesud: 31°,14'N/29°,58'E; Cleopatra: 31°,12'N/29°,56'E; Hannoville ('Agami): 31°,06'N/29°,43'E; Marakia Resort: 30°,54'N/29°,29'E; Abd el'Rahman: 30°,59'N/28°,42'E; ISRAEL: Ahziv: 33°,02'N/35°,05'E; Carmel TN: 32°,43'N/34°,56'E; Carmel TS: 32°,43'N/34°,56'E; Nitzanim: 31°,44'N/34°,36'E; Mikhmoret: 32°,24'N/34°,52'E
34. Ionian Sea - ITALY: San Isidoro: 40°,09'N/17°,57'E; Grotto Piccola del Ciolo 2: 39°,50'N/18°,13'E
35. Western Mediterranean - FRANCE: Canet-Plage: 42°,42'N/03°,01'E; St-Cyprien: 42°,38'N/03°,01'E; ITALY: Baratti: 43°,09'N/10°,40'E; Bagno Gorgona MP: 43°,44'N/10°,16'E; Bagni Pancaldi: 43°,32'N/10°,17'E; San Rossore: 43°,38'N/10°,15'E; Cavo: 42°,51'N/10°,25'E; Diano Marina: 43°,54'N/08°,05'E; Lerici: 44°,05'N/09°,55'E; S. Margherita C: 44°,13'N/09°,13'E; Sestri Levante: 44°,16'N/09°,23'E; Agrigento: 37°,16'N/13°,35'E; Punta Braccetto: 36°,49'N/14°,28'E; Manfria: 37°,06'N/14°,06'E; Porto Palo: 37°,35'N/12°,53'E; Lido Signorino: 37°,45'N/12°,28'E; Golfo di Dragunara: 40°,35'N/08°,11'E; Fertilia: 40°,36'N/08°,17'E; Punta Ala: 42°,49'N/10°,44'E; Castiglione: 42°,45'N/10°,51'E; Tombolo Giannella: 42°,27'N/11°,09'E; Mortelliccio: 42°,56'N/10°,41'E; Anzio: 41°,31'N/12°,32'E; Fiumicino: 41°,47'N/12°,13'E; Fregene: 41°,51'N/12°,12'E; Ladispoli: 41°,57'N/12°,03'E; Ostia: 41°,44'N/12°,16'E; Camping S. Andrea: 41°,30'N/12°,10'E; Santa Severa: 42°,02'N/11°,56'E; Spiaggia di Serapo:

41°,12'N/13°,33'E; Marina di Campo: 42°,44'N/10°,17'E; Cannelle: 42°,21'N/10°,54'E; Punta del Capel Rosso: 42°,19'N/10°,55'E; Cala Liberotto: 40°,26'N/09°,50'E; Simius: 39°,08'N/09°,33'E; Posillipo: 40°,49'N/14°,12'E; Praia a Mare: 39°,52'N/15°,46'E; ALGERIA: Les Andalouses: 35°,42'N/00°,52'W; Cap-Blanc: 35°,39'N/01°,03'W; Bomo-Plage: 35°,43'N/00°,51'W; Bouzadjar: 35°,34'N/01°,09'W; Le Chenoua: 36°,36'N/02°,26'E; St-Roch: 35°,43'N/00°,45'W

40. Gulf of Maine/Bay of Fundy - UNITED STATES OF AMERICA: Good Harbor: 42°,37'N/70°,37'W; Plum SE: 42°,42'N/70°,46'W; Plum Island S: 42°,41'N/70°,46'W; Plum Island SW: 42°,42'N/70°,47'W; Salisbury: 42°,50'N/70°,48'W; Singing Beach: 42°,34'N/70°,45'W; Gurnet Point O: 43°,00'N/70°,40'W; Saquish Neck I: 43°,00'N/70°,40'W; Situate: 42°,11'N/70°,42'W; Old Orchard Beach N: 43°,32'N/70°,20'W; Old Orchard Beach S: 43°,29'N/70°,22'W; Seabrook Beach: 42°,53'N/70°,49'W; Hampton Beach: 42°,53'N/70°,49'W
41. Virginian - UNITED STATES OF AMERICA: Indian River Inlet Inside: 38°,36'N/75°,04'W; Indian River Inlet Outside: 38°,36'N/75°,04'W; Roosevelt Inlet Inside: 38°,47'N/75°,09'W; Roosevelt Inlet Tip: 38°,47'N/75°,09'W; Gordon's Pond: 38°,45'N/75°,04'W; Crane's Beach: 41°,32'N/70°,41'W; MBL Beach: 41°,32'N/70°,41'W; Nauset Outside: 41°,40'N/70°,00'W; Quissett Beach: 41°,33'N/70°,40'W; Nobska: 41°,31'N/70°,40'W; Woodneck Beach: 41°,35'N/70°,39'W; Matakesset Beach Inside: 41°,21'N/70°,29'W; Breezy Point Beach: 38°,37'N/76°,30'W; Driftwood Beach: 38°,21'N/76°,23'W; Long Beach: 38°,27'N/76°,28'W; North Beach: 38°,42'N/76°,31'W; Shinnecock Inlet O: 40°,50'N/72°,30'W; Ship Bottom: 39°,38'N/74°,11'W; Buckroe Beach: 37°,02'N/76°,17'W; Community Beach: 36°,54'N/76°,07'W; First Landing, 36°,55'N/76°,03'W; Virginia B: 36°,52'N/75°,58'W
42. Carolinian - UNITED STATES OF AMERICA: Beaufort Inlet Green In: 34°,41'N/76°,40'W
43. Northern Gulf of Mexico - UNITED STATES OF AMERICA: Dauphin Island Beach: 30°,14'N/88°,09'W; Gulf State Park Beach: 30°,13'N/87°,40'W; Grayton Beach: 30°,19'N/86°,09'W ; Honeymoon Key C: 28°,03'N/82°,49'W ; Old Beach: 29°,48'N/84°,40'W; Panama City Beach: 30°,06'N/85°,46'W ; Pensacola Beach: 30°,17'N/87°,08'W; Cape San Blas SW: 29°,40'N/85°,23'W; St. George Island E: 29°,41'N/84°,44'W; St. George Island W: 29°,37'N/84°,52'W; Biloxi E: 30°,32'N/88°,55'W; Port Aransas: 27°,50'N/97°,03'W; Galveston Island:

- 29°,11'N/94°,57'W; Mustang Island C: 27°,43'N/97°,09'W; Padre Island S: 26°,06'N/97°,09'W
44. Black Sea - BULGARIA: Sozopol: 42°,26'N/27°,42'E; Varna: 43°,12'N/27°,57'E; ROMANIA: Agigea: 44°,03'N/28°,38'E; Constanta: 44°,10'N/28°,39'E; Mamaia: 44°,15'N/28°,37'E
59. Southern California Bight - UNITED STATES OF AMERICA: Huntington Beach: 33°,41'N/118°,24'W; Long Beach: 33°,45'N/118°,08'W
107. Eastern India - INDIA: Andhra Pradesh: 17°N/83°E
171. Guayaquil - ECUADOR: Los Frailes: 01°,33'S/80°,48'W
180. Southeastern Brazil - BRAZIL: Grande Beach: 23°,23'S/45°,03'W; Prumirim Island: 23°,21'S/44°,56'W; Prumirim Beach: 23°,22'S/44°,57'W; Praia do Tenório: 23°,22'S/45°,03'W; Preta e Conchas Beach: 23°,46'S/45°,42'W; Saí Beach: 23°,46'S/45°,41'W; Santiago Beach: 23°,48'S/45°,32'W; Fome Beach: 23°44'27.9"S/45°16'00.9"W; Praia da Enseada: 23°59'32.2"S/46°14'41.7"W

Genus *Draculiciteria* Hummon, 1974

Draculiciteria tessellata (Renaud-Mornant, 1968)

Terra typica: Forio, Isola d'Ischia, Arcipelago di Campania, Campania, Italy: 40°,44'N/13°,49'E

Record numbers: GERMANY: (3); DENMARK: (1); ENGLAND: (1); WALES: (2); ISLE OF MAN: (1); SCOTLAND (5); BRITISH ISLES: (1); IRELAND: (1); FRANCE: (6); PORTUGAL: (2); ITALY: (40); VIRGIN ISLANDS: (1); UNITED STATES OF AMERICA: (33); BRAZIL: (1); total: Wo: (97); Br: (1)

25. North Sea - GERMANY: Litoral station: 55°,01'N/08°,26'E; Munkmarsch: 54°,54'N/08°,22'E; Uthörn: 55°,02'N/08°,26'E; DENMARK: Romo: 55°,04'N/08°,33'E; ENGLAND: Brancaster: 52°,58'N/00°,29'E
26. Celtic Seas - WALES: Borth: 52°,28'N/03°,56'W; Morfa Nefyn: 52°,56'N/04°,39'W; ISLE OF MAN: Port Erin N: 54°,05'N/04°,46'W; SCOTLAND: Achnahaird: 58°,04'N/05°,18'W; Balnakiel: 58°,34'N/04°,43'W; Firemore Beach A: 57°,49'N/05°,41'W; Firemore Beach D: 57°,49'N/05°,41'W; East Tongue: 58°,30'N/04°,22'W; BRITISH ISLES: Greve du Lecq: 49°,14'N/02°,12'W; IRELAND: Keem Strand: 53°,57'N/10°,11'W

27. South European Atlantic Shelf - FRANCE: Gascony - Plage-Blan: 43°39'N/01°26'W; Camp Americain: 44°39'N/01°15'W; Claouey: 44°44'N/01°13'W; Le PiQuay: 44°42'N/01°15'W; Pyla-sur-Mer: 44°38'N/01°13'W; La Vigne: 44°39'N/01°15'W
29. Azores Canaries Madeira - PORTUGAL: Porto Formoso: 37°49'N/25°24'W; Praia do Norte: 38°35'N/28°40'W
30. Adriatic Sea - ITALY: Alberoni: 45°21'N/12°19'E; Cala delle Arene: 42°07'N/15°30'E; Bibione: 45°37'N/13°02'E; Eraclea Mare: 45°32'N/12°45'E; Torre Fortore: 41°54'N/15°21'E; Torre Guaceto: 40°43'N/17°48'E; Lignano Sabbia d'Oro: 40°54'N/12°57'E; Numana: 43°25'N/13°36'E; Lido di Porto Nuovo: 41°51'N/16°11'E; Pesaro: 43°58'N/12°55'E; Torre Vado: 39°49'N/18°15'E
34. Ionian Sea - ITALY: Marina di Ginosa: 40°25'N/16°49'E; Grotto Piccola del Ciolo 2: 39°50'N/18°13'E; Grotto della Principessa: 39°48'N/18°22'E
35. Western Mediterranean - ITALY: Cala Pisana: 35°30'N/12°37'E; Capo Turri: 38°58'N/08°26'E; Punta Ala: 42°49'N/10°44'E; Marina di Alberese TCL: 42°39'N/11°04'E, La Caletta: 40°37'N/09°46'E; Marina Camerota: 40°00'N/15°21'E; Fiumicino: 41°47'N/12°13'E; Forio: 40°44'N/13°49'E; Tombolo Giannella: 42°27'N/11°09'E; Cala Liberotto: 40°26'N/09°50'E; Chiaia di Luna: 40°54'N/12°57'E; Montalto Marino: 42°20'N/11°33'E; Mortelliccio: 42°56'N/10°41'E; Santa Severa: 42°02'N/11°56'E; Spiaggia di Serapo: 41°12'N/13°33'E; Simius: 39°08'N/09°33'E; Sperlonga: 41°16'N/13°25'E; Tarquinia: 42°14'N/11°42'E; Zuccale: 42°45'N/10°21'E; ITA/LIG: Baratti: 43°09'N/10°40'E, Lido di Camaiore: 43°55'N/10°13'E; Punta di Civitavecchia: 43°01'N/09°49'E; Genova: 44°25'N/08°56'E; Bagno Gorgona MP: 43°44'N/10°16'E; Cala della Mortola: 43°04'N/09°50'E; Marina di Pisa: 43°44'N/10°16'E
40. Gulf of Maine/ Bay of Fundy - UNITED STATES OF AMERICA: Gurnet Point Outside: 43°00'N/70°40'W; Plum Island S: 42°41'N/70°46'W; Plum Island SE: 42°42'N/70°46'W; Salisbury Beach: 42°50'N/70°48'W; Squish Neck Inside: 43°00'N/70°40'W; Situate Beach: 42°11'N/70°42'W; NH: Hampton Beach: 42°53'N/70°49'W
42. Carolinian - UNITED STATES OF AMERICA: Daytona Beach: 29°12'N/80°59'W; Matanzas Outside: 29°42'N/81°14'W; Ormond Beach: 29°17'N/80°59'W; S Ponte Vedra Beach: 30°01'N/81°19'W; St. Augustine Inlet: 29°53'N/81°17'W; Vilano Beach:

29°55'N/81°17'W; Bogue Inlet Beach: 34°38'N/77°05'W; Debidue: 33°20'N/79°10'W, North Inlet Beach Inside: 33°17'N/79°12'W; Beaufort Inlet Green Out: 34°41'N/76°40'W

43. Northern Gulf of Mexico - UNITED STATES OF AMERICA: Pine Beach: 30°14'N/87°44'W; Port Aransas: 27°50'N/97°03'W; Mustang Island C: 27°43'N/97°09'W; Padre Island C: 27°05'N/97°23'W
64. Eastern Caribbean - VIRGIN ISLANDS: St. Thomas - Coki Bay: 18°21'N/64°52'W
70. Floridian - UNITED STATES OF AMERICA: Anna Marie Outside: 27°32'N/82°43'W; Bradenton Beach: 27°28'N/82°42'E; Egmont Key State Park NW: 27°45'N/82°36'W; Englewood Beach: 26°57'N/82°42'W; Gasparilla Island Boca Grand Club: 26°44'N/82°15'W; Gasparilla Island Pass Marina: 26°43'N/82°15'W; Miami Beach: 25°47'N/80°07'W; Vero Beach: 27°39'N/80°21'W; Honeymoon Island: 28°03'N/82°49'W; Mullet Key N Outside: 27°38'N/82°44'W; Bahia Honda Key SE: 24°39'N/81°15'W; Crandon Park NW: 25°43'N/80°09'W
180. Southeastern Brazil - BRAZIL: Prumirim Island: 23°21'S/44°56'W

Order Macrodasysida Remane, 1925 [Rao and Clausen, 1970]

Family Planodasyidae Rao & Clausen, 1970

Genus *Crasiella* Clausen, 1968

Crasiella fonsecai Hochberg, 2014

Terra typica: Tamanduá Island, Caraguatatuba, São Paulo, Brazil: 23°35'24.0"S/45°16'48.0"W

Record numbers: BRAZIL (2); total: Wo: (0); Br: (2)

180. Southeastern Brazil - BRAZIL: Tamanduá Island: 23°35'24.0"S/45°16'48.0"W; Fome Beach: 23°44'27.9"S/45°16'00.9"W

Family Dactylopodolidae Strand, 1929

Genus *Dactylopodola* Strand, 1929

Dactylopodola baltica (Remane, 1926)

Terra typica: Kieler Bucht, Germany: 54°N/10°E

Record numbers: POLAND: (1); GERMANY: (10); DENMARK: (2); SCOTLAND: (12); FRANCE: (7); SWEDEN (1); WALES: (3); IRELAND: (2); ISLE OF MAN (1); ENGLAND: (6); GREECE: (1); EGYPT: (2); UNITED STATES OF AMERICA: (9); BRAZIL: (1); total: Wo: (57); Br: (1)

24. Baltic Sea - POLAND: Hel Peninsula N/S: 54°N/18°E
25. North Sea - GERMANY: Boknis Eck: 54°,31'N/10°,01'E; Buhne List-Sued: 55°,00'N/08°,25'E; Düne N/NW: 54°,11'N/07°,53'E; Ellenbogen S: 55°,02'N/08°,27'E; Litoral Station: 55°,01'N/08°,26'E; Flüggesand: 54°,25'N/10°,58'E; Kieler Bucht: 54°N/10°E; Kieler Förde: 54°,46'N/10°,14'E; Strander Bucht: 54°,25'N/10°,11'E; Weissenhaus: 54°,18'N/10°,46'E; DENMARK: Langeland-Belte: 54°,48'N/10°,52'E; Vejsnaes-Flach: 54°,44'N/10°,27'E; SCOTLAND: Cruden Bay: 57°,24'N/01°,51'W; FRANCE: Courseules: 49°,18'N/00°,28'W; Franceville: 49°,15'N/00°,12'W; Villers-sur-Mer: 49°,17'N/00°,00'W; SWEDEN: Fiskebackskil: 58°,20'N/11°,30'E
26. Celtic Seas - WALES: Black Rocks: 53°,17'N/04°,07'W; Llanfairfechan: 53°,14'N/04°,03'W; Traeth Bychan: 53°,20'N/04°,16'W; ISLE OF MAN: Derby Haven: 54°,05'N/04°,39'W; IRELAND: Ballymaconell: 54°,40'N/05°,38'W; Strangford Harbor: 54°,22'N/05°,32'W; SCOTLAND: Achiltibuie: 58°,00'N/05°,23'W; Gruinard Bay: 57°,51'N/05°,28'W; Kirkcolm: 54°,58'N/05°,04'W; Laggan: 56°,51'N/05°,49'W; Peanmeanach: 6°,51'N/05°,46'W; Portobello E: 55°,56'N/03°,06'W; Portobello W: 55°,56'N/03°,06'W; Samalaman Island: 56°,49'N/05°,49'W; Sandhead Beach: 54°,48'N/04°,56'W; Sandwood Bay: 58°,32'N/05°,06'W; Tentsmuir Sands S: 56°,23'N/02°,48'W; FRANCE: Ile de Batz: 48°,44'N/04°,00'W; Banc de Duslen/Pighet: 48°,43'N/03°,58'W; Plouneour-Trez: 48°,40'N/04°,18'W; Aber de Roscoff: 48°,42'N/04°,00'W; ENGLAND: Appletree Flats: 49°,56'N/06°,20'W; Bar Point: 49°,56'N/06°,18'W; Brancaster: 52°,58'N/00°,29'E; Hunstanton: 52°,56'N/00°,19'E; Old Quay Flats: 49°,57'N/06°,17'W; Pentle Bay: 49°,56'N/06°,19'W
31. Aegean Sea - GREECE: Neo Kalikratia: 40°,17'N/23°,05'E
32. Levantine Sea - EGYPT: Bir Mesud: 31°,14'N/29°,58'E; Cleopatra: 31°,12'N/29°,56'E
40. Gulf of Maine/Bay of Fundy - UNITED STATES OF AMERICA: Plum Island S: 42°,41'N/70°,46'W; Salisbury: 42°,50'N/70°,48'W; Seabrook Beach: 42°,53'N/70°,49'W
41. Virginian - UNITED STATES OF AMERICA: Sussex - Roosevelt Inlet Tip: 38°,47'N/75°,09'W
42. Carolinian - UNITED STATES OF AMERICA: Cape Hatteras Sta.6: 33°,35'N/76°,39'W; Cape Hatteras Sta.7: 33°,50'N/76°,39'W; North Inlet Inside: 33°,20'N/79°,10'W
70. Floridian - UNITED STATES OF AMERICA: Pompano Beach: 26°,13'N/80°,05'W; Crandon Park N: 25°,43'N/80°,09'W
180. Southeastern Brazil - BRAZIL: Castelhanos Beach: 23°,51'S/45°,17'W

Dactylopodola todaroi Garraffoni, Di Domenico & Hochberg, 2017

Terra typica: Fome Beach, IlhaBela Island, São Paulo, Brazil: 23°44'27.9"S/45°16'00.9"W

Record numbers: BRAZIL (1); total: Wo: (0); Br: (1);

180. Southeastern Brazil - BRAZIL: Fome Beach: 23°44'27.9"S/45°16'00.9"W

Genus *Dendrodasys* Wilke, 1954

Dendrodasys aff. *rubomarinus* Hummon, 2011

Terra typica: Fome Beach, IlhaBela Island, São Paulo, Brazil: 23°44'27.9"S/45°16'00.9"W

Record numbers: BRAZIL (1); total: Wo: (0); Br: (1)

180. Southeastern Brazil - BRAZIL: Fome Beach: 23°44'27.9"S/45°16'00.9"W

Family Macrodasysidae Remane, 1926

Genus *Macrodasys* Remane, 1924

Macrodasys fornerise Todaro & Rocha, 2004

Terra typica: Segredo Beach: São Sebastião, São Paulo, Brazil: 23°,49'S/45°,25'W

Record numbers: BRAZIL (2); total: Wo: (0); Br: (2)

180. Southeastern Brazil - BRAZIL: Segredo Beach: 23°,49'S/45°,25'W;
23°37'50.0"S/45°23'06.3"W

Genus *Urodasys* Remane, 1926

Urodasys viviparus Wilke, 1954

Terra typica: Castel dell'Ovo, Napoli, Campania, Italy: 40°,15'N/14°,16'E

Record numbers: GREECE: (11); CYPRUS: (2); ITALY: (21); FRANCE: (1); BERMUDA: (1); PANAMA: (1); UNITED STATES OF AMERICA: (10); EGYPT: (11); ISRAEL: (3); INDIA: (4); BRAZIL: (2); total: Wo: (65); Br: (2)

30. Adriatic Sea - ITALY: Porto Colombo: 41°,05'N/17°,05'E; Cala Paura: 41°,00'N/17°,13'E; Miramare: 45°,41'N/13°,43'E; Grotta del Sale: 42°,06'N/15°,29'E; Cala Spino: 42°,07'N/15°,30'E; Grotta delle Viole: 42°,06'N/15°,29'E

31. Aegean Sea - GREECE: Neo Fokea: 37°,43'N/23°,55'E; Loutsas: 37°,56'N/24°,01'E; Varkiza: 37°,48'N/23°,48'E; Neo Kalikratia: 40°,17'N/23°,05'E; Kehres: 37°,55'N/23°,01'E; Fourni: 36°,05'N/27°,45'E; Glystra: 36°,02'N/28°,00'E; Lindos:

- 36°,04'N/28°,06'E; Ierissos: 40°,22'N/23°,52'E; Khrisi: 34°,52'N/25°,45'E; Makryalos: 35°,02'N/25°,57'E
32. Levantine Sea - CYPRUS: Governor's Beach: 34°,42'N/33°,16'E; Yeroskipos: 34°,43'N/32°,25'E
34. Ionian Sea - ITALY: S.M. di Leuca: 39°,47'N/18°,18'E
35. Western Mediterranean - FRANCE: - Lagune du Brusc: 43°,03'N/05°,47'E; ITALY: Torre al Bagno: 43°,02'N/09°,50'E; Genova: 44°,25'N/08°,56'E ; Bagno Gorgona MP: 43°,44'N/10°,16'E; Marina di Pisa: 43°,44'N/10°,16'E;- Golfo di Dragunara: 40°,35'N/08°,11'E; Punta Ala: 42°,49'N/10°,44'E; Bagnetielli: 40°,44'N/13°,55'E; Casamicciola: 40°,44'N/13°,54'E; Porto d'Ischia: 40°,45'N/13°,56'E; Via Caracciolo: 40°,50'N/14°,15'E; Castel dell'Ovo: 40°,50'N/14°,16'E; Palinuro: 40°,00'N/15°,15'E; Cala Nave: 40°,47'N/13°,36'E; Zuccale: 42°,45'N/10°,21'E
62. Bermuda - BERMUDA: 32°N/64°W
67. Southwestern Caribbean - PANAMA: Galeta Island: 09°,24'N/79°,53'W
70. Floridian - UNITED STATES OF AMERICA: Mullet Key NI: 27°,38'N/82°,43'W; Adams Key: 25°,24'N/80°,14'W; Crandon Park NW: 25°,43'N/80°,09'W; Crandon Park N: 25°,43'N/80°,09'W; Crandon Park Inside: 25°,43'N/80°,09'W; Crandon Park Outside: 25°,43'N/80°,09'W; Elliott Key Dock: 25°,26'N/80°,12'W; Sands Key: 25°,30'N/80°,11'W; Monroe - Bahia Honda Key SE: 24°,39'N/81°,15'W; Big Pine Key STB: 24°,39'N/81°,20'W
87. Northern and Central Red Sea - EGYPT: M Bareika N: 27°,46'N/34°,12'E; Giftun VSI: 27°,10'N/33°,49'E; Main Beach RM: 27°,44'N/34°,12'E; Middle Garden: 27°,54'N/34°,21'E; Moon Valley: 27°,15'N/33°,48'E; Mugawish: 27°,08'N/33°,49'E; Na'ama Bay S: 27°,53'N/34°,19'E; Nabq S: 28°,04'N/34°,25'E; Princess: 27°,09'N/33°,49'E; Safaga: 25°,44'N/33°,57'E; Sharm el-Sheikh: 27°,50'N/34°,15'E; ISRAEL: Coral Beach M4: 29°,30'N/34°,55'E; Coral Beach N1: 29°,30'N/34°,55'E; Snuba Dive Shop: 29°,29'N/34°,54'E
105. Maldives - INDIA: Agatti Island: 10°,51'N/72°,11'E; Adda Atoll: 00°,40'S/73°,07'E
107. Eastern India - INDIA: Lawson's Bay: 17°,44'N/83°,20'E
109. Andaman and Nicobar Islands - INDIA: Mayabinder: 12°,44'N/92°,57'E
180. Southeastern Brazil - BRAZIL: Prumirim Island: 23°,21'S/44°,56'W; Vermelha Beach: 23°,11'S/44°,38'W

Genus *Kryptodasys* Todaro, Dal Zotto, Kåneby & Hochberg, 2019

Kryptodasys carlosrochai Todaro, Dal Zotto, Kåneby & Hochberg, 2019

Terra typica: São Paulo State, Ilhabela Island - Castelhanos Beach:
23°51'27.8"S/45°17'20.5"W

Record numbers: BRAZIL (1); total: Wo: (0); Br: (2)

180. Southeastern Brazil - BRAZIL: Castelhanos Beach:
23°51'27.8"S/45°17'20.5"W

Family Thaumastodermatidae Remane, 1929

Genus *Pseudostomella* Swedmark, 1956

Pseudostomella dolichopoda Todaro, 2012

Terra typica: Grande Beach, Ubatuba, São Paulo, Brazil: 23°23'04.4"S/45°03'49.9"W

Record numbers: BRAZIL (12); total: Wo: (0); Br: (12)

76. Eastern Brazil - BRAZIL: 20°02'24.0"S/40°10'48.0"W

180. Southeastern Brazil - BRAZIL: Grande Beach 23°23'04.4"S/45°03'49.9"W; Prumirim Island: 23°21'55.1"S/44°56'30.2"W; Prumirim Beach: 23°22'39.1"S/44°57'18.2"W; Praia do Tenorio: 23°22'57.5"S/45°03'41.1"W; Grande Beach: 23°23'04.4"S/45°03'49.9"W; Guaecá Beach: 23°49'03.0"S/45°27'51.5"W; Santiago Beach: 23°48'37.1"S/45°32'26.9"W; Saí Beach: 23°46'25.7"S/45°41'44.2"W; Preta e Conchas Beach: 23°46'16.8"S/45°42'49.8"W; Castelhanos Beach: 23°51'27.8"S/45°17'20.5"W; Vermelha Beach: 23°25'05.4"S/45°02'20.4"W

Pseudostomella squamalongispinosa Araujo, Balsamo & Garraffoni, 2014

Terra typica: Segredo Beach: São Sebastião, São Paulo, Brazil: 23°49'S/45°25'W

Record numbers: BRAZIL (3); total: Wo: (0); Br: (3)

76. Eastern Brazil - BRAZIL: Pontal da Barra Beach: 17°53' S/39°21' W; Lugar Comum Beach: 17°54' S/39°21' W; Pau Fincado Beach: 17°54' S/39°22' W.

Genus *Ptychostomella* Remane, 1926

Ptychostomella lamelliphora Todaro, 2013

Terra typica: Grande Beach, IlhaBela Island, São Paulo, Brazil: 23°51'S/45°25'W

Record numbers: BRAZIL (2); total: Wo: (0); Br: (2)

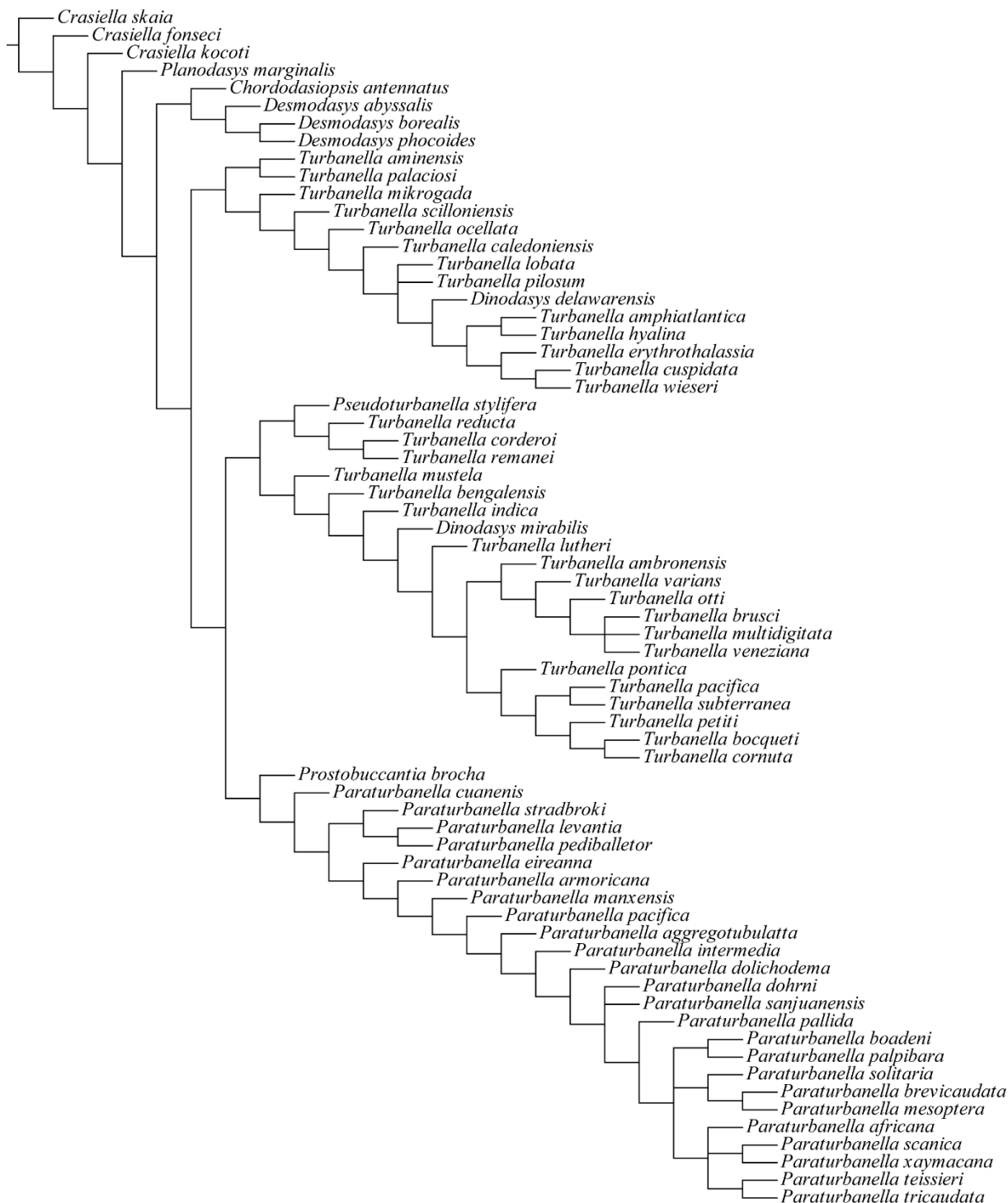
180. Southeastern Brazil - BRAZIL: Grande Beach 23°51'S/45°25'W; Fome Beach:
23°44'27.9"S/45°16'00.9"W

CAPÍTULO 4

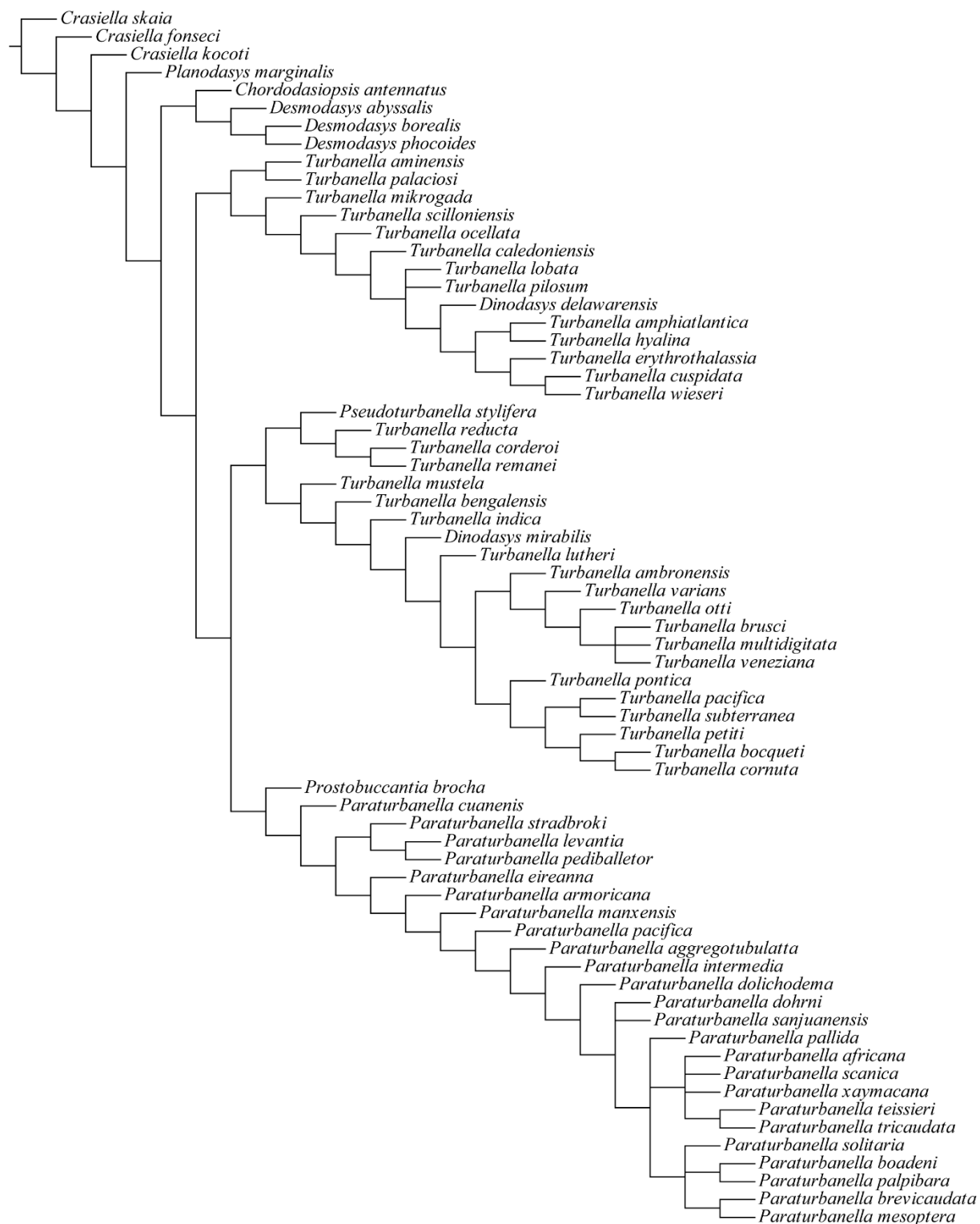
Material Suplementar - Todas as árvores filogenéticas obtidas com pesagem

Foram obtidas 3 árvores ótimas com o *Script* proposto por Mirande (2009), com 202 passos, IC = 23 e IR = 68.

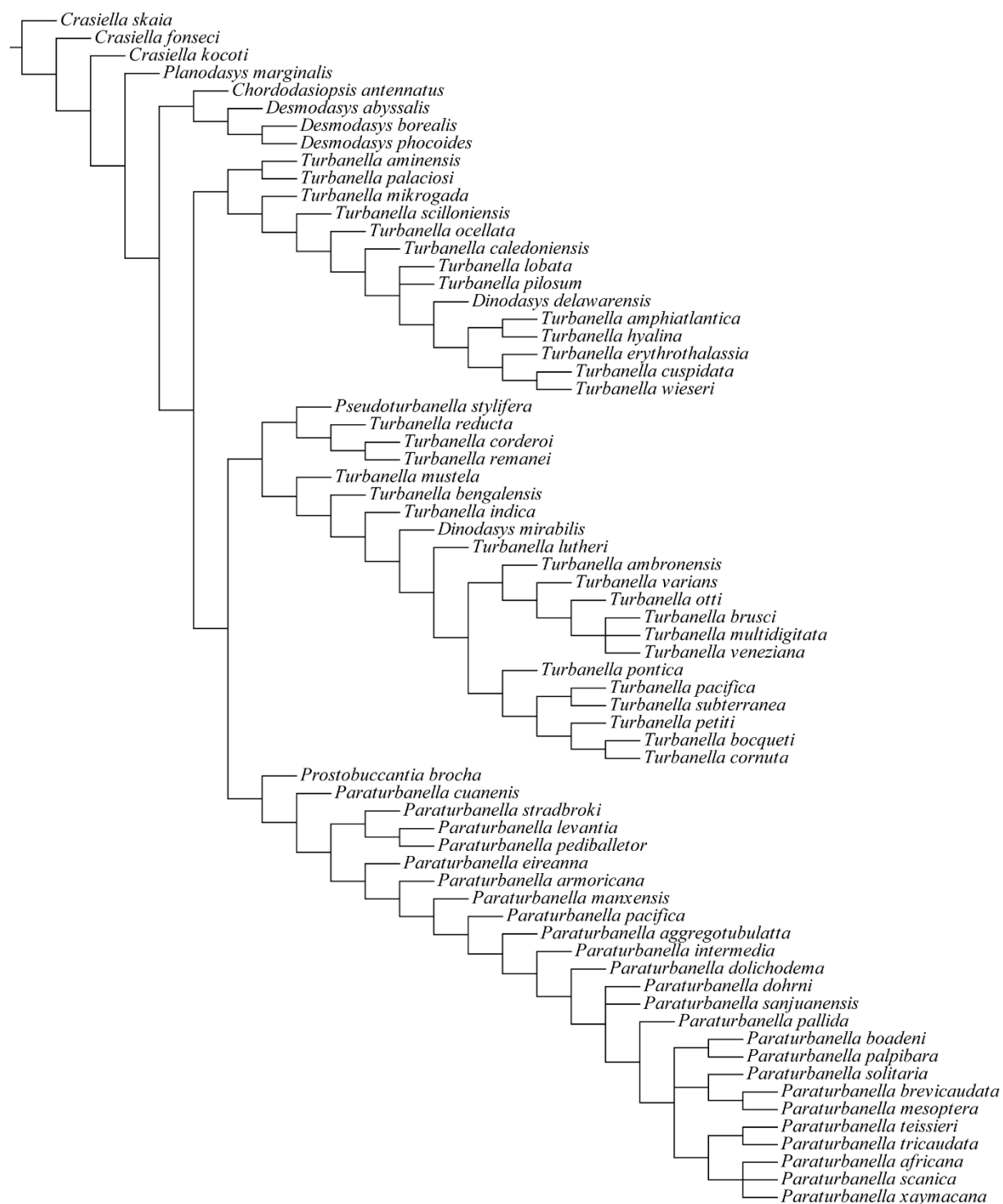
1ª árvore



2ª árvore



3ª árvore



ANEXOS



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 , intitulada ***"TAXONOMIA, FILOGENIA E EVOLUÇÃO DA FAMÍLIA TURBANELLIDAE (MACRODASYIDA, GASTROTRICHA)"***, desenvolvida no Programa de Pós-Graduação em do Instituto de Biologia da Unicamp, não versa sobre pesquisa envolvendo seres humanos, animais ou temas afetos a Biossegurança.

Assinatura:

Nome do(a) aluno(a): Ariane Campos

Assinatura:

Nome do(a) orientador(a): Professor Dr. André Rinaldo Senna Garraffoni

Data: 28 de setembro de 2023.

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 **TAXONOMIA, FILOGENIA E EVOLUÇÃO DA FAMÍLIA TURBANELLIDAE (MACRODASYIDA, GASTROTRICHA)**, não infringem os dispositivos da Lei n.º 9.610/98, nem o direito autoral de qualquer editora.

Campinas, 28 de setembro de 2023.

Assinatura :



Nome do(a) autor(a): **Ariane Campos**

RG n.º 48.323.979-3

Assinatura :



Nome do(a) orientador(a): **Professor Dr. André Rinaldo Senna Garraffoni**

RG n.º 24.707.631-4