

Fábio Bettini Pitombo

RELAÇÕES FILOGENÉTICAS NA FAMÍLIA BALANIDAE (LEACH, 1917)
SENSU NEWMAN & ROSS, 1976 (CRUSTACEA, CIRRIPIEDIA).

Banca Examinadora:

Prof. Aleimar do Lago Carvalho

(Presidente da Banca)

Prof. Carlos F. Rocha

Prof. Leandro de O. Galles

Prof. Monica Krüger M. Schütze

Prof. Paulo Secchin Young

Rio de Janeiro, 28 de Julho de 2000

Trabalho desenvolvido no Laboratório de Carcinologia do
Departamento de Invertebrados, Museu Nacional,
Universidade Federal do Rio de Janeiro.

Orientador

Paulo S. Young

PITOMBO, Fábio Bettini.

Relações filogenéticas na família Balanidae (Leach, 1917) *sensu* Newman & Ross, 1976 (Crustacea, Cirripedia). Rio de Janeiro. UFRJ, Museu Nacional, 2000.

XII + 166p.

Tese: Doutor em Ciências Biológicas (Zoologia)

1. Balanidae 2. Filogenia 3. Evolução

I. Universidade Federal do Rio de Janeiro - Museu Nacional.

II. Teses

Dedico esta tese aos meus pais João e Marlene
por terem sempre estado ao meu lado,
como pais
e amigos.

Agradecimentos

Ao Prof. Paulo S. Young pela oportunidade oferecida, orientação e amizade.

À Dra. Diana Jones do Western Australian Museum pelo intercâmbio de material.

Ao Professor Nelson Papavero pelos primeiros e valiosos ensinamentos de biologia comparada.

Aos Professores e amigos e José Roberto Pujol-Luz, Hélio Ricardo Silva e Hussan El Dine Zaher pelas discussões filogenéticas em diferentes momentos desta tese.

A Hélio Ricardo, José Roberto Pujol-Luz, Cristiana S. Young e Marlene B. Pitombo pela leitura e valiosos comentários.

Aos professores Leandro Salles, Edurado Hajdu e Alcimar L. Carvalho pela avaliação do exame de qualificação.

Aos amigos do Laboratório de Carcinologia do Museu Nacional, Simone N. Brandão, Cristiana S. Young, Alicelena Bustamente, Carla Barros, Marcos Licinio e Rodrigo Johnsson pelos agradáveis momentos e compreensão na disputa pelo equipamento ótico.

Ao José Roberto Pujol-Luz, por estar presente em todas as fases desta tese e pelo empréstimo do Mac para as análises.

A José Adriano Giorgi, Débora O. Pires, Abílio S. Gomes, Liza G. D'Aglio, José Luiz Arreola e Marcelo Telles, pelo auxílio e paciência e durante as viagens e/ou passeios de coleta.

Aos professores e funcionários da Área de Biologia e Departamento de Biologia e Animal e Instituto de Biologia da UFRRJ, pelo apoio e incentivo.

Aos amigos que não estiveram diretamente envolvidos com esta tese, mas que tornaram a minha vida mais feliz, sem vocês este trabalho jamais seria concluído.

Aos meus pais João e Marlene, irmãos Marcos, André & Cristiane, Daniel, Luciana & Cláudio, vovó Jandira e sobrinho Rodriguinho, por serem uma grande família.

RESUMO

A família Balanidae desde a sua descrição inicial sofreu muitas modificações e reduções até formar a proposta taxonômica atualmente aceita. Entretanto sua monofilia e relacionamento filogenético tanto nos táxons internos como entre as outras famílias de Balanomorpha ainda não foi estabelecido. Este estudo teve como objetivos avaliar a monofilia da família, além dos seus dos gêneros e grupos taxonômicos e estabelecer uma proposta de relacionamento de Balanidae com os outros táxons de Balanomorpha. Trinta e três táxons de Balanidae, 9 de Archaeobalanidae, e de Pyrgomatidae e 2 de Balanomorphoidea foram analisados. 70 caracteres foram obtidos a partir de características anatômicas da testa, placas articulares, apêndices bucais e cirros. A análise de parcimônia foi obtida através do programa “PAUP” utilizando a parcimônia de Fitch como critério de otimização. Foram obtidas 252 árvores com 125 passos (ci = 0,728; ri = 0,87). A árvore de consenso estrito demonstrou alguns padrões: Pyrgomatidae foi considerado como grupo irmão de Balanidae; o gênero *Balanus* apareceu em diferentes clados sendo considerado polifilético; *Striatobalanus* formou um grupo monofilético junto com Concavinae e Megabalaninae; o grupo “*Balanus amphitrite*” (*sensu* Newman & Ross, 1976), *Tetrabalanus* e *Fistulobalanus* formaram um clado monofilético. Propostas de evolução e novas interpretações de homologia, foram fornecidos baseado na otimização dos caracteres.

A família Balanidae desde a sua descrição inicial sofreu muitas modificações e reduções até formar a proposta taxonômica atualmente aceita. Entretanto sua monofilia e relacionamento filogenético tanto nos táxons internos como entre as outras famílias de Balanomorpha ainda não foi estabelecido. Este estudo teve como objetivos avaliar a monofilia da família, além dos seus dos gêneros e grupos taxonômicos e estabelecer uma proposta de relacionamento de Balanidae com os outros táxons de Balanomorpha. Trinta e três táxons de Balanidae, 9 de Archaeobalanidae, 3 de Pyrgomatidae e 2 de Balanomorphoidea foram analisados. Setenta caracteres foram obtidos a partir de estruturas da testa, placas articulares, apêndices bucais e cirros. A análise de parcimônia foi realizada com o programa "PAUP" utilizando a parcimônia de Fitch como critério de otimização. Foram obtidas 252 árvores com 125 passos ($ci = 0,728$; $ri = 0,87$). A árvore de consenso estrito demonstrou alguns padrões: Pyrgomatidae foi considerado como grupo irmão de Balanidae; o gênero *Balanus* apareceu em diferentes clados sendo considerado polifilético; *Striatobalanus* formou um grupo monofilético junto com Concavinae e Megabalaninae; o grupo "*Balanus amphitrite*" (*sensu* Newman & Ross, 1976), *Tetrabalanus* e *Fistulobalanus* formaram um clado monofilético. Propostas de evolução e novas interpretações de homologia, foram fornecidos baseado na otimização dos caracteres.

ABSTRACT

Since the time of its proposal, the Balanidae has suffered many modifications. It has been reduced and rearranged until it attained its current status. However, its monophyly and relationship have not been phylogenetically examined and the relationships of Balanidae to other groups of Balanoidea have not been established yet. This study was directed to analyze the monophyly of the family and the groups within it. Thirty-three taxa of Balanidae, 9 of Archaeobalanidae, 3 of Pyrgomatidae and 2 of Balanomorphoidea were used in the analysis. Anatomical aspects of soft and hard parts provided 70 characters. The hypothesis of relationship were obtained through PAUP, software packages using Fitch parsimony as the optimization criterion. As a result, 252 trees with 125 steps (ci = 0.728; ri = 0.87) were obtained. The strict consensus tree showed that Pyrgomatidae is the sister group of Balanidae. The genus *Balanus* appears in different clades and therefore it is non-monophyletic. *Striatobalanus* appears within Balanidae close to the clade formed by Megabalaninae and Concaviinae. The “*Balanus amphitrite*” group (*sensu* Newman, 1976) with *Tetrabalanus* and *Fistulobalanus* form a monophyletic group. Some proposals of character evolution and new homology interpretation were made, based on the character-state optimization.

ÍNDICE

1. INTRODUÇÃO	1
1.1. HISTÓRICO DA CLASSIFICAÇÃO DA FAMÍLIA BALANIDAE	5
2. MATERIAL E MÉTODOS	18
2.1. TÁXONS UTILIZADOS	18
2.2. TÉCNICAS ANATÔMICAS	18
2.3. MÉTODOS CLADÍSTICOS	19
2.3.1 - Caracteres e Codificação	19
2.3.2 - Análise de Parcimônia	20
2.3.3 - Consenso	21
2.3.4 - Evolução de Caráter	22
3. RESULTADOS	25
3.1. DESCRIÇÃO DOS CARACTERES	25
3.1.1 - Base	25
3.1.2 - Testa	28
3.1.3 - Placas articulares - Escudo, Tergo	38
3.1.4 - Apêndices Orais	51
3.1.5 - Apêndices Torácicos, Cirros	60
3.1.6 - Pênis	64
3.2. MATRIZ DE DADOS	66
3.3. ANÁLISE DE PARCIMÔNIA	66
3.3.1 - Descrição das árvores obtidas	66
3.3.2 - Relacionamentos entre os Balanidae	79
3.3.3 - Relacionamento dos táxons do grupo externo	83
4. DISCUSSÃO	85
4.1. RELACIONAMENTO FILOGENÉTICO	85
4.1.1 - Família Balanidae	88
4.1.2 - Grupos externos	105
4.2. EVOLUÇÃO DE CARATER	107
4.2.1 - Base	107
4.2.2 - Testa	112
4.2.3 - Placas Articulares, Escudo	124
4.2.4 - Placas Articulares, Tergo	132
4.2.5 - Apêndices	138
5. CONCLUSÕES	144
5.1. RELAÇÕES FILOGENÉTICAS E PROPOSTAS TAXONÔMICAS	144
5.2. EVOLUÇÃO DE CARATER	145
6. BIBLIOGRAFIA	148

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1. Representação da evolução da classificação dos Thoracica, com ênfase em Balanoidea (baseado no esquema de Newman & Ross 1976) 17
- Figura 2. Estrutura da base e acoplamento com a carena. A, *Ceratoconcha floridana*; B *Fistulobalanus citerosum*. *al*, ala; *ba*, bainha; *bas*, base sulcada; *bat*, base tubular; *co*, costela desenvolvida longitudinal; *de*, dentículos. 27
- Figura 3. Terminação basal das placas parietais, mostrando a estrutura das placas. A, *Semibalanus balanoides*; B, *Striatobalanus amaryllis*; C, *Balanus eburneus*; D, G, *Fistulobalanus citerosum*; E, H, *Fistulobalanus albicostatus*; F, *Austromegabalanus psittacus*. *co*, costela; *de*, dentículos; *pe*, parede externa; *pi*, parede interna; *pis*, parede interna secundária; *spr*, septo primário ramificado; *sps*, septo primário simples; *ssr*, septo secundário ramificado; *sss*, septo secundário simples; *tp*, tubo primário; *ts*, tubo subsidiário. 31
- Figura 4. Borda de sutura do rádio. A, *Balanus crenatus*; B, *Balanus amphitrite*; C, *Austromegabalanus psittacus*; D, *Megabalanus rosa*; E, *Balanus balanus*. *de*, dentículos; *pi*, parede interna; *pe*, parede externa; *se*, septos. 35
- Figura 5. Placa careno-lateral II, mostrando detalhes da borda da bainha e crista longitudinal da superfície interna do rádio. A, C, *Austromegabalanus psittacus*; B, D, *Fistulobalanus albicostatus*. C, D, corte no plano transversal (a' - b') da placa careno-lateral. *al*, ala; *cl*, crista longitudinal; *ba*, bainha; *pe*, parede externa; *mb*, margem da bainha; *mbp*, margem projetada da bainha; *sa*, superfície articular. 36
- Figura 6. *Menesiniella aquila* acoplamento das placas careno-lateral I (CL I) e careno-lateral II (CL II). O detalhe mostra a borda superior (*bs*) e a borda inferior (*bi*) da ala bifida da placa careno-lateral II. *al*, ala; *ba*, bainha; *cl*, crista longitudinal; *mbp*, margem projetada da bainha. 37
- Figura 7. Vista externa do escudo e margem articular. A, B, *Balanus rostratus*; C, D *Balanus trigonus*; E, F, *Fistulobalanus albicostatus*. *cra*, crista articular; *cc*, crista de crescimento; *do*, dobra longitudinal; *fa*, fenda articular; *mb*, margem basal. 40
- Figura 8. Vista interna do escudo e das margens articulares. A, *Austromegabalanus psittacus*; B, *Paraconcaus pacificus*; C, *Megabalanus rosa*; D, *Fistulobalanus albicostatus*. *cia*, cicatriz do músculo adutor; *cil*, cicatriz do músculo lateral; *cir*, cicatriz do músculo rostral; *cra*, crista articular; *crad*, crista de inserção do adutor; *crl*, crista de inserção do músculo lateral; *fa*, fenda articular; *crl*, crista de inserção do músculo lateral; *mb*, margem basal; *moc*, margem ocludente. 44
- Figura 9. Face externa do tergo. A, *Balanus eburneus*; B, *Paraconcaus pacificus*; C, *Membranobalanus declivis*. *mc*, margem carenal; *mce*, margem carenal expandida; *mf*, margem da fenda; *msc*, margem escudal; *me*, margem do esporão. 48
- Figura 10. Face interna do tergo, destaque do ângulo entre a margem basal e a margem carenal (A, B) e extremidade inferior interna do esporão (C, D). A, *Balanus eburneus*; B *Tetrabalanus polygenus*; C, *Balanus perforatus*; D, *Striatobalanus amaryllis*. *crt*, cristas de inserção do músculo depressor do tergo; *cre*, cristas da base do esporão; *mc*, margem carenal; *mb*, margem basal; *esp*, esporão. 49
- Figura 11. Face interna do tergo. A, D, *Balanus perforatus*; B, E, *Menesiniella aquila*; C, F, *Austromegabalanus psittacus*. *ma*, matriz diferenciada; *bi*, bico; *cre*, cristas da base do esporão; *crt*, cristas de inserção do músculo depressor do tergo; *esp*, esporão; *ma*, matriz diferenciada; *mb*, margem basal; *mc*, margem carenal. 50
- Figura 12. Mandíbula, vista lateral. A, B, *Bathylasma hirsutum*; C, D, *Fistulobalanus citerosum*; E, F, *Balanus spongicola*; G, H, *Megabalanus occator*; I, J, *Megabalanus vesiculosus*. A, C, E, G, I, detalhe do ângulo inferior. 53
- Figura 13. Primeira maxila, vista lateral. A, *Bathylasma hirsutum*; B, *Semibalanus balanoides*; C, *Membranobalanus declivis*; D, *Notobalanus flosculosus*; E, *Balanus rostratus*; F, *Balanus crenatus*; G, *Balanus balanus*; H, *Balanus trigonus*. *e*, espinho; *ea*, espinho do ângulo inferior; *ec*, espinho central; *ei*, espinho inferior; *ems*, espinho da margem superior; *fe*, fenda; *pie*, par inferior de espinhos; *pse*, par superior de espinhos. 54
- Figura 14. Primeira maxila, vista lateral. A, *Tetrabalanus polygenus*; B, *Balanus eburneus*; C, *Balanus improvisus*; D, *Megabalanus occator*; E, *Megabalanus peninsularis*; F, *Austromegabalanus psittacus*; G, *Megabalanus krakatauensis*; H, *Striatobalanus amaryllis*. *ea*, espinho do ângulo inferior; *ec*, espinho central; *fe*, fenda; *pie*, par inferior de espinhos; *pse*, par superior de espinhos. 55
- Figura 15. Segunda maxila, diferentes tipos de terminações encontradas nas cerdas lisas da margem anterior do lobo distal. A-F, *Fistulobalanus albicostatus*; G-M, *Fistulobalanus citerosum*, N-Q, *Balanus amphitrite*. A- E, cerda com uma extremidade mais simétrica; F, simples; G- I, com uma ponta mais afilada, N-Q, com a ponta assimétrica deslocada do eixo central. *d*, dobras; *p*, projeções delicadas. 57
- Figura 16. Margem superior do labro. A, *Ceratoconcha floridana*, B, *Balanus eburneus*; C *Balanus improvisus*. *de*, dentes; *fe*, fenda mediana do labro. 59
- Figura 17. Detalhe da face interna do endópodo do cirro III de *Fistulobalanus albicostatus*. *de*, cerda

denticulada; <i>pe</i> , cerda pectinada; <i>pi</i> , cerda pinada.	62
Figura 18. Cerdas observadas na face interna do ramo posterior do Cirro III. A - F, <i>Fistulobalanus albicostatus</i> ; G, H, <i>Megabalanus tintinnabulum</i> ; I - K <i>Balanus glandula</i> . A - D, cerda denticulada; E, I, cerda pectinada ; G, H, cerda foliada; F, K, cerda pinada. A - E, G, I, J. Face interna; F, H, J, protuberância; k, margem posterior.	63
Figura 19. Base do pênis. A, <i>Bathylasma hirsutum</i> ; B, <i>Megabalanus krakatauensis</i> ; C, D, <i>Megabalanus peninsularis</i> . A, C, vista da base do pênis; B, D, detalhe da ponta basidorsal do pênis. <i>ce</i> , cerda; <i>pb</i> , ponta basidorsal do pênis.	65
Figura 20. Cladograma de consenso estrito não enraizado, obtido a partir de 252 árvores fundamentais. ..	68
Figura 21. Árvore de consenso estrito construída a partir de 252 árvores fundamentais com 125 passos. A numeração do nó é fornecida sobre o ramo, entre parênteses o valor de suporte do ramo (b).	69
Figura 22. Árvore de consenso de maioria (50%) construída a partir de 252 árvores fundamentais com 125 passos. Grupos compatíveis presentes em menos de 50% das árvores também são mostrados. Sobre os ramos, a numeração dos nós correspondente as mudanças observadas e entre parênteses a frequência de ocorrência dos grupos compatíveis.	70
Figura 23. Reprodução da proposta de evolução de Balanoidea realizada por Newman & Ross (1976).	87
Figura 24. Ramificação originada do nó 64 do cladograma de consenso estrito mostrando as relações entre as espécies do Complexo " <i>Balanus amphitrite</i> ", <i>Tetrabalanus</i> e <i>Fistulobalanus</i>	93
Figura 25. Extrato do cladograma de consenso estrito, indicando o posicionamento de diferentes caracteres em relação a topologia obtida para o clado do nó 62.	96
Figura 26. Extrato do cladograma de consenso de maioria mostrando o relacionamento obtido no clado do nó 58 (com exceção do nó 55). A transformação dos caracteres em cada nó foi baseada nas Tabela IX e XIII.	99
Figura 27. Extrato do cladograma de consenso de maioria (Figura 22) mostrando o relacionamento obtido no clado do nó 55. A transformação dos caracteres em cada nó foi baseada nas Tabela IX e XIII.	101
Figura 28. A, Proposta de evolução da estrutura da base. Seta continua indica a hipótese obtida; seta tracejada indica uma hipótese alternativa. B, Otimização dos caracteres [BA 1] estrutura da base calcificada, [BA 4] base vesicular e [PA 1] dentículos nas costelas, na árvore de consenso estrito.	110
Figura 29. Otimização do caráter número de placas parietais [PA 10], em relação a árvore de consenso estrito.	113
Figura 30. A, Proposta de evolução das estruturas presentes na borda de sutura do rádio. B, Otimização dos caracteres [AC 8a], [AC 8], [AC 2] e [AC 13] em relação a árvore de consenso estrito.	116
Figura 31. A, Otimização dos caracteres, crista longitudinal na face interna do radio [AC 4], margem da bainha [AC 5] e borda da ala [AC 7] na árvore de consenso estrito. B, Proposta de evolução de estruturas do acoplamento da ala com a bainha.	118
Figura 32. Otimização dos caracteres das placas parietais: estrutura [PA 4], projeções na superfície interna [PA 11], dentículos nas costelas longitudinais [PA 1], no cladograma de consenso estrito.	121
Figura 33. Proposta de evolução da formação de tubos subsidiários nas placas parietais. A, Otimização dos caracteres: septos primários [PA 3] e parede interna secundária [PA 8] no cladograma de consenso estrito; B, proposta de evolução.	123
Figura 34. Otimização do caráter, superfície externa do escudo [SCE 8] no cladograma de consenso estrito. <i>Balanus laevis</i> , ilustração de Pilsbry, 1909.	124
Figura 35. Otimização do caráter, sulcos longitudinais no escudo [SCE 6] no cladograma de consenso estrito.	127
Figura 36. Otimização dos caracteres, inserção do músculo adutor do escudo [SCI 14], terminação basal da crista do músculo adutor do escudo [SCI 17] e crista única na face interna do escudo [SCI 13], no cladograma de consenso estrito.	129
Figura 37. Otimização dos caracteres: local de inserção do músculo adutor lateral [SCI 2] e crista única na face interna do tergo [SCI 13]. A, extrato do cladograma de consenso estrito; B extrato do cladograma de maioria.	131
Figura 38. Otimização dos caracteres, inserção do músculo depressor do tergo [TE 1], projeção e forma das cristas do músculo depressor do tergo [TE 14] e [TE 15] no cladograma de consenso estrito.	133
Figura 39. Otimização dos caracteres, estrutura do esporão [TE 22], relação margem da fenda/margem do esporão [TE 27] no cladograma de consenso estrito.	135
Figura 40. Otimização dos caracteres, forma do ápice do tergo [TE 17], forma da matriz [TE 20] e forma base da matriz com formato cônico [TE 19] no extrato do cladograma de consenso estrito.	137
Figura 41. Otimização dos caracteres da segunda maxila, cerdas lisas da margem superior distal [MAL 3], extremidade das cerdas [MAL 1] e cerdas presentes na extremidade distal [MAL 4] no cladograma de consenso estrito.	140
Figura 42. Otimização dos caracteres relativos ao cirro III: presença de cerdas complexas [CI 29], tipo de cerda complexa [CI 17], cerdas com projeções laterais triangulares [CI 20] e cerdas com pínulas alongadas [CI 31], no cladograma de consenso estrito.	143

ÍNDICE DE TABELAS

Tabela I Quadro comparativo das seções de Darwin (1854b) e Gruvel (1905)	7
Tabela II. Quadro comparativo do posicionamento das espécies do gênero <i>Balanus</i> , com o seu relacionamento em grupos e/ou séries segundo Newman e Ross (1976) e Pilsbry (1916).	10
Tabela III. Lista das espécies do complexo " <i>Balanus amphitrite</i> " sensu Henry & McLaughlin (1975) com o seu relacionamento em grupos como proposto pelos autores.	12
Tabela IV. Proposta da criação do gênero <i>Concavus</i> e subgêneros realizada por Newman (1982).	14
Tabela V. Quadro com a proposta da criação da subfamília <i>Concavinae</i> . São listadas somente as espécies recentes da família.	16
Tabela VI. Lista das espécies estudadas com a posição taxonômica atual dentro de Crustacea, Classe Maxillopoda.	23
Tabela VII. Lista dos nós terminais e internos que compõem o cladograma de consenso estrito. Na primeira coluna o número do nó, entre parênteses e o nome do táxon correspondente quando for o caso; na segunda coluna o número do nó ao qual o nó da primeira coluna está conectado; na terceira coluna o número de passos do ramo relativo ao nó; na quarta coluna, o menor número de passos para o ramo; na quinta coluna o maior número de passos para o ramo.	71
Tabela VIII. Lista das mudanças dos caracteres na árvore de consenso estrito. A seta com dupla linha (=>) indica que a mudança não será afetada pelos diferentes tipos de otimização; a seta com uma linha simples (—>) indica que a mudança pode ocorrer ou não dependendo do tipo de otimização adotado, favorecendo reversão ou paralelismo.	73
Tabela IX. Lista de apomorfias para cada nó do cladograma básico. A seta com dupla linha (=>) indica que a mudança não será afetada pelos diferentes tipos de otimização; a seta com uma linha simples (—>) indica que a mudança pode ocorrer ou não dependendo do tipo de otimização adotado.	75
Tabela X. Lista dos nós obtidos no cladograma de maioria. Só são listados os nós derivados das ramificações politômicas do cladograma de consenso estrito. Na primeira coluna o número do nó; na segunda coluna o número do nó ao qual o nó da primeira coluna está conectado; na terceira coluna o número de passos do ramo relativo ao nó; na quarta coluna, o menor número de passos para o ramo; na quinta coluna o maior número de passos para o ramo.	77
Tabela XI. Lista das mudanças dos caracteres na árvore de consenso de maioria. Só são listados os caracteres que sofreram mudanças nos nós derivados das ramificações politômicas do cladograma de consenso estrito (básico).	77
Tabela XII. Lista de apomorfias dos nós do cladograma de consenso de maioria. Só são listados os nós acrescentados dos nós derivados das ramificações politômicas do cladograma de consenso estrito (básico). (-) indica que o nó não apresenta apomorfia.	77
Tabela XIII. Grupos obtidos com a frequência de ocorrência em relação ao número total de árvores fundamentais. Os números da primeira linha corresponde ao táxon (ver fig. 21). "*" corresponde a uma espécie que forma o grupo, "." a espécie esta ausente no grupo.	78
Tabela XIV. Extrato modificado da Tabela XIII, apresentando a frequência de 4 grupos formados a partir das 252 árvores obtidas na análise de parcimônia.	80
Tabela XV. Quadro comparativo das propostas de organização de Pilsbry (1916) e Newman & Ross (1976) para as espécies pertencentes ao clado do nó 69.	90
Tabela XVI. Quadro comparativo de duas propostas de relacionamento das espécies contidas nos nós 66, 57 e 49 desta análise.	91
Tabela XVII. Lista das espécies presentes no Complexo <i>Balanus amphitrite</i> de Henry & McLaughlin (1975) e seus sinônimos presentes na lista de Newman e Ross (1976).	95
Tabela XVIII. Quadro comparativo das descrições existentes para presença de cerdas complexas realizadas por Henry & McLaughlin (1975) e o presente trabalho.	97
Tabela XIX. Extrato da Tabela II demonstrando a composição dos grupos " <i>Balanus perforatus</i> " e " <i>Balanus concavus</i> ", além da atualização de alguns nomes.	102
Tabela XX. Quadro comparativo da estrutura de base sólida observada em diferentes táxons de <i>Balanomorpha</i>	108
Tabela XXI. Extrato da Tabela XI evidenciando somente as mudanças sofridas pelo caráter [AC 2] a partir do nó 58 na árvore de consenso de maioria.	115
Tabela XXII. Extrato da Tabela VIII, indicando a transformação do caráter [SCE 6]	126
Tabela XXIII. Extrato da Tabela VIII, indicando a transformação do caráter [MAL 1], [MAL 3] e [MAL 4]	139

INTRODUÇÃO

A busca em se conhecer a história evolutiva de um grupo, é repleta de diferentes abordagens, que podem apresentar resultados bastante distintos. A preocupação em descrever grupos taxonômicos que, de alguma forma, representem grupos naturais, ou seja, que apresentaram uma história evolutiva comum, está presente entre os taxonomistas e sistematas, desde os tempos em que Charles Darwin trabalhava com os Cirripedia (Pilsbry, 1916). Esta linha de pensamento evolutivo recebeu um grande reforço a partir da contribuição de Hennig (1950), pois através do método por ele proposto, foi possível produzir sistemas de classificação com um número reduzido de suposições arbitrárias.

Estudos morfológicos fornecem, uma gama de informações que podem ser utilizada nos trabalhos de biologia comparada, que têm como objetivo a descoberta da “ordem na natureza”, a hierarquia de grupos dentro de grupos, como revelado pelas relações de homologies (Rieppel, 1988); ou seja, a compreensão e descrição dos padrões filogenéticos existentes entre diferentes organismos. Os dados morfológicos são utilizados como proposições de homologies que subseqüentemente determinarão o padrão de relacionamento entre os organismos sob estudo, em sua forma mais parcimoniosa (Wiley, 1981; Patterson, 1982).

Entre os crustáceos, a subclasse Cirripedia, é a única que apresenta a sessilidade como forma de vida. Este fato é evidenciado na morfologia do grupo que apresenta estruturas derivadas únicas. Os Cirripedia Thoracica são essencialmente marinhos ocorrendo da zona entre-marés às profundezas abissais; sobre estruturas rochosas, tronco de manguezais, corais, medusas, esponjas, poliquetos, peixes, aves e baleias entre outros. Estes organismos estão representados em praticamente todos os oceanos e mares, onde existir substrato para sua fixação.

A superfamília Balanoidea Leach, 1817, está subdividida em três famílias: Archaeobalanidae

Newman & Ross, 1976; Pyrgomatidae Gray, 1825 e Balanidae Leach, 1817 *sensu* Newman & Ross, 1976. Segundo Newman & Ross (1976), Pyrgomatidae e Balanidae se originaram a partir de Archaeobalanidae, cada um formando um grupo monofilético embora ainda não resolvido. A proposta de Newman & Ross (*op. cit.*) sugere o parafiletismo de Archaeobalanidae.

Segundo Buckeridge (1995), o registro fóssil mais antigo de Balanoidea é do Archaeobalanidae †*Palaeobalanus* encontrado no Eoceno Médio na Nova Zelândia (45 MA). Assumindo †*Palaeobalanus* como representante mais antigo de Balanoidea devemos aceitar que a idade mínima de evolução desta superfamília é de 45 milhões de anos. O período atual tem sido descrito como a época das cracas (Newman *et al.*, 1969), principalmente pela sua presença nos mais diversos ambientes e pelo reduzido número de gêneros exclusivamente fósseis. Desta forma a compreensão da evolução e biogeografia da família Balanidae pode contribuir no entendimento dos processos biogeográficos globais que ocorreram pelo menos no últimos 45 milhões de anos.

O estudo de biogeografia marinha é recente, com as primeiras contribuições mais completas ocorrendo em meados do século XX (Buckeridge, 1995). Isto se deve, em parte, ao maior esforço de coleta no ambiente marinho observado no final do século XIX e meados do século XX (Levington, 1995), proporcionando um maior volume de material coletado em diferentes localidades.

Nas últimas décadas W. A. Newman se aprofundou nas questões de biogeografia dos Cirripedia, formulando hipóteses essencialmente históricas para a compreensão dos padrões de distribuição observados (Newman, 1979a, 1979b, 1991, 1992; Newman & Foster, 1988). Embora seus trabalhos possibilitassem que a discussão dos problemas em biogeografia histórica do ambiente marinho fosse ampliado, a falta de hipóteses de relacionamento para os grupos por ele estudados limitaram a abrangência das mesmas.

A partir dos trabalhos de Darwin (1851a,b; 1854a,b), os estudos em Cirripedia

começaram a buscar a uma classificação “mais natural” para a família. Desde a descrição original de Leach (1817) a família Balanidae sofreu muitas modificações sendo composta atualmente por aproximadamente 90 espécies recentes distribuídas em três subfamílias com nove gêneros recentes e seis fósseis. São eles:

Balaninae - †*Tamiosoma* Conrad, 1857; †*Zulloa* Ross & Newman, 1996; *Balanus* da Costa, 1778; *Fistulobalanus* Zullo, 1984 e *Tetrabalanus* Cornwall, 1941
 Megabalaninae - †*Fosterella* Buckeridge, 1983; *Megabalanus* Hoek, 1913;
Austromegabalanus Newman 1980 e *Notomegabalanus* Newman, 1980
 Concavinae - †*Concavus* Newman, 1982; †*Chesaconcavus* Zullo, 1992; †
Zulloconcavus Carriol, 2000; *Menesiniella* Newman, 1982; *Paraconcavus*
 Zullo, 1992 e *Arossia* Newman, 1982.

Para Newman & Ross (1976), os representantes da família Balanidae apresentam uma estrutura de parede única e distinta de todos os outros Balanomorpha. A parede tubífera regular em conjunção com um intrincado sistema de encaixe na porção marginal das cristas internas da parede e da base, permite um crescimento vertical ao mesmo tempo que o animal mantém uma forte ligação com o substrato (Newman *et. al.* 1967). Paredes tubíferas ocorrem em outros Balanomorpha: Archaeobalanidae e Pyrgomatidae entre os Balanoidea; Coronulidae, entre os Coronuloidea e Tetracitidae entre os Tetracitoidea (Darwin, 1854b; Newman *et. al.*, 1967; Ross & Newman, 1967; Ross & Newman, 1973). Diferenças na ontogenia e na natureza das estruturas resultantes que formam a parede dos Balanidae, indicam uma origem diferente das paredes encontradas em outros grupos (Newman & Ross, 1976). Desta forma, a família Balanidae (*sensu* Newman & Ross, 1976) apresenta apomorfias que sugerem o seu monofiletismo. Apesar dos diferentes pontos de vista entre os estudiosos de Cirripedia indicarem o monofiletismo de Balanidae, nenhuma tentativa de se desenvolver

uma hipótese sobre o relacionamento entre os Balanidae e as famílias de Balanomorpha a luz do método cladista foi realizada.

Newman & Ross (1976), seguindo Pilsbry (1916) dividiram a família Balanidae em seis grupos “mais ou menos naturais” (“... *arranged the species of Balanus in six more or less natural groups...*” Newman & Ross 1976:24). Embora existam trabalhos recentes acerca do estudo destes grupos dentro de Balanidae, somente alguns dos grupos sofreram revisão taxonômica mais acurada (*e.g.* o complexo *Balanus amphitrite* por Henry & McLaughlin, 1975; *Megabalanus* por Henry & McLaughlin, 1986; Megabalaninae por Newman, 1979 e Concavinae por Zullo, 1992). O conhecimento das relações filogenéticas dentro desta família, está restrito aos poucos grupos estudados. Nenhum estudo que avalie o monofiletismo e o relacionamento dos outros grupos de Balanidae foi ainda realizado.

Em Balanidae com exceção dos trabalhos de Bourget (1977) sobre a estrutura da testa de Verrucomorpha e Balanomorpha, Barnes & Klepal (1971) sobre a estrutura do pênis em Cirripedia, Høeg *et. al.* (1994) sobre os apêndices bucais em Thoracica, Healy & Anderson (1990) sobre ultra-estrutura de espermatozóides e Pitombo (1999) sobre aspectos morfológicos das placas e apêndices, poucos foram os trabalhos que abordaram comparativamente a diversidade morfológica de Balanidae.

De forma a ampliar a compreensão da variabilidade morfológica na família, procurou-se caracterizar e comparar as diferentes estruturas de forma a permitir o reconhecimento de homologias primárias (*sensu* Pina, 1992).

Este estudo tem como objetivos:

- 1 - Testar o monofiletismo da família Balanidae.
- 2 - Avaliar o monofiletismo dos táxons de Balanidae, reagrupando as espécies em grupos naturais.
- 3 - Propor hipóteses de evolução para os caracteres utilizados

1.1. HISTÓRICO DA CLASSIFICAÇÃO DA FAMÍLIA BALANIDAE

A classificação atual de Cirripedia principalmente da superordem Thoracica, começou com Leach (1817) e Gray (1825), que propuseram o arranjo dos grupos taxonômicos que seriam posteriormente revisados por Darwin (1851-1854). As três principais divisões propostas por Darwin formaram a base para a atual classificação da superordem (Pilsbry, 1907, 1916; Kruger, 1940; Withers, 1953; Newman *et al.*, 1969 e Newman e Ross 1976 e Newman, 1996) em três famílias: Lepadidae, Verrucidae e Balanidae (Figura 1). Segundo Darwin (1854b: 31) estas três famílias representavam grupos naturais (“*The thoracica may be divided in tree very natural Families*”), evidenciando uma preocupação com uma classificação com bases na história evolutiva do grupo (assumindo que “natural families” tenha este sentido). Darwin (1854b:33) definiu a família Balanidae como “*Cirripedia without a peduncle; scuta and terga furnished with depressor muscles; other valves united immovably together*”, e dividiu-a em duas subfamílias: Balaninae e Chthamalinae.

A subfamília Balaninae foi caracterizada por Darwin (1854b: 175) do seguinte modo:

“Shell with the rostrum having radii, but without alae; lateral compartments all having alae on one side and radii on the other side; parietes generally either porose, or longitudinally ribbed on their inner surface.

Mouth with the labrum notched in the middle, not swollen; palpi large, almost touching each other; mandibles generally with the lower teeth laterally double; third pair of cirri with their segments resembling those of the second pair.”

Darwin (1854b: 175) subdividiu a subfamília Balaninae em duas seções, a primeira formada pelos gêneros Balanus, Acasta, Elminius, Tetraclita, Pyrgoma, Creusia, Chelonobia e a segunda seção formada pelos gêneros: Coronula, Platylepas, Tubicinella, Xenobalanus. O gênero Balanus Da Costa, 1778 foi dividido em 6 seções por Darwin (op. cit.) baseado em características derivadas das placas da parede e da base, incluídas em Balanus (Tabela I). As seções de Darwin (1854b) foram descritas da seguinte forma:

"*Parietes, basis, and radii permeated by pores.*"

"Section B"

"*Parietes and basis sometimes permeated by pores, sometimes not; radii not permeated by pores; shell elongated in its rostro-carinal axis; basis boat-shaped, attached to Gorgoniae and Milleporae.*"

"Section C"

"*Parietes and basis permeated by pores; radii not permeated by pores.*"

"Section D"

"*Parietes permeated by pores. basis and radii not permeated by pores.*"

"Section E"

"*Basis membranous.*"

"Section F"

"*Parietes and radii not permeated by pores. Basis sometimes permeated by pores, sometimes excessively thin and hardly distinguishable.*"

A classificação seguinte, proposta por Gruvel (1905) para os grandes grupos da subordem Balanomorpha, ficou fora do esquema proposto por Darwin (1854b), sendo rejeitada por Pilsbry (1907, 1916) e pesquisadores subsequentes, por ser em parte uma classificação não natural. Gruvel (*op. cit.*) separou a subordem baseado no número de placas da testa, não levando em conta que em certos grupos as placas apresentavam origens distintas. Para Pilsbry (1916), este fato implicava em um sério problema metodológico, pois não estava de acordo com os princípios darwinianos de se trabalhar com grupos naturais. Gruvel (*op.cit.*) em seu trabalho compila as seções de Darwin (1854b) acrescentando duas novas seções, uma criada por Hoek (1883) e outra criada por ele próprio para encaixar 3 espécies por eles descritas.

"Section G"

"*Parois non percées de pores. - Pas de rayons. - Base membraneuse.*"

"Section H"

"*Parois et base percées de pores. - Pas de rayons. - Base calcaire.*"

Tabela I Quadro comparativo das seções de Darwin (1854b) e Gruvel (1905).

Seções de Darwin, 1854b	Seções de Gruvel, 1903
<p>"Section [A]"</p> <ol style="list-style-type: none"> 1 . <i>Balanus tintinnabulum</i> (Linnaeus 1767) <ul style="list-style-type: none"> Var. <i>communis</i> Darwin, 1854 Var. <i>vesiculosus</i> Darwin, 1854 Var. <i>validus</i> Darwin, 1854 Var. <i>zebra</i> Darwin, 1854 Var. <i>crispatus</i> Darwin, 1854 Var. <i>spinosus</i> Gmelin, 1791 Var. <i>coccopoma</i> (Darwin, 1854) Var. <i>concinus</i> Darwin, 1854 Var. <i>intermedius</i> Darwin, 1854 Var. <i>occator</i> Darwin, 1854 Var. <i>d'Orbignii</i> Chenu, 1843 2 . <i>Balanus tulipiformis</i> Ellis, 1758 3 . <i>Balanus psittacus</i> (Molina, 1788) 4 . <i>Balanus capensis</i> Ellis, 1758 5 . <i>Balanus nigrescens</i> Lamarck, 1818 6 . <i>Balanus decorus</i> Darwin, 1854 7 . <i>Balanus vinaceus</i> Darwin, 1854 8 . <i>Balanus ajax</i> Darwin, 1854 	<p>"Section A"</p> <ol style="list-style-type: none"> 1 . <i>Balanus tintinnabulum</i> (Linnaeus, 1767) <ul style="list-style-type: none"> Var. <i>communis</i> Var. <i>vesiculosus</i> Var. <i>validus</i> Var. <i>zebra</i> Var. <i>crispatus</i> Var. <i>spinosus</i> Var. <i>coccopoma</i> Var. <i>concinus</i> Var. <i>intermedius</i> Var. <i>occator</i> Var. <i>d'Orbignii</i> 2 . <i>Balanus ajax</i> 3 . <i>Balanus decorus</i> 4 . <i>Balanus campbelli</i> Filhol, 1885 5 . <i>Balanus vinaceus</i> 6 . <i>Balanus tulipiformis</i> 7 . <i>Balanus psittacus</i> 8 . <i>Balanus capensis</i> 9 . <i>Balanus nigrescens</i>
<p>"Section [B]"</p> <ol style="list-style-type: none"> 9 . <i>Balanus stultus</i> Darwin, 1854 10 . <i>Balanus calceolus</i> Ellis, 1758 11 . <i>Balanus galeatus</i> Darwin, 1854 12 . <i>Balanus cymbiformis</i> Darwin, 1854 13 . <i>Balanus navicula</i> Darwin, 1854 	<p>"Section B"</p> <ol style="list-style-type: none"> 10 . <i>Balanus stultus</i> 11 . <i>Balanus calceolus</i> 12 . <i>Balanus galeatus</i> 13 . <i>Balanus cymbiformis</i> 14 . <i>Balanus navicula</i>
<p>"Section [C]"</p> <ol style="list-style-type: none"> 14 . <i>Balanus trigonus</i> Darwin, 1854 15 . <i>Balanus spongicola</i> Brown, 1837 16 . <i>Balanus laevis</i> Bruguière, 1789 17 . <i>Balanus perforatus</i> Bruguière, 1789 18 . <i>Balanus concavus</i> Brown, 1831 19 . <i>Balanus amphitrite</i> Darwin, 1854 <ul style="list-style-type: none"> Var. <i>communis</i> Darwin, 1854 Var. <i>venustus</i> Darwin, 1854 Var. <i>pallidus</i> Darwin, 1854 Var. <i>niveus</i> Darwin, 1854 Var. <i>modestus</i> Darwin, 1854 Var. <i>stutsburi</i> Darwin, 1854 Var. <i>obscurus</i> Darwin, 1854 Var. <i>variegatus</i> Darwin, 1854 Var. <i>cirratus</i> Darwin, 1854 20 . <i>Balanus poecilus</i> Darwin, 1854 21 . <i>Balanus eburneus</i> Gould, 1841 22 . <i>Balanus improvisus</i> Darwin, 1854 23 . <i>Balanus nubilus</i> Darwin, 1854 24 . † <i>Balanus corrugatus</i> Darwin, 1854 	<p>"Section C"</p> <ol style="list-style-type: none"> 15 . <i>Balanus trigonus</i> 16 . <i>Balanus armatus</i> Müller, 1867 17 . <i>Balanus spongicola</i> 18 . <i>Balanus socialis</i> Hoek, 1883 19 . <i>Balanus nubilus</i> 20 . <i>Balanus violaceus</i> Gruvel, 1903 21 . <i>Balanus laevis</i> 22 . <i>Balanus poecilus</i> 23 . <i>Balanus perforatus</i> 24 . <i>Balanus improvisus</i> 25 . <i>Balanus concavus</i> 26 . <i>Balanus amphitrite</i> <ul style="list-style-type: none"> Var. <i>communis</i> Var. <i>venustus</i> Var. <i>pallidus</i> Var. <i>niveus</i> Var. <i>modestus</i> Var. <i>stutsburi</i> Var. <i>obscurus</i> Var. <i>variegatus</i> Var. <i>cirratus</i> 27 . <i>Balanus eburneus</i>

Continuação da tabela I.

<p>"Section [D]"</p> <p>25 . <i>Balanus porcatus</i> da Costa, 1778 26 . <i>Balanus patellaris</i> (Spengler, 1780) 27 . <i>Balanus crenatus</i> Bruguière, 1789 28 . <i>Balanus glandula</i> Darwin, 1854</p>	<p>" Section D"</p> <p>28 . <i>Balanus porcatus</i> 29 . <i>Balanus patellaris</i> 30 . <i>Balanus glandula</i> 31 . <i>Balanus rostratus</i> Hoek, 1883 32 . <i>Balanus crenatus</i></p>
<p>"Section [E]"</p> <p>29 . <i>Balanus balanoides</i> (Linnaeus, 1746) 30 . <i>Balanus cariosus</i> (Pallas, 1788) 31 . <i>Balanus declivis</i> Darwin, 1854</p>	<p>" Section E"</p> <p>33 . <i>Balanus balanoides</i> 34 . <i>Balanus cariosus</i> 35 . <i>Balanus declivis</i></p>
<p>"Section [F]"</p> <p>32 . <i>Balanus hameri</i> (Ascanius, 1767) 33 . <i>Balanus amaryllis</i> Darwin, 1854 Var. a Var. b 34 . <i>Balanus allium</i> Darwin, 1854 35 . <i>Balanus cepa</i> Darwin, 1854 36 . <i>Balanus quadrivittatus</i> Darwin, 1854 37 . <i>Balanus terebratus</i> Darwin, 1854 38 . <i>Balanus vestitus</i> Darwin, 1854 39 . <i>Balanus imperator</i> Darwin, 1854 40 . <i>Balanus flosculus</i> Darwin, 1854 var. <i>sordidus</i> Darwin, 1854 41 . †<i>Balanus bisulcatus</i> Darwin, 1854 42 . †<i>Balanus dolosus</i> Darwin, 1854 43 . †<i>Balanus unguiformis</i> Darwin, 1854 var. <i>erisma</i> Darwin, 1854 44 . †<i>Balanus varians</i> Darwin, 1854 45 . †<i>Balanus inclusus</i> Darwin, 1854 var. (a) var. (b)</p>	<p>" Section F"</p> <p>36 . <i>Balanus hameri</i> 37 . <i>Balanus imperator</i> 38 . <i>Balanus tenuis</i> Hoek, 1883 39 . <i>Balanus allium</i> 40 . <i>Balanus quadrivittatus</i> 41 . <i>Balanus vestitus</i> 42 . <i>Balanus terebratus</i> 43 . <i>Balanus amaryllis</i> Var. a (<i>roseus</i>) Var. b (<i>niveus</i>) <i>B. amaryllis dissimilis</i> Lanchester, 1902 44 . <i>Balanus cepa</i> 45 . <i>Balanus aeneas</i> Lanchester, 1902 46 . <i>Balanus flosculus</i></p>
	<p>"Section G" de Hoek (1883)</p> <p>47 . <i>Balanus coroliformis</i> Hoek, 1883 48 . <i>Balanus hirsutus</i> Hoek, 1883</p>
	<p>" Section H"</p> <p>49 . <i>Balanus dybowskii</i> Gruvel, 1903</p>

Pilsbry (1916) elevou as famílias e subfamílias de Darwin (1854) para a categoria de subordem e família, principalmente para permitir uma expansão da classificação, fato que para o autor representava uma tendência entre os zoólogos da segunda metade do século XIX. Desta forma a família Balanidae de Darwin tornou-se a subordem Balanomorpha, com duas famílias: Chthamalidae e Balanidae. Pilsbry (op. cit.) dividiu a família Balanidae em Balaninae, Chelonibiinae e Coronulinae.

Pilsbry (1916) e Hoek (1907, 1913) propuseram numerosos subgêneros para

Balanidae, em grande parte baseados nos caracteres utilizados para as seções propostas por Darwin (1854b). Por exemplo, o subgênero *Megabalanus* Hoek, 1913 foi estabelecido a partir da seção “A” de Darwin, enquanto que o subgênero *Balanus* da Costa, 1778 é referente as seções “C” e “D” de Darwin (Tabela I). Pilsbry (op. cit.) subdivide o subgênero *Balanus* em 8 séries e apresenta uma proposta de relacionamento entre elas através do agrupamento das séries por chaves. As oito séries foram reunidas em 2 grupos um com 3 séries (“*Balanus amphitrite*”, “*Balanus trigonus*” e “*Balanus perforatus*”) e o outro com 4 séries (“*Balanus aquila*”, “*Balanus nubilus*”, “*Balanus balanus*” e “*Balanus crenatus*”) (Tabela II). Uma das séries (“*Balanus gregarius*”) foi mantida de fora desta organização. O critério adotado por Pilsbry (op. cit.) para sugerir o agrupamento das séries em 2 grupos não foi expressado pelo autor em seu trabalho, e até o momento não existe qualquer tentativa de se compreender a relação entre as séries de Pilsbry (1916).

Pilsbry (1916) forneceu uma diagnose para algumas de suas séries, embora nem sempre fossem muito claras e as vezes eram omitidas. Pilsbry (op. cit.) também forneceu algumas discussões a respeito do relacionamento das espécies dentro das séries.

A organização estabelecida por Pilsbry (1916) para os dois subgêneros (*Megabalanus* e *Balanus*) foi a base para a estruturação da família Balanidae feita por Newman & Ross (1976). Nos anos subseqüentes a Pilsbry (op. cit.), poucas alterações foram realizadas na classificação de Balanomorpha. Nilsson-Cantell (1921) revalidou a subfamília Tetracelitinae elevando-a a família. Utinomi (1968) dividiu Chthamalidae em 3 subfamílias: Catophragminae, Pachylasminae e Chthamalinae. Ross (in Ross & Newman, 1967) criou a subfamília †Emersoniinae para uma forma extinta, relacionada às cracas de tartaruga. Newman & Ross (1971) criaram a família Bathylasmatidae para um grupo de Balanidea de águas profundas. Zullo (1963 apud Newman, 1979) elevou a gênero o subgênero *Balanus* (*Megabalanus*) de Hoek (1913) e o divide em dois subgêneros novos, *Megabalanus* (*Megabalanus*) e *Megabalanus* (*Notobalanus*).

Tabela II. Quadro comparativo do posicionamento das espécies do gênero *Balanus*, com o seu relacionamento em grupos e/ou séries segundo Newman e Ross (1976) e Pilsbry (1916).

Séries de Pilsbry, 1916	Grupos de Newman & Ross, 1976
Série " <i>Balanus crenatus</i> " <i>Balanus crenatus</i> <i>Balanus crenatus curvicutum</i> Pilsbry, 1916 <i>Balanus crenatus delicatus</i> Pilsbry, 1916 <i>Balanus glandula</i>	
Série " <i>Balanus balanus</i> " <i>Balanus rostratus</i> <i>Balanus rostratus alaskensis</i> Pilsbry, 1916 <i>Balanus rostratus heteropus</i> Pilsbry, 1916 <i>Balanus rostratus apertus</i> Pilsbry, 1916 <i>Balanus rostratus dalli</i> Pilsbry, 1916 <i>Balanus balanus</i> <i>Balanus balanus pugetensis</i> Pilsbry, 1916	Grupo " <i>Balanus balanus</i> " <i>Balanus balanus</i> <i>Balanus crenatus</i> <i>Balanus crenatus curvicutum</i> <i>Balanus crenatus delicatus</i> <i>Balanus glandula</i> <i>Balanus withersi</i> , Pilsbry, 1930
Série " <i>Balanus nubilus</i> " <i>Balanus nubilus</i> <i>Balanus flos</i> Pilsbry, 1917	Grupo " <i>Balanus nubilus</i> " <i>Balanus nubilus</i> <i>Balanus rostratus</i>
Série " <i>Balanus amphitrite</i> " <i>Balanus alatus</i> Hoek, 1913 <i>Balanus amphitrite</i> <i>Balanus amphitrite albicostatus</i> Pilsbry, 1916 <i>Balanus amphitrite niveus</i> <i>Balanus amphitrite inexpectatus</i> Pilsbry, 1916 <i>Balanus amphitrite peruvianus</i> Pilsbry, 1909 <i>Balanus eburneus</i> <i>Balanus improvisus</i> † <i>Balanus concavus glyptopoma</i> Pilsbry, 1916 † <i>Balanus concavus proteus</i> Conrad, 1834 † <i>Balanus concavus chesapeakeensis</i> Pilsbry, 1916 <i>Balanus concavus pacificus</i> Pilsbry, 1916 † <i>Balanus concavus coosensis</i> Dall, 1909 <i>Balanus regalis</i> Pilsbry, 1916 <i>Balanus poecilus</i> <i>Balanus poecilotheca</i> Krüger, 1911	Grupo " <i>Balanus amphitrite</i> " <i>Balanus albicostatus albicostatus</i> <i>Balanus amphitrite aeratus</i> Oliveira, 1941 <i>Balanus amphitrite cochinchensis</i> Nilsson-Cantel, 1938 <i>Balanus amphitrite columnarios</i> Tarasov & Zevina, 1957 <i>Balanus amphitrite fluminensis</i> Oliveira, 1941 <i>Balanus amphitrite inexpectatus</i> <i>Balanus amphitrite insignis</i> Nilsson-Cantel, 1938 <i>Balanus amphitrite kondakovi</i> Tarasov & Zevina, 1957 <i>Balanus amphitrite peruvianus</i> <i>Balanus amphitrite poecilosculpta</i> Broch, 1931 <i>Balanus amphitrite rafflesi</i> Nilsson-Cantel, 1938 <i>Balanus amphitrite tongaensis</i> Kolosváry, 1967 <i>Balanus amphitrite vladvostokensis</i> Tarasov & Zevina, 1957 <i>Balanus caribensis</i> Weisbord, 1966 <i>Balanus citerosum</i> Henry, 1973 <i>Balanus dentivarians</i> Henry, 1973 <i>Balanus eburneus</i> <i>Balanus improvisus</i> <i>Balanus marroccana</i> Broch, 1927 <i>Balanus pallidus</i> <i>Balanus patellaris</i> <i>Balanus poecilotheca</i> <i>Balanus reticulatus</i> <i>Balanus saalami</i> Nilsson-Cantel, 1932 <i>Balanus subalbidus</i> Henry, 1973 <i>Balanus suturalis</i> Henry, 1973 <i>Balanus uliginosis</i> Utinomi, 1967 <i>Balanus variegatus variegatus</i> <i>Balanus variegatus cirratus</i> <i>Balanus venustus venustus</i> <i>Balanus venustus modestus</i> <i>Balanus venustus niveus</i> <i>Balanus venustus obscurus</i>

Continuação da Tabela II.

Série " <i>Balanus trigonus</i> " <i>Balanus trigonus</i> <i>Balanus spongicola</i> <i>Balanus calidus</i> Pilsbry, 1916	grupo " <i>Balanus trigonus</i> " <i>Balanus alatus</i> <i>Balanus calidus</i> <i>Balanus calidus nonstriatus</i> Kolosváry, 1941 <i>Balanus laevis</i> <i>Balanus laevis coquimbensis</i> Swerby, 1846 <i>Balanus laevis nitidus</i> Darwin, 1854 <i>Balanus minutus</i> Hoeck, 1913 <i>Balanus parkeri</i> Zullo, 1967 <i>Balanus poecilus</i> <i>Balanus spongicola</i> <i>Balanus trigonus</i>
Série " <i>Balanus perforatus</i> " <i>Balanus laevis</i> <i>Balanus laevis nitidus</i> <i>Balanus laevis coquimbensis</i> <i>Balanus perforatus</i>	Grupo " <i>Balanus perforatus</i> " <i>Balanus hystrix</i> Hoek, 1913 <i>Balanus concavus pacificus</i> <i>Balanus perforatus</i> <i>Balanus perforatus angustus</i> (Gmalin, 1789) <i>Balanus perforatus fistulosus</i> (Poli, 1791) <i>Balanus perforatus mirabilis</i> Darwin, 1854
Série " <i>Balanus gregarius</i> " † <i>Balanus gregarius</i>	Grupo " <i>Balanus concavus</i> " <i>Balanus aquila</i> <i>Balanus concavus mexicanus</i> Henry, 1941 <i>Balanus eyerdami</i> Henry, 1960 <i>Balanus regalis</i>
Série " <i>Balanus aquila</i> " <i>Balanus aquila</i> Pilsbry, 1907	

Newman *et al.* (1967) realizaram um estudo da subclasse Cirripedia fornecendo uma revisão do que já havia sido estudado até então, eles também forneceram as bases para estudos posteriores da filogenia do grupo.

Henry & McLaughlin (1975) realizaram um estudo do complexo "*Balanus amphitrite*", fornecendo uma revisão histórica e uma avaliação das espécies que o compõem, além da definição de novas estruturas e a descrição e delimitação de certos termos. Neste trabalho, as autoras utilizaram técnicas estatísticas para avaliar as relações inter-específicas no complexo, conseguindo separar as espécies em dois grupos e três sub-grupos (Tabela III). O grupo "*Balanus amphitrite*" foi diferenciado por apresentar o labro multidentificado, enquanto que o grupo "*Balanus pallidus*" é diferenciado pela presença de tubos subsidiários na parede, a estrutura vesicular da bainha e as cerdas complexas na face interna do cirro III. *Balanus abeli* Lamy & André, 1932 e *Balanus patelliformis* Bruguière, 1789 não apresentam as características distintivas deste grupo mas apresentaram similaridades com *Balanus albicostatus* e *Balanus kondakovi* (Henry & McLaughlin, 1975: 27) sendo esta a justificativa utilizada

pelos autores para inclui-las no grupo. Segundo Henry e McLaughlin (*op. cit.*) os três subgrupos restantes não são distinguidos por características particulares que possuam em comum, mas pela ausência de características diagnósticas ausentes nos primeiros grupos. Entretanto, as autoras atentam que futuras subdivisões podem ser feitas com base nas similaridades morfológicas gerais.

Tabela III. Lista das espécies do complexo "Balanus amphitrite" sensu Henry & McLaughlin (1975) com o seu relacionamento em grupos como proposto pelos autores.

grupos de Henry e McLaughlin para o complexo "Balanus amphitrite" 1975	Espécies
grupo "Balanus amphitrite"	<i>Balanus amphitrite amphitrite</i> <i>Balanus amphitrite saltonensis</i> <i>Balanus subalbidus</i> <i>Balanus eburneus</i> <i>Balanus improvisus</i>
grupo "Balanus pallidus"	<i>Balanus albicostatus</i> <i>Balanus kondakovi</i> <i>Balanus pallidus</i> <i>Balanus citerosun</i> <i>Balanus suturaltus</i> <i>Balanus dentivarians</i> <i>Balanus abeli</i> Lami & André, 1932 <i>Balanus patelliformis</i>
Sub grupo 1	<i>Balanus concavus pacificus</i> <i>Balanus concavus indicus</i> <i>Balanus concavus mexicanus</i> <i>Balanus concavus sinensis</i>
Sub grupo 2	<i>Balanus variegatus</i> <i>Balanus reticulatus</i>
Sub grupo 3	<i>Balanus peruvianus</i> <i>Balanus poecilotheca</i> <i>Balanus inexpectatus</i> <i>Balanus venustus</i>

Newman & Ross (1976) realizaram uma extensa revisão da subordem Balanomorpha que é considerada por eles como a primeira revisão taxonômica de grandes grupos em mais de meio século. Neste trabalho, Newman & Ross, (*op. cit.*) sugeriram a possibilidade de Balanomorpha ser separado em duas ou três subordens, mas não levaram adiante esta possibilidade por acharem-na muito prematura.

Newman & Ross (1976) propuseram uma nova organização para a subordem

Balanomorpha que consideraram uma tentativa de organizar os Balanomorpha o mais natural possível. Os autores criaram novas divisões dentro da subordem, modificando níveis hierárquicos e redistribuindo grupos. A família Balanidae até o trabalho de Newman & Ross (*op cit.*) estava composta em cinco subfamílias: Chelonibiinae, Coronulinae, Emersoniinae, Balaninae e Pyrgomatinae. As seguintes modificações foram propostas: Coronulinae teve seu status elevado ao de família e as subfamílias Chelonibiinae e Emersoniinae foram transferidas para Coronulidae. A subfamília Balaninae tem 2 grupos distribuídos em distintos táxons: Austrobalaninae na família Tetracelitidae; Archaeobalaninae na família Archaeobalanidea. Desta forma, a família Balanidae (*sensu* Newman & Ross, 1976) incluía apenas os gêneros *Balanus* da Costa (1778), *Megabalanus* Hoek (1913) e *Tetrabalanus* Cornwall (1941) (Figura 1).

Newman e Ross (1976) dividiram o gênero *Balanus* (série “C” de Darwin, 1854b) em seis grupos, baseados nas proposições iniciais de Pilsbry (1916), mas com modificações (Tabela II). Da mesma forma que Pilsbry (*op. cit.*), que não justificou a formação de alguns de seus grupos, Newman e Ross (*op. cit.*) não forneceram diagnoses para os grupos por eles propostos. A não apresentação das diagnoses ressalta a fragilidade destes grupos, embora os autores comentem que “alguns” dos grupos sejam reconhecidos por “algumas” características, e que outros grupos somente por um aspecto geral não definido (“*undefined facies similarities*”) (Newman e Ross *op. cit.*: 24). Os autores ressaltam que alguns destes grupos poderiam se tornar gêneros ou subgêneros. As modificações propostas por Newman & Ross (*op. cit.*) em relação aos grupos de Pilsbry (*op. cit.*) foram as seguintes: o grupo “*Balanus balanus*” não incluiu *Balanus rostratus* que foi transferido para o grupo “*Balanus nubilus*”; *Balanus laevis* que estava incluído dentro da série “*Balanus perforatus*” por Pilsbry (*op. cit.*:120) foi levado para o grupo “*Balanus trigonus*”. O grupo “*Balanus concavus*” de Newman e Ross (*op. cit.*) foi formado a partir de algumas espécies que

estavam localizadas dentro das séries “*Balanus amphitrite*”, “*Balanus gregarius*” e “*Balanus aquila*” de Pilsbry (*op. cit.*). Os trabalhos de Newman e Ross (*op. cit.*) e Henry & McLaughlin (1975) foram publicados quase que simultaneamente embora Newman & Ross tenham citado o trabalho de Henry & McLaughlin (*op. cit.*) eles não incluíram as propostas feitas para o complexo “*Balanus amphitrite*”.

Yamaguchi (1977a, b) reexamina a classificação do grupo “*Balanus amphitrite*”, não só em bases morfológicas mas também em relação a distribuição e a variação dos períodos de assentamento larvar. Yamaguchi (1980) fornece uma revisão histórica dos estudos relativos ao grupo “*Balanus amphitrite*”. Neste trabalho ele apresenta uma tabela onde relaciona as espécies com alguns caracteres da testa.

Newman (1979) estudou a biogeografia de Balanomorpha no hemisfério sul, analisando o padrão de distribuição dos gêneros Pan-Austrais. Neste trabalho, Newman (*op. cit.*) estabelece os gêneros *Austromegabalanus* e *Notomegabalanus* a partir do subgênero *Balanus* (*Notobalanus*) e cria a subfamília Megabalaninae, onde inclui dois gêneros novos, além do gênero *Megabalanus*. Segundo Newman (*op. cit.*), os dois gêneros novos estão filogeneticamente mais próximos que o gênero “mais avançado” *Megabalanus*.

Newman (1982) criou o gênero *Concavus* a partir do grupo “*Balanus concavus*” (Tabela IV). Este grupo de espécies é restrito ao Pacífico oriental. Newman (*op. cit.*) não incluiu neste gênero as espécies *Balanus concavus pacificus* Pilsbry e *Balanus concavus mexicanus* Henry.

Tabela IV. Proposta da criação do gênero *Concavus* e subgêneros realizada por Newman (1982).

gênero <i>Concavus</i> Newman, 1982	
subgênero †	<i>Concavus</i> Newman
subgênero	<i>Menesiniella</i> Newman
	<i>Concavus</i> (<i>Menesiniella</i>) <i>aquila</i> (Pilsbry)
	<i>Concavus</i> (<i>Menesiniella</i>) <i>regalis</i> (Pilsbry)
subgênero	<i>Arossia</i> Newman
	<i>Concavus</i> (<i>Arossia</i>) <i>panamensis</i> (Rogers)

Zullo (1984) a partir do grupo “*Balanus pallidus*”, delimitado por Henry & McLaughlin (1975) e ampliado por Yamaguchi (1980), criou o gênero *Fistulobalanus* baseado em características que o distingue dos outros gêneros da subfamília Balaninae e dos outros grupos informais do gênero *Balanus*, que são: a presença de uma fileira de tubos subsidiários próximos a parede externa das placas da parede e, com exceção de representantes do Mioceno, também são distinguidos por apresentarem uma bainha vesicular.

Henry e McLaughlin (1986) realizaram uma revisão taxonômica das espécies recentes do gênero *Megabalanus* (serie “A” de Darwin, 1854b), fornecendo uma chave de identificação das espécies.

Zullo (1992) criou a subfamília *Concavinae* a partir do gênero *Concavus* Newman, 1982, composta por cinco gêneros com 7 espécies recentes (Tabela V). Zullo (*op. cit.*) procurou agrupar em um grupo taxonômico (no caso uma subfamília) a diversidade de formas tanto recentes como fósseis de um grupo bastante diverso. A subfamília *Concavinae* é composta por representantes recentes das séries “*Balanus aquila*” e “*Balanus amphitrite*” de Pilsbry (1916), formando os gêneros *Tamiosoma* Conrad, 1856, *Arossia* Newman, 1982 e *Paraconcavus* Zullo, 1992 com 3, 11 e 6 espécies (fósseis e recentes) respectivamente; além de dois gêneros fósseis *Concavus* Newman, 1982 e *Chesaconcavus* Zullo, 1992 com 2 e 8 espécies respectivamente. Abaixo é fornecida uma lista dos gêneros e espécies recentes.

Tabela V. Quadro com a proposta da criação da subfamília *Concavinae*. São listadas somente as espécies recentes da família.

subfamília <i>Concavinae</i> Zullo, 1992
† <i>Concavus</i> Newman, 182
† <i>Chesaconcavus</i> Zullo, 1992
<i>Tamiosoma</i> Conrad, 1856
<i>Tamiosoma gregaria</i> Conrad, 1856
<i>Tamiosoma regalis</i> (Pilsbry, 1916)
<i>Arossia</i> Newman, 1982
<i>Arossia panamensis panamensis</i> (Rogers, 1948)
<i>Arossia panamensis eyerdami</i> (Henry, 1960)
<i>Arossia henryae</i> Newman, 1982
<i>Paraconcavus</i> Zullo, 1992
<i>Paraconcavus pacificus</i> (Pilsbry, 1916)
<i>Paraconcavus mexicanus</i> (Henry, 1941)

Whittlesey (1998), restabelece o gênero *Menesiniella* Newman, 1982, que foi proposto como sinônimo júnior de *Tamiosoma* por Zullo (1992). Whittlesey (*op. cit.*) encontrou um exemplar completo de *Tamiosoma* e verificou que Zullo (*op. cit.*) utilizou placas operculares de *Menesiniella* na caracterização de *Tamiosoma*, fazendo com que o gênero *Tamiosoma* fosse incluído erroneamente em *Concavinae*. Desta forma, *Tamiosoma* foi posicionada na subfamília *Balaninae*.

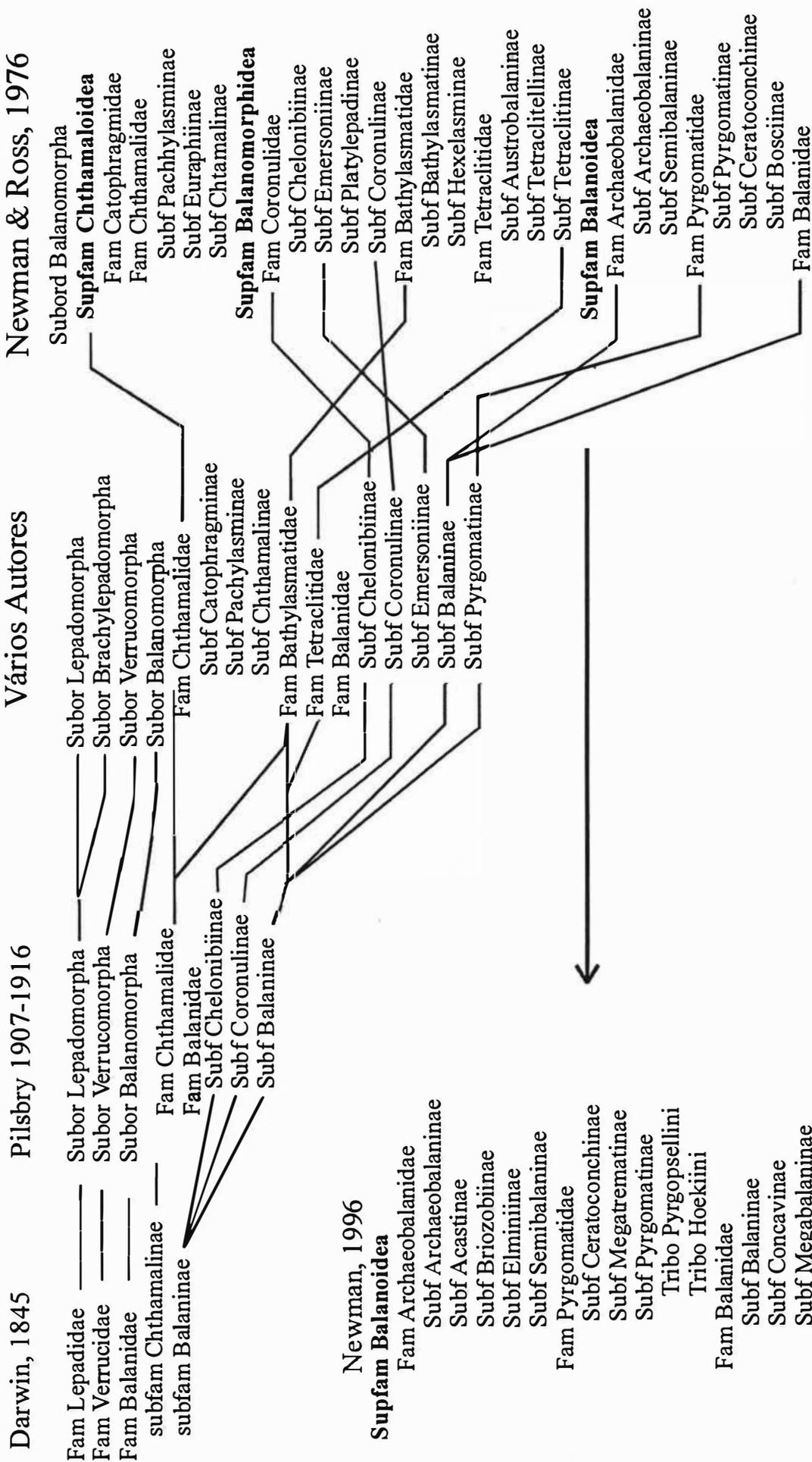


Figura 1. Representação da evolução da classificação dos Thoracica, com ênfase em Balanoidea (baseado no esquema de Newman & Ross 1976)

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. TÁXONS UTILIZADOS

Este trabalho, foi realizado enfatizando as relações entre os gêneros da família Balanidae, sendo incluído no grupo interno o maior número de representantes dos gêneros da família: *Balanus*, *Fistulobalanus*, *Tetrabalanus*, *Megabalanus*, *Austromegabalanus*, *Menesiniella* e *Paraconcausus*. Como nenhum gênero de Balanidae tem seu monofiletismo testado, as análises de filogenia foram realizadas com o maior número possível de espécies de cada gênero.

De modo a avaliar o monofiletismo da família foram incluídas na análise 14 táxons das superfamílias Balanoidea e Tetracitoidea: três espécies da família Pyrgomatidae e nove de Archaeobalanidae e duas espécies da família Bathylasmatidae de Tetracitoidea. A Tabela VI, apresenta uma lista dos táxons utilizados neste trabalho.

Para o levantamento de características morfológicas foram observado espécimens depositados em lotes, na Coleção de Crustáceos do Museu Nacional (MNRJ). No Apêndice I é fornecido a lista dos espécimens observados, local e data de coleta, nome do coletor e identificador e data de identificação. Um número de registro dos espécimes que foram exclusivamente nesta tese também é fornecido sendo indicado com a notação FP mais o número correspondente.

2.2. TÉCNICAS ANATÔMICAS

O procedimento de preparação dos espécimens para a observação e descrição das estruturas utilizadas foi baseado nos trabalhos de Newman e Ross (1971) e Young (1999).

Os espécimens foram dissecados com auxílio de pinças e estiletos, para a separação das placas calcárias do resto do corpo do animal. A testa e placas operculares foram

desarticuladas e limpas com solução de hipoclorito de sódio e conservadas secas em recipientes apropriados. As características da testa e placas operculares, foram observadas com o auxílio de lupa estereoscópica.

As peças bucais e apêndices foram dissecados e montados em lâmina com a solução de Hoyer. As observações das estruturas foram realizadas com o auxílio de microscópio ótico. Todos os desenhos foram feitos a partir de câmara clara.

A classificação e a nomenclatura das cerdas foram adaptadas de Henry (1973), Henry & McLaughlin (1975) e Høeg *et al.* (1994).

2.3. MÉTODOS CLADÍSTICOS

2.3.1 - Caracteres e Codificação

Os caracteres morfológicos foram retirados da morfologia das placas parietais, placas articulares, base, apêndices cefálicos e apêndices torácicos. Muitos dos caracteres aqui estudados, já foram descritos em trabalhos taxonômicos anteriores. Sempre que foi necessário a referência a estes trabalhos foi feita.

Os caracteres utilizados na análise são descritos em grupos de complexos morfológicos. Cada caráter foi descrito da seguinte maneira: descrição do caráter; o código do caráter, em negrito entre chaves; descrição resumida do caráter, em negrito; estados descritos após numeração entre parênteses.

Alguns caracteres exclusivos de táxons terminais (não informativos), foram mantidos na matriz de dados. Estes caracteres poderão com o acréscimo de novos táxons em futuras análises vir a formar outros agrupamentos, justificando assim sua manutenção.

2.3.2 - Análise de Parcimônia

O princípio de parcimônia máxima é utilizado na procura de cladogramas de menor número de passos, ou seja, aqueles ou aquele apresentem o menor número de transformações evolutivas entre os caracteres estudados (Swofford, 1993). Os cladogramas de menor número de passos, representam a melhor proposta sobre o relacionamento entre os grupos estudados e a partir deles que as análises da evolução de alguns caracteres foram realizadas.

A parcimônia de Fitch será utilizada como critério de otimização dos caracteres, para a obtenção da(s) árvore(s) com menor número de passos. Este procedimento trata os caracteres numa série de transformação como não ordenados, permitindo a transformação “livre” entre os estados dos caracteres binários e multi-estados, ou seja, sem adição de peso para diferentes transformações, como ocorre nas parcimônias de Wagner, Dollo, e Carmin-Sokal (Forey *et al.* 1992; Swofford, 1993; Wiley *et al.* 1991).

A busca de árvores com um menor número de passos foi realizada com o auxílio do programa PAUP 3.1.1 (Swofford, 1993). Swofford (*op. cit.*) no manual do programa comenta que não é aconselhável realizar uma busca exaustiva em matrizes com mais de 11 táxons devido ao elevado número de árvores possíveis de serem obtidas (*e.g.* para 50 táxons existem 3×10^{74} combinações possíveis) e conseqüentemente o tempo computacional necessário para avaliar todas as árvores inviabilizaria o uso deste método. Para uma matriz com 47 táxons terminais Swofford (*op. cit.*) aconselha o uso de um algoritmo heurístico para a busca, que não é um método tão preciso, mas que apresenta resultados bastante eficientes. As opções utilizadas na busca heurística foram: a seqüência de adição de ramos aleatória com 50 réplicas e a troca de ramos (“*Branch swapping*”) feita com o algoritmo TBR (“*tree bisection reconnection*”).

Como não se sabe se a família Balanidae é monofilética e o relacionamento entre os Balanoidea é desconhecido, a escolha de táxons para compor tanto o grupo interno como o grupo externo foi a mais abrangente possível. Conforme proposto por Nixon & Carpenter (1993), a relação entre o grupo interno e o grupo externo não deve ser

constrangida (forçada). Ou seja, os táxons do grupo externo devem ser analisados junto com os táxons do grupo interno, e desta forma testar o monofiletismo do grupo interno. No mesmo trabalho Nixon & Carpenter (*op. cit.*) comentaram que o grupo externo não necessariamente deva ser o grupo taxonômico mais próximo ao grupo interno, embora afirmem que quanto mais completa for a representação do grupo externo maior será a expectativa de estabilidade em estudos futuros.

Para o enraizamento das árvores obtidas, foram utilizados dois táxons pertencentes a família Bathylasmataceae da superfamília Tetracloidea: *Bathylasma hirsutum* e *Hexelasma americanum*. A atribuição destes táxons para enraizar o cladograma obtido, foi feita a partir de indicações da literatura. Newman e Ross (1976), após revisar as idéias de Darwin (1854b) e Pilsbry (1916), comentam que não é difícil visualizar a origem de Balanoidea a partir de um ancestral “Hexelasmíneo”.

Índice de consistência (ci), índice de retenção (ri) e índice de consistência reescalado (rc), foram fornecidos. Estes índices foram utilizados para averiguar o quanto uma série de transformação ou toda uma matriz de dados se comportam em uma determinada topologia de árvore (Wiley *et al.*, 1991).

Para averiguar o suporte dos ramos, foi utilizado além do comprimento de cada ramo, o valor de suporte de ramo (*b*) descrito por Bremer (1988, 1994) (=“decay index”). Para averiguar a estabilidade da árvore obtida foi utilizado o índice de suporte total (ti), descrito por Bremer (1994). Este índice é uma medida da estabilidade apresentada pela árvore em termos da resolução apresentada pelos ramos, sem a manipulação dos dados originais. O índice de suporte total foi calculado através do somatório de todos os valores de suporte de ramo encontrado na árvore de consenso estrito dividido pelo comprimento das árvores mais parcimoniosas (excluindo deste valor os caracteres não informativos).

2.3.3 - Consenso

De forma a auxiliar a interpretação das árvores fundamentais obtidas na análise de parcimônia, foram utilizados os consensos estrito (Sokal & Rolf, 1981) e de maioria

(Margush & McMorris, 1981). O consenso estrito permite a visualização dos grupos monofiléticos comuns a todas as árvores fundamentais sendo, segundo Ferrarezzi & Marques, (1997) é o método mais conservador e fidedigno.

O consenso de maioria apresenta uma árvore, com todos os grupos formados compatíveis como pelo menos 50 % das árvores fundamentais. Este tipo de consenso, é útil na exploração de relacionamentos que não foram expostos no cladograma de consenso estrito, mas que estavam presentes em um grupo representativo das árvores fundamentais.

2.3.4 - Evolução de Caráter

A evolução de caracteres, foi discutida a luz das hipóteses de relacionamento obtidas, este procedimento foi realizado *a posteriori*, evitando assim ordenações de estados baseadas em propostas evolutivas mal fundamentadas. Esta abordagem fornece as bases para a compreensão dos processos evolutivos sofridos pelo grupo em estudo (Maddison & Maddison, 1992).

Foi dada ênfase ao exame dos caracteres utilizados na taxonomia de Balanoidea, que apresentaram propostas de homologia conflitantes com o seu uso atual. Para tal propostas de evolução foram formuladas, através do exame das otimizações dos estados de cada caráter nos nós internos do cladogramas obtidos, a partir das lista de mudanças gerada pelo programa PAUP 3.1.1 (Swofford, 1993). A lista de mudanças foi apresentada de duas formas: com as mudanças sofridas por cada caráter, ou com as mudanças ocorridas entre um par de nós. As reconstruções são indicadas por setas que indicam se a reconstrução pode ou não ser afetada por algum critério de otimização que favoreça paralelismo ou reversão (“ACCTRAN” / “DELTRAN”). A seta dupla (=>) indica que a transformação não é afetada pelo critério de otimização, e a seta simples (—>) indica que a transformação pode ocorrer ou não em função do critério de otimização adotado. O programa MacClade 3.0 (Maddison & Maddison, 1992) foi utilizado para auxiliar na visualização da otimização dos nós internos nos cladogramas obtidos.

A avaliação das novas propostas de evolução, será útil na orientação para codificação futura dos caracteres em questão.

Tabela VI. Lista das espécies estudadas com a posição taxonômica atual dentro de Crustacea, Classe Maxillopoda.

SUBCLASSE CIRRIPIEDIA Burmeister, 1834	
SUPERORDEM THORACICA Darwin, 1854	
ORDEM SESSILIA Lamarck, 1818	
SUBORDEM BALANOMORPHA Pilsbry, 1916	

SUPERFAMÍLIA TETRACLITOIDEA Gruvel, 1903	
FAMÍLIA BATHYLASMATIDAE Newman & Ross, 1971	
Bathylasmatinae Newman & Ross, 1971	
<i>Bathylasma</i> Newman & Ross, 1971	
- <i>Bathylasma hirsutum</i> (Hoek, 1883)*	
Hexelasmatinae Newman & Ross, 1976	
<i>Hexelasma</i> Hoek, 1913	
- <i>Hexelasma americanum</i> Pilsbry, 1916*	

SUPERFAMÍLIA BALANOIDEA Leach, 1817	
FAMÍLIA ARCHAEOBALANIDAE Newman & Ross, 1976	
Archaeobalaninae Newman & Ross, 1976	
<i>Armatobalanus</i> Hoek, 1913	
- <i>Armatobalanus quadrivittatus</i> (Darwin, 1854)*	
<i>Striatobalanus</i> Hoek, 1913	
- <i>Striatobalanus amaryllis</i> (Darwin, 1854)*	
- <i>Striatobalanus bimae</i> (Hoek, 1913)*	
- <i>Striatobalanus tenuis</i> (Hoek, 1883)*	
<i>Membranobalanus</i> Hoek, 1913	
- <i>Membranobalanus declivis</i> (Darwin, 1854)*	
<i>Conopea</i> Say, 1822	
- <i>Conopea galeata</i> (Linnaeus, 1771)*	
Acastinae Kolbasov, 1993	
<i>Acasta</i> Leach, 1817	
- <i>Acasta cyathus</i> Darwin, 1854*	
Elminiinae Foster, 1982	
<i>Notobalanus</i> Ross, 1976	
- <i>Notobalanus flosculus</i> (Darwin 1854)*	
Semibalaninae Newman & Ross, 1976	
<i>Semibalanus</i> Pilsbry, 1916	
- <i>Semibalanus balanoides</i> (Linnaeus, 1746) *	

FAMÍLIA PYRGOMATIDAE Gray, 1825	
Pyrgomatinae Gray, 1825	
<i>Cantellius</i> Ross & Newman, 1973	
- <i>Cantellius</i> sp.*	
Ceratoconchinae Newman & Ross, 1976	
<i>Ceratoconcha</i> Kranberger-Gorgjanovic, 1889	
- <i>Ceratoconcha floridana</i> (Pilsbry, 1931) *	
Megatrematinae Holthuis, 1982	
<i>Megatrema</i> Sowerby, 1823	
- <i>Megatrema madreporarum</i> (Bosc, 1801)*	

FAMÍLIA BALANIDAE Leach, 1817, *sensu* Newman & Ross, 1976

Balaninae Leach, 1817

Balanus Da Costa, 1778grupo "*Balanus balanus*" **

- *Balanus balanus* (Linnaeus, 1758)
- *Balanus crenatus* Bruguière, 1789
- *Balanus glandula* Darwin, 1854

grupo "*Balanus nubilus*" **

- *Balanus rostratus* Hoek, 1883

grupo "*Balanus amphitrite*" **

- *Balanus amphitrite* Darwin, 1854
- *Balanus eburneus* Gould, 1841
- *Balanus cirratus* Darwin, 1854
- *Balanus improvisus* Darwin, 1854
- *Balanus inexpectatus* Pilsbry, 1916
- *Balanus peruvianus* Pilsbry, 1909
- *Balanus reticulatus* Utinomi, 1967
- *Balanus subalbidus* Henry, 1974

grupo "*Balanus trigonus*" **

- *Balanus laevis nitidus* Darwin, 1854
- *Balanus laevis laevis* Bruguière, 1789
- *Balanus spongicola* Brown, 1837
- *Balanus trigonus* Darwin, 1854

grupo "*Balanus perforatus*" **

- *Balanus perforatus* Bruguière, 1789

Fistulobalanus Zullo, 1984

- *Fistulobalanus albicostatus* (Pilsbry, 1916)
- *Fistulobalanus citerosum* (Henry, 1974)
- *Fistulobalanus suturaltus* (Henry, 1974)

Tetrabalanus Cornwall, 1941

- *Tetrabalanus polygenus* Cornwall, 1941

Concavinae Zullo, 1992

Menesiniella Newman, 1982

- *Menesiniella aquila* (Pilsbry, 1916)

Paraconcavus Zullo, 1992

- *Paraconcavus mexicanus* (Henry, 1941)
- *Paraconcavus pacificus* (Pilsbry, 1916)

Megabalaninae Newman, 1979

Megabalanus Hoek, 1913

- *Megabalanus krakatauensis* (Nilson-Cantel, 1934)
- *Megabalanus occator* (Darwin, 1854)
- *Megabalanus peninsularis* (Pilsbry, 1916)
- *Megabalanus rosa* (Pilsbry, 1916)
- *Megabalanus tintinnabulum* (Linnaeus, 1767)
- *Megabalanus vesiculosus* (Darwin, 1854)

Austromegabalanus Newman, 1979

- *Austromegabalanus psittacus* (Molina, 1788)
- *Austromegabalanus nigrescens* (Lamarck, 1818)

* Grupo externo, ** Grupos segundo Newman & Ross, 1976

3. RESULTADOS

3.1. DESCRIÇÃO DOS CARACTERES

3.1.1 - Base [BA]

A forma como ocorre a adesão do animal ao substrato é variável entre os organismos observados. A base pode apresentar uma composição membranosa ou ser calcificada. A base calcificada é formada diretamente sobre a superfície do substrato, que aproveita sua irregularidade para proporcionar uma maior adesão. As placas parietais, nas espécies que possuem base calcificada são apoiadas diretamente sobre a base e não ao substrato como ocorre nas espécies com base membranosa.

[BA 6] Composição da base.

(0) Calcificada (Figura 2).

(1) Membranosa.

A estrutura da base calcificada pode ser sólida, sulcada ou tubular. As três formas possuem nas margens, estruturas que proporcionam o encaixe da base com as placas parietais. A base sólida apresenta em sua margem, depressões que proporcionam o encaixe com as placas parietais. A base sulcada possui, em sua superfície, sulcos radiais que na margem proporcionam o encaixe com as placas parietais. A base tubular é formada por tubos com uma disposição radial, estes tubos são abertos somente no encaixe destes com os septos primários e secundários das placas parietais (Davadie, 1963).

[BA 1] Estrutura da base calcificada.

(0) Sólida.

(1) Sulcada (Figura 2, A).

(2) Tubular (Figura 2, B).

A base calcificada tubular, pode apresentar abaixo dos tubos radiais primários, aqueles de maior dimensão que formam superfície superior da base, uma camada simples ou múltipla de tubos menores numa disposição radial. A camada formada pela adição dos tubos secundários normalmente é mais espessada próxima às margens da base, provocando uma aparência vesicular. A estrutura da base espessada foi descrita em detalhe por Davadie (1963) e Karande & Udhayakumar (1989).

[BA 4] Base com camada adicional de tubos (vesicular).

(0) Ausente (Figura 2).

(1) Presente.

A base calcificada sulcada pode apresentar dois estados distintos. Os sulcos radiais da superfície podem permanecer abertos em toda extensão ou apresentar uma matriz calcária delicada fechando a parte superior da fenda. Esta camada é descontínua quando próxima à margem da base.

[BA 5] Estrutura da base calcificada sulcada.

(0) Sempre aberta.

(1) Parcialmente fechada (Figura 2).

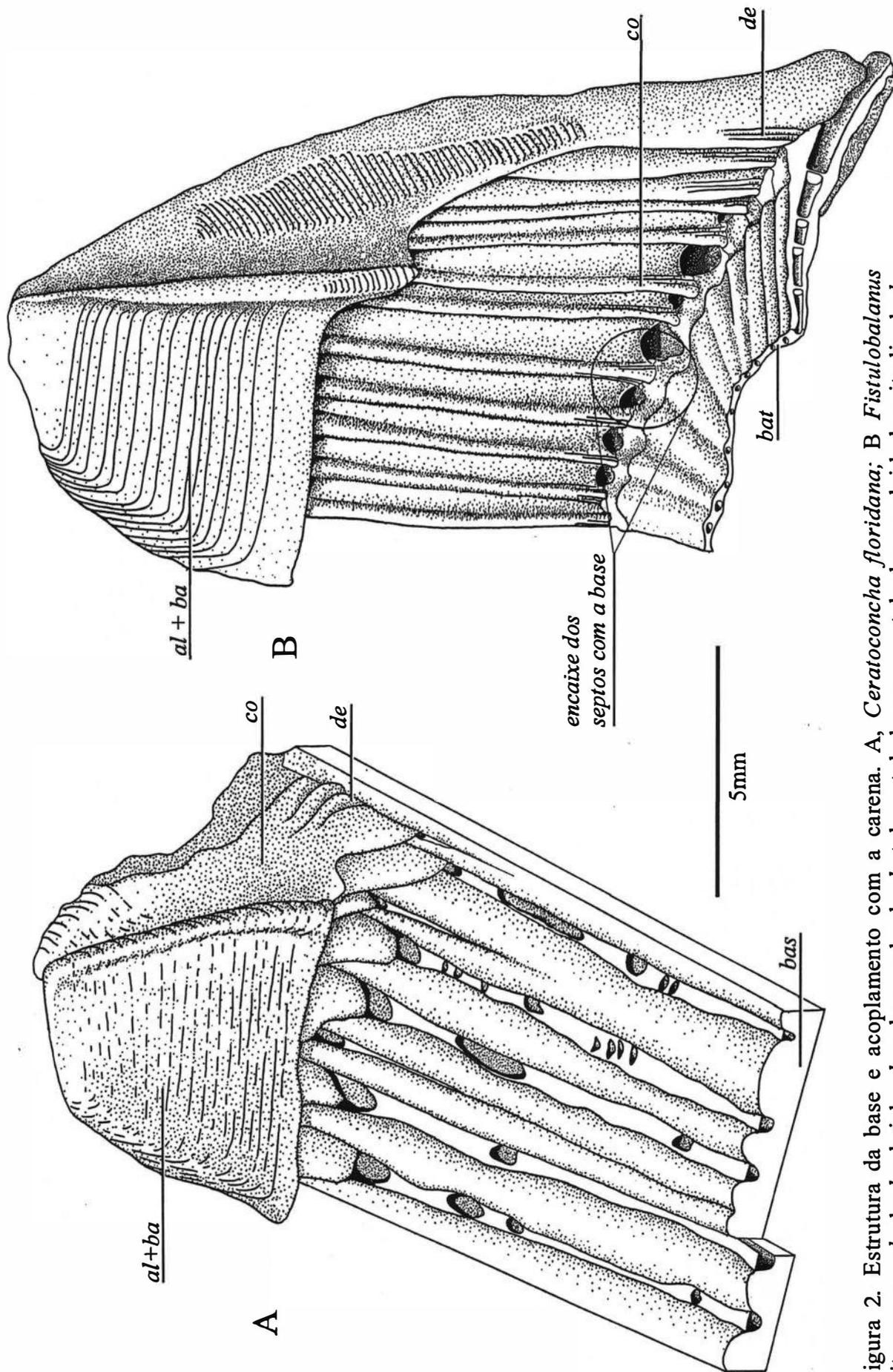


Figura 2. Estrutura da base e acoplamento com a carena. A, *Ceratoconcha floridana*; B *Fistulobalanus citerosum*. *al*, ala; *ba*, bainha; *bas*, base sulcada; *bat*, base tubular; *co*, costela desenvolvida longitudinalmente; *de*, denticulos.

3.1.2 - Testa

- Placas parietais (PA)

A superfície interna próxima a base das placas parietais, pode ser lisa, ou pode apresentar estruturas distintas. Um tipo de superfície é formada por costelas longitudinais delicadas, dispostas na superfície de cada placa, este tipo de costela ocorre em placas sólidas não tendo relação com os septos longitudinais da parede. Costelas mais desenvolvidas e projetadas longitudinalmente na superfície interna das placas (com relação direta com os septos longitudinais da parede tubular), formam um segundo tipo de estrutura longitudinal encontrada. Um terceiro tipo de estrutura observada por Pilsbry (1916) em *Notobalanus flosculos*, a superfície inferior da placa estava coberta por protuberâncias pouco elevadas e na superfície apresentavam cristas e pontas irregulares.

[PA 11] Projeções na superfície interna das placas parietais.

- (0) Lisa (Figura 3 A).
- (2) Costelas desenvolvidas (Figura 2, Figura 3 B-H).
- (3) Costelas longitudinais delicadas.
- (4) Protuberâncias.

Em relação a estrutura interna das placas parietais estas podem apresentar-se constituídas de diferentes formas. As placas sólidas foram codificadas em dois estados distintos, um é formado por uma parede espessa sem a presença de espaços no seu interior e o outro apresenta uma parede delgada com apresenta septos longitudinais na face interna. As perfuradas são aquelas que possuem projeção originada da margem basal em direção ao topo formando perfurações dispostas ao longo da base das placas parietais. Quando tubulares, as placas possuem duas paredes delgadas, uma externa e uma interna. As duas paredes são ligadas por costelas longitudinais desenvolvidas [PA 11(2)], sendo então chamadas de septos primários. As paredes externa e interna limitadas lateralmente pelos septos primários formam assim tubos longitudinais. Embora *Semibalanus balanoides* possua uma parede que se assemelha

a parede tubular, a estrutura geral é mais delicada, sendo codificado o estado “tubulóide” exclusivo para esta espécie.

[PA 4] Estrutura das placas parietais.

- (0) Tubular (Figura 3 C-H).
- (1) Sólida espessa.
- (2) Perfurada.
- (3) Sólida delgada (Figura 3 B).
- (4) Tubulóide (Figura 3 A).

As costelas longitudinais na superfície interna das placas parietais, podem apresentar

projeções curtas dispostas lateralmente em forma de pequenos dentes (dentículos).

[PA 1] Projeções laterais (dentículos) nas costelas longitudinais.

- (0) Presente (Figura 2 A,B; Figura 3 B-H).
- (1) Ausente (Figura 3 A).

Os septos primários se projetam na face interna da parede interna na forma de costelas, existindo uma relação de 1:1 entre septos primários e costelas. Em alguns casos ocorre a presença de costelas secundárias entre as costelas formadas a partir dos septos primários. Pilsbry (1916:138) observou este caráter e o atribuiu como diagnóstico para a série “*Balanus balanus*”.

[PA 2] Costelas secundárias entre as costelas formadas pela projeção dos septos primários.

- (0) Presente.
- (1) Ausente (Figura 2; Figura 3 C-F).

Os septos longitudinais que formam as placas parietais tubulares podem se apresentar como uma lâmina longitudinal simples (fig. A, C, F) ou ramificada próxima a lâmina externa, formando uma estrutura porosa externa aos tubos parietais. Darwin (1854b:245) descreveu esta estrutura inicialmente para algumas das subespécies de *Balanus amphitrite*. A ramificação dos septos longitudinais, compõem uma das estruturas formadoras dos tubos subsidiários (Henry 1973).

[PA 3] Septos primários, próximo a parede externa

- (0) Simples (Figura 3 A-F).
- (1) Bifurcados, formando tubos (Figura 3 D-H).

Um segundo tipo de tubos subsidiários é formado pela presença de paredes longitudinais dispostas, paralelamente a parede interna. Os septos primários e secundários da parede podem ser livres ou estarem ligados pela parede interna secundária. Estas paredes são morfológicamente similares à parede interna e dividem longitudinalmente os tubos primários formando uma outra fileira de tubos. Henry (1973) as chamou de parede externa dos tubos primários pela posição mais periférica em relação a parede interna (“outer wall of primary tubes”), uma denominação que a meu ver não é apropriada, pois dá uma impressão de similaridade com a parede externa. Pelo aqui observado, estas paredes parecem ser originadas de fases de crescimento anteriores, onde estas desempenhavam o papel de parede interna. Com o crescimento do animal, houve a adição de uma nova parede incluindo a anterior dentro do “corpo” da placa parietal. Os septos secundários atuais, seriam naquele momento os septos primários. Esta estrutura foi chamada de parede interna secundária, por ser morfológicamente similar a parede interna e estar relacionada aos septos secundários.

[PA 8] Parede interna secundária.

(0) Presente (Figura 3 D, G).

(1) Ausente (Figura 3 C, E, F, H) .

A testa é formada por placas parietais, que podem apresentar diferentes combinações em relação ao número e tipo de placa. Nas espécies estudadas, são observados espécimens com 6, 4 e 1 placa. A testa de 6 placas é formada por uma carena (C), um rostro (R), duas carenolateral I (CL¹) e duas carenolateral II (CL²). As testas com 4 placas são formadas pela carena, rostro e duas carenolateral I. Em certos tipos de testa as placas são totalmente fusionadas não sendo possível fazer alguma distinção sobre os tipos formadores.

[PA 10] Número de placas parietais.

(0) 6 placas [C + R + CL¹ + CL²]

(1) 4 placas [C + R + CL¹].

(2) Fusionado.

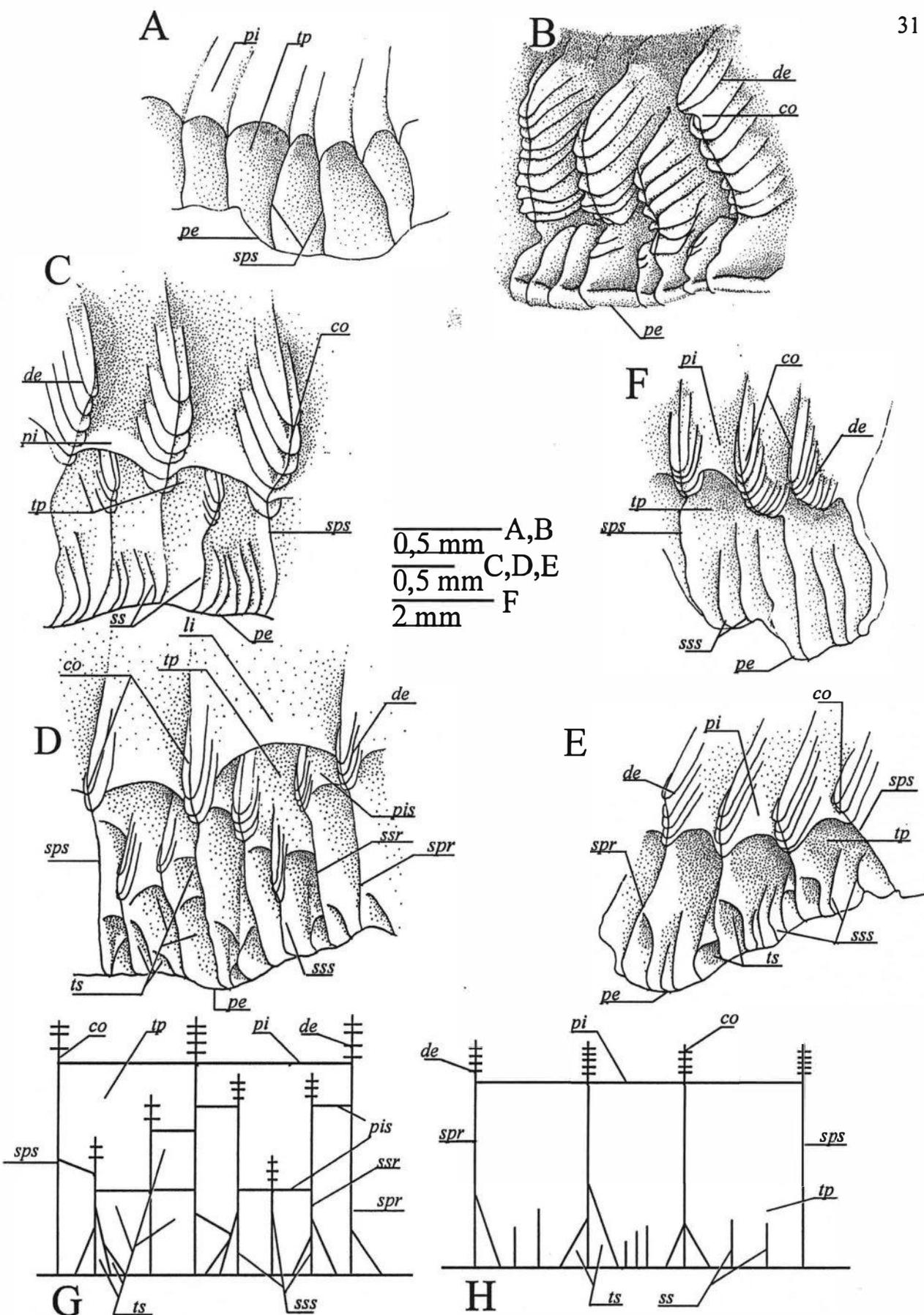


Figura 3. Terminação basal das placas parietais, mostrando a estrutura das placas. A, *Semibalamus balanoides*; B, *Striatobalamus amaryllis*; C, *Balamus eburneus*; D, G, *Fistulobalamus citerosum*; E, H, *Fistulobalamus albicostatus*; F, *Austromegabalamus psittacus*. *co*, costela; *de*, denticulos; *pe*, parede externa; *pi*, parede interna; *pis*, parede interna secundária; *spr*, septo primário ramificado; *sps*, septo primário simples; *ssr*, septo secundário ramificado; *sss*, septo secundário simples; *tp*, tubo primário; *ts*, tubo subsidiário.

- Acoplamentos [AC], Rádio, Ala e Bainha

O rádio é a porção lateral de uma placa parietal onde a orientação do crescimento é alterada em direção a placa adjacente se ajustando e sobrepondo a esta (Darwin, 1854b:45).

O radio pode estar ausente ou presente.

[AC 14] Rádio.

- (0) Ausente.
- (1) Presente.

A superfície da borda de junção do rádio com a placa adjacente pode ser lisa ou apresentar septos transversais.

[AC 8A] Superfície da borda de junção do rádio com a placa adjacente.

- (0) Lisa.
- (1) Com septos transversais (Figura 4 A, B, C e D).

A superfície dos septos da borda de junção do rádio pode ser lisa ou apresentar dentículos laterais, que são projeções perpendiculares em relação ao septo.

[AC 8] Superfície dos septos da borda de sutura do rádio.

- (0) Lisa (Figura 4 A).
- (1) Com dentículos (Figura 4 B, C e D).

Os septos presentes na borda de sutura do rádio podem formar uma crista pouco elevada em relação a superfície da borda ou formar uma estrutura distinta e elevada como uma parede.

[AC 13] Estrutura dos septos da borda de sutura do rádio.

- (0) Pouco elevada (Figura 4 A e B).
- (1) Elevada (Figura 4 C e D).

Os septos transversais lisos presentes na borda de junção do rádio, podem apresentar formatos distintos. Eles podem ser simples, formados somente por uma crista transversal à borda; ou podem apresentar ramificações em direção a margem interna da borda de junção.

[AC 12] Septos transversais lisos.

- (0) Simples (Figura 4 A).
- (1) Ramificando na extremidade.

Os septos da borda de junção do rádio com a placa adjacente podem apresentar projeções laterais chamadas de dentes ou dentículos que apresentam diferenças quanto a orientação, regularidade e tamanho, desta forma foi possível separar as diferentes formas observadas em cinco estados. Em qualquer septo que apresente dentículos este sempre ocorrem do lado inferior do septo voltados para a base, podendo ser pouco (0) ou muito desenvolvidos (4). Em alguns casos também são encontrados dentículos ocorrendo na face superior dos septos, que podem se apresentar em diferentes estados: regularmente dispostos nos lados superior e inferior (1); com dentículos pequenos e irregulares (2) e com dentículos desenvolvidos ocorrendo mais nos septos próximos a base e a parede externa (3). Newman (1979) utilizou os dentículos dos septos das bordas de sutura do rádio para distinguir *Megabalanus* dos gêneros *Austromegabalanus* e *Notomegabalanus*. Este caráter é proposto norteado nas proposições de Newman (*op. cit.*) sendo adequado a diversidade de formas encontradas.

[AC 2] Orientação dos dentículos presentes nos septos da borda de sutura do rádio.

(0) Somente em direção a base, pouco desenvolvidos e regulares (Figura 4 B).

(1) Tanto para base como para o topo, ambos desenvolvidos regularmente dispostos (Figura 4 D).

(2) Para base desenvolvidos e regulares, e para o topo alguns dentículos pouco desenvolvidos e irregulares (Figura 4 E).

(3) Tanto para base como para o topo, desenvolvidos e mais concentrados próximos a base e à parede externa (Figura 4 C).

(4) Somente voltados para a base, bem desenvolvidos e regulares.

A ala é uma projeção lateral das placas parietais. A ala é superposta pelo rádio e parte da parede da placa adjacente, tendo a margem da bainha desta placa como ponto de apoio que impede o deslizamento da ala (Darwin, 1854b:47) (Figura 5 B, D). Normalmente a superfície interna do rádio ou superfície articular é lisa mas pode apresentar uma crista longitudinal, que limita o deslizamento da ala em direção a borda da bainha (fig. X2 A, C) .

[AC 4] Crista longitudinal na face interna do rádio.

(0) Presente (Figura 5 C).

(1) Ausente (Figura 5 D).

A margem lateral da bainha, no lado onde a ala da placa adjacente se apoia, pode ser simples, somente oferecendo um apoio para a ala, ou pode apresentar uma projeção formando uma saliência onde a ala se encaixa.

[AC 5] Margem da bainha.

(0) Projetada (Figura 5 A, C).

(1) Simples (Figura 5 B, D).

A borda da ala pode ser simples se apoiando diretamente na margem da bainha ou na crista longitudinal ou apresentar uma divisão longitudinal tornando a borda da ala bífida. A borda bífida se apoia tanto na margem projetada da bainha (borda superior) como na crista longitudinal (borda inferior). A borda da ala bífida foi descrita pela primeira vez por Zullo (1992) na caracterização de alguns Gêneros de *Concavinae*.

[AC 7] Borda da ala.

(0) Bífida (Figura 6).

(1) Simples.

A bainha, localizada na face interna da abertura da testa, é formada por uma estrutura distinta que permite o acoplamento das placas articulares com as placas parietais. A bainha é contínua a ala formando uma estrutura única (Darwin, 1854: 48). A margem basal da bainha pode se apresentar de duas formas distintas. Pode formar uma projeção em direção a base, formando um espaço entre a bainha e a superfície interna das placas da testa ou pode ser contínua a superfície interna.

[AC 11] Margem basal da Bainha.

(0) Contínua com a superfície interna.

(1) Projetada (Figura 2).

A borda inferior da bainha, interna a borda projetada, pode formar uma depressão interna em direção ao topo da testa.

[AC 10] Depressão da parte inferior da bainha com o seguinte formato.

(1) Uma depressão que pode ou não atingir toda a bainha.

(2) Uma depressão profunda como um tubo em direção ao topo próxima a margem da placa onde a ala se projeta.

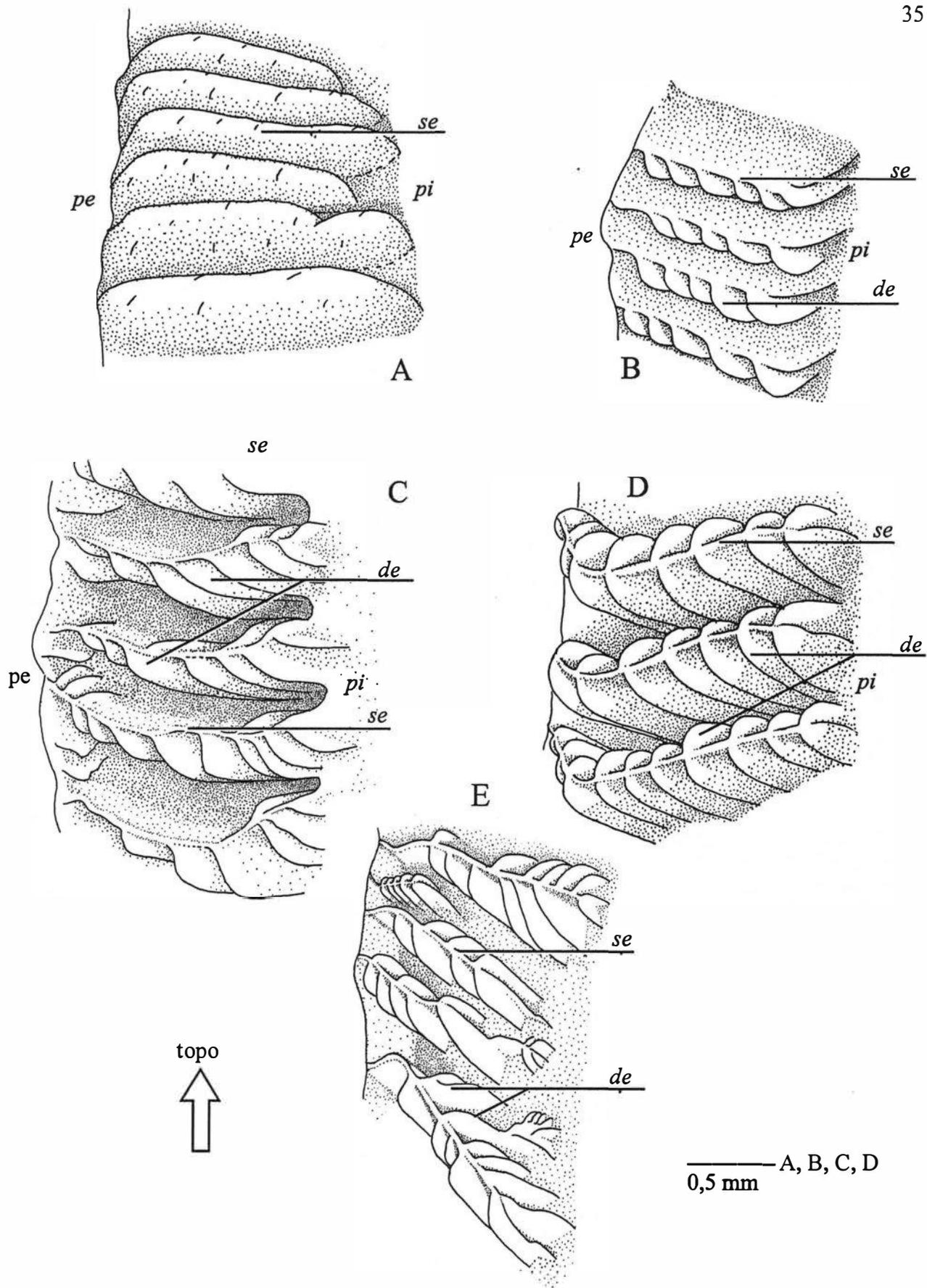


Figura 4. Borda de sutura do rádio. A, *Balanus crenatus*; B, *Balanus amphitrite*; C, *Austromegabalanus psittacus*; D, *Megabalanus rosa*; E, *Balanus balanus*. *de*, denticulos; *pi*, parede interna; *pe*, parede externa; *se*, septos.

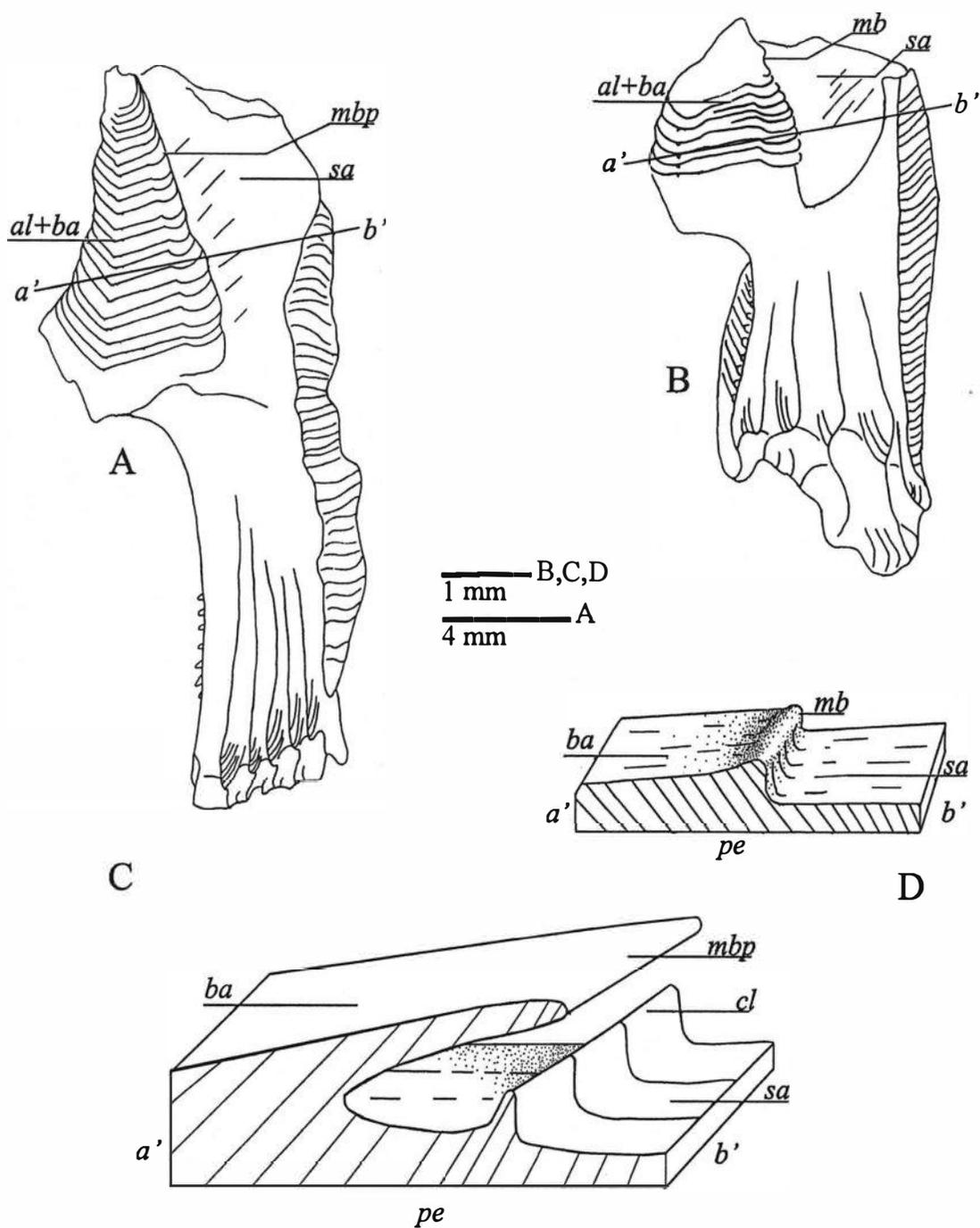


Figura 5. Placa careno-lateral II, mostrando detalhes da borda da bainha e crista longitudinal da superfície interna do rádio. A, C, *Austromegabalanus psittacus*; B, D, *Fistulobalanus albicostatus*. C, D, corte no plano transversal (a' - b') da placa careno-lateral. *al*, ala; *cl*, crista longitudinal; *ba*, bainha; *pe*, parede externa; *mb*, margem da bainha; *mbp*, margem projetada da bainha; *sa*, superfície articular.

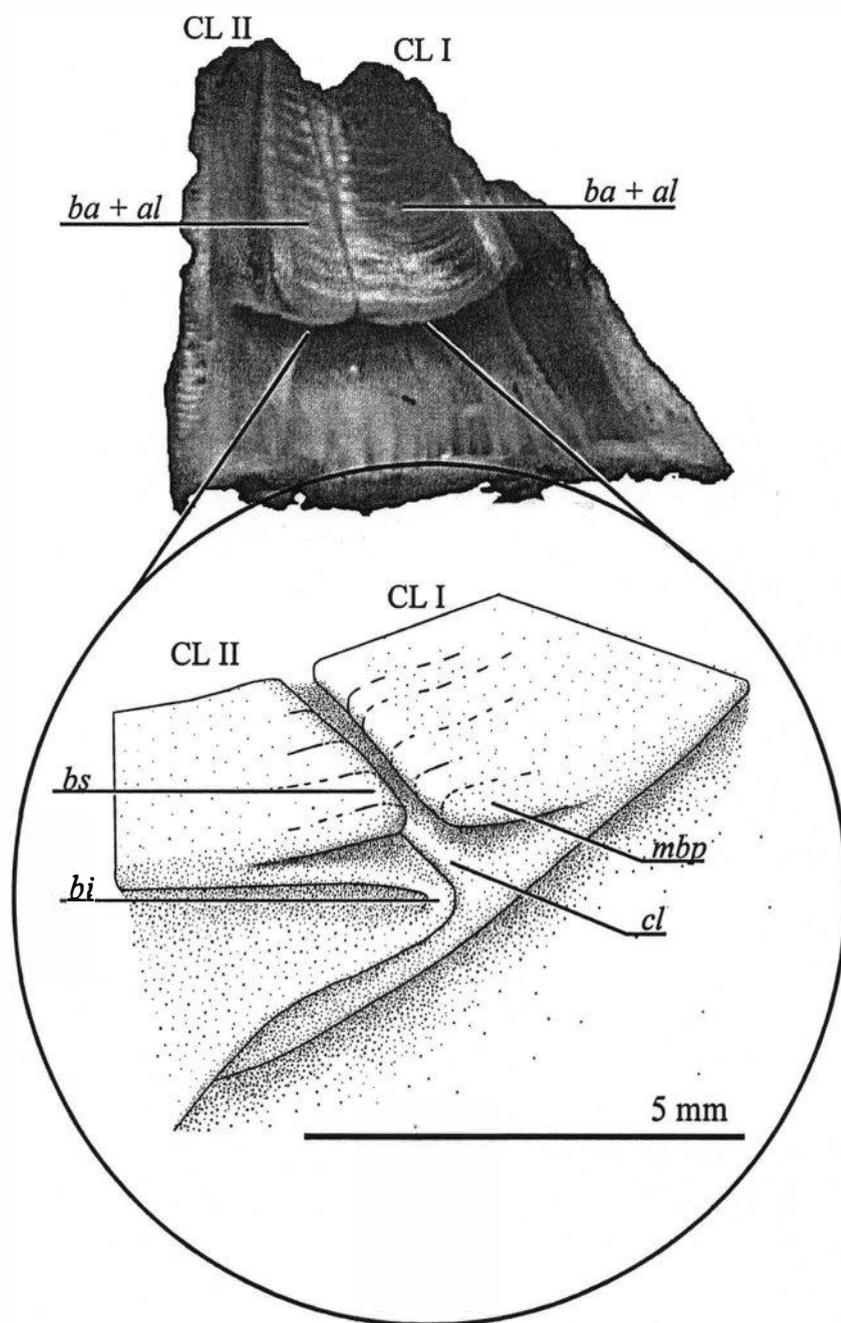


Figura 6. *Menesiniella aquila*, acoplamento das placas careno-lateral I (CL I) e careno-lateral II (CL II). O detalhe mostra a borda superior (*bs*) e a borda inferior (*bi*) da ala bífida da placa careno-lateral II. *al*, ala; *ba*, bainha; *cl*, crista longitudinal; *mbp*, margem projetada da bainha.

3.1.3 - Placas articulares - Escudo, Tergo

- Escudo, face externa [SCE]

A face externa do escudo pode apresentar cristas e sulcos longitudinais. Estes sulcos embora apresentem uma semelhança superficial, possuem características que os distinguem. Aqui são notadas diferentes combinações das estruturas da superfície externa que permitiram a codificação dos sulcos longitudinais do escudo em diferentes estados. Foi tomada a preocupação em atribuir distintos estados para estruturas que apresentavam uma similaridade morfológica duvidosa, permitindo assim uma verificação posterior da relação de homologia entre estes estados. A combinação entre cristas e sulcos longitudinais, delicados ou desenvolvidos; modificando ou não o contorno e o aspecto das cristas de crescimento, proporcionou a elaboração de seis estados distintos para o carácter dos sulcos longitudinais do escudo

[SCE 6] Sulcos longitudinais no escudo.

- (0) Sulcos bem próximos de mesmo tamanho, marcando mas não formando sulcos profundos nas cristas de crescimento (Figura 7 B).
- (1) Sulcos profundos ou não, mas sem alterar o padrão das cristas de crescimento.
- (2) Sulcos delicados e próximos, não alterando a forma das cristas de crescimento.
- (3) Sulcos profundos alterando as cristas de crescimento tornando-as crenuladas e pontudas.
- (4) Sulcos profundos e estreitos.
- (5) Cristas largas e sulcos profundos, marcando as cristas de crescimento
- (6) Cristas estreitas, sulcos largos e rasos, não marcando as cristas de crescimento

As cristas de crescimento da face externa do escudo, são formadas paralelas a margem basal. Em alguns casos pode haver modificações deste padrão sendo observado interrupções regulares desta crista, em direção ao ápice da placa.

[SCE 7] Crista de crescimento na face externa do escudo.

- (0) Pregueada para cima.
- (1) Contínua (Figura 7 D).

A superfície externa do escudo podese plana ou formar dobras longitudinais.

Estas dobras ou depressões podem ser estreitas, formando vários sulcos longitudinais profundos divididos transversalmente pelas cristas de crescimento ou podem formar uma depressão longitudinal única também dividida pelas cristas de crescimento. Certos escudos apresentam 1 ou 2 dobras longitudinais, que são diferenciadas das outras por terem as cristas de crescimento acompanhando o formato das dobras.

[SCE 8] Superfície externa do escudo.

(0) Plana (Figura 7B, F).

(1) Com dobras longitudinais estreitas, dividida (Figura 7 D).

(1) 1 dobra longitudinal única, dividida.

(3) 2 ou 1 dobra longitudinal, contínua.

Os escudos que apresentam dobra longitudinal com as cristas acompanhando o formato

da dobra [SCE 8(3)] podem apresentar uma ou duas dobras na superfície.

[SCE 9] Superfície externa do escudo com dobras longitudinais contínuas.

(1) 2 dobras longitudinais, contínua.

(0) 1 dobra longitudinal, contínua.

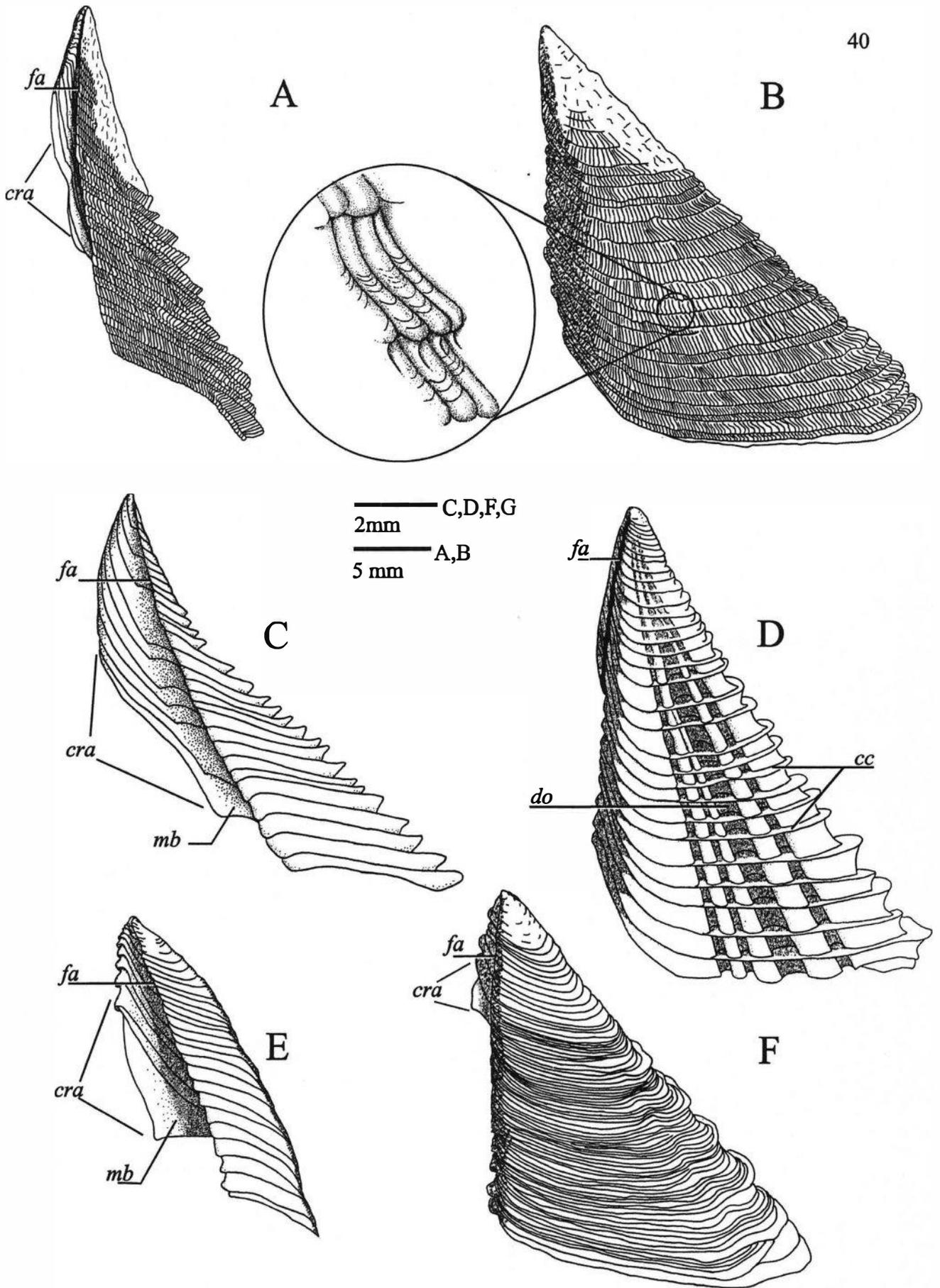


Figura 7. Vista externa do escudo e margem articular. A, B, *Balamus rostratus*; C, D *Balamus trigonus*; E, F, *Fistulobalanus albicostatus*. *cra*, crista articular; *cc*, crista de crescimento; *do*, dobra longitudinal; *fa*, fenda articular; *mb*, margem basal.

- Escudo, face interna [SCI]

O processo articular entre o escudo e o tergo é feito através do encaixe da fenda e crista articular do escudo com a margem escudal do tergo. A crista e fenda articular são formadas pela invaginação da superfície externa do escudo e projeção da margem basal, formando um ponto de apoio para o tergo adjacente. A crista articular do escudo pode ser formada somente pela projeção das cristas de crescimento ou pode apresentar um prolongamento da margem basal. Este prolongamento basal pode ser delicado formando uma pequena elevação ou se estender formando uma estrutura acessória ao processo articular com o tergo.

[SCI 5] Estrutura da crista articular do escudo.

- (1) Apresentando uma margem basal pouco projetada.
- (2) Apresentando uma margem basal projetada.

A fenda articular do escudo é formada pela invaginação da superfície externa do escudo junto com uma projeção da margem basal, formando um ponto de apoio para o tergo. A fenda articular pode se apresentar aberta ou fechada, ou como uma invaginação estreita onde a crista articular forma uma superfície contínua à dobra do segmento do tergo do escudo.

[SCI 9] Forma da fenda articular do escudo.

- (0) Como uma invaginação aberta ou fechada (Figura 7A, E, F).
- (2) Formando uma fenda estreita (Figura 7 C, D).

A crista do adutor do escudo ocorre na superfície interna da placa independente das outras estruturas presentes. Um variação deste padrão é observada quando a crista articular se alonga diagonalmente pela superfície interna, formando uma crista contínua com a crista do músculo adutor, não sendo possível diferenciar morfológicamente as duas cristas.

[SCI 13] Face interna do escudo.

- (0) Crista do adutor contínua à crista articular (Figura 8 B, C, D).
- (1) Crista do adutor independente (Figura 8 A).

No local de inserção do músculo adutor no escudo pode-se formar uma crista, que seria uma elevação de um dos lados da cicatriz, de inserção do músculo ou somente apresentar uma cicatriz ou marca de inserção.

[SCI 14] Inserção do músculo adutor do escudo.

- (0) Formando uma crista (Figura 8 A-D).
- (1) Somente uma cicatriz.

A crista de inserção do músculo adutor do escudo está normalmente disposta numa posição diagonal a margem basal da placa. A porção basal da crista pode ser contínua à margem basal ou pode terminar na superfície interna antes de atingir a base do escudo.

[SCI 17] Terminação basal da crista de inserção do músculo adutor do escudo.

- (0) Contínua com a margem basal da placa.
- (1) Terminando na face interna (Figura 8 A-D).

A região da inserção do músculo depressor lateral do escudo pode ser simples, somente apresentando a marca da inserção do músculo ou pode apresentar uma crista desenvolvida na margem interna da cicatriz. Zullo (1992) descreveu este caráter na caracterização de *Concavinae*.

[SCI 2] Local de inserção do músculo depressor lateral.

- (0) Com uma crista (Figura 8 B).
- (1) Somente uma cicatriz (Figura 8 A, C, D).

Foram identificadas duas formas distintas da crista do músculo depressor lateral.

A primeira é a mais comum e é formada por uma elevação nítida e mais pronunciada no lado próximo a crista do adutor. O segundo tipo é formado por uma crista delicada que envolve a parte superior da cicatriz.

[SCI 3] Forma da crista do adutor lateral.

- (0) Desenvolvida, formando uma borda arredondada, mas limitada a margem interna (Figura 8 B).
- (1) Uma crista envolvendo a cicatriz.

A superfície interna do escudo se limita até a margem ocludente, onde as cristas de crescimento da face externa estão dobradas e voltadas para a parte superior da placa. Esta face pode formar uma projeção ou aba que se estende além do limite formado pela dobra das linhas de crescimento da face externa do escudo.

[SCI 12] Superfície interna do escudo.

- (0) Formando uma aba.
- (1) Simples (Figura 8 A-D).

O local de inserção do músculo depressor lateral do escudo pode ser liso ou pode apresentar na superfície projeções em forma de cristas .

[SCI 16] Local de inserção do músculo depressor lateral.

- (0) Superfície lisa (Figura 8 A-D).
- (1) Com cristas.

A inserção do músculo adutor do rostro no escudo é localizada no ângulo entre a margem basal e a margem ocludente na face interna do escudo. A inserção pode formar somente uma cicatriz na superfície ou em alguns casos formar uma depressão alterando a forma de crescimento da margem basal e conseqüentemente sendo notado na superfície externa.

[SCI 18] Inserção do músculo adutor rostral do escudo.

- (0) Simples.
- (1) Provocando uma deformação na margem basal.

A inserção do músculo adutor lateral no escudo é localizada no ângulo entre a margem basal e a margem tergal na face interna do escudo. A inserção pode formar somente uma cicatriz na superfície ou em alguns casos formar uma depressão alterando a forma de crescimento da margem basal e conseqüentemente sendo notado na superfície externa.

[SCI 19] Inserção do músculo adutor lateral do escudo.

- (0) Simples.
- (2) Provocando uma deformação na margem basal.

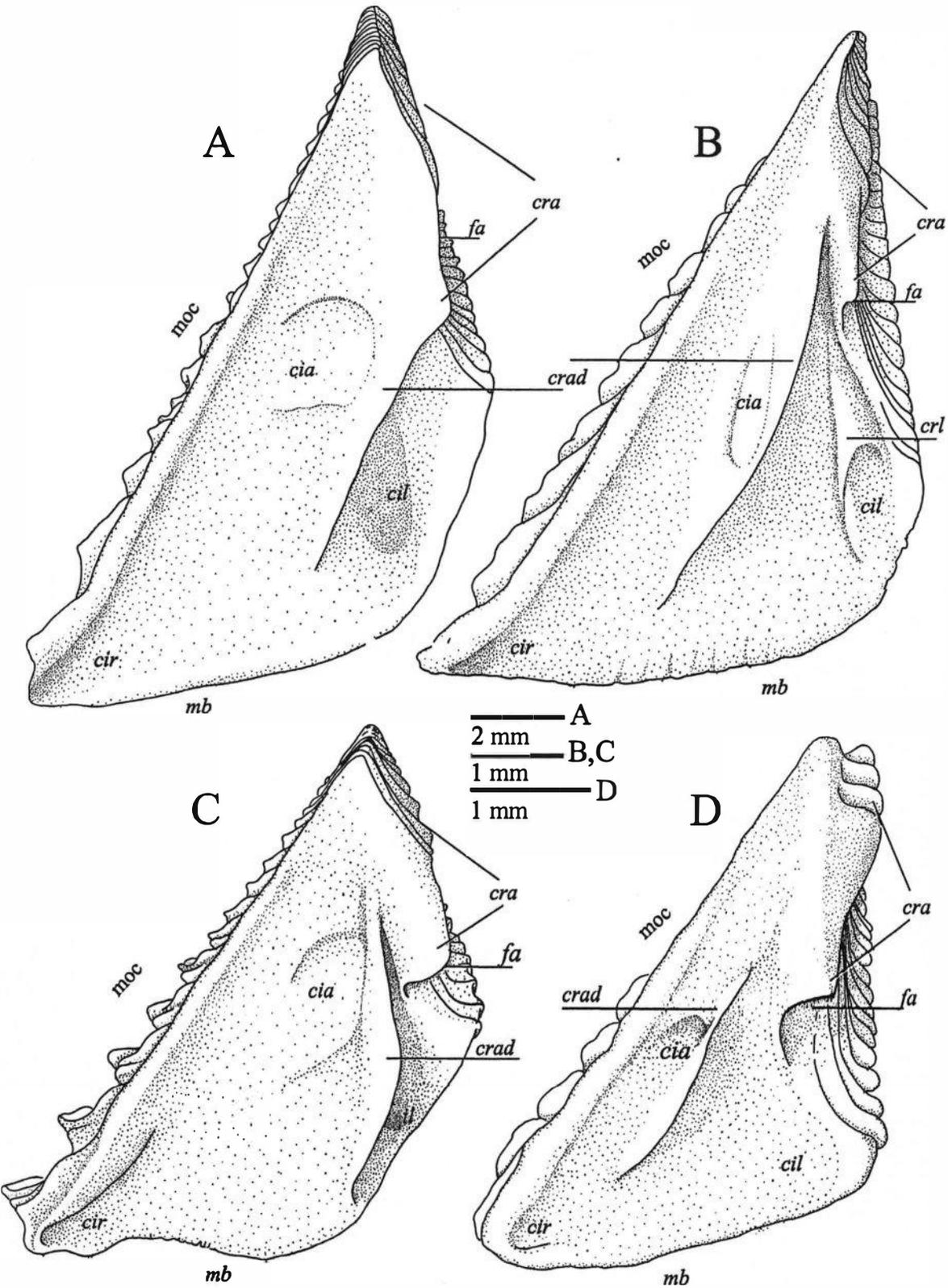


Figura 8. Vista interna do escudo e das margens articulares. A, *Austromegabalanus psittacus*; B, *Paraconcaucus pacificus*; C, *Megabalanus rosa*; D, *Fistulobalanus albicostatus*. *cia*, cicatriz do músculo adutor; *cil*, cicatriz do músculo lateral; *cir*, cicatriz do músculo rostral; *cra*, crista articular; *crad*, crista de inserção do adutor; *crl*, crista de inserção do músculo lateral; *fa*, fenda articular; *crl*, crista de inserção do músculo lateral; *mb*, margem basal; *moc*, margem ocludente.

- Tergo [TE]

A inserção do músculo depressor do tergo, no ângulo entre a margem basal e a margem carenal, pode se lisa ou apresentar cristas transversais à margem basal.

[TE 1] Inserção do músculo depressor do tergo.

(0) Com cristas (Figura 10, Figura 11 A, B).

(1) Lisa.

As cristas do local de inserção do músculo depressor do tergo, podem ser elevadas como uma parede ou serem pouco distintas, formando somente uma pequena elevação próxima a margem basal.

[TE 15] Forma das cristas da inserção do músculo depressor do tergo.

(0) Elevadas como uma parede (Figura 10 A, B).

(1) Pouco nítida somente com uma elevação próxima a margem (Figura 11 A, B).

As cristas de inserção do músculo depressor do tergo quando elevadas como uma parede, podem ser projetadas além da margem basal do tergo ou ficarem limitadas à margem.

[TE 14] Cristas do músculo depressor do tergo.

(0) Projetando-se além da margem basal (Figura 10 B).

(1) Limitadas à margem basal (Figura 10A).

O esporão é formado por uma alteração da direção das linhas de crescimento da face externa do tergo, produzindo uma extensão longitudinal da margem basal. O esporão é delimitado lateralmente por duas linhas longitudinais imaginárias, dispostas onde as linhas de crescimento mudam de direção, as margens do esporão (Figura 9A, B e C). O esporão pode ser formado pela mudança suave da direção das linhas de crescimento, ou pode apresentar uma mudança abrupta das linhas, formando dobras em uma ou nas duas margens do esporão.

[TE 22] Estrutura do esporão.

(0) Formado pela alteração suave da direção das linhas de crescimento (Figura 9 C).

(1) Formando alteração brusca das linhas de crescimento (Figura 9A, B).

O esporão formado pela alteração brusca das linhas de crescimento apresenta nas margens dobras formando uma fenda. A margem da fenda normalmente é coincidente com a margem do esporão mas em alguns casos a margem da fenda é deslocada para o centro quase fechando o esporão. Darwin (1854b) observou esta diferença utilizando o termo “*infolded spur*” para caracterizar o estado (1).

[TE 27] Relação margem da fenda /margem do esporão.

- (0) Apresentando uma fenda longitudinal em pelo menos uma margem, coincidente com a margem do esporão (Figura 9 A).
- (1) Com a margem da fenda deslocada para o centro não coincidindo com a margem do esporão (Figura 9 B).

O esporão pode apresentar cristas na margem inferior. Estas projeções podem estar dispostas ao longo da margem basal do esporão ou formar dois espinhos laterais distintos.

[TE12] Superfície da base do esporão.

- (0) Projeções em forma de cristas e espinhos (Figura 10 D, Figura 11A).
- (1) Dois espinhos laterais na porção terminal do esporão (Figura 10C).

Na face externa do tergo, a margem carenal normalmente é delimitada pelas cristas de crescimento que se curvam abruptamente em direção ao ápice. As cristas podem não se curvar abruptamente, expandindo assim a margem carenal na superfície externa do tergo.

[TE 4] Cristas de crescimento do tergo na margem carenal.

- (0) Abruptamente curvadas. (Figura 9A, B).
- (1) Formando uma margem adicional (Figura 9 C).

A margem escudal do tergo é o local onde ocorre a articulação do tergo com o escudo. A borda da margem escudal se encaixa na fenda articular do escudo proporcionando um ponto de apoio para as duas placas. Esta margem, pode ser simples ou apresentar uma crista longitudinal, que forma junto com a borda uma parede perpendicular à superfície da margem escudal.

[TE 23] Margem escudal do tergo.

- (0) Simples, com a borda escudal acompanhando a margem.
- (1) A borda escudal forma uma parede perpendicular à margem escudal.

O ápice do tergo pode ser simples ou apresentar uma projeção pontiaguda. Esta projeção é formada por uma matriz, mais resistente que o restante do tergo. Esta matriz apresenta também uma coloração distinta à predominante na placa.

[TE 17] Ápice do tergo.

(0) Pontiagudo (Figura 11 A-F).

(1) Simples (Figura 9 A-C).

A matriz que compõe o tergo pontiagudo é observada na face interna da placa. A matriz pode apresentar um formato cônico ocupando o lado rostral da face interna do tergo ou ficar limitada a borda lateral do prolongamento do esporão.

[TE 20] Forma da matriz na face interna do tergo.

(0) Cônica (Figura 11 B, C E, F).

(1) Estreitada, lateral ao prolongamento do esporão (Figura 11 A, D).

O tergo que apresenta uma matriz de coloração distinta com uma forma cônica (Figura 11 D,E, F), pode apresentar na sua parte basal, duas formas distintas. Uma, com a base reta próxima a margem basal a outra com a base arredondada distante da margem basal.

[TE 19] Forma base da matriz cônica.

(0) Reta. (Figura 11 B, E).

(1) Arredondada (Figura 11 C, F).

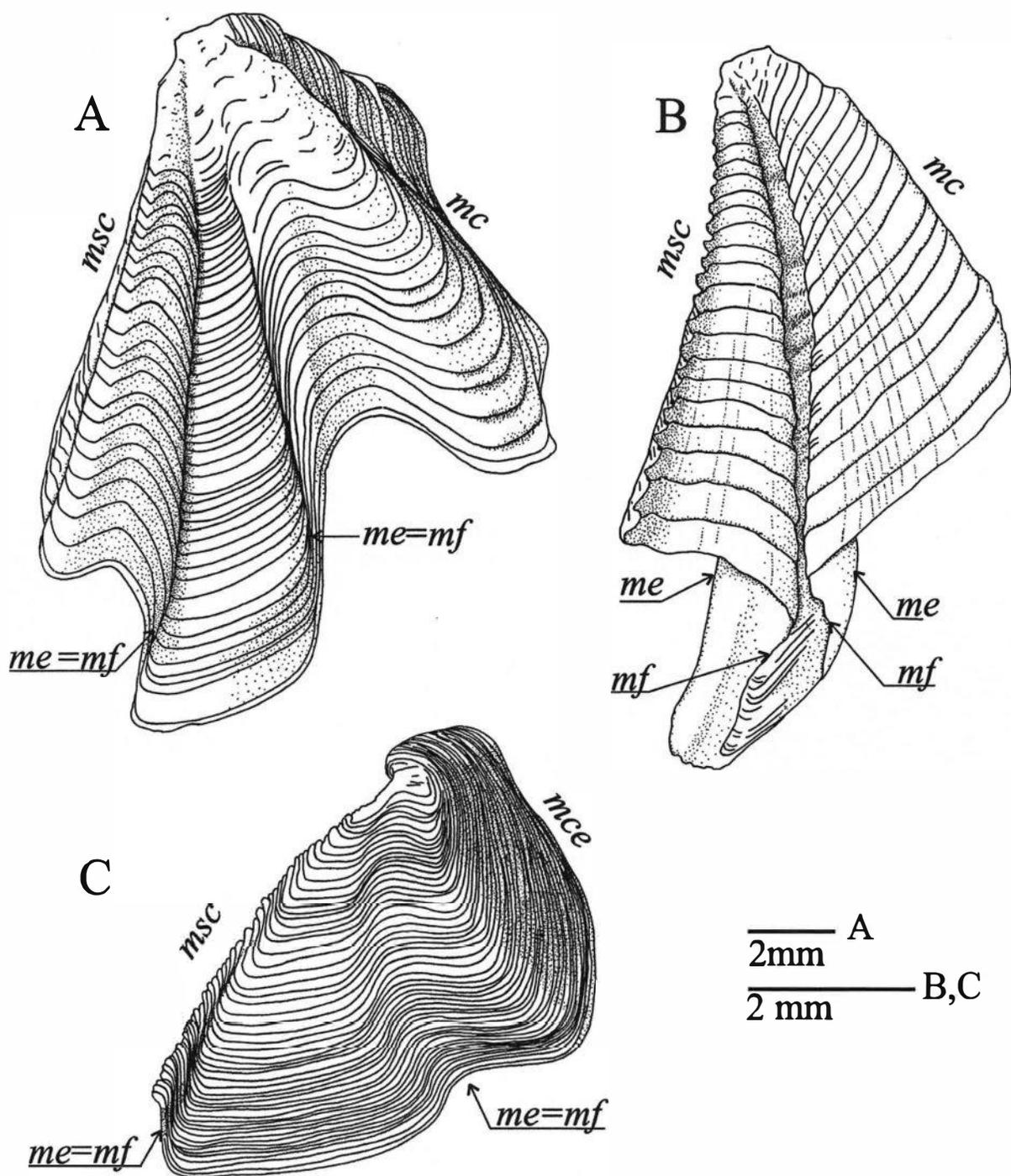


Figura 9. Face externa do tergo. A, *Balanus eburneus*; B, *Paraconcaucus pacificus*; C, *Memranobalanus declivis*. *mc*, margem carenal; *mce*, margem carenal expandida; *mf*, margem da fenda; *msc*, margem escudal; *me*, margem do esporão.

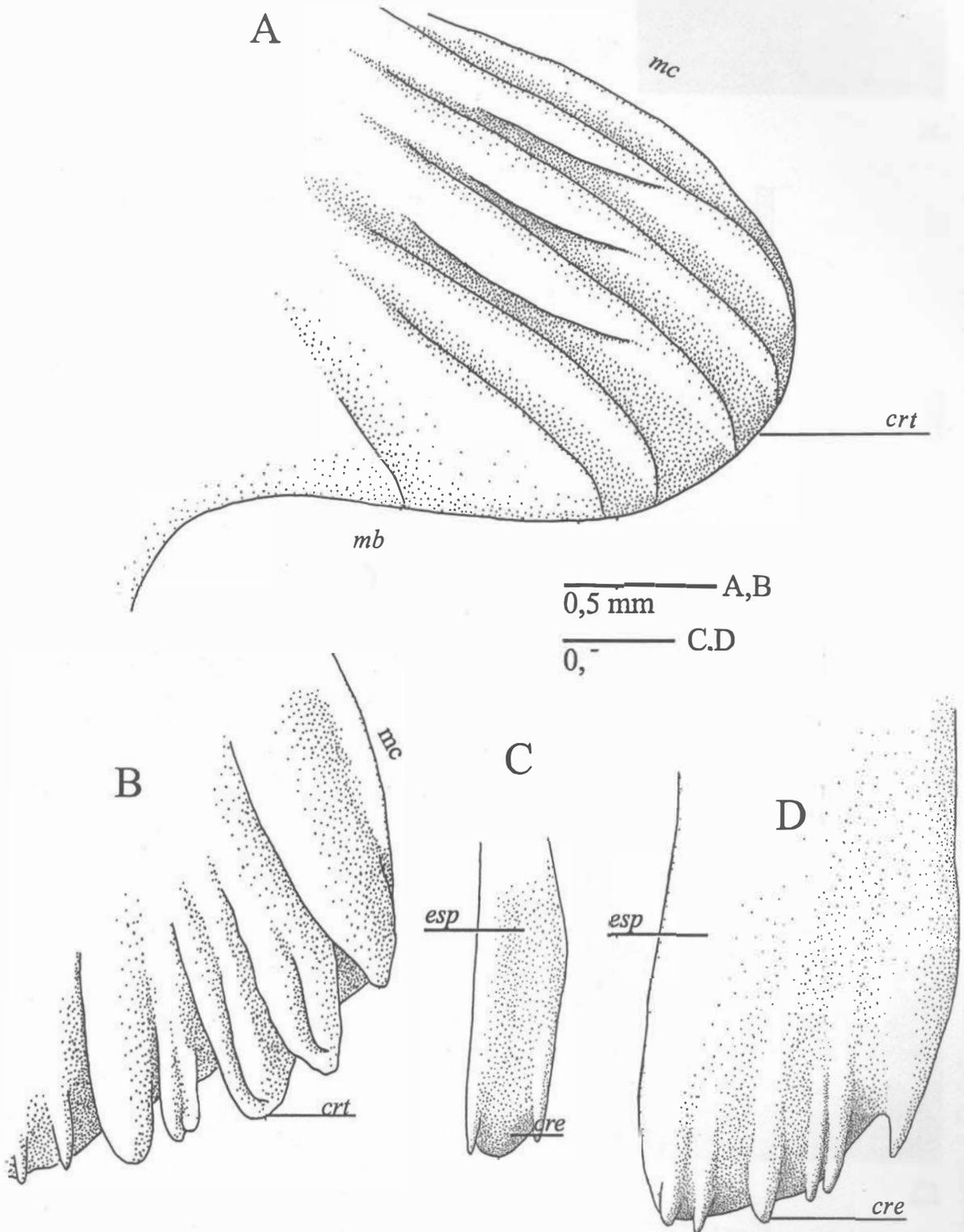


Figura 10. Face interna do tergo, destaque do ângulo entre a margem basal e a margem carenal (A, B) e extremidade inferior interna do esporão (C, D). A, *Balanus eburneus*; B *Tetrabalanus polygenus*; C, *Balanus perforatus*; D, *Striatobalanus amaryllis*. crt, cristas de inserção do músculo depressor do tergo; cre, cristas da base do esporão; mc, margem carenal; mb, margem basal; esp, esporão.

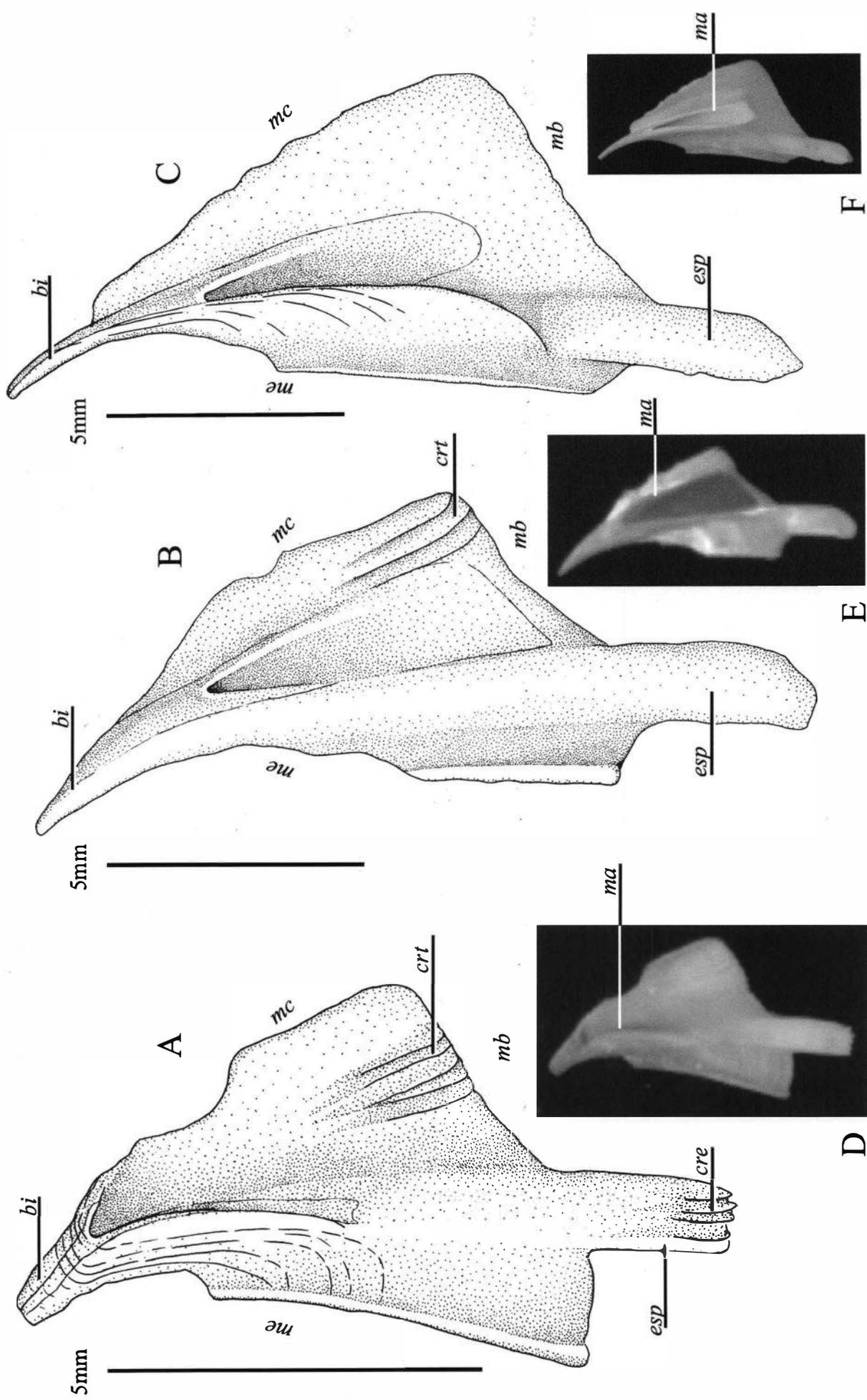


Figura 11. Face internado tergo. A, D, *Balanus perforatus*; B, E, *Menesiniella aquila*; C, F, *Austromegabalanus psittacus*. bi, bico; cre, cristas de inserção do músculo depressor do tergo; esp, esporão; ma, matriz da base do esporão; crt, cristas de inserção do músculo depressor do tergo; esp, esporão; ma, matriz diferenciada; mb, margem basal; mc, margem arenal; me, margem arenal.

3.1.4 - Apêndices Orais

- Mandíbula [MD]

No ângulo inferior da mandíbula ocorre a transição entre a margem distal, onde ficam as projeções molares, e a margem basal coberta por cerdas. Esta região pode ser simples ocorrendo somente uma quebra na direção entre as duas margens, pode apresentar uma projeção coberta por espinhos e cerdas ou apresentar uma margem coberta por uma fileira de espinhos bastante desenvolvidos.

[MD 7] Ângulo inferior da mandíbula.

(0) Simples (Figura 12 E).

(1) Apresentando uma projeção coberta por espinhos (Figura 12 G, I).

(2) Coberto por espinhos desenvolvidos dispostos em fileira.

- Primeira maxila [MAX]

A primeira maxila apresenta em sua margem distal, espinhos articulados. Estes espinho podem ser semelhantes entre si, ou podem apresentar padrões diferenciados.

[MAX 24] Forma e tamanho dos espinhos distais da primeira maxila.

(0) Apresentando padrões diferenciados (Figura 13 A, B, D-H; Figura 14 A-H).

(1) Semelhantes em relação a forma e tamanho (Figura 13 C).

Os espinhos distais da primeira maxila que apresentam padrões diferenciados normalmente possuem um par de espinhos superiores bem desenvolvidos. Abaixo do par superior, diferentes padrões podem ser notados. O primeiro foi formado pelas maxilas que apresentaram um par inferior de espinhos desenvolvidos e maiores que os espinhos centrais. Um segundo foi formado por espinhos que não possuíam uma diferenciação nítida entre os espinhos centrais e o par inferior de espinhos. E o terceiro padrão foi formado por um par inferior de espinho desenvolvidos mas com tamanhos muito desiguais.

[MAX 6] Espinhos abaixo do par superior de espinhos da primeira maxila.

(0) Diferenciados em tamanho com um par maior inferior (Figura 13 A, B, D; Figura 14 A-H).

(1) Par inferior de espinhos com tamanho similar aos espinhos centrais mais próximos (Figura 13 H).

(2) Diferenciado em tamanho, com um par inferior maior com tamanho dos espinhos muito desiguais (Figura 13 E, F, G).

Na primeira maxila, acima da fenda, pode-se observar somente um par de espinhos desenvolvidos (par superior de espinhos) ou um número maior de espinhos pode ser observado.

[MAX 12] Número de espinhos acima da fenda.

(0) Dois espinhos (Figura 13 A-D, F-H; Figura 14 A-H).

(1) Mais de dois espinhos.

Espinhos centrais, entre o par superior e inferior de espinhos da primeira maxila, podem ser lisos ou apresentam projeções laterais pectinadas (duas fileiras de pínulas voltadas para o mesmo lado).

[MAX 1] Espinhos centrais da primeira maxila.

(0) Com projeções laterais pectinadas (Figura 14 B).

(1) Lisos (Figura 13 A-H; Figura 14 A, C-H).

Espinhos abaixo do par inferior ou dos espinhos maiores localizados no ângulo inferior da primeira maxila, podem ser lisos ou apresentam projeções laterais.

[MAX 26] Projeções laterais nos espinhos do ângulo inferior da primeira maxila.

(0) Presente.

(1) Ausente.

A margem superior da primeira maxila acima do primeiro par de espinhos, pode ser coberta somente por cerdas ou apresentar além destas, espinhos longos e articulados próximo ao ângulo superior, semelhantes aos espinhos centrais.

[MAX 7] Margem superior da primeira maxila.

(0) Com espinhos longos e articulados (Figura 13 E).

(1) Somente com cerdas.

A primeira maxila no ângulo inferior, possui espinhos de tamanho reduzido em relação aos espinhos centrais. Em alguns casos são observados espinhos grandes e articulados semelhantes aos espinhos centrais localizados no ângulo inferior abaixo do par inferior de espinhos.

[MAX 4] Espinhos no ângulo inferior da primeira maxila.

(0) Semelhante aos espinhos centrais (Figura 14 F).

(1) Pequenos espinhos diferente dos espinhos centrais (Figura 13 A-H; Figura 14, A-E, G, H).

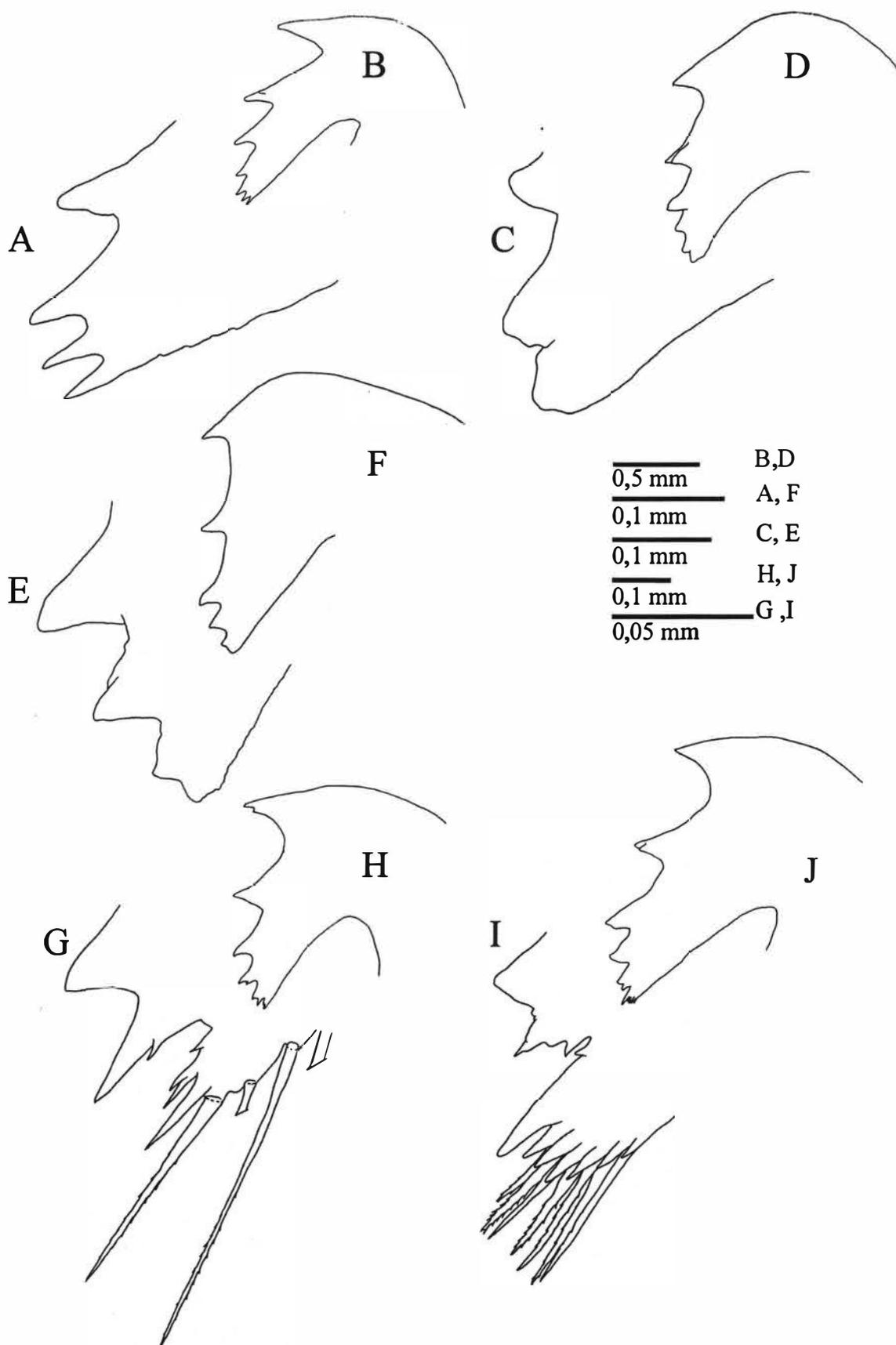


Figura 12. Mandíbula, vista lateral. A, B, *Bathylasma hirsutum*; C, D, *Fistulobalanus citerosum*; E, F, *Balanus spongicola*; G, H, *Megabalanus occator*; I, J, *Megabalanus vesiculosus*. A, C, E, G, I, detalhe do ângulo inferior.

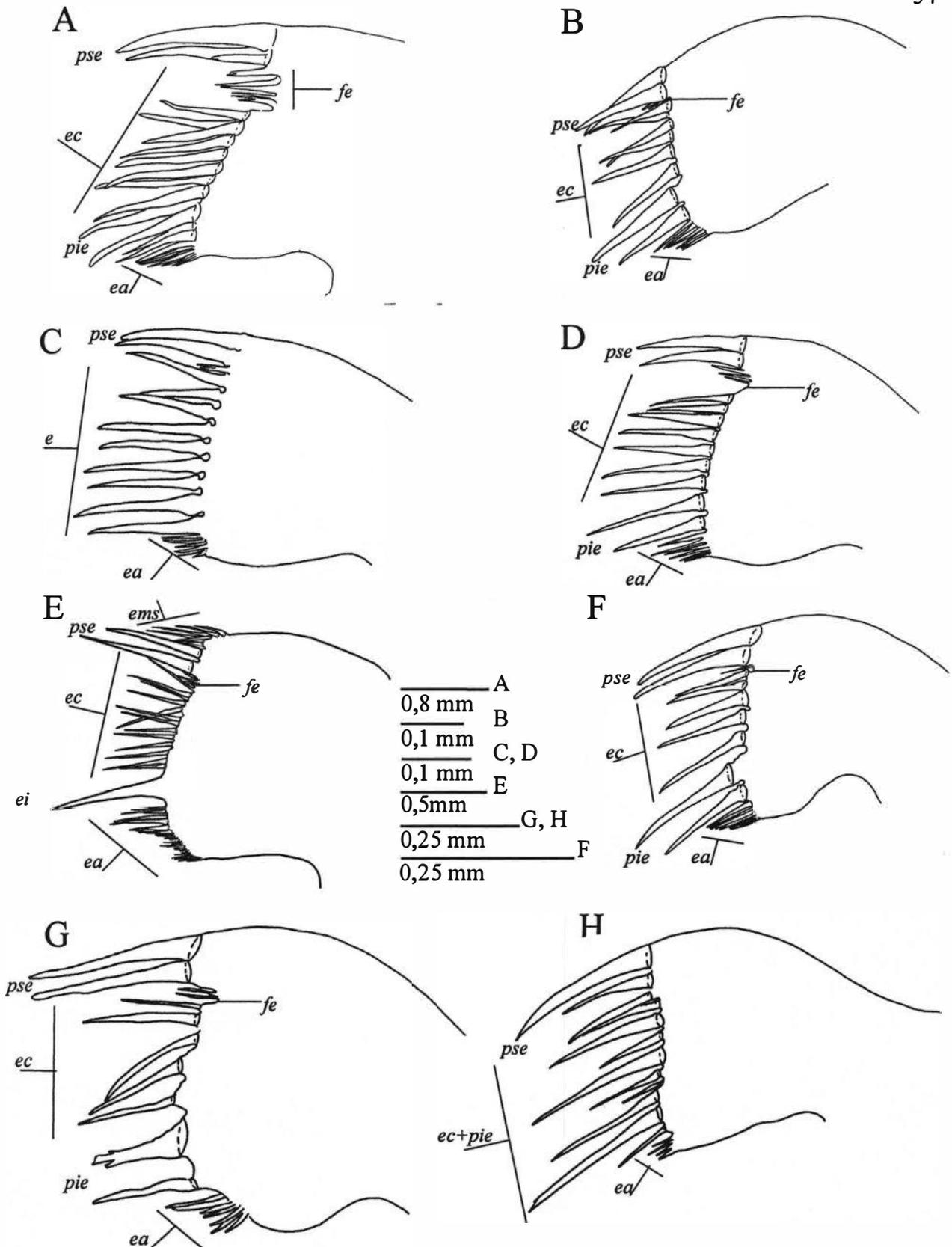


Figura 13. Primeira maxila, vista lateral. A, *Bathylasma hirsutum*; B, *Semibalanus balanoides*; C, *Membranobalanus declivis*; D, *Notobalanus flosculus*; E, *Balanus rostratus*; F, *Balanus crenatus*; G, *Balanus balanus*; H, *Balanus trigonus*. e, espinho; ea, espinho do ângulo inferior; ec, espinho central; ei, espinho inferior; ems, espinho da margem superior; fe, fenda; pie, par inferior de espinhos; pse, par superior de espinhos.

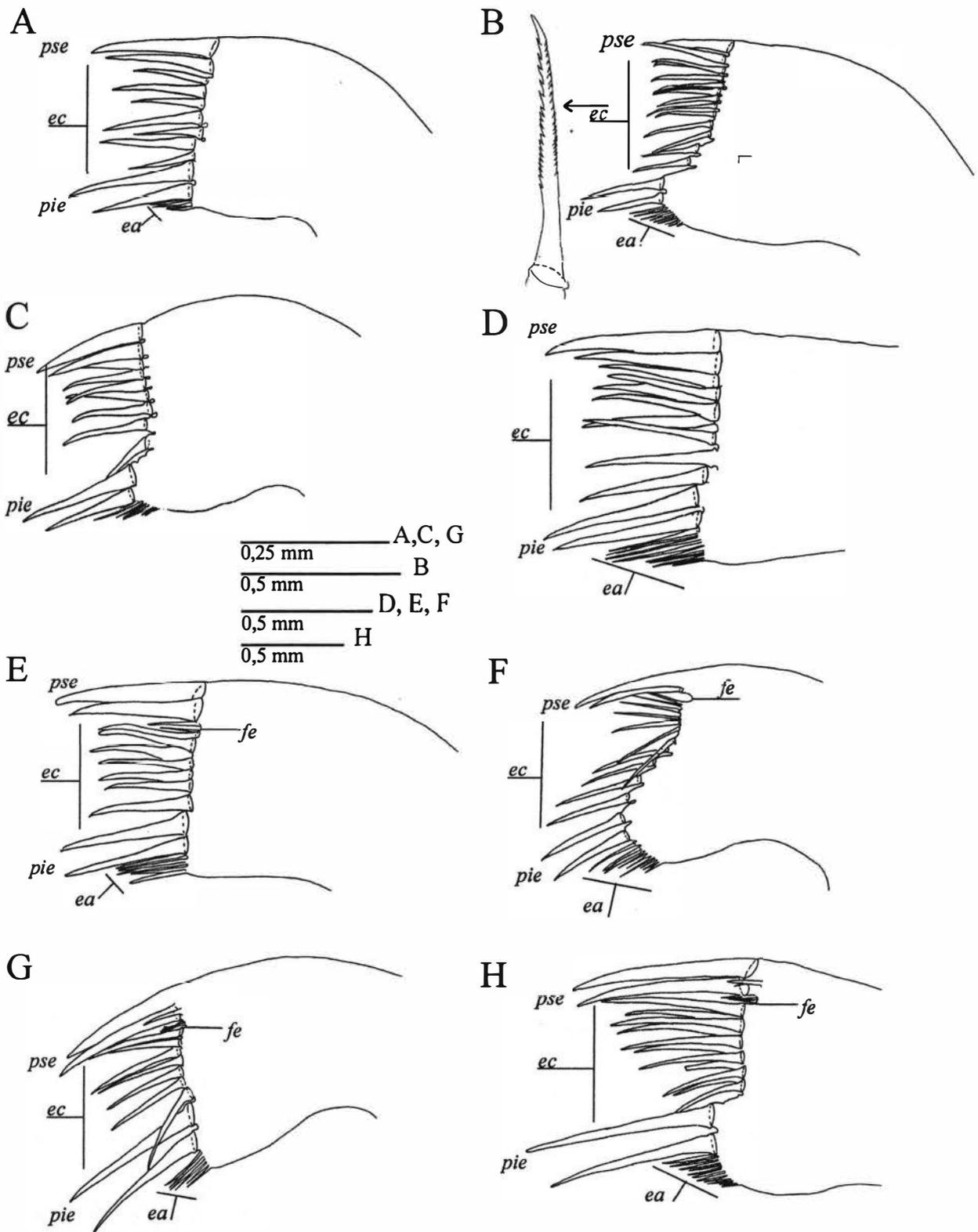


Figura 14. Primeira maxila, vista lateral. A, *Tetrabalanus polygenus*; B, *Balanus eburneus*; C, *Balanus improvisus*; D, *Megabalanus occator*; E, *Megabalanus peninsularis*; F, *Austromegabalanus psittacus*; G, *Megabalanus krakatauensis*; H, *Striatobalanus amaryllis*. ea, espinho do ângulo inferior; ec, espinho central; fe, fenda; pie, par inferior de espinhos; pse, par superior de espinhos.

- Segunda maxila [MAL]

As cerdas lisas presentes na margem anterior do lobo distal da segunda maxila, podem ser simples com sua extremidade afinando até o fim ou serem modificadas apresentando um alargamento sub-terminal na extremidade. Este alargamento parece ser provocado pela presença de dobras ou pregas, que impedem a completa extensão da extremidade da cerda provocando assim sua deformação.

[MAL 3] Cerdas lisas da margem anterior do lobo distal da segunda maxila.

(0) Simples (Figura 15 F).

(1) Com pregas sub-terminais (Figura 15 A-E, G-Q).

As cerdas modificadas do lobo distal da segunda maxila [MAL 3], apresentam três formas de terminação distintas. A primeira possui uma ponta assimétrica deslocada do eixo central da cerda. A segunda apresenta uma ponta mais afilada podendo apresentar no alargamento sub-terminal uma fileira de projeções delicadas ($\pm 3 \mu\text{m}$). E a terceira apresenta uma extremidade mais simétrica.

[MAL 1] Extremidades das cerdas do lobo distal da segunda maxila.

(0) Com a ponta assimétrica deslocada do eixo central (Figura 15N-Q).

(1) Com uma ponta mais afilada (Figura 15 G- I).

(2) Cerda com uma extremidade mais simétrica (Figura 15 A- E).

A segunda maxila pode estar dividida em um lobo distal e um lobo proximal (bilobada) ou não apresentar uma divisão nítida (unilobada).

[MAL 2] Divisão da segunda maxila.

(0) Unilobada.

(1) Bilobada.

A segunda maxila na margem distal pode ser coberta exclusivamente por cerdas pinadas ou também apresentar cerdas simples desprovida de pínulas.

[MAL 4] Segunda maxila, cerdas presentes na extremidade distal.

(0) Somente cerdas pinadas.

(1) Cerdas lisas (Figura 15) e pinadas.

- Labro [LA]

A margem da fenda do labro pode ser lisa ou apresentar uma fileira com mais de

sete dentes curtos e triangulares em cada lado da fenda.

[LA 1] Margem da fenda do labro com uma fileira de dentes curtos.

(0) Ausente (Figura 16 A, B).

(1) Presente (Figura 16 C).

A borda distal do labro pode ser contínua formando uma superfície regular ou pode apresentar na região mediana uma fenda. A condição primitiva do labro que apresenta a

borda distal contínua foi atribuída por Newman *et al.* (1969).

[LA 3] Fenda mediana na superfície do labro.

(0) Ausente.

(1) Presente (Figura 16 A-C).

A margem distal do labro pode ser lisa, coberta por pequenas cerdas ou apresentar dentes curtos na superfície.

[LA 4] Margem distal do labro.

(0) Lisa.

(1) Com dentes (Figura 16 A-C).

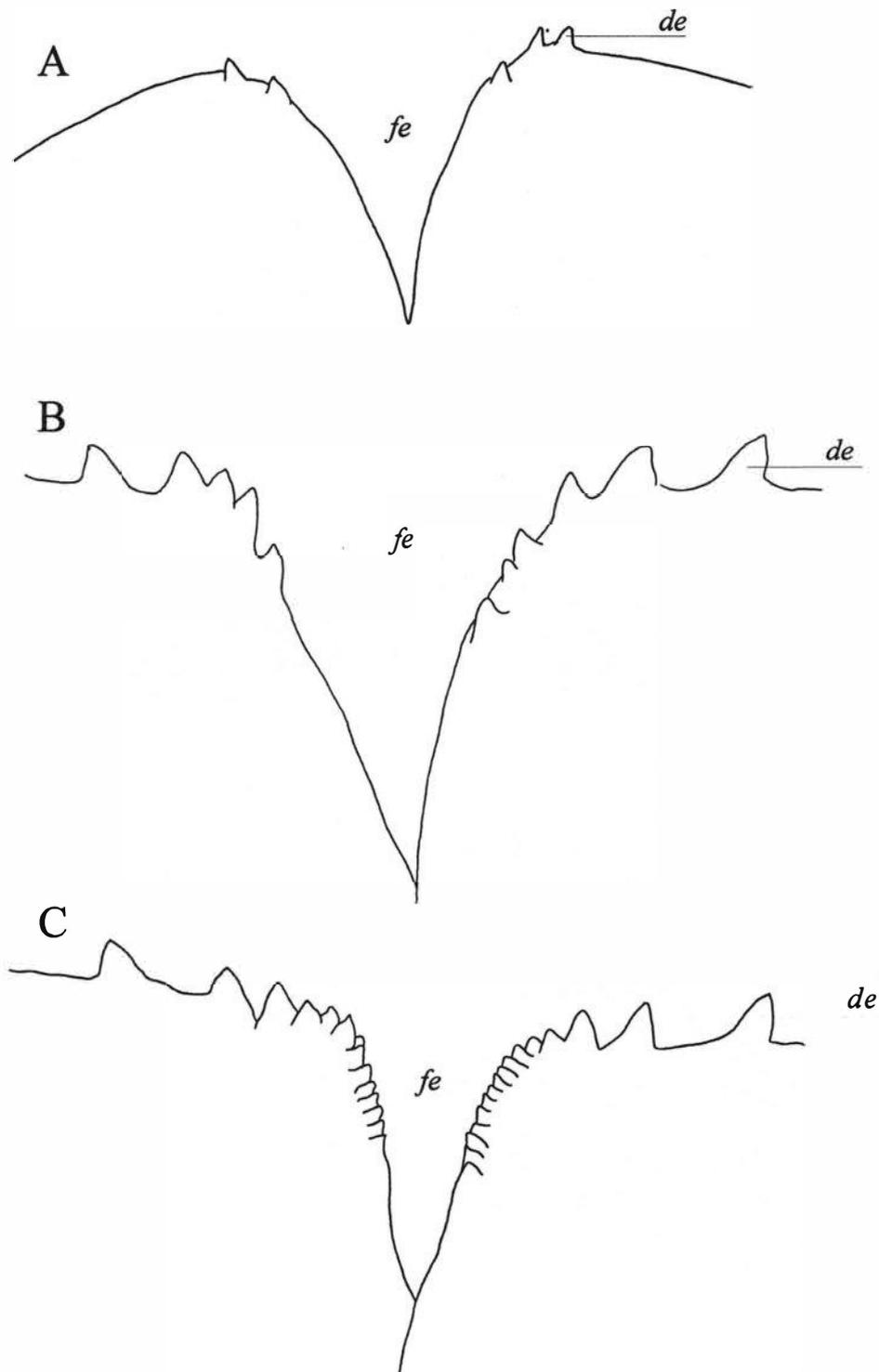


Figura 16. Margem superior do labro. A, *Ceratoconcha floridana*, B, *Balanus eburneus*; C *Balanus improvisus*. *de*, dentes; *fe*, fenda mediana do labro.

3.1.5 - Apêndices Torácicos, Cirros [CI]

A face interna do ramo posterior do cirro III, pode apresentar cerdas complexas, aqui definidas como a presença de espinhos ou projeções desenvolvidas, derivadas das cerdas denticuladas e bifurcadas, não incluindo cerdas pectinadas. Esta delimitação diverge da realizada por Henry & McLaughlin (1975), que incluíram cerdas pectinadas na definição de cerdas complexas. Estes autores trabalharam somente com as espécies do complexo "*Balanus amphitrite*", onde as cerdas pectinadas ocorriam sempre juntas com os outros tipos de cerdas complexas, mas ao observar espécies de outros grupos, verificou-se a presença de cerdas pectinadas independente das presença de outras cerdas complexas (denticuladas e bifurcadas), justificando assim a sua exclusão.

[CI 29] Cerdas complexas no Cirro III.

(0) Ausente.

(1) Presente (Figura 17, Figura 18 A-D).

Cirro III, ramo posterior, face interna com cerdas complexas. As cerdas complexas são de dois tipos: denticuladas e bifurcadas. As cerdas denticuladas possuem projeções laterais bastante desenvolvidos dispostos em duas fileiras podendo apresentar diferentes graus de redução do número de dentes. As cerdas bifurcadas apresentam as extremidades desiguais e podem ter mais de um ponto de bifurcação (multifurcadas).

[CI 17] Tipo de cerda complexa do cirro III.

(0) Denticulada (Figura 18A-D)

(1) Bifurcada e ou multifurcada.

Cirro III, ramo posterior, face interna apresentando cerdas com projeções laterais triangulares com uma base alargada e ápice curto. As projeções são espaçadas e estão dispostas em até 3 fileiras longitudinais. As cerdas são mais curtas e largas em relação as cerdas pectinadas.

[CI 20] Cerdas com projeções laterais triangulares no Cirro III.

(0) Presente (Figura 18 G, H).

(1) Ausente.

Cirro III, ramo posterior, face interna voltada para o cone oral apresentando cerdas com pínulas alongadas com comprimentos superiores a $7\mu\text{m}$, próximas a extremidade distal da cerda.

[CI 31] Cerdas com pínulas alongadas no Cirro III.

(0) Ausente.

(1) Presente (Figura 18 I,J).

Cirros V e VI podem apresentar na superfície das projeções dos ramos internos dos segmentos proximais, dentes bastante desenvolvidos.

[CI 33] Projeções do ramo interno dos cirros V e VI.

(0) Com dentes bastante desenvolvidos.

(1) Lisa.

O cirro VI pode apresentar no ângulo entre a margem distal e a margem posterior dos segmento basais uma cerda reduzida e mais grossa semelhante a um espinho.

[CI 35] Espinho basal desenvolvido no Cirro VI .

(0) Presente.

(1) Ausente.

O cirro III pode se assemelhar quanto a forma com os cirros anteriores ou com os cirros posteriores. Quando este se assemelha com os cirros I e II os ramos são mais curtos e alargados. Quando se assemelham com os cirros IV, V e VI os ramos são mais afilados e delgados.

[CI 42] Forma e tamanho do Cirro III.

(0) Semelhante aos cirros IV, V e VI.

(1) Semelhante aos cirros I e II.

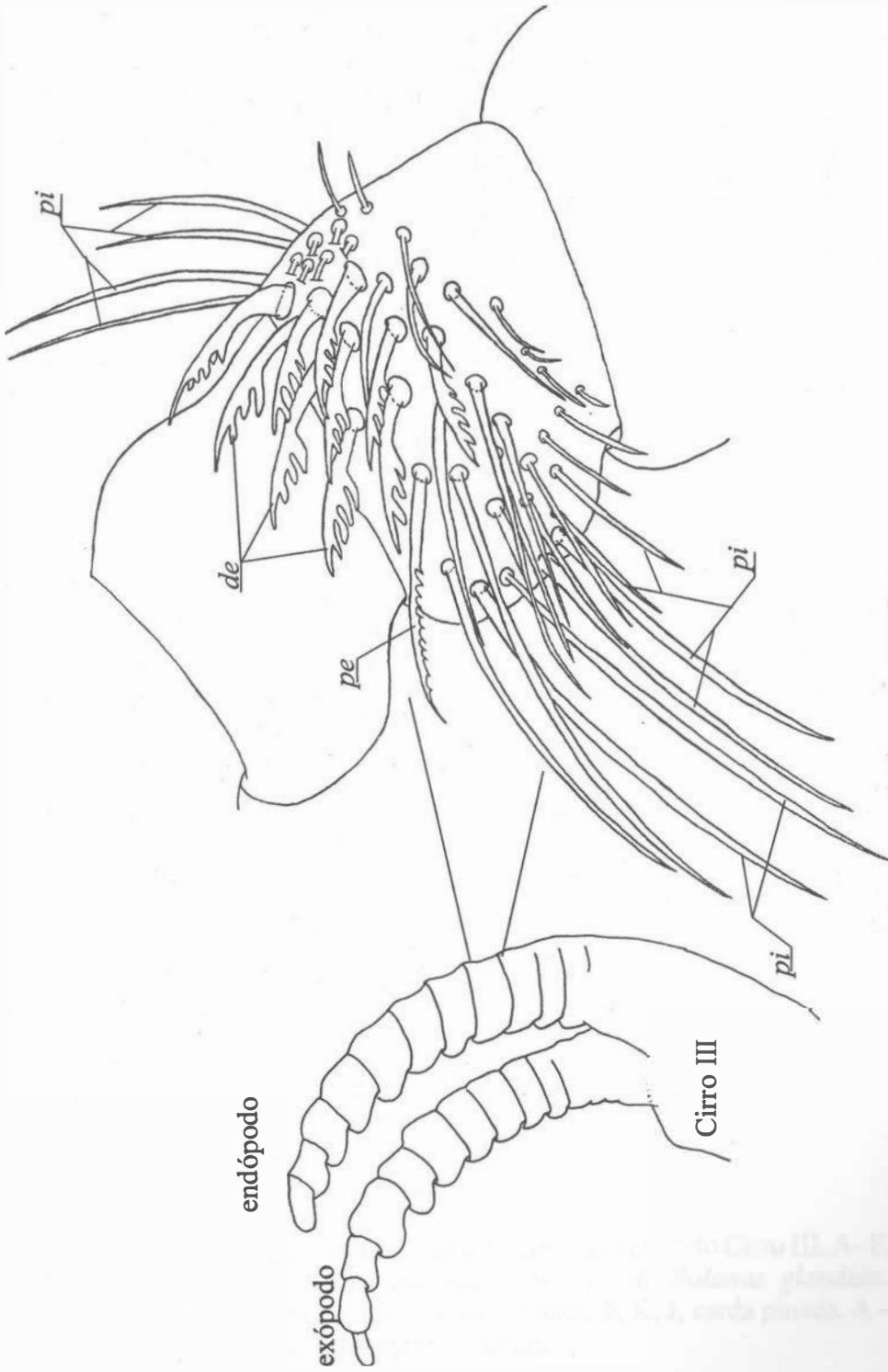


Figura 17. Detalhe da face interna do endópodo do cirro III de *Fistulobalamus albicostatus*. *de*, cerda denticulada; *pe*, cerda pectinada; *pi*, cerda pinada.

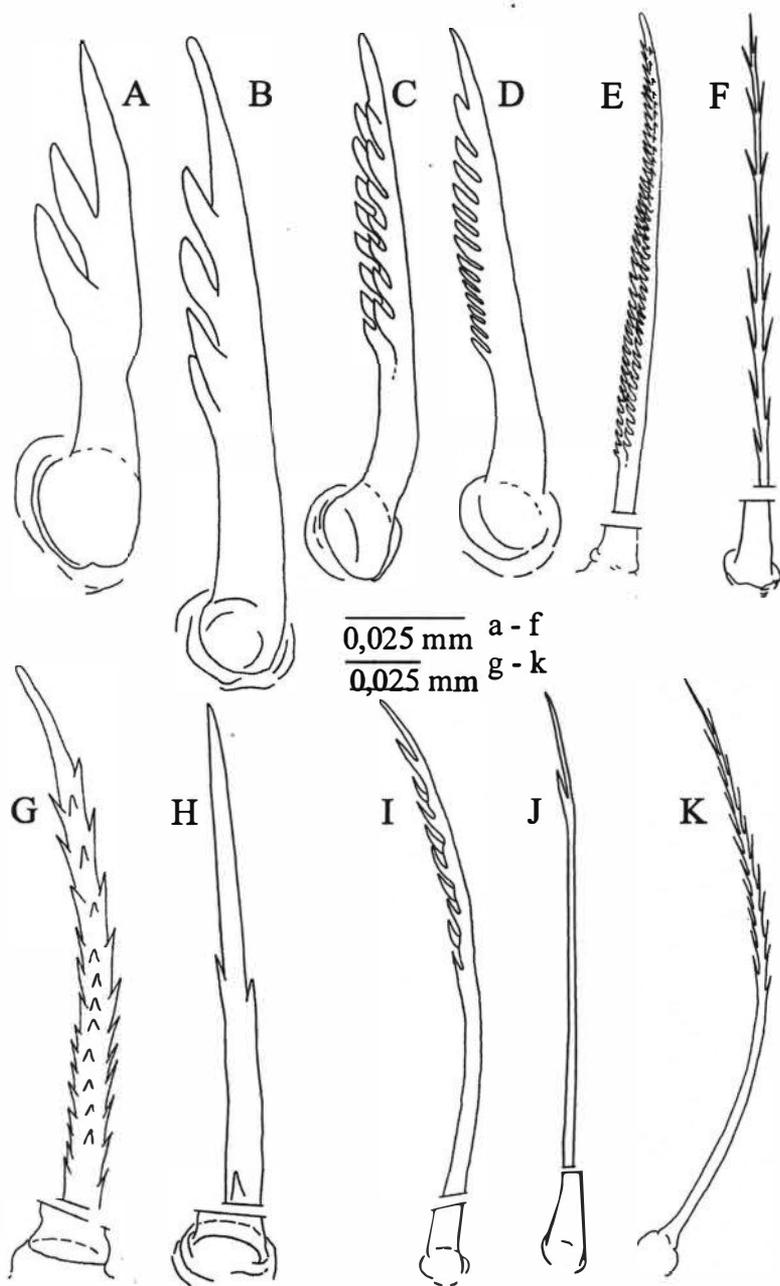


Figura 18. Cerdas observadas na face interna do ramo posterior do Cirro III. A-F, *Fistulobalanus albicostatus*; G, H, *Megabalanus tintinnabulum*; I - K *Balanus glandula*. A - D, cerda denticulada; E, I, cerda pectinada; G, H, cerda foliada; F, K, J, cerda pinada. A - E, G, I, J Face interna, F, H, J, protuberância; K, margem posterior.

3.1.6 - Pênis

O pênis pode ser liso na região dorsal próxima a base ou apresentar próximo a base, uma projeção chamada ponta basidorsal do pênis.

[PE2] Ponta basidorsal do pênis

(0) Ausente (Figura 19 A).

(1) Presente (Figura 19 C).

As cerdas presentes na ponta basidorsal do pênis podem ser de dois tipos: um par de cerdas lonas e diferenciadas, ou várias cerdas longas na superfície com diferentes tamanhos.

[PE1] Cerdas na projeção basidorsal do pênis.

(0) 1 par de cerdas (Figura 19 B).

(1) Várias cerdas longas (Figura 19 D).

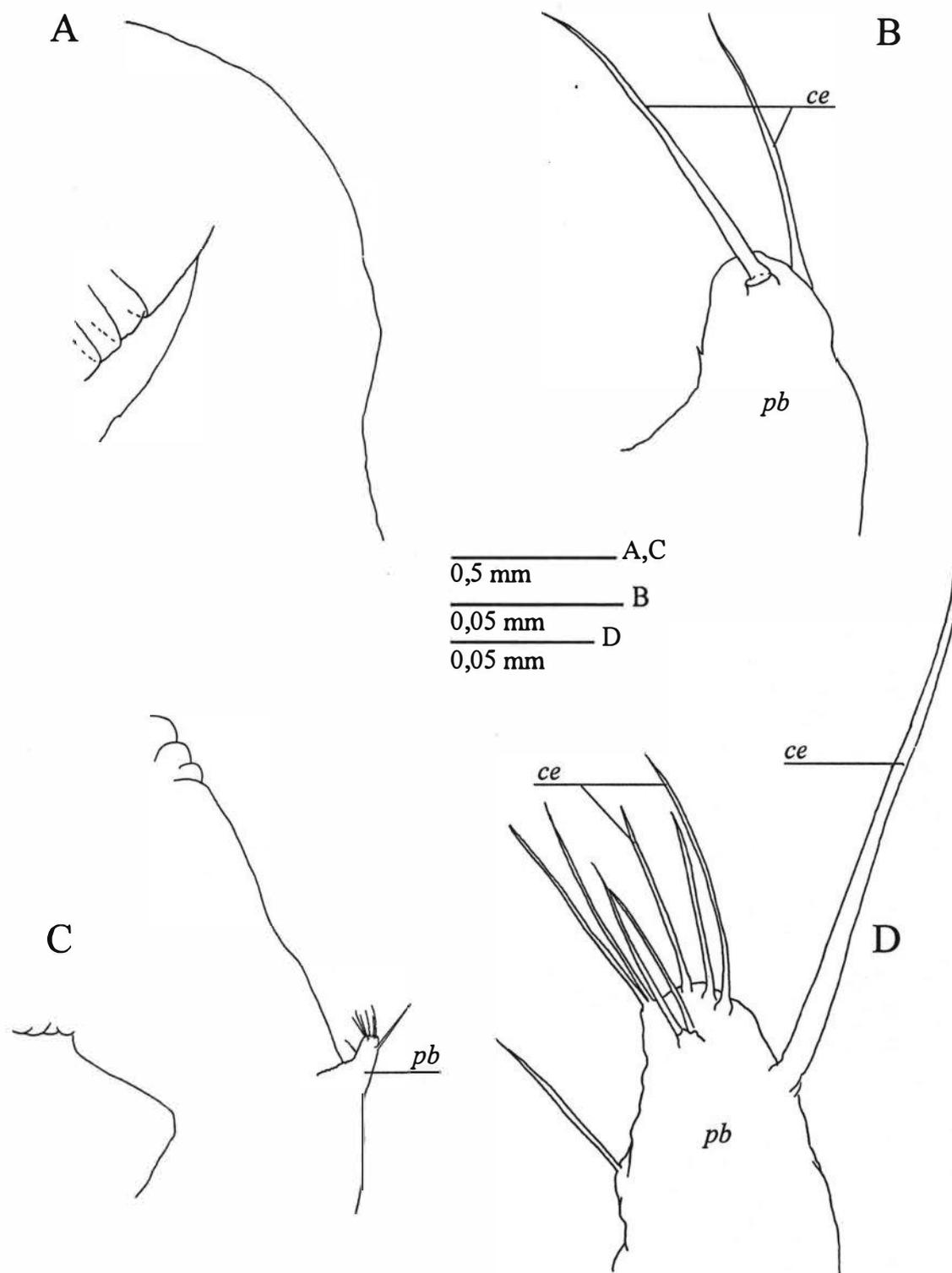


Figura 19. Base do pênis. A, *Bathylasma hirsutum*; B, *Megabalanus krakatauensis*; C, D, *Megabalanus peninsularis*. A, C, vista da base do pênis; B, D, detalhe da ponta basidorsal do pênis. *ce*, cerda; *pb*, ponta basidorsal do pênis.

3.2. MATRIZ DE DADOS

A partir dos caracteres listados acima foi construída uma matriz com as atribuições de estados para os 47 táxons estudados (APÊNDICE, II). Os caracteres estão listados de forma alfa-numérica como apresentado no capítulo “3.1 - DESCRIÇÃO DOS CARACTERES”.

3.3. ANÁLISE DE PARCIMÔNIA

3.3.1 - Descrição das árvores obtidas

Utilizando da matriz de caracteres não ordenados e todos com peso igual a 1, foi realizada uma busca heurística utilizando o programa “PAUP”. Foram encontradas 252 árvores com 125 passos cada, apresentando um índice de consistência = 0,728; índice de retenção = 0,875 e índice de consistência reescalonado RC = 0.637. O consenso estrito não enraizados das 252 árvores fundamentais foi obtido (Figura 20).

O APÊNDICE III apresenta uma tabela com os valores de índice de consistência, índice de retenção e índice de consistência reescalonado para os caracteres utilizados em uma das árvores fundamentais. Nesta tabela observa-se que dos 71 caracteres utilizados 14 apresentaram o índice de retenção = 0, indicando que estes caracteres não são informativos (autapomorfias).

O cladograma de consenso estrito foi enraizado no clado formado pelas duas espécies de Bathylasmatidae (Figura 21). Este cladograma será considerado como o cladograma básico para as discussões subsequentes, pois apresenta os grupos presentes em todas as árvores fundamentais (Tabela XIII). A numeração dos nós e descrição geral dos grupos formados será feita a partir deste cladograma. Os valores de suporte de ramo (b) são fornecidos em parênteses, acima do número nó correspondente. O índice de suporte total (t_i) (Bremer, 1994) da árvore de consenso foi $t_i = 0,47$.

O cladograma de consenso estrito apresentou 81 nós, destes 47 correspondem aos ramos terminais e 34 formam as ramificações internas. A Tabela VII fornece a listagem dos nós e suas ligações, além do comprimento do ramo correspondente. Para melhor compreensão e avaliação da estrutura da árvore básica é fornecida uma tabela com as mudanças de cada caráter (Tabela VIII) e uma tabela com a lista de apomorfias para cada nó (Tabela IX).

De modo a permitir uma melhor avaliação dos nós politômicos do cladograma de consenso estrito, foi obtido um cladograma de maioria com os nós presentes em pelo menos 50% das árvores, sendo que os nós compatíveis que estavam presentes em menos de 50% das árvores também foram apresentados (Figura 22). Os novos nós obtidos a partir de um nó politômico receberam um código alfa-numérico sendo o número referente ao nó original e a letra recebida em função do número dos nós derivados. A Tabela X, fornece a listagem dos nós derivados dos nós politômicos e suas ligações, além do comprimento do ramo correspondente. Para melhor compreensão e avaliação da estrutura da árvore de consenso de maioria é fornecida uma tabela com as mudanças de cada caráter relativos aos nós acrescentados (Tabela XI) e uma tabela com a lista de apomorfias para cada um destes nós (Tabela XII). A Tabela XIII, fornece uma listagem dos diferentes grupos obtidos a partir das 252 árvores fundamentais junto com as frequências de ocorrência de cada grupo.

A partir da matriz de dados foi feita uma segunda busca heurística, desta vez com os táxons não Balanidae forçados como grupo externo. Foram obtidas 2612 árvores com 128 passos cada, apresentando um índice de consistência = 0,711; índice de retenção = 0,864.

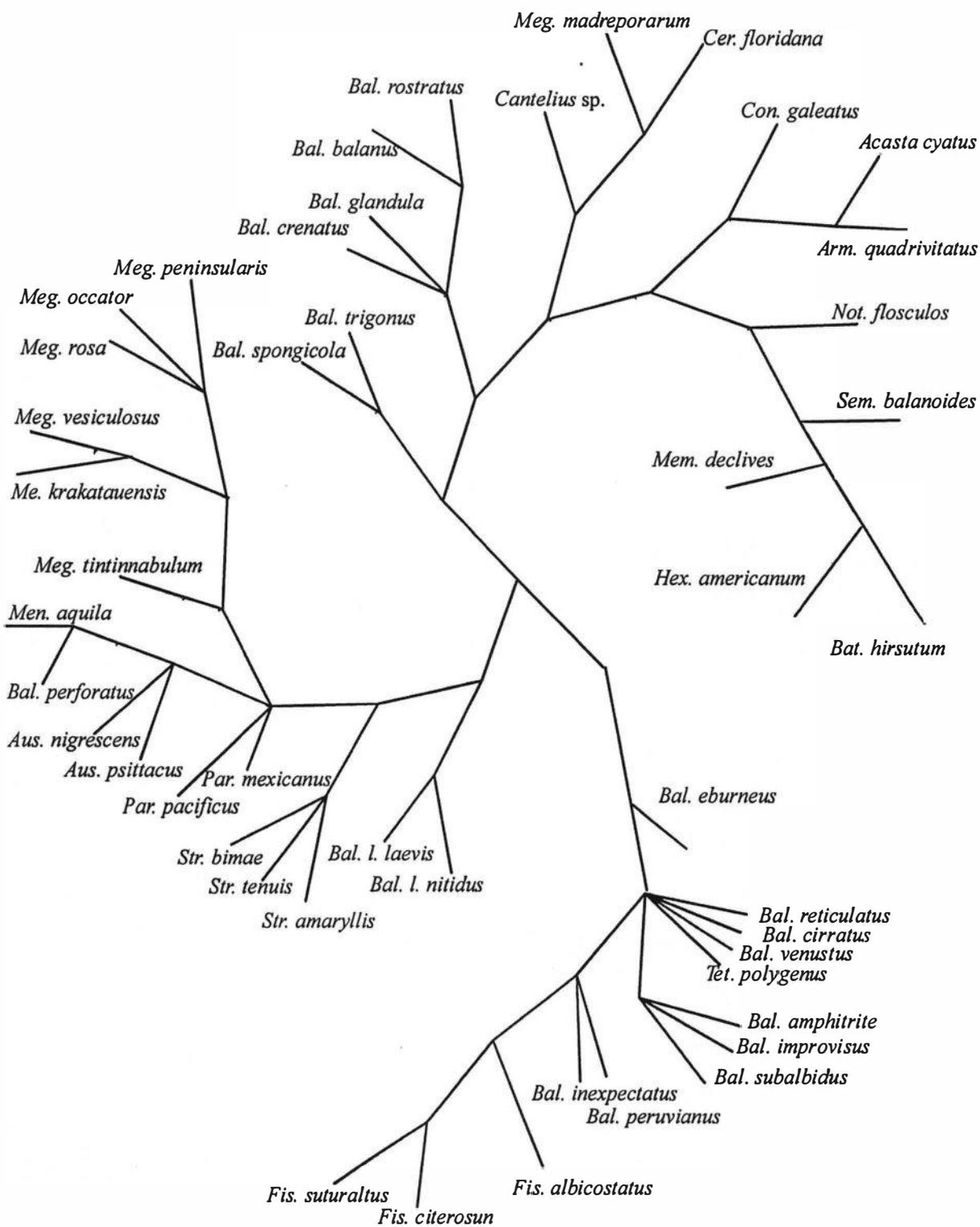


Figura 20. Cladograma de consenso estrito não enraizado, obtido a partir de 252 árvores fundamentais.

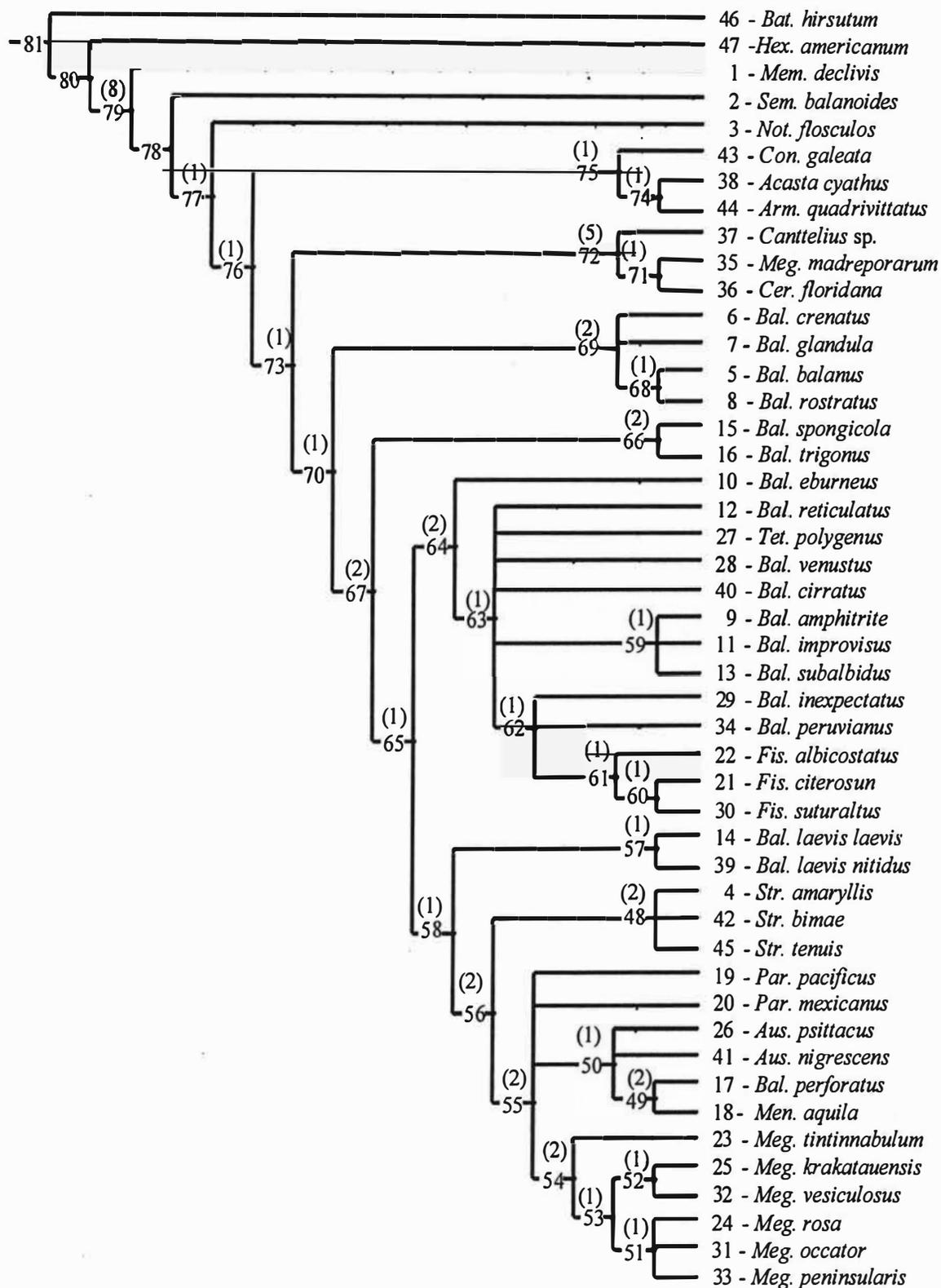


Figura 21. Árvore de consenso estrito construída a partir de 252 árvores fundamentais com 125 passos. A numeração do nó é fornecida sobre o ramo, entre parênteses o valor de suporte do ramo (b).

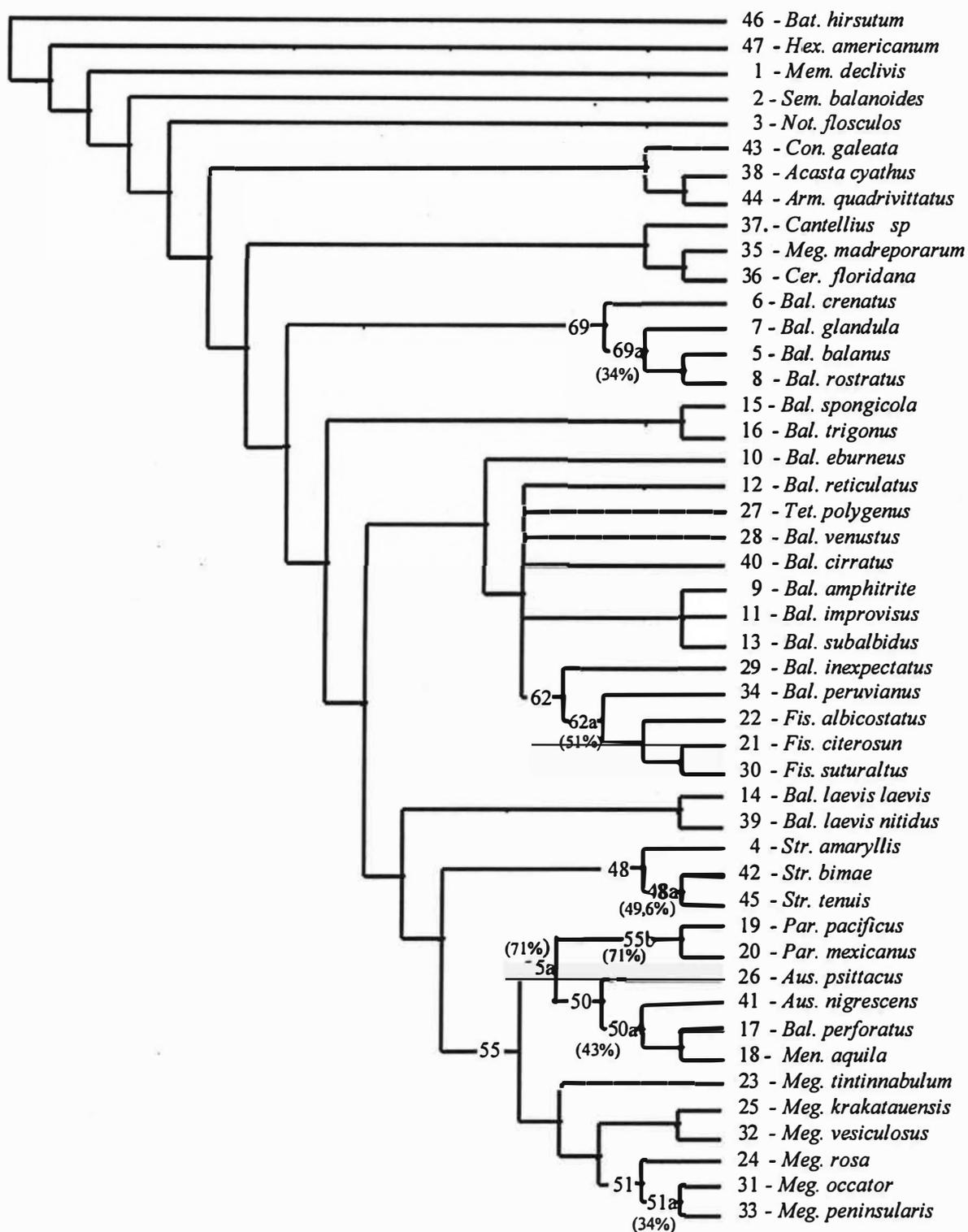


Figura 22. Árvore de consenso de maioria (50%) construída a partir de 252 árvores fundamentais com 125 passos. Grupos compatíveis presentes em menos de 50% das árvores também são mostrados. Sobre os ramos, a numeração dos nós correspondente as mudanças observadas e entre parênteses a freqüência de ocorrência dos grupos compatíveis

Tabela VII. Lista dos nós terminais e internos que compõem o cladograma de consenso estrito. Na primeira coluna o número do nó, entre parênteses e o nome do táxon correspondente quando for o caso; na segunda coluna o número do nó ao qual o nó da primeira coluna está conectado; na terceira coluna o número de passos do ramo relativo ao nó; na quarta coluna, o menor número de passos para o ramo; na quinta coluna o maior número de passos para o ramo.

Número do nó	Conectado ao nó	Comprimento do ramo obtido	Comprimento mínimo possível	Comprimento máximo possível
<i>M. declivis</i> (1)	79	5	5	5
<i>S. balanoides</i> (2)	78	1	1	1
<i>N. flosculos</i> (3)	77	3	2	3
<i>S. amaryllis</i> (4)	48	1	1	1
<i>B. balanus</i> (5)	68	3	3	4
<i>Balanus crenatus</i> (6)	69	0	0	0
<i>B. glandula</i> (7)	69	1	1	1
<i>B. rostratus</i> (8)	68	2	2	2
<i>B. amphitrite</i> (9)	59	0	0	0
<i>B. eburneus</i> (10)	64	1	1	1
<i>B. improvisus</i> (11)	59	0	0	0
<i>B. reticulatus</i> (12)	63	0	0	0
<i>B. subalbidus</i> (13)	59	0	0	0
<i>B. coquimbensis</i> (14)	57	1	0	1
<i>B. spongicola</i> (15)	66	1	1	2
<i>B. trigonus</i> (16)	66	1	1	1
<i>B. perforatus</i> (17)	49	1	1	1
<i>M. aquila</i> (18)	49	0	0	2
<i>P. pacificus</i> (19)	55	2	2	2
<i>P. mexicanus</i> (20)	55	2	2	2
<i>F. citerosun</i> (21)	60	1	1	1
<i>F. albicostatus</i> (22)	61	1	1	1
<i>M. tintinnabulum</i> (23)	54	0	0	0
<i>M. rosa</i> (24)	51	0	0	0
<i>M. krakatauensis</i> (25)	52	0	0	0
<i>A. psittacus</i> (26)	50	2	2	2
<i>T. polygenus</i> (27)	63	1	1	1
<i>B. venustus</i> (28)	63	1	1	1
<i>B. inexpectatus</i> (29)	62	1	1	1
<i>F. suturaltus</i> (30)	60	0	0	0
<i>M. occator</i> (31)	51	0	0	1
<i>M. vesiculosus</i> (32)	52	0	0	0
<i>M. peninsularis</i> (33)	51	0	0	0
<i>B. peruvianus</i> (34)	62	0	0	0
<i>M. madreporarum</i> (35)	71	2	2	2
<i>C. floridana</i> (36)	71	1	1	2

Continuação da VII

<i>B. cirratus</i> (40)	63	0	0	0
<i>A. nigrescens</i> (41)	50	2	2	2
<i>S. bimae</i> (42)	48	0	0	0
<i>C. galeata</i> (43)	75	1	1	2
<i>A. quadrivittatus</i> (44)	74	2	1	2
<i>S. tenuis</i> (45)	48	6	6	6
<i>B. hirsutum</i> (46)	81	0	0	0
<i>H. americanum</i> (47)	80	1	1	1
48	56	4	4	6
49	50	5	3	5
50	55	4	4	4
51	53	1	1	2
52	53	1	1	1
53	54	1	1	2
54	55	5	4	5
55	56	4	3	5
56	58	3	2	4
57	58	1	1	1
58	65	2	1	3
59	63	1	1	1
60	61	1	1	1
61	62	1	1	1
62	63	2	2	2
63	64	1	1	1
64	65	2	2	3
65	67	1	1	3
66	67	3	2	3
67	70	4	2	5
68	69	2	2	4
69	70	3	2	4
70	73	1	1	1
71	72	1	1	2
72	73	6	5	6
73	76	1	1	1
74	75	2	2	2
75	76	2	1	2
76	77	1	1	2
77	78	1	1	2
78	79	3	2	3
79	80	8	8	8
80	81	0	0	0
81	raiz	0	0	0

Tabela VIII. Lista das mudanças dos caracteres na árvore de consenso estrito. A seta com dupla linha (\Rightarrow) indica que a mudança não será afetada pelos diferentes tipos de otimização; a seta com uma linha simples (\rightarrow) indica que a mudança pode ocorrer ou não dependendo do tipo de otimização adotado, favorecendo reversão ou paralelismo.

Caráter	Mudança	Caráter	Mudança
BA 1	nó_70 0 \Rightarrow 2 nó_67	SCI 3	nó_55 0 \Rightarrow 1 <i>P. mexicanus</i>
	nó_73 0 \Rightarrow 1 nó_72	SCI 12	nó_79 1 \Rightarrow 0 <i>M. declivis</i>
BA 5	nó_71 1 \Rightarrow 0 <i>M. madreporarum</i>	SCI 13	nó_50 1 \Rightarrow 0 <i>A. psittacus</i>
BA 6	nó_77 1 \Rightarrow 0 nó_76	SCI 18	nó_71 0 \Rightarrow 1 <i>C. floridana</i>
BA 4	nó_65 0 \Rightarrow 1 nó_58	SCI 16	nó_77 0 \Rightarrow 1 <i>N. flosculos</i>
	nó_48 1 \Rightarrow 0 <i>S. tenuis</i>	SCI 17	nó_73 1 \Rightarrow 0 nó_72
PA 1	nó_76 1 \Rightarrow 0 nó_73	SCI 19	nó_73 0 \Rightarrow 1 nó_72
PA 2	nó_69 1 \Rightarrow 0 nó_68	TE 1	nó_79 0 \Rightarrow 1 <i>M. declivis</i>
PA 3	nó_62 0 \Rightarrow 1 nó_61		nó_72 0 \Rightarrow 1 <i>Cantellius</i> sp.
PA 4	nó_78 1 \Rightarrow 4 <i>S. balanoides</i>		nó_76 0 \Rightarrow 1 nó_75
	nó_73 1 \Rightarrow 0 nó_70	TE 22	nó_67 0 \Rightarrow 1 nó_65
	nó_56 0 \Rightarrow 3 nó_48	TE 12	nó_55 0 \rightarrow 1 nó_54
	nó_72 1 \Rightarrow 2 nó_71	TE 4	nó_79 0 \Rightarrow 1 <i>M. declivis</i>
PA 8	nó_61 1 \Rightarrow 0 nó_60	TE 23	nó_50 0 \Rightarrow 1 nó_49
PA 10	nó_63 0 \Rightarrow 1 <i>T. polygenus</i>		nó_68 0 \Rightarrow 1 <i>B. balanus</i>
	nó_73 0 \Rightarrow 1 nó_72	TE 17	nó_55 1 \Rightarrow 0 nó_50
	nó_71 1 \Rightarrow 2 <i>M. madreporarum</i>	TE 14	nó_48 1 \Rightarrow 0 <i>S. tenuis</i>
PA 11	nó_79 0 \rightarrow 2 nó_78		nó_64 1 \Rightarrow 0 nó_63
	nó_77 2 \rightarrow 4 <i>N. flosculos</i>	TE 27	nó_65 0 \rightarrow 1 nó_58
	nó_80 0 \Rightarrow 3 <i>H. americanum</i>	TE 20	nó_49 0 \Rightarrow 1 <i>B. perforatus</i>
AC 8	nó_70 0 \Rightarrow 1 nó_67	TE 19	nó_50 1 \rightarrow 0 nó_49
	nó_56 1 \Rightarrow 0 nó_48	TE 15	nó_56 0 \Rightarrow 1 nó_55
	nó_68 0 \Rightarrow 1 <i>B. balanus</i>		nó_55 1 \Rightarrow 0 <i>P. pacificus</i>
AC 2	nó_58 0 \rightarrow 4 nó_56		nó_73 0 \rightarrow 1 nó_72
	nó_55 4 \Rightarrow 3 nó_50	MD 7	nó_80 2 \Rightarrow 0 nó_79
	nó_55 4 \Rightarrow 1 nó_54		nó_55 0 \Rightarrow 1 nó_54
	nó_70 0 \rightarrow 2 nó_69		nó_73 0 \Rightarrow 1 nó_72
AC 4	nó_58 1 \Rightarrow 0 nó_56		nó_74 0 \Rightarrow 2 <i>A. quadrivittatus</i>
AC 5	nó_58 1 \Rightarrow 0 nó_56	MAX 1	nó_64 1 \Rightarrow 0 <i>B. eburneus</i>
AC 7	nó_56 1 \Rightarrow 0 nó_48	MAX 4	nó_48 1 \Rightarrow 0 <i>S. tenuis</i>

Continuação da tabela VIII

AC 10	nó_56 1 -> 2 nó_55 nó_50 2 => 1 <i>A. psittacus</i> nó_55 2 => 1 nó_54	MAX 6	nó_67 0 => 1 nó_66 nó_70 0 => 2 nó_69
AC 11	nó_79 0 => 1 nó_78 nó_75 1 => 0 nó_74	MAX 7	nó_68 1 => 0 <i>B. rostratus</i>
AC 12	nó_70 1 -> 0 nó_67 nó_76 1 -> 0 nó_75 nó_74 0 -> 1 <i>A. quadrivittatus</i>	MAX 12	nó_68 0 => 1 <i>B. rostratus</i> nó_69 0 => 1 <i>B. glandula</i>
AC 8a	nó_78 0 => 1 nó_77 nó_48 1 => 0 <i>S. tenuis</i>	MAX 24	nó_79 0 => 1 <i>M. declivis</i> nó_77 0 => 1 <i>N. flosculos</i>
AC 13	nó_56 0 => 1 nó_55 nó_68 0 => 1 <i>B. balanus</i>	MAX 26	nó_48 1 => 0 <i>S. tenuis</i> nó_63 1 => 0 <i>B. venustus</i> nó_69 1 => 0 nó_68
AC 14	nó_80 0 => 1 nó_79	MAL 1	nó_63 0 => 2 nó_62 nó_60 2 => 1 <i>F. citerosun</i> nó_62 2 => 1 <i>B. inexpectatus</i>
SCE 9	nó_57 0 -> 1 <i>B. l. laevis</i>	MAL 2	nó_80 0 => 1 nó_79
SCE 6	nó_70 0 -> 1 nó_67 nó_56 1 => 5 nó_48 nó_48 5 => 6 <i>S. tenuis</i> nó_55 1 => 2 nó_50 nó_50 2 -> 4 nó_49 nó_67 1 -> 3 nó_66	MAL 3	nó_65 0 => 1 nó_64
SCE 8	nó_53 0 => 2 nó_52 nó_58 0 => 3 nó_57 nó_66 0 => 1 <i>B. trigonus</i>	MAL 4	nó_80 0 => 1 nó_79
SCI 5	nó_48 1 => 2 <i>S. amaryllis</i> nó_50 1 => 2 <i>A. nigrescens</i> nó_55 1 => 2 nó_54 nó_65 1 => 2 nó_64	LA 1	nó_63 0 => 1 nó_59
SCI 9	nó_67 0 => 2 nó_66	LA 3	nó_80 0 => 1 nó_79
SCI 14	nó_79 1 => 0 nó_78 nó_66 0 => 1 <i>B. spongicola</i> nó_75 0 => 1 <i>C. galeata</i>	LA 4	nó_80 0 => 1 nó_79
SCI 2	nó_50 1 => 0 nó_49 nó_55 1 => 0 <i>P. pacificus</i> nó_55 1 => 0 <i>P. mexicanus</i>	CI 17	nó_61 1 => 0 <i>F. albicostatus</i>
		CI 20	nó_56 1 => 0 nó_55
		CI 29	nó_63 0 => 1 nó_62
		CI 31	nó_57 0 => 1 <i>B. l. nitidus</i> nó_70 0 => 1 nó_69
		CI 33	nó_79 1 => 0 <i>M. declivis</i> nó_75 1 => 0 nó_74
		CI 35	nó_50 1 => 0 <i>A. nigrescens</i> nó_54 1 => 0 nó_53
		CI 42	nó_80 0 => 1 nó_79
		PE 1	nó_53 0 => 1 nó_51
		PE 2	nó_80 0 => 1 nó_79

Tabela IX. Lista de apomorfias para cada nó do cladograma básico. A seta com dupla linha (\Rightarrow) indica que a mudança não será afetada pelos diferentes tipos de otimização; a seta com uma linha simples (\rightarrow) indica que a mudança pode ocorrer ou não dependendo do tipo de otimização adotado.

Nó	Caráter	Mudança	Nó	Caráter	Mudança
nó80- \rightarrow nó_79	MAL2	0 \Rightarrow 1	nó55- \rightarrow <i>P. pacificus</i>	SCI2	1 \Rightarrow 0
	MD7	2 \Rightarrow 0		TE15	1 \Rightarrow 0
	LA3	0 \Rightarrow 1	nó55- \rightarrow <i>P. mexicanus</i>	SCI2	1 \Rightarrow 0
	PE2	0 \Rightarrow 1		SCI3	0 \Rightarrow 1
	LA4	0 \Rightarrow 1	nó55- \rightarrow nó_54	AC2	4 \Rightarrow 1
	AC14	0 \Rightarrow 1		AC10	2 \Rightarrow 1
	MAL4	0 \Rightarrow 1		MD7	0 \Rightarrow 1
	CI42	0 \Rightarrow 1		SCI5	1 \Rightarrow 2
nó79- \rightarrow <i>M. declivis</i>	MAX24	0 \Rightarrow 1		TE12	0 \rightarrow 1
	SCI12	1 \Rightarrow 0	nó54- \rightarrow nó_53	CI35	1 \Rightarrow 0
	TE1	0 \Rightarrow 1	nó53- \rightarrow nó_51	PE1	0 \Rightarrow 1
	TE4	0 \Rightarrow 1	nó53- \rightarrow nó_52	SCE8	0 \Rightarrow 2
nó79- \rightarrow nó_78	CI33	1 \Rightarrow 0	nó58- \rightarrow nó_57	SCE8	0 \Rightarrow 3
	AC11	0 \Rightarrow 1	nó57- \rightarrow <i>B. l. laevis</i>	SCE9	0 \rightarrow 1
	SCI14	1 \Rightarrow 0	nó57- \rightarrow <i>B. l. nitidus</i>	CI31	0 \Rightarrow 1
	PA11	0 \rightarrow 2	nó65- \rightarrow nó_64	MAL3	0 \Rightarrow 1
nó78- \rightarrow <i>S. balanoides</i>	PA4	1 \Rightarrow 4		SCI5	1 \Rightarrow 2
nó78- \rightarrow nó_77	AC8a	0 \Rightarrow 1	nó64- \rightarrow nó_63	TE14	1 \Rightarrow 0
nó77- \rightarrow <i>N. flosculos</i>	MAX24	0 \Rightarrow 1	nó63- \rightarrow nó_59	LA1	0 \Rightarrow 1
	SCI16	0 \Rightarrow 1	nó63- \rightarrow nó_62	MAL1	0 \Rightarrow 2
	PA11	2 \rightarrow 4		CI29	0 \Rightarrow 1
nó77- \rightarrow nó_76	BA6	1 \Rightarrow 0	nó62- \rightarrow nó_61	PA3	0 \Rightarrow 1
nó76- \rightarrow nó_73	PA1	1 \Rightarrow 0	nó61- \rightarrow nó_60	PA8	1 \Rightarrow 0
nó73- \rightarrow nó_70	PA4	1 \Rightarrow 0	nó60- \rightarrow <i>F. citerosun</i>	MAL1	2 \Rightarrow 1
nó70- \rightarrow nó_67	AC8	0 \Rightarrow 1	nó61- \rightarrow <i>F. albicostatus</i>	CI17	1 \Rightarrow 0
	AC12	1 \rightarrow 0	nó62- \rightarrow <i>B. inexpectatus</i> .	MAL1	2 \Rightarrow 1
	SCE6	0 \rightarrow 1	nó63- \rightarrow <i>T. polygenus</i>	PA10	0 \Rightarrow 1
	BA1	0 \Rightarrow 2	nó63- \rightarrow <i>B. venustus</i>	MAX26	1 \Rightarrow 0
nó67- \rightarrow nó_65	TE22	0 \Rightarrow 1	nó64- \rightarrow <i>B. eburneus</i>	MAX1	1 \Rightarrow 0
nó65- \rightarrow nó_58	TE27	0 \rightarrow 1	nó67- \rightarrow nó_66	SCE6	1 \rightarrow 3
	BA4	0 \Rightarrow 1		MAX6	0 \Rightarrow 1

Continuação da IX

nó58-> nó_56	AC2	0 ---> 4		SCI9	0 => 2
	AC4	1 => 0	nó66-> <i>B. spongicola</i>	SCI14	0 => 1
	AC5	1 => 0	nó66-> <i>B. trigonus</i>	SCE8	0 => 1
nó56-> nó_48	AC8	1 => 0	nó70-> nó_69	AC2	0 ---> 2
	AC7	1 => 0		MAX6	0 => 2
	PA4	0 => 3		CI31	0 => 1
	SCE6	1 => 5	nó69-> nó_68	PA2	1 => 0
nó48-> <i>S. amaryllis</i>	SCI5	1 => 2		MAX26	1 => 0
nó48-> <i>S. tenuis</i>	AC8a	1 => 0	nó68-> <i>B. balanus</i>	AC8	0 => 1
	SCE6	5 => 6		AC13	0 => 1
	MAX4	1 => 0		TE23	0 => 1
	MAX26	1 => 0	nó68-> <i>B. rostratus</i>	MAX12	0 => 1
	TE14	1 => 0		MAX7	1 => 0
	BA4	1 => 0	nó69-> <i>B. glandula</i>	MAX12	0 => 1
nó56-> nó_55	AC10	1 --> 2	nó73-> nó_72	MD7	0 => 1
	AC13	0 => 1		TE15	0 ---> 1
	CI20	1 => 0		BA1	0 => 1
	TE15	0 => 1		PA10	0 => 1
nó55-> nó_50	AC2	4 => 3		SCI17	1 => 0
	SCE6	1 => 2		SCI19	0 => 1
	MAX4	1 => 0	nó72-> nó_71	PA4	1 => 2
	TE17	1 => 0	nó71-> <i>M. madreporarum</i>	BA5	1 => 0
nó50-> nó_49	AC 7	1 => 0		PA10	1 => 2
	SCE 6	2 --> 4	nó71-> <i>C. floridana</i>	SCI18	0 => 1
	SCI 2	1 => 0	nó72-> <i>Cantellius sp.</i>	TE1	0 => 1
	TE 23	0 => 1	nó76-> nó_75	AC12	1 ---> 0
	TE 19	1 --> 0		TE1	0 => 1
nó49-> <i>B. perforatus</i>	TE 20	0 => 1	nó75-> nó_74	AC11	1 => 0
nó50-> <i>A. psittacus</i>	AC 10	2 => 1		CI33	1 => 0
	SCI13	1 => 0	nó74-> <i>A. quadrivittatus</i>	AC12	0 ---> 1
nó50-> <i>A. nigrescens</i>	SCI5	1 => 2		MD7	0 => 2
	CI35	1 => 0	nó75-> <i>C. galeata</i>	SCI14	0 => 1
			nó80-> <i>H. americanum</i>	PA11	0 => 3

Tabela X. Lista dos nós obtidos no cladograma de maioria. Só são listados os nós derivados das ramificações politômicas do cladograma de consenso estrito. Na primeira coluna o número do nó; na segunda coluna o número do nó ao qual o nó da primeira coluna está conectado; na terceira coluna o número de passos do ramo relativo ao nó; na quarta coluna, o menor número de passos para o ramo; na quinta coluna o maior número de passos para o ramo.

Número do nó	Conectado ao nó	Tamanho do ramo	Tamanho mínimo possível	Tamanho máximo possível
51a	51	-	-	-
50a	50	-	-	-
69a	69			
55a	55	2	1	2
55b	55a	2	1	2
62a	62b	1	0	1

Tabela XI. Lista das mudanças dos caracteres na árvore de consenso de maioria. Só são listados os caracteres que sofreram mudanças nos nós derivados das ramificações politômicas do cladograma de consenso estrito (básico).

Caráter	Mudança
AC 2	nó 58 0 --> 1 nó56 nó 55 1 --> 3 nó 55a nó 55a 3 --> 4 nó 55b
AC10	nó 55 1 => 2 nó 55a
SCI2	nó 55a 1 => 0 nó 55b nó 50 1 => 0 no 49
MAL1	nó 66 0 --> 1 nó 65 nó 62 1 --> 2 nó 62a

Tabela XIII. Lista de apomorfias dos nós do cladograma de consenso de maioria. Só são listados os nós acrescentados dos nós derivados das ramificações politômicas do cladograma de consenso estrito (básico). (-) indica que o nó não apresenta apomorfia.

Nó	Caráter	Mudança
nó 51 --> nó 51a	-	
nó 50 --> nó 50a	-	
nó 69 --> nó 69a	-	
nó 55 --> nó 55a	AC 2	1 --> 3
	AC 10	1 => 2
nó 55a --> nó55b	AC 2	3 --> 4
	SCI 2	1 => 0
nó 62 --> nó 62a	MAL 1	1 --> 2

3.3.2 - Relacionamentos entre os Balanidae

O enraizamento de Balanidae no nó 70 foi sustentado pela sinapomorfia: estrutura das placas parietais tubular [PA4 (0)]. A família Balanidae está composta por quatro clados principais, formados a partir dos nós 69, 66, 64 e 58'. A seguir serão descritos cada um destes clados de forma mais detalhada.

A partir do nó 70 dois clados foram formados nos nós 69 e 67.

O clado do nó 69, composto pelas espécies (*Balanus crenatus*, *Balanus glandula* (*Balanus balanus*, *Balanus rostratus*)), apresenta duas sinapomorfias: par inferior de espinhos da primeira maxila com tamanho muito desigual [MAX6(2)] e cerdas com pínulas mais alongadas próximas a extremidade distal na margem interna do ramo posterior do cirro III [CI31(1)]. O clado do nó 68, (*Balanus balanus*, *Balanus rostratus*), apresentou três sinapomorfias: presença de costelas secundárias entre as costelas formadas pela projeção dos septos primários na parede interna [PA2(0)]; espinhos abaixo dos espinhos maiores localizados no ângulo inferior apresentando projeções laterais [MAX26(0)] e sulcos longitudinais no escudo bem próximos com o mesmo tamanho, não formando sulcos profundos nas cristas de crescimento [SCE6(0)].

A politomia observada no nó 69 foi formada pela presença de dois grupos incongruentes na análise de parcimônia. A Tabela XIV é um extrato da Tabela XIII, que mostra somente os grupos formados pelas quatro espécies do nó 69. O primeiro (nó 68) e segundo (nó 69) são grupos que apareceram em 100% das árvores e estão presentes no cladograma de consenso. O terceiro e quarto grupos formaram um par incongruente, pois não são compatíveis com o grupo (*Balanus balanus*, *Balanus rostratus*). Ambos os grupos estavam presentes em 33.9% das árvores fundamentais, o caráter [MAX12 (1)] formou o grupo de espécies (*Balanus glandula*, *Balanus rostratus*) e o caráter [AC12(1)] formou o grupo (*Balanus rostratus*, *Balanus crenatus*).

Tabela XIV. Extrato modificado da Tabela XIII, apresentando a frequência de 4 grupos formados a partir das 252 árvores obtidas na análise de parcimônia.

Grupos	Espécies	Frequência
5678		
1 ^o . . * . . * .	= <i>B. balanus</i> ,	<i>B. rostratus</i> 100%
2 ^o . . * * * * .	= <i>B. balanus</i> , <i>B. crenatus</i> , <i>B. glandula</i> , <i>B. rostratus</i>	100%
3 ^o . . * * . * .	= <i>B. balanus</i> , <i>B. crenatus</i> ,	<i>B. rostratus</i> 33,9%
4 ^o . . * . * * .	= <i>B. balanus</i> , <i>B. glandula</i> , <i>B. rostratus</i>	33,9%

O clado do nó 67, reuniu o restante das espécies aqui trabalhadas da família Balanidae, e apresentou como sinapomorfia a base calcária tubular [BA1(1)]. O nó 67 se dividiu em dois ramos ligados aos nós 66 e 65.

O clado do nó 66 foi formado pelas espécies *Balanus spongicola* e *Balanus trigonus*, sendo caracterizado por duas sinapomorfias: fenda articular do escudo estreita com a superfície da crista contínua à dobra do segmento do tergo [SCI 9(2)] e par inferior de espinhos da primeira maxila com tamanho similar a dos espinhos centrais [Max6 (1)].

O clado do nó 65 foi caracterizado pelo esporão do tergo formado pela alteração brusca das cristas de crescimento [TE 22(1)]. Deste clado foram originados dois cladogramas, um do nó 64 e outro do nó 58.

O clado do nó 64 (*Balanus eburneus* (*Balanus reticulatus*, *Tetrabalanus polygenus*, *Balanus venustus*, *Balanus cirratus* (*Balanus amphitrite*, *Balanus improvisus*, *Balanus subalbidus*) (*Balanus inexpectatus*, *Balanus peruvianus* (*Fistulobalanus albicostatus* (*Fistulobalanus citerosum*, *Fistulobalanus suturaltus*)))))) foi caracterizado pela presença das cerdas modificadas no lobo distal da segunda maxila [MAL 3(1)] e crista articular do escudo apresentando uma margem basal projetada [SCI 5(2)]. O clado do nó 63 caracterizou-se pela presença de cristas do músculo depressor do tergo projetadas além da margem [TE 14(0)]. O cladograma de consenso revelou a existência de uma politomia, envolvendo *Balanus reticulatus*, *Tetrabalanus polygenus*, *Balanus venustus* e *Balanus cirratus* além

de dois clados monofiléticos, nós 59 e 62.

O clado do nó 59 (*Balanus amphitrite*, *Balanus improvisus*, *Balanus subalbidus*) foi caracterizado pela margem da fenda do labro multidenticulada [LA1(1)].

O clado do nó 62 (*Balanus inexpectatus*, *Balanus peruvianus* (*Fistulobalanus albicostatus* (*Fistulobalanus citerosum*, *Fistulobalanus suturaltus*))) apresentou como sinapomorfia a presença de cerdas complexas no cirro III [CI 29(1)], além da presença de dois estados de cerdas modificadas na segunda maxila [MAL 1(1)(2)]. As três espécies de *Fistulobalanus* (nó 61) foram caracterizadas por apresentarem as placas parietais com os septos primários se ramificando próximo a parede externa [PA 3(1)] e o clado do nó 60 (*Fistulobalanus citerosum*, *Fistulobalanus suturaltus*), apresentou nas placas parietais lâminas internas secundárias [PA8 (0)]. O cladograma de consenso de maioria (Figura 22) apresentou o clado 62a que agrupou *Balanus peruvianus* com as espécies do clado do nó 61. Este grupo foi encontrado em 50,8 % das 252 árvores fundamentais, (Tabela XIII), e foi formado pela presença da cerda modificada da segunda maxila com extremidade mais simétrica [MAL 1(2)] nas espécies *Balanus peruvianus*, *Fistulobalanus albicostatus* e *Fistulobalanus suturaltus*.

O clado 58 apresentou duas sinapomorfias: esporão do tergo com a margem da fenda deslocada para dentro [TE 27(1)] e base calcificada vesicular [BA 4(1)]. Dois ramos saem do clado 58 e formam os clados do nó 57 e nó 56.

O clado do nó 57, formado por *Balanus laevis laevis* e *Balanus laevis nitidus*, foi caracterizado por apresentar na superfície externa do escudo uma ou duas dobras longitudinais contínuas [SCE 8(3)].

O clado do nó 56 foi caracterizado pelas seguintes sinapomorfias: crista longitudinal ao longo da face interna do rádio [AC 4(0)] e margem da bainha projetada [SC 5(0)]. Este clado se divide nos clados dos nós 48 e 55.

O clado do nó 48, formado pelas espécies do gênero *Striatobalanus* foi caracterizado pelas seguintes sinapomorfias: placas parietais sólidas com costelas desenvolvidas [PA 4(3)] e borda lateral da ala bífida [AC 7(0)]; ausência de septos transversais na borda de junção do rádio [AC 8(0)].

O clado do nó 55 foi caracterizado pela presença de septos elevados na borda de sutura do rádio [AC 13(1)], cerdas do cirro III com projeções laterais triangulares [CI 20(0)] e cristas do músculo depressor do tergo delicadas [TE 15(1)] (com exceção de *Paraconcavus pacificus*). O nó 55 é formado por uma politomia envolvendo o clado 54, o clado 50 e as duas espécies de *Paraconcavus*.

O clado do nó 50 foi formado pelas espécies (*Austromegabalanus psittacus*, *Austromegabalanus nigrescens* (*Balanus perforatus*, *Menesiniella aquila*)) e foi caracterizado pelas seguintes sinapomorfias: septos da borda de sutura do rádio com denticulos desenvolvidos, apontados para o topo como para a base sendo mais comum os dentes apontados para base [AC 2(3)]; espinhos no ângulo inferior da primeira maxila semelhante aos espinhos centrais [MAX 4(0)] e ápice do tergo pontiagudo [TE 17(0)]. Uma politomia foi formada a partir do nó 50, pelo clado do nó 49 e as duas espécies de *Austromegabalanus*.

O clado do nó 49 (*Balanus perforatus*, *Menesiniella aquila*) apresenta as seguintes sinapomorfias: borda lateral da ala bífida [AC 7(0)]; local de inserção do músculo depressor lateral com uma crista independente [SCI 2(0)]; margem escudal do tergo com a borda formando uma parede perpendicular. [TE 23(1)].

O cladograma de consenso de maioria apresentou uma resolução para a politomia do nó 55. O clado 55a formado pelo clado do nó 50 e as duas espécies de *Paraconcavus* apareceu em 71% das árvores fundamentais e apresentou a seguinte sinapomorfia: uma depressão profunda como um tubo em direção ao topo próxima a margem da placa onde a ala se projeta [AC 10(2)]. O clado do nó 55b formado por *Paraconcavus pacificus* e

Paraconcavus mexicanus apresentou como sinapomorfia: septos da borda de sutura do rádio com denticulos apontados para base, bem desenvolvidos e regulares [AC 2(4)] e local de inserção do músculo depressor lateral com uma crista independente [SCI 2(0)]. A politomia observada pode ter sido provocada pela presença do estado [TE 15(0)] em *Paraconcavus pacificus* provocando a formação de grupos incongruentes entre as árvores fundamentais.

O clado do nó 54 formado por *Megabalanus tintinnabulum* e as espécies do clado do nó 53, apresenta as seguintes sinapomorfias: denticulos presentes nos septos da borda de sutura do rádio direcionado tanto para base como para o topo [AC 2(1)]; margem entre o último dente e o ângulo inferior da mandíbula apresentando uma elevação pontiaguda coberta por dentes curtos [MD 7(1)] e cerdas no ponto basidorsal do pênis [PE 1(0)(1)].

O clado do nó 53 formado pela composição dos cladogramas do nó 51 (*Megabalanus rosa*, *Megabalanus occator*, *Megabalanus peninsularis*) e do nó 52 (*Megabalanus krakatauensis*, *Megabalanus vesiculosus*), apresentou como sinapomorfia a presença de um espinho basal desenvolvido na margem posterior do cirro VI [CI 35(0)]. O clado do nó 51 apresentou varias cerdas longas na projeção basidorsal do pênis [PE 1(1)]. O clado 52 apresenta como sinapomorfia, o escudo com 1 dobra longitudinal única, dividida transversalmente pelas cristas de crescimento [SC 8(2)].

3.3.3 - Relacionamento dos táxons do grupo externo

O clado no nó 73 apresentou como sinapomorfia a presença de projeções laterais longitudinais nos septos longitudinais das paredes internas próximos a base [PA 1(1)]. Este clado foi formado pela família Balanidae (descrito acima) (nó 70), e o clado do nó 72 formado pelas 3 espécies de Pyrgomatidae.

O clado do nó 72 apresentou como sinapomorfias: ângulo inferior da mandíbula apresentando uma projeção coberta por espinhos [MD 7(1)]; estrutura da base calcificada

sulcada [BA 1(1)]; quatro placas parietais formando a “concha” [PA 10(1)]; terminação basal da crista de inserção do músculo adutor do escudo, contínua com a base da placa [SCI 17(0)]; inserção do músculo adutor lateral do escudo, provocando uma deformação na margem basal [SCI 19(1)]. O clado do nó 71 foi formado por *Ceratoconcha floridana* e *Megatrema madreporarum* e é caracterizado por apresentar estrutura das placas parietais perfurada [PA 4(2)] enquanto que *Cantellius* sp. (enraizado no nó 72) apresenta uma placa parietal sólida.

O clado nó 76, formado pelos clados do nó 73 (descrito acima) e 75, apresentou como sinapomorfias a presença de uma base calcificada [BA 6(0)] e projeções em forma de septos na base das placas parietais [PA 11(2)].

O clado do nó 75 é formado pelo clado do nó 74 e *Conopea galeata* e apresenta a inserção do músculo depressor do tergo sem cristas [TE 1(1)] como sinapomorfia. O clado do nó 74 (*Acasta cyathus*, *Armatobalanus quadrivittatus*) apresenta como sinapomorfia a borda inferior da bainha contínua com a superfície interna [AC 11(0)] e dentes bastante desenvolvidos no ramo interno dos cirros V e VI [CI 33(0)].

O clado do nó 77, formado pelos clados 76 (descrito acima) e *Notobalanus flosculos*, possui como sinapomorfia a presença de septos transversais na superfície da borda de junção do rádio com a placa adjacente [AC 8a(1)].

O clado do nó 78, formado pelos clados 77 (descrito acima) e *Semibalanus balanoides*, possui como sinapomorfias: a borda da bainha projetada [AC 11(1)] e a inserção do músculo adutor do escudo formando uma crista [SCI 14 (0)].

O clado do nó 79, formado pelos clados 78 (descrito acima) e *Membranobalanus declivis*, possui como sinapomorfias: presença de fenda na superfície do labro [LA 3(1)]; margem distal do labro com dentes triangulares [LA 4(1)]; ângulo inferior da mandíbula simples [MD7 (0)]; segunda maxila bilobada [MAL 2(1)]; presença de cerdas simples e pinadas na extremidade distal da segunda maxila [MAL 4]; rádio presente [AC 14(1)]; cirro III semelhante aos cirros I e II [CI 42(1)] e presença da projeção basidorsal do pênis [PE 2(1)].

4. DISCUSSÃO

4.1. RELACIONAMENTO FILOGENÉTICO

Até o presente, nenhuma proposta de relacionamento filogenético a luz da metodologia cladista foi apresentada para os grupos mais inclusivos de Balanomorpha. Glenner *et al.* (1995) realizaram uma análise cladista entre os grandes grupos de Thoracica, incluindo para tal táxons de Balanomorpha. Embora Glenner *et al.* (*op. cit.*) tenham determinado o monofiletismo de Balanomorpha, as relações internas deste grupo permaneceram obscuras. Isto se deveu, segundo os próprios autores, ao reduzido número de caracteres utilizados que fossem apropriados as particularidades morfológicas em Balanomorpha.

Newman & Ross (1976), na revisão de Balanomorpha, apresentaram uma proposta de evolução das famílias de Balanoidea. Embora Newman & Ross (*op. cit.*) tenham a partir deste trabalho reorganizado Balanoidea em grupos mais homogêneos, sua proposta de evolução implicou na formação de táxons parafiléticos e polifiléticos (Figura 23). Por exemplo: Pyrgomatidae forma uma família polifilética pois segundo Newman & Ross (*op. cit.*) foram originados a partir de dois grupos distintos de Archaeobalaninae; Balanidae forma um grupo monofilético originado a partir de Archaeobalanidae fazendo com que esta família seja parafilética.

Balanidae encontra-se dividida em seções, grupo ou séries, que permite a visualização, mesmo que preliminar, de uma proposta de relacionamento entre os táxons em questão. Esta abordagem para Balanidae foi iniciada por Darwin (1854b), que dividiu o gênero *Balanus* em 6 seções fornecendo as bases para a estruturação atual da família Balanidae (Pilsbry, 1916; Newman & Ross, 1976; Newman, 1979b; Zullo, 1992). A divisão informal em grupos e seções pode criar uma falsa impressão de relacionamento filogenético na família.

Um exemplo foi a criação da série “*Balanus perforatus*” por Pilsbry (1916), que foi mantida pelo autores subsequentes dentro do gênero *Balanus*. Os resultados aqui obtidos indicam o relacionamento de *Balanus perforatus* com *Menesiniella aquila* e *Austromegabalanus psittacus*, espécies que pertencem as subfamílias Concavinae e Megabalaninae respectivamente, indicando o parafiletismo das três subfamílias de Balanidae.

De modo geral, os cladogramas obtidos estabelecem uma organização distinta da aceita atualmente para a família Balanidae (*sensu* Newman, 1976). Nesta análise, algumas espécies consideradas pertencentes a família Archaeobalanidae aparecem entre os Balanidae. Este resultado ressalta a necessidade do uso de táxons de outras famílias, principalmente ao se trabalhar com níveis hierárquicos onde o monofiletismo não foi estabelecido com base na metodologia cladista. Inicialmente as relações obtidas dentro da família Balanidae serão tratadas, para depois discutir alguns padrões observados nos táxons do grupo externo.

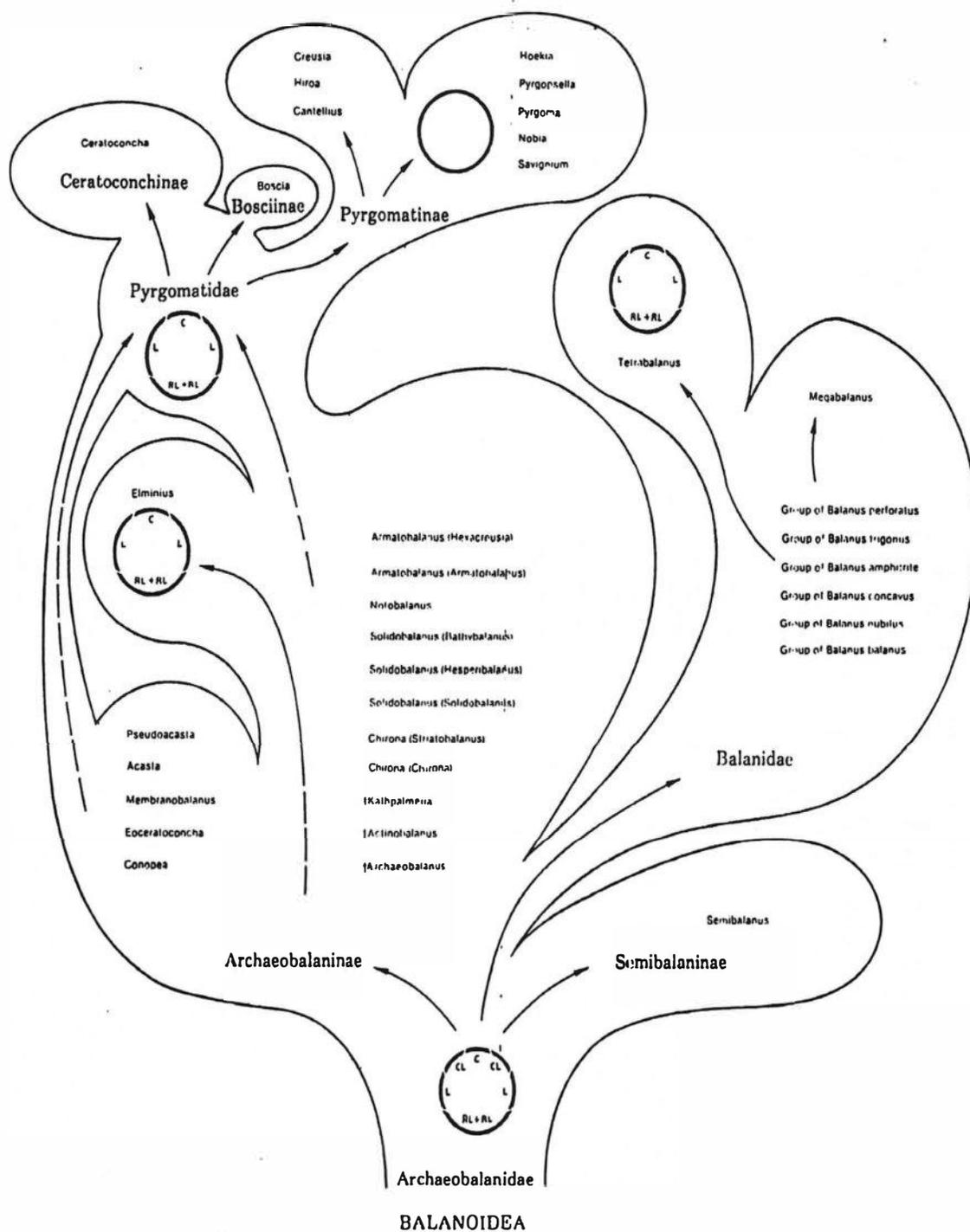


Figura 23. Reprodução da proposta de evolução de Balanoidea realizada por Newman & Ross (1976).

4.1.1 - Família Balanidae

- Monofiletismo

Os resultados aqui obtidos, indicam que a família Balanidae (nó 70) é monofilética. A seguinte sinapomorfia corrobora o monofiletismo de Balanidae: estrutura da parede tubular [PA4(0)]. Este resultado está de acordo com Newman & Ross (1976), que consideraram o intrincado sistema de encaixe presente entre as bordas de sutura das placas parietais e entre as placas parietais e a base como exclusivos da família Balanidae, ou seja que *Balanus* é monofilético. Embora as indicações de monofiletismo de Newman & Ross (*op. cit.*) tenham se mostrado válidas para Balanidae, os caracteres aqui observados e que tem alguma relação com o sistema de encaixe ([BB2], [BB8A], [BB12], [BB8], [BB13], [EE11], [EE1], [BA5]) participaram, em outros níveis hierárquicos, na formação de grupos mais ou menos inclusivos em relação a Balanidae.

Healy & Anderson (1990) ao trabalhar com a ultraestrutura de espermatozóides, levantaram a possibilidade de Balanidae formar um táxon polifilético junto com Archaeobalanidae. Healy & Anderson (*op. cit.*) consideraram que certas estruturas presentes nos espermatozóides de Pyrgomatidae e *Armatobalanus* e em algumas espécies de Balanidae, poderiam ser uma evidencia da origem polifilética de Balanidae. Estes autores, utilizaram o comentário de Anderson & Sowthward (1987), que dois tipos de batimento cirral a pareceram mais de uma vez em Archaeobalanidae e em Balanidae, para apoiar suas suposições. O trabalho de Anderson & Sowthward (*op. cit.*), é uma contribuição descritiva da diversidade de atividades cirrais em cracas, não abordando diretamente a questão do monofiletismo de Balanidae.

Embora as indicações dos trabalhos acima citados (Healy & Anderson, 1990 e Anderson & Sowthward, 1987) devam ser levadas em consideração, só podemos utilizá-las como uma evidência de relacionamento, pois estes trabalhos não tiveram um tratamento sistemático que permitisse a polarização dos caracteres e conseqüentemente a elaboração de propostas de evolução.

- Séries "*Balanus crenatus*" e "*Balanus balanus*" de Pilsbry (1916)

O clado (nó 69) formado por *Balanus crenatus*, *Balanus glandula*, *Balanus balanus* e *Balanus rostratus*, apresenta táxons presentes nas duas séries de Pilsbry (1916): série "*Balanus crenatus*" e série "*Balanus balanus*" (Tabela XV). Estas duas séries foram modificadas por Newman & Ross (1976) que mesclaram a série "*Balanus crenatus*" com a série "*Balanus balanus*", formando o grupo "*Balanus balanus*". Newman & Ross (*op. cit.*) também transferiram *Balanus rostratus* para o grupo "*Balanus nubilus*" sem apresentarem qualquer justificativa para as modificações propostas. Os resultados obtidos concordam com as observações de Pilsbry (*op. cit.*), que considerou, baseado na presença do espinho mais desenvolvido próximo ao ângulo inferior da segunda maxila [MAX6(2)], a série "*Balanus balanus*" próximo a série "*Balanus crenatus*". A relação entre *Balanus rostratus* e *Balanus balanus* proposta por Pilsbry, na série "*Balanus balanus*" é mantida no nó 69 do cladograma de consenso estrito. As duas espécies da série "*Balanus crenatus*" de Pilsbry (*op. cit.*) apresentaram-se associadas a *Balanus rostratus* independentemente. Embora o cladograma de consenso de maioria (50%) (Figura 22) tenha apresentado o nó 69a formando o clado (*Balanus crenatus*, *Balanus balanus*, *Balanus rostratus*) este nó pode ser formado por *Balanus glandula* substituindo *Balanus crenatus* (ver Tabela XIV).

Tabela XV. Quadro comparativo das propostas de organização de Pilsbry (1916) e Newman & Ross (1976) para as espécies pertencentes ao clado do nó 69.

Séries de Pilsbry (1916)	Grupos de Newman & Ross (1976)
Série " <i>Balanus crenatus</i> " <i>Balanus crenatus</i> <i>Balanus crenatus curviscutum</i> <i>Balanus crenatus delicatus</i> <i>Balanus glandula</i>	
Série " <i>Balanus balanus</i> " <i>Balanus rostratus</i> <i>Balanus rostratus alaskensis</i> <i>Balanus rostratus heteropus</i> <i>Balanus rostratus apertus</i> <i>Balanus rostratus dalli</i> <i>Balanus balanus</i> <i>Balanus balanus pugetensis</i>	Grupo " <i>Balanus balanus</i> " <i>Balanus balanus</i> <i>Balanus crenatus</i> <i>Balanus crenatus curviscutum</i> <i>Balanus crenatus delicatus</i> <i>Balanus glandula</i> <i>Balanus withersi</i>
Série " <i>Balanus nubilus</i> " <i>Balanus nubilus</i> <i>Balanus flos</i>	Grupo " <i>Balanus nubilus</i> " <i>Balanus nubilus</i> <i>Balanus rostratus</i>

- Série "*Balanus trigonus*"

O clado *Balanus spongicola*, *Balanus trigonus* (nó 66) foi formado por duas espécies da série "*Balanus trigonus*" de Pilsbry (1916), esta série foi aumentada por Newman & Ross (1976) incluindo três outras espécies entre elas *Balanus laevis*, que para Pilsbry (*op. cit.*) estava incluída no grupo "*Balanus perforatus*" (Tabela XVI). Infelizmente, Pilsbry (*op. cit.*) e Newman & Ross (*op. cit.*) não forneceram uma caracterização para a série/grupo "*Balanus trigonus*", de forma que só podemos fazer uma análise superficial das propostas de relacionamento realizada pelos dois autores. Embora não tenham sido analisadas todas as espécies atualmente propostas para o grupo "*Balanus trigonus*" de Newman & Ross (*op. cit.*), foi constatada a existência do clado *Balanus spongicola*, *Balanus trigonus*, que pode ser considerado como um indicativo da consistência do grupo.

As duas subespécies de *Balanus laevis*, estão posicionadas em um clado distinto (nó 57) no cladograma obtido, diferindo da proposta de Newman & Ross (*op. cit.*) para o grupo "*Balanus trigonus*". O resultado obtido concorda com a proposta de Pilsbry (*op. cit.*), em relação a não inclusão de *Balanus laevis*, na série "*Balanus trigonus*".

Tabela XVI. Quadro comparativo de duas propostas de relacionamento das espécies contidas nos nós 66, 57 e 49 desta análise.

Séries de Pilsbry (1916)	Grupos de Newman & Ross (1976)
Série " <i>Balanus trigonus</i> " <i>Balanus trigonus</i> <i>Balanus spongicola</i> <i>Balanus calidus</i>	Grupo " <i>Balanus trigonus</i> " <i>Balanus trigonus</i> <i>Balanus spongicola</i> <i>Balanus calidus</i> <i>Balanus calidus nonstriatus</i> <i>Balanus minutus</i> <i>Balanus parkeri</i> <i>Balanus poecilus</i> <i>Balanus laevis</i> <i>Balanus laevis coquimbensis</i> <i>Balanus laevis nitidus</i>
Série " <i>Balanus perforatus</i> " <i>Balanus laevis</i> <i>Balanus laevis nitidus</i> <i>Balanus laevis coquimbensis</i> <i>Balanus perforatus</i>	Grupo " <i>Balanus perforatus</i> " <i>Balanus hystrix</i> <i>Balanus Pacificus</i> <i>Balanus perforatus</i> <i>Balanus perforatus angustus</i> <i>Balanus perforatus fistulosus</i> <i>Balanus perforatus mirabilis</i>

- Complexo “*Balanus amphitrite*”, *Tetrabalanus*, *Fistulobalanus*

Henry & McLaughlin (1975) estudaram o que designaram complexo “*Balanus amphitrite*”. Este complexo é baseado na série “*Balanus amphitrite*” de Pilsbry (1916) que além de não fornecer uma diagnose para a série proposta, incluía grupos distintos ao atualmente aceitos para o grupo ou complexo. Henry & McLaughlin (*op. cit.*) realizaram um extenso estudo descritivo e, a partir de análises estatísticas de similaridade fenética, propuseram hipóteses de relacionamento para os táxons que compõem o complexo (Tabela XVII). Newman & Ross (1976) publicaram seu trabalho posterior a publicação de Henry & McLaughlin (1975), eles não incluíram na lista de espécies as modificações e propostas de sinonímia realizadas por Henry & McLaughlin (*op. cit.*), provavelmente isto ocorreu devido a proximidade nas datas de publicação.

O tratamento dado por Henry & McLaughlin (*op. cit.*) às questões taxonômicas do Complexo “*Balanus amphitrite*” foi muito mais aprofundado e desta forma serão consideradas para efeito de discussão, suas propostas. Muitas das espécie listadas por Newman & Ross (*op. cit.*) para o grupo “*Balanus amphitrite*”, já tinham sido sinonimizadas por Henry & McLaughlin (*op. cit.*) (Tabela XVII), enquanto que outras não foram incluídas por Henry & McLaughlin (*op. cit.*), a saber: *Balanus amphitrite tongaensis* Kolosváry, 1962; *Balanus caribensis* Weisbord, 1966; *Balanus marroccana* Broch, 1927 e *Balanus salaami* Nilson-Cantel, 1932. *Balanus variegatus cirratus* foi elevada a *Balanus cirratus* por Lewis (1985).

Contribuições posteriores ao trabalho de Henry & McLaughlin (1975) reduziram as espécies aceitas para o complexo. Zullo (1984 e 1992) formou o gênero *Fistulobalanus* a partir do grupo “*Balanus pallidus*” e criou o gênero *Paraconcausus* a partir de *Balanus concavus pacificus* e *Balanus concavus mexicanus*. Newman (1982) sinonimizou *Balanus concavus sinensis* Broch, 1931 com *Balanus variegatus*. *Balanus concavus indicus* (nome

pré-ocupado e renomeado para *Balanus canteli*) não apresenta uma posição clara entre *Paraconcavus* e *Megabalanus* (Newman, 1982). Portanto as espécies atualmente aceitas como pertencentes ao Complexo "*Balanus amphitrite*" são:

*Balanus amphitrite amphitrite** *

Balanus amphitrite saltonensis

Balanus amphitrite tongaensis

Balanus caribensis

Balanus cirratus *

Balanus eburneus *

Balanus improvisus *

Balanus inexpectatus *

Balanus marrocana

Balanus peruvianus *

Balanus poecilotheca

Balanus reticulatus

Balanus salaami

Balanus subalbidus *

Balanus variegatus

Balanus venustus *

O clado (nó 64), esta constituído pelas espécies incluídas no Complexo "*Balanus amphitrite*" e os gêneros *Tetrabalanus* e *Fistulobalanus* (Figura 24). Este clado apresentou duas sinapomorfias bem marcadas, mas a resolução dos ramos internos foi baixa.

* asterisco indica as espécies analisadas neste trabalho

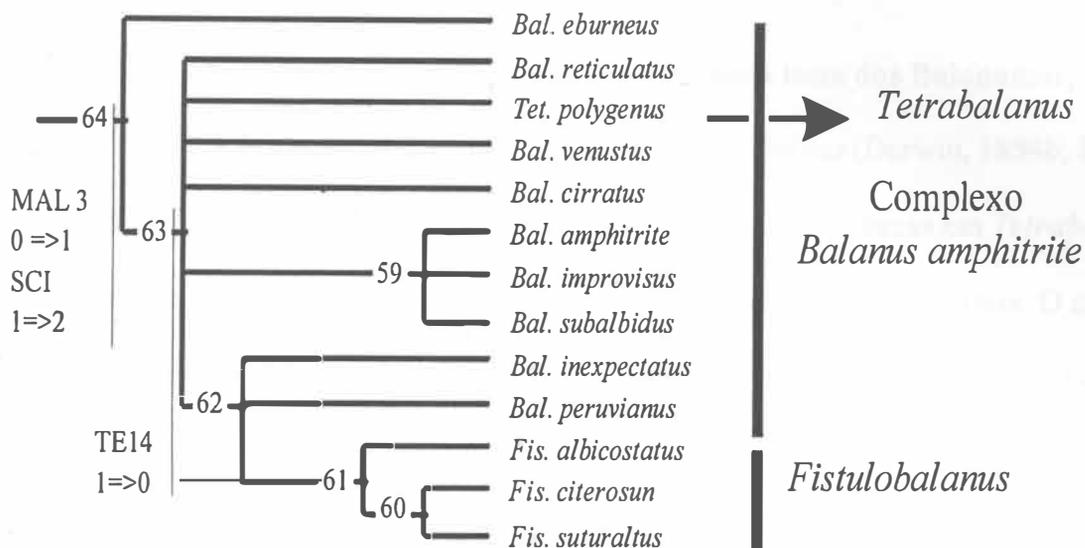


Figura 24. Ramificação originada do nó 64 do cladograma de consenso estrito mostrando as relações entre as espécies do Complexo "Balanus amphitrite", *Tetrabalanus* e *Fistulobalanus*.

Embora este clado apresente uma politomia envolvendo boa parte dos táxons terminais (nó 63) alguns padrões podem ser observados. O complexo "*Balanus amphitrite*" de Henry & McLaughlin (1975), aparece como polifilético pelas seguintes indicações: formação de um grupo monofilético envolvendo *Balanus inexpectatus* e *Balanus peruvianus* junto com *Fistulobalanus* (nó 62); o gênero *Tetrabalanus* é enraizado junto com as espécies do complexo (nó 63) (Figura 24).

Tetrabalanus é um gênero monoespecífico, e não existe uma proposta de seu relacionamento na família. Newman & Ross (1976), relacionaram *Tetrabalanus* no final da listagem das espécies do grupo "*Balanus amphitrite*" e na proposta de radiação dos Balanoidea (Figura 23) *Tetrabalanus* é originado a partir do grupo "*Balanus amphitrite*".

Desta forma podemos considerar que Newman & Ross (*op. cit.*) indicaram a relação de *Tetrabalanus* com o grupo “*Balanus amphitrite*”. Os resultados obtidos indicam que *Tetrabalanus* forma um grupo monofilético junto com outras espécies do complexo “*Balanus amphitrite*” e *Fistulobalanus*.

Embora o número e tipo de placas que formam a testa dos Balanomorpha seja um caráter utilizado na classificação das superfamílias e famílias (Darwin, 1854b; Pilsbry, 1916 e Newman & Ross, 1976) a redução de seis para quatro placas em *Tetrabalanus* deve ser considerada como uma autapomorfia de *Tetrabalanus polygenus*. O número reduzido de placas em *Tetrabalanus*, foi utilizado por Cornwall (1941) como caráter diagnóstico para o gênero. O valor dado por Cornwall (*op. cit.*) para este caráter, deve ser reavaliado diante as evidências das sinapomorfias apresentadas na formação do clado do nó 65.

O clado (nó 59) formado por *Balanus amphitrite*, *Balanus improvisus* e *Balanus subalbidus* é similar ao grupo “*Balanus amphitrite*” proposto por Henry & McLaughlin (1975) (Tabela III), que é composto por estas três espécies além de *Balanus eburneus*. Henry & McLaughlin (*op. cit.*) consideraram que *Balanus eburneus* apresentava uma fileira de dentes na fenda da mandíbula semelhante ao das outras espécies. Observando-se o labro de *Balanus eburneus*, foi constatado que os dentes são de forma similar àqueles que normalmente ocorrem na margem distal do labro, mas que nesta espécie ocorre mais internamente na margem superior da fenda do labro, dando uma impressão errada, de dentes dispostos no interior da fenda.

Tabela XVII. Lista das espécies presentes no Complexo *Balanus amphitrite* de Henry & McLaughlin (1975) e seus sinônimos presentes na lista de Newman e Ross (1976).

Complexo <i>Balanus amphitrite</i> Henry e McLaughlin para (1975)	Espécies presentes na lista do grupo <i>Balanus amphitrite</i> de Newman & Ross (1976), sinonimizadas por Henry & McLaughlin em 1975
<p>grupo "<i>Balanus amphitrite</i>"</p> <p><i>Balanus amphitrite amphitrite</i> ></p> <p><i>Balanus amphitrite saltonensis</i> <i>Balanus subalbidus</i> <i>Balanus eburneus</i> <i>Balanus improvisus</i></p>	<p><i>Balanus amphitrite aeratus</i> <i>Balanus amphitrite cochinchensis</i> <i>Balanus amphitrite columnaris</i> <i>Balanus amphitrite fluminensis</i></p>
<p>grupo "<i>Balanus pallidus</i>"</p> <p><i>Balanus albicostatus</i> > <i>Balanus kondakovi</i> ></p> <p><i>Balanus pallidus</i> > <i>Balanus citerosun</i> <i>Balanus suturaltus</i> <i>Balanus dentivarians</i> <i>Balanus abeli</i> ? <i>Balanus patelliformis</i> ? ></p>	<p><i>Balanus albicostatus albicostatus</i> (em parte) <i>Balanus albicostatus albicostatus</i> (em parte) <i>Balanus uliginosis</i> <i>Balanus amphitrite insignis</i></p> <p><i>Balanus patellaris</i></p>
<p>Sub-grupo 1</p> <p><i>Balanus concavus pacificus</i> <i>Balanus concavus indicus</i> <i>Balanus concavus mexicanus</i> <i>Balanus concavus sinensis</i></p>	
<p>Sub-grupo 2</p> <p><i>Balanus variegatus</i> ></p> <p><i>Balanus reticulatus</i></p>	<p><i>B. variegatus variegatus</i> <i>B. variegatus cirratus</i> <i>B. amphitrite rafflesi</i> <i>B. amphitrite vladvostokensis</i></p>
<p>Sub-grupo 3</p> <p><i>Balanus peruvianus</i> > <i>Balanus poecilotheca</i> > <i>Balanus inexpectatus</i> > <i>Balanus venustus</i> =</p>	<p><i>Balanus amphitrite peruvianus</i> <i>Balanus amphitrite poecilosculpta</i> <i>Balanus amphitrite inexpectatus</i> <i>Balanus venustus venustus</i> <i>Balanus venustus modestus</i> <i>Balanus venustus niveus</i> <i>Balanus venustus obscurus</i></p>

como um caráter sistemático. Henry & McLaughlin (*op. cit.*) observaram cerdas denticuladas no cirro III de *Balanus inexpectatus* e cerdas bifurcadas no cirro III de *Balanus suturaltus*, estruturas não vistas neste trabalho (Tabela XVIII). Foi considerado as cerdas bifurcadas e multifurcadas como um único estado do caráter [CI 17(1)] justificando assim a dúvida (?) em relação a presença de cerdas multifurcadas na Tabela XVIII. A exclusividade na ocorrência dos dois tipos de cerdas complexas no clado do nó 62 indica a homologia dos estados e [CI 17(1)(0)], indicando que a presença de cerdas complexas no cirro III pode ser uma sinapomorfia do clado do nó 62.

Fistulobalanus pateliformis e *Fistulobalanus abeli* foram incluídas em *Fistulobalanus* por Zullo (1984) baseado nas considerações de Henry & McLaughlin (1975). Henry & McLaughlin (*op. cit.*) não observaram espécimens destas duas espécies, mas a partir das descrições originais, sugeriram a proximidade com o grupo “*Balanus pallidus*”. A sugestão de proximidade foi baseada no fato de Henry & McLaughlin (*op. cit.*) terem observado semelhanças nas placas parietais e operculares, embora sem constatar a presença das características do grupo “*Balanus pallidus*” (ver acima).

Tabela XVIII. Quadro comparativo das descrições existentes para presença de cerdas complexas realizadas por Henry & McLaughlin (1975) e o presente trabalho.

Espécies \ Cerdas	denticulada	bifurcada	multifurcada
Henry & McLaughlin (1975)			
<i>Fistulobalanus albicostatus</i>	Presente	-	-
<i>Fistulobalanus citerosum</i>	-	Presente	Presente
<i>Balanus inexpectatus</i>	Presente	Presente	Presente
<i>Balanus peruvianus</i>	-	-	-
<i>Fistulobalanus suturaltus</i>	-	Presente	-
<i>Fistulobalanus kondakovi</i>	Presente	Presente	-
<i>Fistulobalanus pallidus</i>	-	Presente	Presente
<i>Fistulobalanus dentivarians</i>	-	Presente	-
Presente trabalho			
<i>Fistulobalanus albicostatus</i>	Presente	-	-
<i>Fistulobalanus citerosum</i>	-	Presente	?
<i>Balanus inexpectatus</i>	-	Presente	?
<i>Balanus peruvianus</i>	-	Presente	?
<i>Fistulobalanus suturaltus</i>	-	-	-
Sem observações de cerdas			
<i>Fistulobalanus pateliformis</i>	-	-	-
<i>Fistulobalanus abeli</i>	-	-	-

Neste trabalho, foram observados dois processos distintos de formação dos tubos subsidiários [PA 3(1)] e [PA 8(1)]. Ambos processos são observados em †*Fistulobalanus amaraquaticus*, *Fistulobalanus dentivarians*, †*Fistulobalanus klemmi*, *Fistulobalanus suturaltus*, *Fistulobalanus citerosum* e *Fistulobalanus dentivarians*, enquanto que *Fistulobalanus pallidus* e *Fistulobalanus albicostatus* não possuem a parede interna secundária, apresentando somente a ramificação do septo primário, próximo a parede externa [PA 3(1)] (Henry, 1973; Utinomi, 1968; Yamaguchi, 1980; Zullo, 1984). Desta forma, apenas a ramificação do septo primário na formação dos tubos subsidiários, pode ser considerada como uma sinapomorfia de *Fistulobalanus*.

- *Balanus laevis*

Foram analisadas duas das três subespécies descritas para *Balanus laevis*. Estas subespécies já foram posicionadas em dois grupos taxonômicos distintos, por Pilsbry (1916) e Newman & Ross (1976) mas sem justificativa para tal. Pilsbry (*op. cit.*) as colocou na série “*Balanus perforatus*” e Newman & Ross (*op. cit.*) no grupo “*Balanus trigonus*” (Tabela XVI). O clado formado por *Balanus laevis nitidus* e *Balanus laevis laevis* (nó 57) possui como sinapomorfia a presença de uma ou duas dobras longitudinais do escudo [SCE 8(3)], esta característica já havia sido observada por Darwin (1854b) e Pilsbry (1916) a utilizou para separar as duas subespécies aqui estudadas.

A posição do clado formado pelas duas subespécies de *Balanus laevis* (nó 57), formando um grupo monofilético com representantes de *Striatobalanus*, *Concavinae* e *Megabalaninae* e *Balanus perforatus* (nó 58) (Figura 26), indica uma certa semelhança com a proposta de Pilsbry (1916) que posicionou *Balanus laevis* junto com o grupo “*Balanus perforatus*”. As sinapomorfias do nó 58, presença de base vesicular [BA 4(1)] e a margem da fenda voltada dobrada para o centro [TE 27(1)], já haviam sido descritas por Darwin

(1854b) para diferentes espécies das suas sessões, mas os autores subsequentes não as utilizaram na formação de propostas taxonômicas.

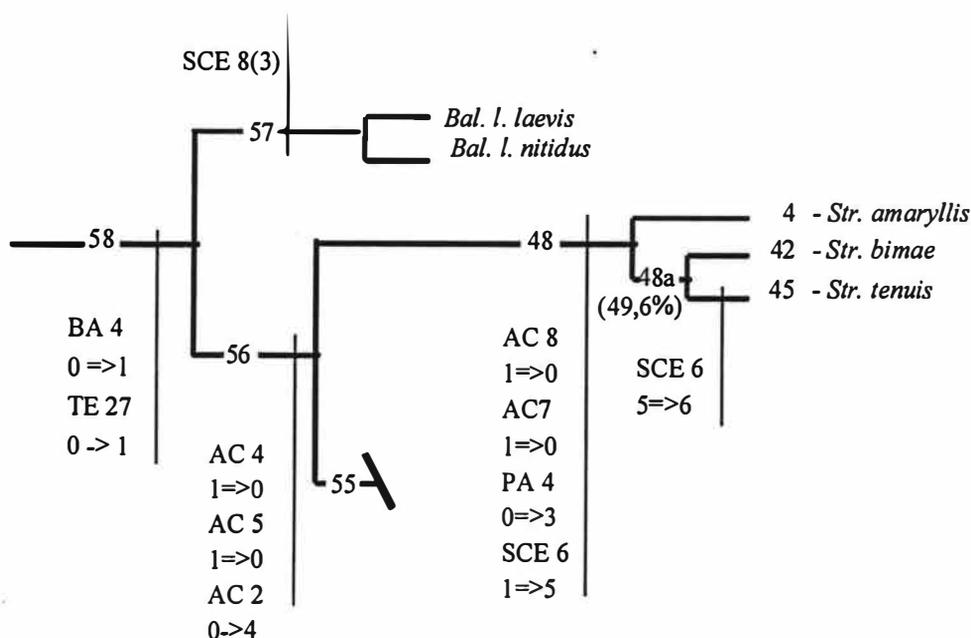


Figura 26. Extrato do cladograma de consenso de maioria mostrando o relacionamento obtido no clado do nó 58 (com exceção do nó 55). A transformação dos caracteres em cada nó foi baseada nas Tabela IX e XIII.

- *Striatobalanus*

O clado formado pelas espécies (*Striatobalanus amaryllis*, *Striatobalanus bimae*, *Striatobalanus tenuis*) (nó 48) forma um grupo monofilético (nó 56) junto com o clado do nó 55 (Figura 26). O posicionamento das espécies de *Striatobalanus* dentro da família Balanidae é uma proposta conflitante com o posicionamento atual do gênero que está posicionado na subfamília Archaeobalaninae (Newman & Ross, 1976 e Newman, 1996). O gênero *Striatobalanus* foi colocado em Archaeobalanidae por Newman & Ross (1976) seguindo as indicações de Darwin (1854b) para a seção “F” (ver Tabela I), por apresentar placas parietais sólidas.

Uma série de características morfológicas que poderiam indicar um possível relacionamento entre *Striatobalanus* e Balanidae não foi utilizada por Darwin e pesquisadores subsequentes. Por exemplo Darwin (1854: 280) na descrição de *Striatobalanus amaryllis* comentou a

respeito da presença das seguintes estruturas: base porosa [BA 1(2)]; camada vesicular da base [BA 4(1)]; costelas ou septos longitudinais da parede interna com dentículos laterais [PA 1(0)]; esporão do tergo com as margens voltada para dentro [TE 27(1)]. Todas estas estruturas descritas por Darwin e aqui codificadas como caracteres, formaram o conjunto de sinapomorfias que garantiram o posicionamento de *Striatobalanus* dentro da família Balanidae.

Uma análise de parcimônia com as espécies de *Striatobalanus* constrangidas junto com o grupo externo, encontrou 2612 árvores com 128 passos, 3 passos a mais que as árvores fundamentais originadas da análise não constrangida. Esta diferença reforça a proposta de transferir *Striatobalanus* para Balanidae.

- Concavinae e Megabalaninae

O clado formado pelo nó 55 apresentou representantes das subfamílias Balaninae, Megabalaninae e Concavinae. Embora *Balanus perforatus* seja o único táxon de Balaninae deste clado, sua proximidade com Concavinae já havia sido observada por Zullo (1992), que também observou que Concavinae, e Megabalaninae poderiam formar um grupo monofilético.

O clado do nó 50, formado por *Austromegabalanus psittacus*, *Austromegabalanus nigrescens*, *Balanus perforatus* e *Menesiniella aquila*, é muito peculiar, por ter um representante de cada subfamília de Balanidae (Figura 27). Alguns autores já indicaram algum tipo de proximidade entre algumas destas espécies. Pilsbry (1907, 1916) comentou que *Menesiniella aquila* está relacionada a *Austromegabalanus psittacus*, notando a semelhança marcante entre os tergos das duas espécies. Zullo (1992) comentou que *Balanus perforatus* apresentava algumas semelhanças com Concavinae (crista do lateral e tergo pontudo com estrias radiais externas) mas não apresentava os sulcos longitudinais do escudo (“*radial striae*”), que é uma das estruturas diagnósticas da subfamília. Desta forma, Zullo (*op. cit.*) propôs que *Balanus perforatus* tivesse derivados dos Concavinae logo no início da história da subfamília (“*early derivative*”). A opção de Zullo (*op. cit.*), em não incluir *Balanus perforatus* em Concavinae manteve na diagnose da subfamília, o caráter presença de estrias ou sulcos longitudinais na face externa do escudo.

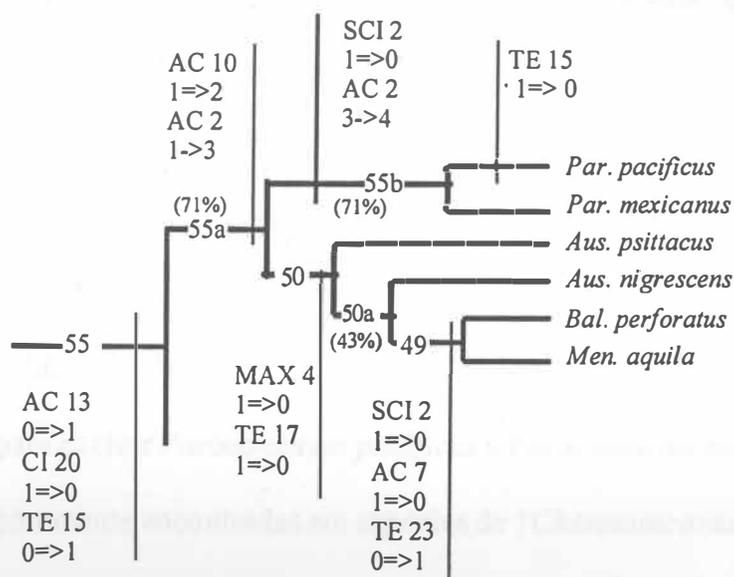


Figura 27. Extrato do cladograma de consenso de maioria (Figura 22) mostrando o relacionamento obtido no clado do nó 55. A transformação dos caracteres em cada nó foi baseada nas Tabela IX e XIII.

No cladograma de consenso estrito, as duas espécies de *Paraconcaucus* não formaram um grupo monofilético, mas no cladograma de maioria *Paraconcaucus* formou um grupo monofilético (nó 55a) em 71% das árvores. O posicionamento das duas espécies de *Paraconcaucus* é controversa, ao longo dos últimos anos foram posicionadas em diferentes grupos dentro de Balanidae. Henry & McLaughlin (1975) com base em indicações de outros autores, incluíram estas duas espécies no Complexo *Balanus amphitrite* (*Balanus concavus pacificus* e *Balanus concavus mexicanus*). Newman & Ross (*op. cit.*) colocaram *Paraconcaucus pacificus* no grupo "*Balanus perforatus*" e *Paraconcaucus mexicanus* no grupo "*Balanus concavus*" sem uma justificativa taxonômica. Em 1982, Newman dá status genérico para o grupo "*Balanus concavus*", situando-o no gênero *Concaucus*, não incluindo neste gênero as espécies *Paraconcaucus pacificus* e *Paraconcaucus mexicanus*. Newman (*op. cit.*)

justificou a não inclusão das espécies de *Paraconcavus*, pelo fato delas apresentarem paredes suaves semelhantes as espécies do grupo "*Balanus amphitrite*" e por não possuírem septos transversais nos canais longitudinais da parede como os membros do grupo *Concavus* (Ross, 1964: 489 *apud* Newman, 1982).

Zullo (1992) ao criar a subfamília Concavinae, propôs a criação do gênero *Paraconcavus*, que apresentava a crista na inserção do músculo adutor lateral [SCI 2(0)], um dos caracteres diagnósticos da subfamília. Zullo (*op. cit.*) também comentou que as estruturas que Newman (1982) utilizou para excluir *Paraconcavus pacificus* e *Paraconcavus mexicanus* do gênero *Concavus* são comumente encontradas em espécies de †*Chesaconcavus*. Embora o gênero *Paraconcavus* não tenha formado um grupo monofilético no cladograma de consenso estrito, ele formou um clado monofilético (nó 55b) em 71% das árvores fundamentais, concordando assim com a proposta de Zullo (*op. cit.*). O relacionamento observado de *Paraconcavus* com o clado do nó 50, formado por espécies que estavam juntas com estas espécies nos grupos de Newman & Ross (1976) (Figura 27) (Tabela XIX), demonstra que também eles não estavam muito distantes do que aqui foi apontado.

Tabela XIX. Extrato da Tabela II demonstrando a composição dos grupos "*Balanus perforatus*" e "*Balanus concavus*", além da atualização de alguns nomes.

grupos de Newman & Ross, 1976	Denominação atual
grupo " <i>Balanus perforatus</i> " <i>Balanus hystrix</i> <i>Balanus concavus pacificus</i> <i>Balanus perforatus</i> <i>Balanus perforatus angustus</i> <i>Balanus perforatus fistulosus</i> <i>Balanus perforatus mirabilis</i>	<i>Paraconcavus pacificus</i>
grupo " <i>Balanus concavus</i> " <i>Balanus aquila</i> <i>Balanus concavus mexicanus</i> <i>Balanus eyerdami</i> <i>Balanus regalis</i>	<i>Menesiniella aquila</i> <i>Paraconcavus mexicanus</i>

A subfamília Megabalaninae, caracterizada pela presença do rádio poroso (Newman, 1979b), é composta pelos gêneros *Megabalanus*, *Austromegabalanus* e *Notomegabalanus*. Embora não tenhamos contado com espécimens de *Notobalanus*, algumas evidências a respeito da organização desta família serão discutidas. O caráter diagnóstico “porosidade do rádio” foi observado por Zullo (1992) em formas jovens de Concavinae que podem apresentar rádio tubífero com imperfeições. Pilsbry (1907: 199) comenta que *Menesiniella aquila* apresenta a base, parede e rádio permeados por poros, mas que estes são pequenos e incospícuos, exceto na parede. As observações feitas por Zullo (*op.cit*) e Pilsbry (*op.cit.*), da presença da estrutura diagnóstica de Megabalaninae em outros táxons, desencorajam o uso deste caráter em questões taxonômicas. Isto põe em dúvida o status da subfamília Megabalaninae.

Um outro ponto em questão, está nas características utilizadas por Newman (1979) para separar os gêneros de Megabalaninae. Newman (*op. cit.*), baseando-se nas observações de Pilsbry (1916), utilizou a orientação dos dentículos dos septos do rádio, para distinguir *Austromegabalanus* e *Notomegabalanus* de *Megabalanus*: os dois primeiros gêneros com os dentículos somente voltados para a base, enquanto que *Megabalanus* apresenta dentículos voltados para cima e para baixo. Neste trabalho foi descrita uma série de caracteres relacionados a estas estruturas ([AC 8a], [AC 8], [AC 12] e [AC 2]), procurando uma melhor compreensão das diferentes formas apresentadas. A orientação dos dentículos utilizadas por Newman (*op. cit.*), não só foram descritas de forma simplificada, como não abrangeram a diversidade de formas existentes. Newman (*op. cit.*) utilizou a presença do tergo pontiagudo [TE 17(0)], para diferenciar o gênero *Austromegabalanus* de *Notomegabalanus*, porém esta estrutura também é encontrada em *Menesiniella aquila* e *Balanus perforatus* (Figura 27).

No cladograma de consenso estrito o gênero *Austromegabalanus* não formou

um grupo monofilético e no cladograma de maioria *Austromegabalanus nigrescens* forma um clado com *Menesiniella aquila* e *Balanus perforatus* em 43% das árvores obtidas (Figura 27). O gênero *Austromegabalanus* possui 5 espécies, todas recentes. Uma característica bastante distinta de *Austromegabalanus psittacus* e também presente em *Austromegabalanus cylindricus* (Gmelin, 1780), *Austromegabalanus isolde* (Holthuis & Silverstsen, 1967) e *Austromegabalanus zulloi* Newman, 1979 é a crista articular do escudo contínua com a crista do adutor [SCI 13(0)] (Pilsbry, 1916: 53; Holthuis & Silverstsen, 1967; Newman 1979:291) (Figura 8A). Esta característica não foi observada em *Austromegabalanus nigrescens*.

Zullo (1963 *apud* Newman, 1980) elevou a gênero o subgênero *Megabalanus* Hoek (1913) e o dividiu em dois subgêneros novos, *Megabalanus* (*Megabalanus*) e *Megabalanus* (*Notobalanus*). No subgênero *Megabalanus* (*Notobalanus*), Zullo (*op. cit.*) incluiu as espécies que atualmente compõem os gêneros *Austromegabalanus* e *Notomegabalanus*, não incluindo *Austromegabalanus nigrescens*. Newman (1979) comentou que Zullo (*op. cit.*) não incluiu *Austromegabalanus nigrescens* em *Notobalanus* (*Austromegabalanus* + *Notomegabalanus*) por influência de uma opinião de Darwin (1854b). No mesmo trabalho, Newman (*op. cit.*) incluiu *Balanus* (*Megabalanus*) *nigrescens* em *Austromegabalanus*, um gênero formado a partir do subgênero *Notobalanus*, baseado na presença do bico do tergo e denticulos voltados para baixo. Estas duas características ocorrem em um nível de universalidade mais amplo, como já comentado anteriormente e desta forma o posicionamento de *Austromegabalanus nigrescens* no gênero *Austromegabalanus* é questionada.

Embora não tenha examinado todas as espécies de *Austromegabalanus*, posso indicar a partir do observado na literatura, que este gênero é polifilético pela presença de *Austromegabalanus nigrescens*. A remoção desta espécie é recomendada de forma a formar um grupo monofilético. É sugerido que *Austromegabalanus nigrescens* forme um táxon com *Menesiniella aquila* e *Balanus perforatus*.

O trabalho de Egan e Anderson (1987) reforçou as questões acima citadas quando demonstra existir diferenças entre as larvas de *Austromegabalanus*, *Notomegabalanus* e *Megabalanus*. Observações na ultra-estrutura de espermatozóides realizadas por Healy e Anderson (1990) e o desenvolvimento larvar diferenciado (Choi *et al.*, 1992) levantaram a possibilidade de *Megabalanus* e *Austromegabalanus* possuírem origens distintas.

A partir das evidências acima, pode-se constatar que, embora as subfamílias Megabalaninae e Concavinae formem um clado monofilético, as subfamílias Megabalaninae e Concavinae compreendidas dentro deste grupo devem sofrer uma completa revisão sistemática e taxonômica de modo a organizar os grupos monofiléticos.

4.1.2 - Grupos externos

- Grupo irmão, Pyrgomatidae

Os representantes de Pyrgomatidae (nó 72) formaram o clado mais próximo de Balanidae na análise de parcimônia realizada. Sendo assim, indicado Pyrgomatidae como grupo irmão de Balanidae.

Este resultado difere da proposta de Ross e Newman (1973) que consideraram Pyrgomatidae um grupo polifilético formado por três linhas evolutivas principais representadas pelos gêneros *Cantellius*, *Megatrema* e *Ceratoconcha* sem uma relação clara entre eles. Ross & Newman (*op. cit.*) seguindo as indicações de Darwin (1854b), Hiro (1938) e Zullo (1967) consideraram que, caso os Pyrgomatidae tenham evoluído independentemente a partir de três linhagens, *Cantellius* e *Megatrema* devem ter sido originados partir de um ancestral *Armatobalanus*, enquanto que as relações de *Ceratoconcha* ainda eram muito obscuras naquele momento. As idéias defendidas por Ross & Newman (*op. cit.*), vão de encontro com as observações de Baluk & Radwanski (1967: 465), que consideraram os

Pyrgomatidae como um grupo bem definido.

No próprio trabalho de Ross & Newman (1973: 148), fica claro como são frágeis as relações por eles descritas para os Pyrgomatidae. As propostas apresentadas foram fundamentadas nas seguintes idéias:

- A parede de todos os Pyrgomatidae conhecidos é sólida.
- Todos os Pyrgomatidae generalizados, apresentam uma base sólida.

Ross & Newman (1973: 143) observaram que os Pyrgomatidae apresentavam paredes sólidas pelo menos fundamentalmente, pois descreveram que em algumas espécies ocorriam tubos nas paredes, aqui chamados e descritos como perfurações [PA 4(2)]. Ross & Newman (*op. cit.*: 142) também constataram que a superfície da base dos Pyrgomatidae é marcada por costelas longitudinais que corresponderiam às costelas radiais internas da parede. Este tipo de base foi aqui chamada de sulcada [BA 1(1)].

Parede e base sólida foram estruturas utilizadas por Ross & Newman (1973) de forma a associar os Pyrgomatidae ao gênero *Armatobalanus* (Archaeobalanidae), que apresenta parede e base sólida. Para os Pyrgomatidae, observa-se uma estrutura da base e placas parietais distinta das outras formas de Balanoidea aqui observadas. Esta estrutura foi codificada na matriz da dados como estados distintos dos respectivos caracteres e desta forma nos precavemos de hipóteses *a priori* sobre a relação de homologia destas estruturas com as formas apresentadas pelos outros Balanoidea estudados.

Os resultados não só indicaram um relacionamento entre Pyrgomatidae e Balanidae como também o seu monofiletismo baseado em 5 sinapomorfias e um suporte de ramo de 5 passos.

4.2. EVOLUÇÃO DE CARATER

Foram analisadas e formuladas propostas da evolução de algumas das estruturas utilizadas como caracteres. As considerações aqui feitas poderão auxiliar na compreensão da complexidade e evolução de estruturas que são afinal o instrumento pelo qual poderemos entender a história evolutiva dos caracteres e conseqüentemente do grupo em questão.

De acordo com Schran & Høeg (1995) existe uma séria defasagem entre os trabalhos taxonômicos, que tem como principal objetivo a descrição de táxons valorizando para tal somente características importantes para o problema taxonômico em questão e trabalhos com um cunho sistemático onde o autor procura sinapomorfias que irão auxiliar no entendimento da evolução do grupo. Tal defasagem é percebida, segundo Schran & Høeg (*op. cit.*), no reduzido volume de informações da diversidade morfológica em adultos e larvas de Cirripedia.

4.2.1- Base

- Estrutura

Foi observado que a estrutura da base é variável entre os diferentes grupos estudados. A base membranosa ou calcificada está presente em quase todos os Thoracica como estrutura responsável pela adesão do organismo ao substrato. A base calcificada ocorre somente entre os Balanomorpha nas superfamílias Pachylasmatoidea (no gênero *Pachylasma* Darwin, 1854b); Chthamaloidea (no gênero *Catophragmus* Sowerby, 1826 e *Euraphia* Conrad, 1837) Tetracitoidea (no gênero *Hexelasma* Hoek, 1913) e Balanoidea (nas famílias Archaeobalanidae, Pyrgomatidae e Balanidae) (Darwin, 1854b, Pilsbry, 1916). Embora a presença da base calcificada seja restrita aos Balanomorpha, a compreensão da evolução e morfologia desta estrutura ainda é muito preliminar (Anderson, 1994).

De acordo com as observações aqui realizadas aliadas a descrições de outros autores da estrutura calcária presente em diferentes tipos de base (Tabela XX), podemos considerar que a presença base calcificada ocorreu cedo na evolução dos Balanomorpha. Assim procurei me ater à evolução desta estrutura, dentro dos Balanoidea. Esta restrição pode prejudicar a compreensão da evolução da base sólida, mas permite pelos resultados obtidos a avaliação dos outros dois tipos de base exclusivos de Balanoidea.

Tabela XX. Quadro comparativo da estrutura de base sólida observada em diferentes táxons de Balanomorpha

Táxon	Estrutura (quem descreveu)
<i>Pachylasma</i>	Base calcária extremamente fina (Pilsbry, 1916: 327).
<i>Catophragmus imbricatus</i>	Base calcária fina e sólida com pequenas cavidades na periferia correspondendo a pequenas projeções da margem das placas parietais (Darwin, 1854b:491)
<i>Hexelasma americanum</i> <i>H. callistoderma</i>	Base calcária muito fina no centro (Pilsbry, 1916: 329)
<i>Euraphia rhizophorae</i>	Base calcária espessa, mas formada por uma projeção basal das placas parietais em direção ao centro (observação pessoal).

A base calcária sólida [BA 1(0)] se apresenta de diversas formas em diferentes grupos, mas as bases sulcada e tubular [BA 1(1)(2)] ocorrem em grupos mais restritos. A base sulcada foi exclusiva dos Pyrgomatidae estudados. Foi verificado que o grupo formado pela espécie de Pyrgomatidae, está posicionado como o grupo externo mais próximo de Balanidae. A posição dos Pyrgomatidae indica que a base sulcada pode ser uma representação de um estágio intermediário entre uma base sólida e tubular. Os tubos radiais formados pelo fechamento das fendas da base por uma lâmina calcária [BA 5(1)], são encontrada em *Ceratoconcha floridana* e *Cantellius* sp.. A partir da otimização destes caracteres no cladograma de consenso estrito e consultando a Tabela VIII para o caráter [BA 1] constatou-se que os estados sulcado [BA 1(1)] e tubular [BA 1(2)] evoluíram independentemente a partir de uma base sólida [BA 1(0)] (Figura 28).

Por um outro lado, os Balanidae do clado do nó 69, apresentam projeções laterais nos septos longitudinais da parede [PA 1], que é uma estrutura comum às espécies que possuem base em fenda e tubular. A presença desta estrutura, poderia indicar que a base sólida deste clado, fosse o resultado de uma solidificação secundária. Esta suposição, implicaria na homoplasia do estado [BA 1(0)] (base sólida) e conseqüentemente numa alteração na interpretação da evolução da base calcária. Somente com uma descrição mais detalhada, utilizando microestruturas do esqueleto calcário da base ou estudos ontogenéticos será possível atribuir corretamente diferenças na base calcária sólida.

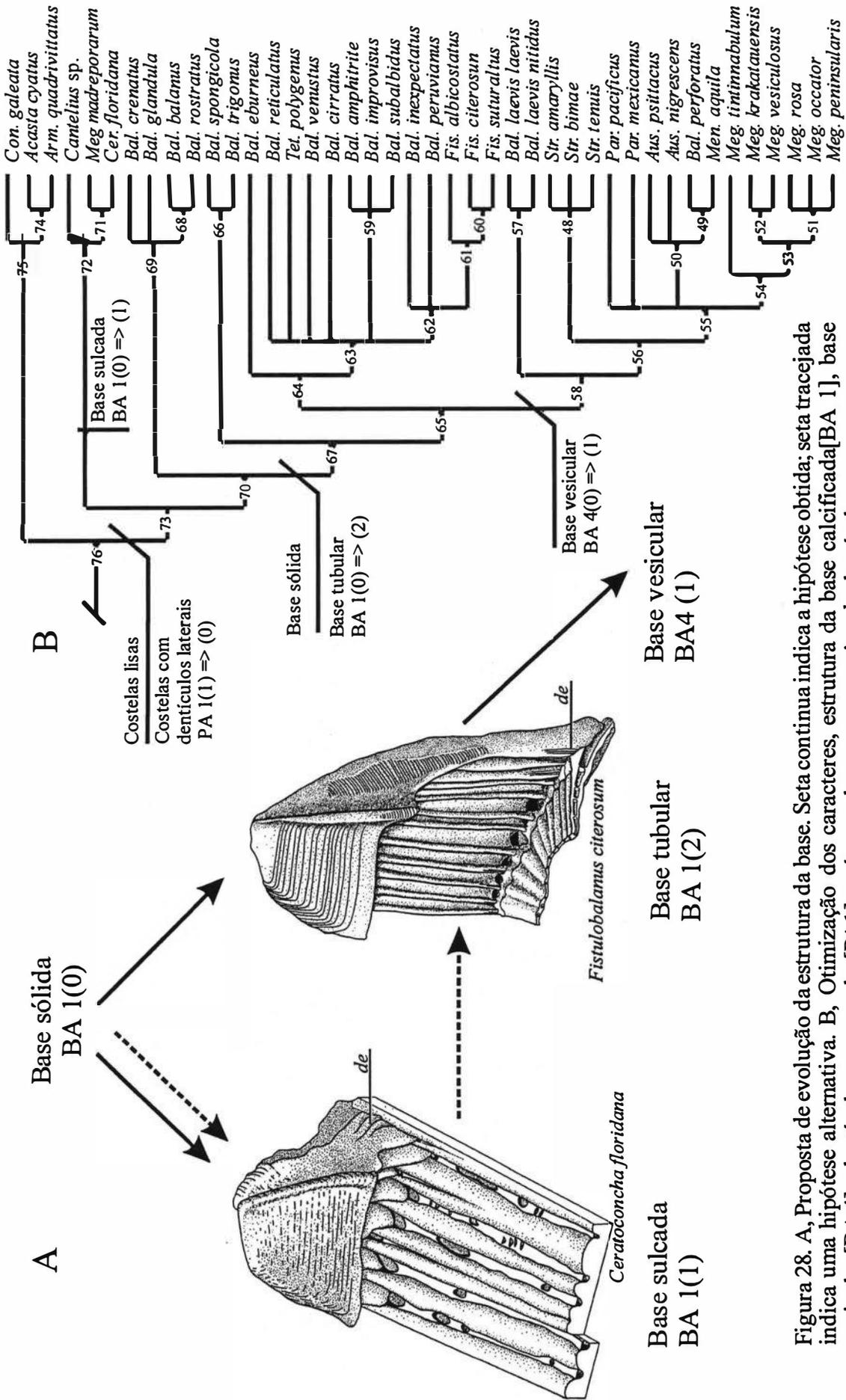


Figura 28. A, Proposta de evolução da estrutura da base. Seta continua indica a hipótese obtida; seta tracejada indica uma hipótese alternativa. B, Otimização dos caracteres, estrutura da base calcificada[BA 1], base vesicular [BA 4] e denticulos nas costelas[PA 1], na árvore de consenso estrito.*de*, denticulo.

- Base vesicular

A base tubular pode se apresentar espessada, provocada por uma camada vesicular calcária [BA 4]. Esta estrutura foi originalmente descrita por Darwin (1854b: 50), que atribuiu a formação da camada vesicular, à presença de poros nos septos radiais dos tubos da base e posterior irradiação desta porosidade formando uma camada vesicular basal. Uma outra explicação para a formação da base vesicular foi fornecida por Davadie (1963), que descreveu a proliferação dos canais (tubos) radiais próximo na periferia da base, como o processo responsável pelo espessamento da base. Karande & Udhayakumar (1989) ao descreverem a base de *Megabalanus tintinnabulum* comentaram que esta é formada por um tubo radial principal e vários tubos secundários, e tanto os tubos primários como os secundários apresentam septos transversais. As descrições de Davadie (*op. cit.*) e Karande & Udhayakumar (*op. cit.*), foram as primeira, a observar a presença de tubos secundários na base. Estes tubos divididos transversalmente por septos, podem dar a impressão vesicular ou celular da base, como descrito por Darwin (1854b) e autores subsequentes (Zullo, 1992) na caracterização de algumas das espécies da subfamília Concavinae. As observações realizadas de bases com uma camada adicional de tubos secundários, estão de acordo com as observações de Davadie (*op. cit.*) e Karande & Udhayakumar (*op. cit.*).

A partir do exame da Figura 28 observa-se que a base “vesicular” ocorre no nó 58 numa posição derivada em relação ao nó 67 onde ocorre a estrutura tubular simples da base. A partir desta observação podemos propor que a estrutura de base vesicular tenha evoluído a partir da base tubular.

4.2.2 - Testa

- Numero de placas parietais

Número de placas parietais [PA 10] é um caráter utilizado por muitos autores na elaboração de propostas de grupos taxonômicos. A evolução dos Balanomorpha está intimamente ligada às diferentes combinações apresentadas pelas placas formadoras da testa, sendo as grandes divisões taxonômicas baseadas nestas diferenças (Darwin, 1854b; Pilsbry, 1916, Gruvel, 1905; Newman *et al.*, 1969; Newman & Ross, 1976). Embora Ross & Newman (1996) tenham fornecido uma proposta geral de evolução das placas em Balanomorpha, a compreensão da forma como estas mudanças são atingidas ainda é obscura.

Segundo Ross & Newman (1996), a redução de seis para quatro placas em Balanomorpha pode ocorrer pela redução ou perda da placa carenolateral II (CL^2), pela fusão das placas carenolateral I e II ($CL^1 + CL^2$) ou pela fusão da placa carenolateral II (CL^2) com a carena durante o desenvolvimento. Ross & Newman (*op. cit.*) atribuíram que *Tetrabalanus* sofreu uma perda da carenolateral II, sem apresentar de que forma esta perda ocorreu.

Pela otimização do caráter número de placas parietais [PA 10] no cladograma de consenso estrito (Figura 29), a redução do número de placas [PA 10(1)(2)], é uma condição derivada mas não homóloga. A presença de grupos taxonômicos em posições distintas que apresentam redução de placas (Pyrgomatidae (nó 72) e *Tetrabalanus polygenus*), indica que a redução de seis para quatro placas da testa, deveter ocorrido independentemente entre estes dois clados. Em Pyrgomatidae, ocorre ainda a fusão total das placas [PA 10(2)] em *Megatrema madreporarum* e neste caso podemos propor que a fusão total das placas seja um estado derivado da testa com quatro placas dos Pyrgomatidae.

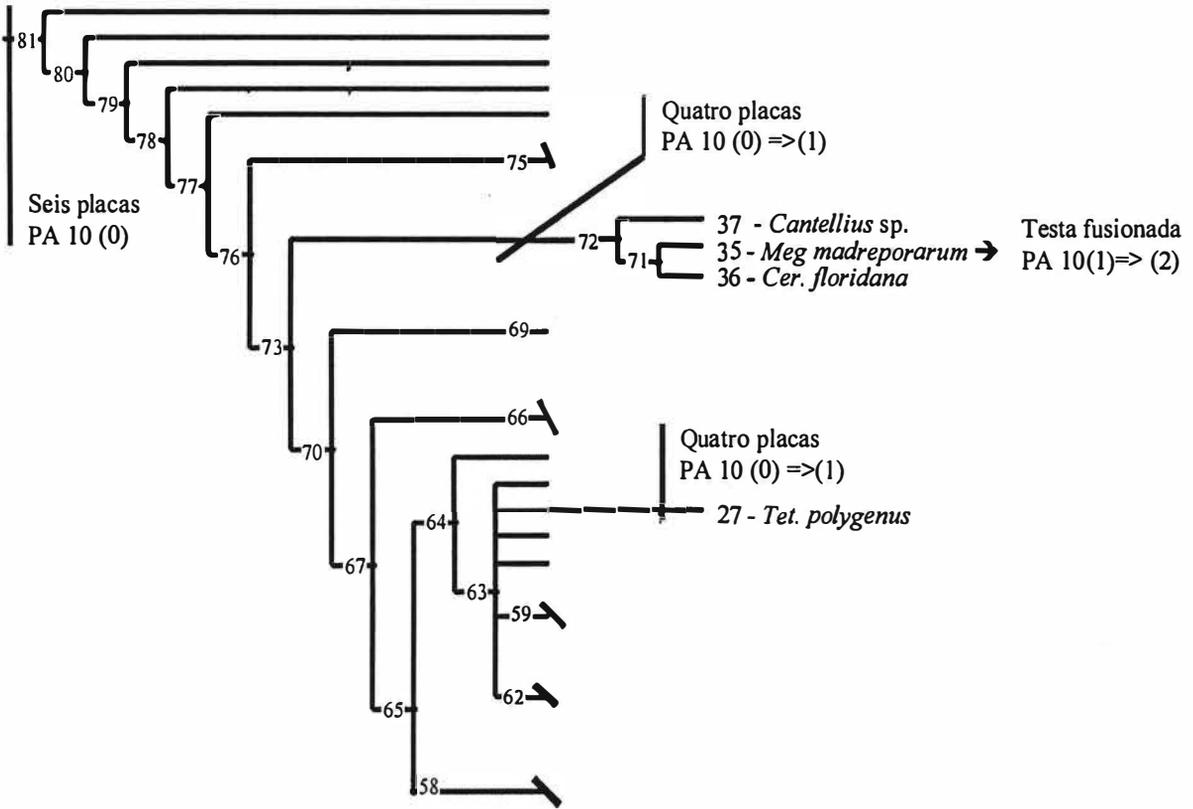


Figura 29. Otimização do caráter número de placas parietais [PA 10], em relação a árvore de consenso estrito.

- Acoplamento das placas parietais

As estruturas que proporcionam o acoplamento entre as placas parietais permitem a manutenção da “forma” nos Cirripedia aqui estudados. Foram observadas, nos espécimens analisados, diferentes estruturas relacionadas ao encaixe entre as placas adjacentes. Entre elas, a borda de sutura do rádio, a projeção da bainha e a crista longitudinal da face interna do rádio/bainha mereceram especial atenção.

- Borda de sutura do rádio com a placa adjacente

O rádio foi originalmente descrito por Darwin (1854b: 45) que demonstrou nas descrições das espécies, algumas características distintivas desta estrutura. Até o momento, o uso de caracteres do rádio na sistemática de Balanomorpha estava restrito a subfamília Megabalaninae (Darwin, 1854b; Newman, 1979b). Embora observações a respeito de sua estrutura tenham sido realizadas por Henry & McLaughlin (1975) para as espécies do complexo *Balanus amphitrite*, o seu uso na sistemática da família não foi aplicado.

A partir do cladograma de consenso estrito e de maioria, foi possível estabelecer uma proposta de evolução das estruturas relacionadas ao acoplamento das placas parietais dos caracteres [AC 8a], [AC 8], [AC 2], e [AC 13]. Foi observado que, a partir de um rádio com uma borda lisa, houve uma mudança nesta estrutura sendo atingido diferentes formas, que são características de alguns dos grupamentos obtidos. Baseado na disposição das diferentes estruturas presentes na borda de sutura do rádio nos cladogramas obtidos foi possível elaborar uma proposta para a evolução destas estruturas (Figura 30A). A posição derivada do rádio com septos transversais [AC 8a(1)] em relação ao rádio com uma borda lisa [AC 8a (0)] indica que a presença dos septos na borda de sutura deve ter evoluído a partir de uma superfície lisa (Figura 30B). Os septos lisos [AC 8(0)] ocorrem em uma posição basal aos septos com denticulos laterais [AC 8(1)], embora septos lisos

também tenham sido observados no clado 48 (*Striatobalanus*) (Figura 26 e Figura 30B). É proposto que o septo liso observado entre os *Striatobalanus*, seja considerado uma reversão ou convergência do estado liso.

A posição derivada dos septos elevados como uma parede [AC 13(1)] indica que este estado se desenvolveu a partir de septos com uma estrutura pouco desenvolvida [AC 13(0)] (Figura 30B). *Balanus balanus* também apresentou septos desenvolvidos [AC 13(1)]. Pela posição desta espécie em um ramo distante deve-se considerar que a estrutura dos septos apresentada por *Balanus balanus* seja uma convergência.

Os septos com dentículos laterais ocorreram em diferentes clados. A posição mais basal foi ocupada pelos septos com dentículos voltados somente para a base e pouco desenvolvido [AC 2(0)]. Os estados que apresentaram septos elevados com dentículos desenvolvidos [AC 2(4)(3)(1)], estavam presentes no clado do nó 55.

O aumento da complexidade dos septos está centrada na disposição e estrutura dos dentículos e o clado 55 apresenta as formas mais derivadas entre os Balanoidea. Os estados [AC 2(1)(3)] apresentam dentículos voltados para o topo da testa enquanto que o estado [AC 2(4)] apresenta dentículos voltados somente para a parte inferior da testa. Consultando a Tabela XXI, fica constatado que a reconstrução dos estados de [AC 2] para os nós internos do clado do nó 58, irá depender do tipo de otimização adotada (reversão/paralelismo). Pela proximidade observada entre estes clados, optou-se por uma otimização favorecendo a reversão e desta forma podemos dizer que os estados (1), (3) e (4) do caráter [AC 2] evoluíram a partir do nó 56, mas as relações evolutivas entre estes estados ainda não são claras.

Tabela XXI. Extrato da Tabela XI evidenciando somente as mudanças sofridas pelo caráter [AC 2] a partir do nó 58 na árvore de consenso de maioria.

Caráter	Mudança dos estados
AC 2	nó 58 0 --> 1 nó 56
	nó 55 1 --> 3 nó 55a
	nó 55a 3 --> 4 nó 55b

- Acoplamento da ala com a bainha adjacente

O acoplamento da ala com a bainha envolve diferentes estruturas que dão apoio e suporte para as placas adjacentes. Observando a otimização dos caracteres no cladograma de consenso estrito constata-se que a margem lateral da bainha projetada [AC 5(0)] junto com a crista longitudinal da superfície articular [AC 4(0)] são estruturas derivadas em relação a margem simples [AC 5(1)] e sem crista longitudinal [AC 4(1)] (Figura 31B). A transformação da margem simples para a margem projetada e o aparecimento da crista longitudinal ocorreram juntos, do nó 58 para o nó 56 Tabela VIII, indicando a homologia destas duas estruturas.

A ala bífida [AC 7(0)] foi descrita por Zullo (1992:2) na caracterização de dois gêneros de *Concavinae*: *Menesiniella* e *Chesaconcaus*. Neste trabalho, a ala bífida ocorreu exclusivamente em dois clados distintos (nó 48 e nó 49), dentro do clado do nó 56. O primeiro clado, formado pelas três espécies de *Striatobalanus*, é o mais basal do clado do nó 56. O segundo é formado por *Balanus perforatus* e *Menesiniella aquila* (nó 49). Estes dois clados apresentam a margem lateral da bainha projetada [AC 5(0)], junto com a crista longitudinal da superfície articular [AC 4(0)] indicando a relação da ala bífida com estas estruturas.

A partir da otimização dos caracteres (Figura 31B), formulou-se uma hipótese de evolução para as estruturas envolvidas no acoplamento da bainha com a ala (Figura 31A). A bainha projetada com e a crista longitudinal são derivadas da bainha simples com a superfície articular lisa. Embora a ala bífida esteja presente exclusivamente nos táxons que apresentam a margem projetada e a crista longitudinal (clado do nó 56), seu aparecimento em dois clados distintos implica na origem independente desta estrutura, devendo ser codificada como dois estados distintos em análises futuras.

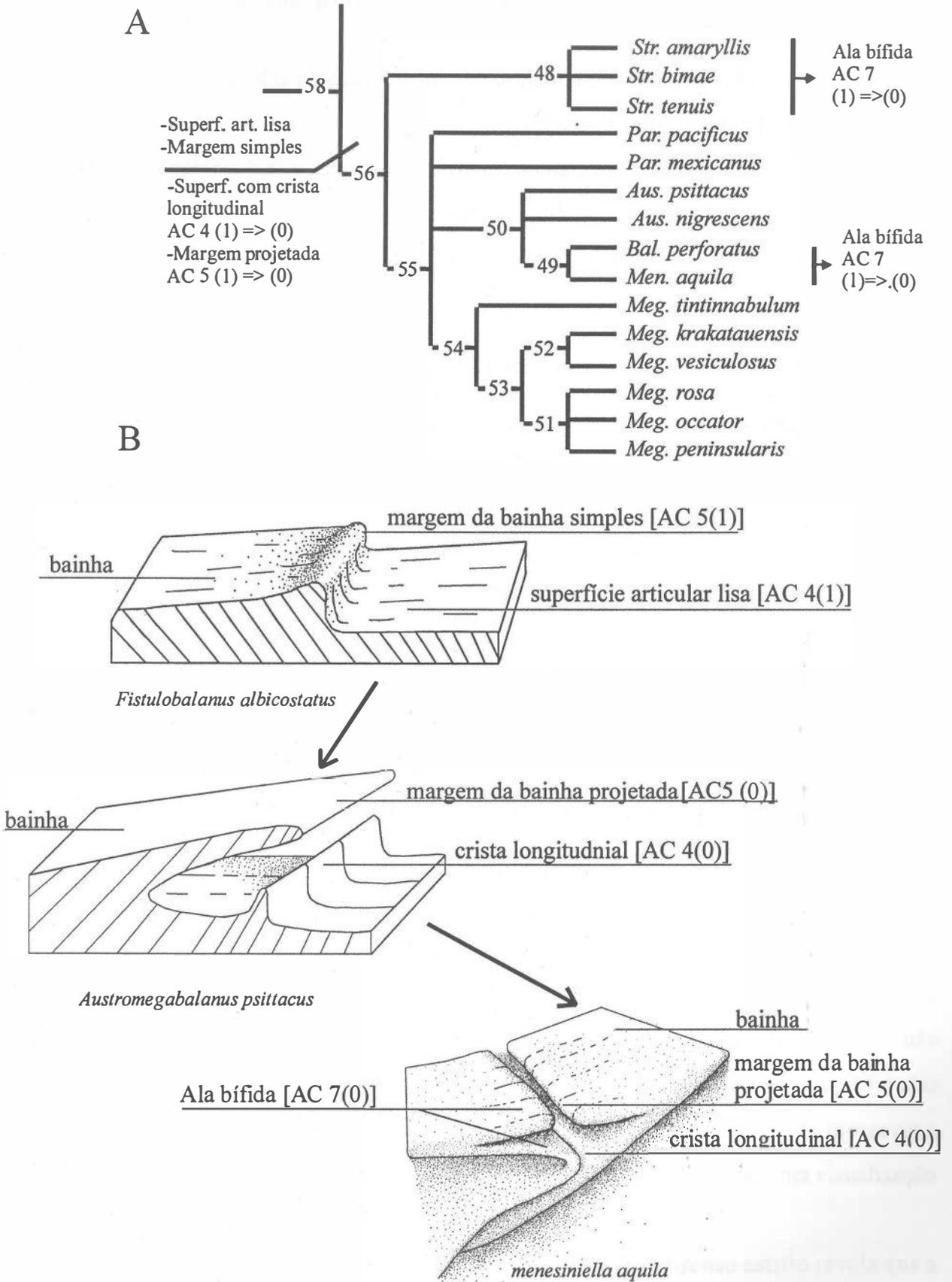


Figura 31. A, Otimização dos caracteres, crista longitudinal na face interna do rádio [AC 4], margem da bainha [AC 5] e borda da ala [AC 7] na árvore de consenso estrito. B, Proposta de evolução de estruturas do acoplamento da ala com a bainha.

- Estrutura das placas parietais

A estrutura das placas parietais foi utilizada por Darwin (1854b) como uma das características das seções propostas para o gênero *Balanus*, diferenciando paredes porosas das paredes sólidas. Na caracterização da diversidade morfológica presente nas diferentes estruturas das espécies que compunham o gênero *Balanus* (*sensu* Darwin, 1854b), Darwin (1854b:180) forneceu uma explicação para a formação da parede porosa.

“In the most typical species the parietes consist of an outer and inner lamina, separated by strong longitudinal septa; these septa are denticulated on both sides at their bases, but only close to the inner lamina; in fact the inner lamina is apparently formed by the union, thickening, and production, of some of the denticuli....”

A coalescência das denticulações dos septos longitudinais é para Darwin (1854b) a responsável pela formação da parede interna das placas parietais tubulares. Até o momento nenhum estudo foi realizado para comprovar ou refutar suas idéias. Darwin (1954:180), também associa as costelas longitudinais presentes na parede sólida de *Chirona hameri* com os septos longitudinais presentes nas paredes porosas.

“In several species, as in B. hameri, the walls consist only of the outer lamina with longitudinal ribs, no inner lamina having been formed; the ribs here evidently answer to the longitudinal septa in the foregoing species”

Foram observadas diferentes formas de construção das placas parietais sendo estas distribuídas no caráter, estrutura das placas parietais [PA 4] em quatro estados não ordenados. Os estados, placas parietais sólida delgada [PA 4(3)], placas parietais perfuradas [PA 4(2)] e placa parietal tubulóide [PA 4(4)] foram criados com o intuito de preservar a diversidade morfológica observada na construção das placas e possibilitar uma visualização da evolução da estrutura da parede.

A otimização do caráter [PA 4] no cladograma de consenso estrito revela que a parede sólida [PA 4(1)] é o estado mais basal e a parede tubular [PA 4(0)] ocorre somente nos Balanidae. A parede perfurada [PA 4(2)] ocorre nos Pyrgomatidae mas não em *Cantellius*

sp. e a parede sólida delgada [PA4 (3)] é exclusiva das espécies de *Striatobalanus*.

Pela posição do estado parede perfurada [PA 4(2)] no cladograma de consenso estrito (nó 72), podemos considerá-lo como uma estrutura intermediária, entre a parede sólida e a parede tubular. Esta hipótese é reforçada pela ocorrência da combinação dos estados [PA 11(2)] e [PA 1(0)], projeções na base das placas parietais em forma de septos com projeções laterais longitudinais somente entre os Pyrgomatidae e os Balanidae no nó 73. Segundo as idéias de Darwin (1854b), estas estruturas são básicas para a formação da parede interna, diferindo das idéias de Ross & Newman (1973) que consideraram todos os Pyrgomatidae como apresentando, pelo menos essencialmente, a parede sólida. Ross & Newman (*op. cit.*) descreveram para algumas espécies o que aqui chamamos de perfurações na parede, mas descartaram a possibilidade destes tubos serem formados da mesma forma que os presentes em Balanidae.

A posição da estrutura de parede sólida com costelas [PA 4(3)], numa posição derivada em relação ao nó 73 entre os *Striatobalanus* (nó 48), indica a homologia deste tipo de parede e a parede tubular típica dos Balanidae [PA 4(0)]. Esta constatação é bastante distinta da forma como este caráter foi visto por Darwin (1854b) que, embora tenha percebido alguma similaridade morfológica entre estes dois tipos de parede (ver acima), optou por incluir *Chirona hameri* e *Striatobalanus amaryllis* na seção “F”, que era composta pelas espécies que apresentavam parede sólida. A posição de Darwin em não discriminar os diferentes estados de parede sólida foi mantida por autores subseqüentes (Gruvel, 1905; Pilsbry, 1916; Newman & Ross, 1976), sem questionamento da variabilidade desta estrutura.

As placas parietais de *Semibalanus balanoides* foram codificadas como tubulóides [PA 4(4)] por apresentarem parede interna e externa ligadas longitudinalmente por septos, que seria a forma mais simples de uma parede tubular. Algumas diferenças distinguem as placas de *Semibalanus balanoides* das outras placas tubulares, as placas são lisas na base, não apresentando costelas internas e sua estrutura é bastante delicada. Pela posição de *Semibalanus balanoides* no cladograma de consenso estrito, podemos indicar a não homologia das placas parietais tubulóides de *Semibalanus balanoides* com as placas parietais tubulares presentes nas espécies do clado do nó 70.

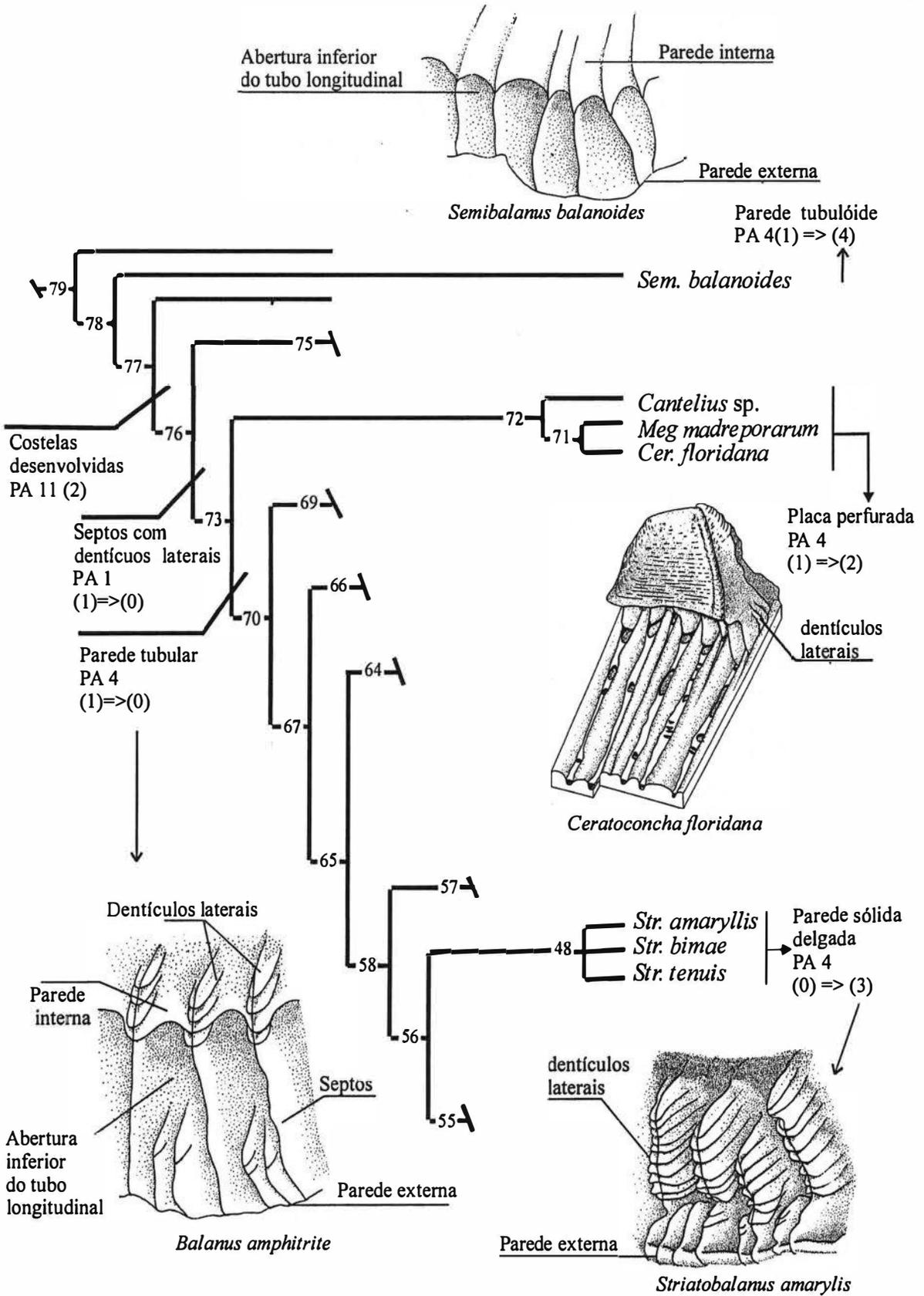


Figura 32. Otimização dos caracteres das placas parietais, estrutura [PA 4], projeções na superfície interna [PA 11], denticulos nas costelas longitudinais [PA 1], no cladograma de consenso estrito.

- Tubos subsidiários das placas parietais

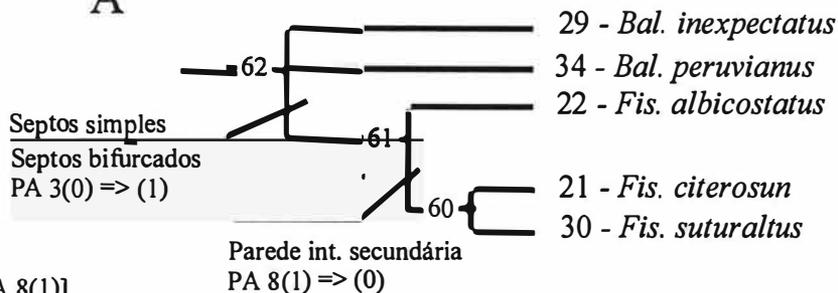
Embora morfológicamente distintos os dois tipos de tubos subsidiários da parede ocorrem entre os *Fistulobalanus*. Estes tubos são formados pela ramificação dos septos longitudinais, próximo a parede externa [PA 3(1)] e pela formação da parede interna secundária [PA 8(1)] (Figura 33). O septo ramificado é uma estrutura diagnóstica de *Fistulobalanus* (ver item 4.1 -*Fistulobalanus*). Utinomi (1967) descreveu a estrutura da parede em dois táxons de *Fistulobalanus* que apresentavam somente septos ramificados *Fistulobalanus pallidus* e *Fistulobalanus albicostatus*. Nas duas subespécies de *Fistulobalanus albicostatus*, *Fistulobalanus albicostatus albicostatus* e *Fistulobalanus albicostatus formosanus*, Utinomi (1967: 213) observou que a última apresentava uma maior complexidade nos tubos subsidiários:

“the parietal pores shown at the base of the wall is much more complex than in the preceding *albicostatus* from Japan, the secondary pores formed close to the basal edge of the wall being intercalated deeply within the primary pores”.

Utinomi (1967) também observou em *Fistulobalanus pallidus* uma estrutura multiporosa distinta daquela observada em *Fistulobalanus albicostatus*. As observações de Utinomi (*op. cit.*) indicam uma complexidade de formas de ramificações dos septos primários, presente nas outras espécies de *Fistulobalanus*. Indicando a necessidade de estudos morfológicos abrangendo um maior número de espécies de *Fistulobalanus* para uma caracterização mais cuidadosa destas ramificações.

Pela otimização dos caracteres [PA3] e [PA 8] no cladograma de consenso estrito, constatou-se que, ambos processos de formação de tubos subsidiários evoluíram a partir uma parede tubular simples. A ramificação do septo primário é uma estrutura mais generalizada (apomorfia do nó 61), enquanto que a parede secundária somente apareceu em *Fistulobalanus citerosum* e *Fistulobalanus suturaltus*. A relação de homologia entre as duas estruturas de paredes foi indicada pelo posicionamento destas estruturas no cladograma de consenso estrito dentro de um mesmo clado (nó 61). A relação de homologia pode ser questionada pela estrutura peculiar de cada caráter. A ramificação dos septos longitudinais, próximo à parede externa [PA 3(1)] é um processo que envolve somente os septos longitudinais da placa parietal, enquanto que a formação da parede interna secundária [PA 8(1)], não envolve diretamente os septos longitudinais e sim a adição de uma nova parede interna. Desta forma, propõe-se que as duas formas de parede com tubos subsidiários tenham sido formadas por processos evolutivos independentes a partir de uma parede com tubos longitudinais simples (Figura 33 B).

A



B

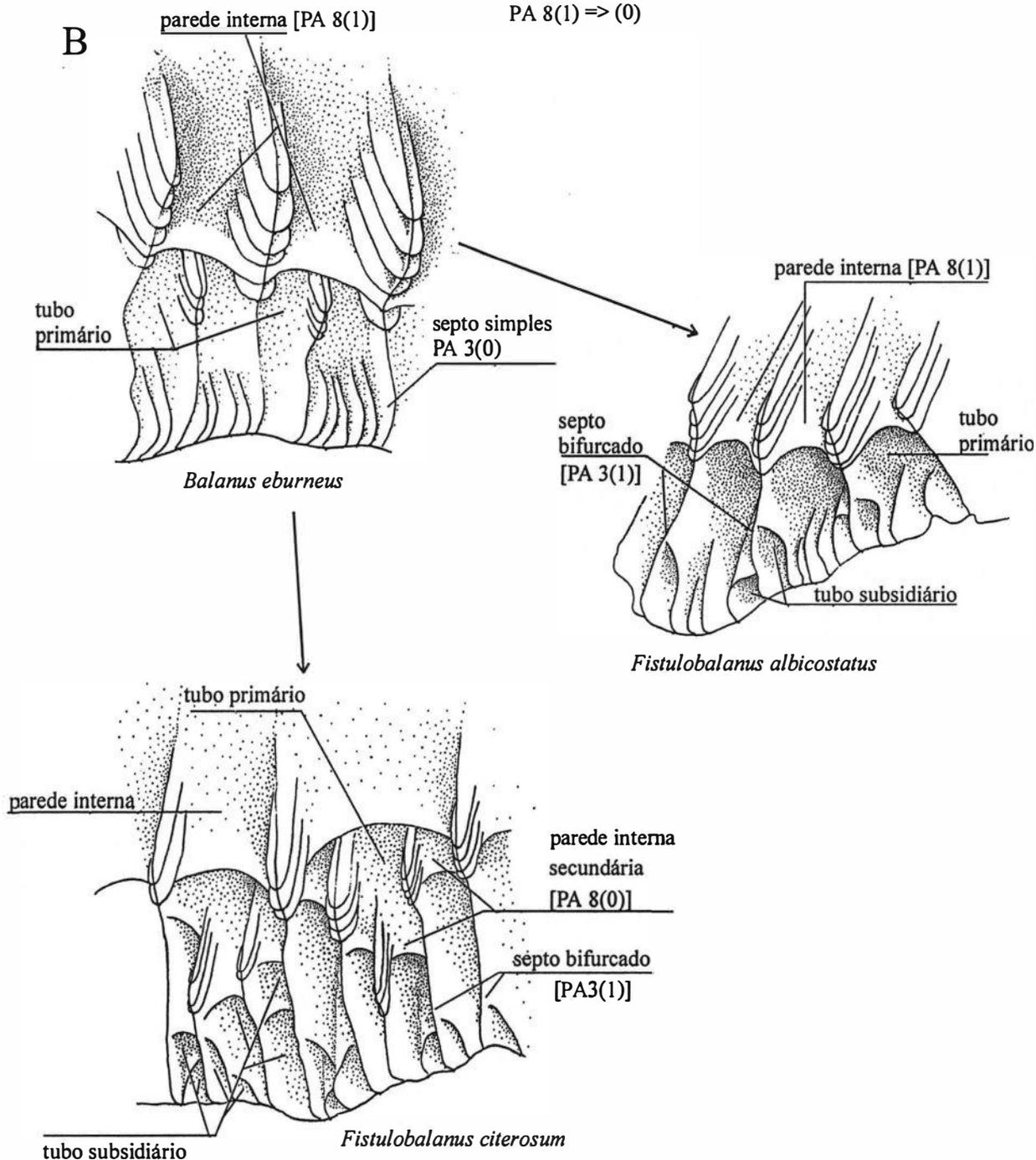


Figura 33. Proposta de evolução da formação de tubos subsidiários nas placas parietais. A, Otimização dos caracteres, septos primários [PA 3] e parede interna secundária [PA 8] no cladograma de consenso estrito; B, proposta de evolução.

4.2.3 - Placas Articulares, Escudo

- Dobras na superfície externa do escudo

Os diferentes tipos de dobras observados no escudo foram codificados em diferentes estados dentro de um mesmo caráter [SCE 8]. O resultado obtido revelou que as dobras presentes no escudo ocorrem em posições distintas no cladograma obtido, refletindo a não homologia entre os três estados derivados da superfície plana. O estado [SCE 8(1)], escudo com dobras longitudinais estreitas e divididas pelas cristas de crescimento é uma autapomorfia de *Balanus trigonus* (Figura 34). O estado [SCE 8(2)], escudo com uma dobra longitudinal única, dividida pelas cristas de crescimento, é uma sinapomorfia do clado do nó 52 (*Megabalanus krakatauensis* e *Megabalanus vesiculosus*). O estado [SCE 8 (3)] escudo com duas ou uma dobra longitudinal contínua é característico das subespécies de *Balanus laevis* (nó 57) (Figura 34).

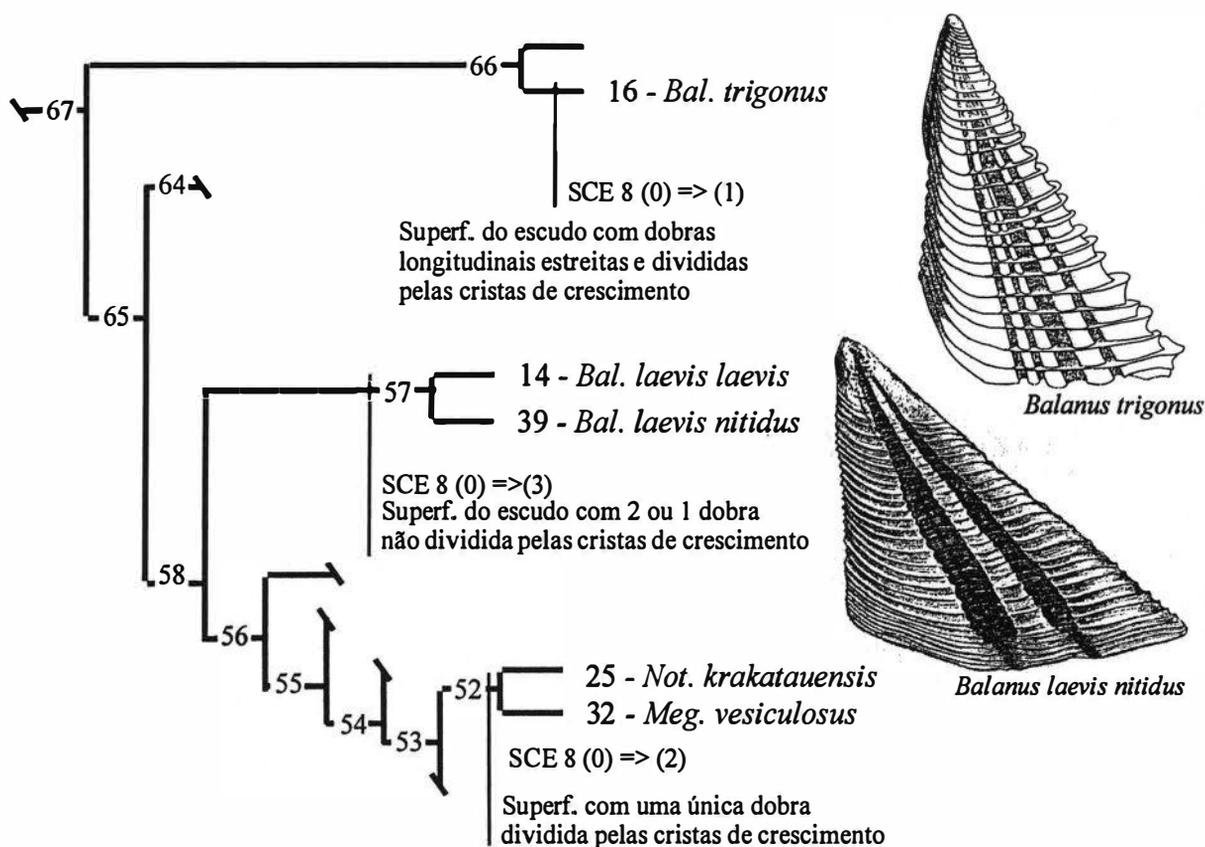


Figura 34. Otimização do caráter, superfície externa do escudo [SCE 8] no cladograma de consenso estrito. *Balanus laevis*, ilustração de Pilsbry, 1909.

- Sulcos longitudinais do escudo

A face externa do escudo pode apresentar marcas ou sulcos longitudinais. Zullo (1992) utilizou a presença de estrias longitudinais no escudo, como um dos caracteres diagnósticos de Concavinae. Zullo (*op. cit.*) comenta que a ornamentação externa do escudo é característica tanto a nível genérico como específico e descreve três tipos básicos encontrados entre os Concavinae: delicadamente estriados, grosseiramente estriados e noduloso. Os dois primeiros tipos eram diferenciados pela profundidade do sulco enquanto que o último era formado por um crescimento adicional de uma protuberância nas cristas de crescimento.

Os sulcos longitudinais do escudo foram observados neste trabalho em outras espécies além de Concavinae e foram codificados seis estados distintos do caráter [SCE 6]. Ao observar a otimização do caráter [SCE 6] (Figura 35), foi constatado que os diferentes estados apareceram em diferentes clados e em alguns deles como autapomorfia. Esta distribuição indica uma relação homoplástica entre os diferentes tipos de sulcos longitudinais do escudo.

Independente da distribuição homoplástica deste caráter, algumas indicações de homologias são observadas. Sulcos bem próximos e com o mesmo tamanho, marcando mas não formando sulcos profundos nas cristas de crescimento [SCE 6(0)] estavam presentes somente nas espécies *Balanus balanus* e *Balanus rostratus* (nó 68). As espécies de *Striatobalanus* apresentaram dois estados de sulcos longitudinais: cristas largas e sulcos profundos, marcando as cristas de crescimento [SCE 6(5)] e cristas estreitas, sulcos largos e rasos, não marcando as cristas de crescimento [SCE 6(6)], indicando a homologia destes dois estados (Figura 35).

O clado do nó 55a do cladograma de maioria apresenta três estados distintos [SCE (1)(2)(4)]. As duas espécies de *Austromegabalanus* apresentaram sulcos delicados e próximos, não alterando a forma das cristas de crescimento [SCE 6(2)]. *Menesiniella aquila* apresentou como autapomorfia, sulcos profundos e estreitos [SCE 6(4)], e as duas

espécies de *Paraconcaucus* apresentaram sulcos profundos ou não, sem alterar o padrão das cristas de crescimento [SCE 6(1)]. O posicionamento deste três estados em um mesmo clado indica a homologia destes sulcos, salvaguardando o fato deste clado estar presente em somente 71% das árvores fundamentais.

A localização do estado, escudo que apresenta sulcos profundos ou não, sem alterar o padrão das cristas de crescimento [SCE 6(1)], entre as espécies de *Paraconcaucus* e em *Balanus eburneus*, indica a não homologia desta estrutura. Desta forma *Balanus eburneus* deve apresentar um estado distinto em análises futuras.

A otimização do caráter [SCE 6] foi prejudicada pela opção adotada em não codificar um estado “escudo liso”. Este estado poderia implicar em suposições de homologias baseada em ausência de sulcos, uma estrutura que por si só já estava sendo questionada. Da forma como ficou, os estados [SCE 6(0)(1)] apareceram como estruturas plesiomórficas, enquanto que na realidade são estruturas derivadas exclusivas.

Tabela XXII. Extrato da Tabela VIII, indicando a transformação do caráter [SCE 6].

Caráter	Transformação
SCE 6	nó_70 0 --> 1 nó_67
	nó_56 1 => 5 nó_48
	nó_48 5 => 6 <i>S. tenuis</i>
	nó_55 1 => 2 nó_50
	nó_50 2 --> 4 nó_49
	nó_67 1 --> 3 nó_66

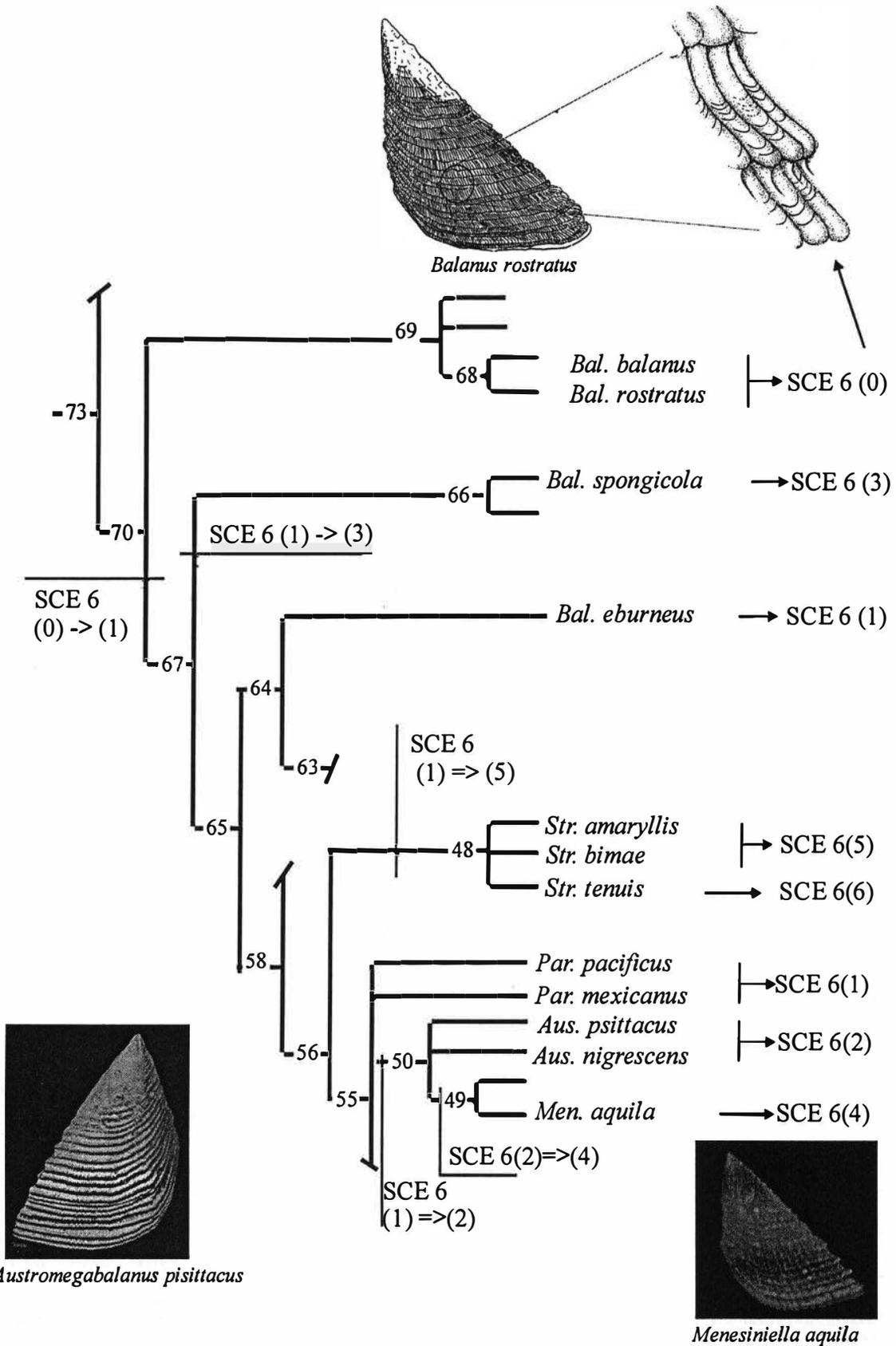


Figura 35. Otimização do caráter, sulcos longitudinais no escudo [SCE 6] no cladograma de consenso estrito.

- Inserção do músculo adutor do escudo

A inserção do músculo adutor do escudo pode provocar uma deformação na superfície interna do escudo formando uma crista [SCI 14 (0)]. Esta crista é derivada em relação a inserção simples sem cicatriz [SCI 14(1)], e está presente em todos Balanidae (com exceção de *Balanus spongicola*), *Striatobalanus* e os Pyrgomatidae aqui observados, além de *Armatobalanus quadrivittatus*, *Acasta cyathus*, *Notobalanus flosculos* e *Semibalanus balanoides* (Figura 37). Segundo Zullo (1984), a origem da crista do adutor ocorre entre os Archaeobalanidae mais precisamente em †*Lophobalanus* Zullo, 1984. Zullo (*op. cit.*) correlaciona a presença da crista do adutor com o ângulo formado entre os dois escudos, indicando que o achatamento do ângulo de oclusão escudal é acompanhado do desenvolvimento da crista do adutor, que irá reposicionar o músculo adutor para um fechamento eficiente da pirâmide opercular.

Pela posição de *Balanus spongicola* no cladograma de consenso estrito, é proposto que a inserção do músculo adutor sem crista seja uma reversão da condição com crista, pois não há ambigüidades na reconstrução dos nós internos, da condição derivada (Figura 37). Já *Conopea galeata* está localizada em um clado formado por representantes de Archaeobalanidae (nó 75), inserido próximo a base do cladograma de consenso estrito. Por estarem fora dos objetivos iniciais deste trabalho os Archaeobalanidae não tiveram uma boa representatividade como também não receberam um tratamento adequado à diversidade de formas apresentadas. Por isto, devemos nos ater a concordar com a proposta de Zullo (1984) a respeito da origem da crista do adutor ter ocorrido entre os Archaeobalanidae.

A crista do adutor que apresenta a terminação basal contínua com a margem basal do escudo [SCI 17(0)] é uma sinapomorfia das espécies de Pyrgomatidae estudadas (nó 72). Esta crista é uma estrutura derivada da crista que termina na face interna do escudo [SCI 17(1)], que ocorre em representantes mais basais nos cladogramas obtidos.

A posição de *Austromegabalanus psittacus* no cladograma de consenso estrito, indica que a crista única [SCI 13(0)], presente nesta espécie é um estado derivado em relação a crista do adutor independente da crista articular [SCI 13(1)], presente em todas as outras espécies estudadas. Embora este estado não seja informativo nesta análise (autapomorfia de *Austromegabalanus psittacus*) ele também ocorre nas outras três espécies de *Austromegabalanus* sendo assim considerado uma sinapomorfia para este grupo.

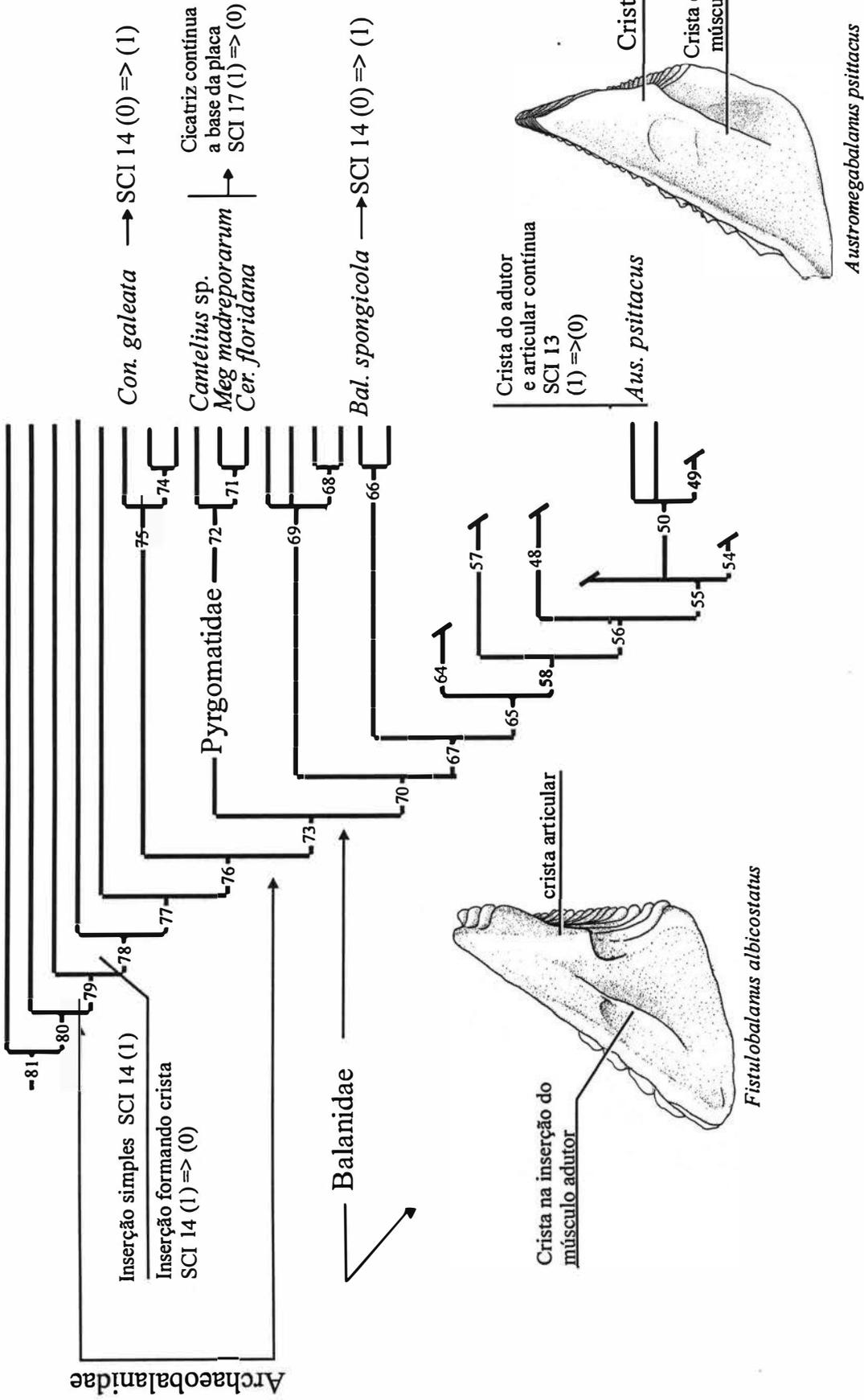


Figura 36. Otimização dos caracteres, inserção do músculo adutor do escudo [SCI 14], terminação basal da crista do músculo adutor do escudo [SCI 17] e crista única na face interna do escudo [SCI 13], no cladograma de consenso estrito

- Inserção do músculo depressor lateral do escudo

Zullo (1992) descreveu e utilizou a crista na inserção do músculo depressor lateral na caracterização de *Concavinae*, reconheceu que a projeção e comprimento da crista variam a nível específico e que a crista pode ser mais desenvolvida em alguns gêneros. Zullo (*op. cit.*) também indicou que a crista ocorria em *Balanus perforatus* e justificou tal presença, com uma proposta de relacionamento desta espécie com *Concavinae* baseado neste e em outros caracteres.

O relacionamento obtido para as espécies que apresentam a crista do músculo depressor do músculo lateral (Figura 37A) não fornece uma resolução clara para uma formulação de uma proposta de evolução, mas indica que a crista é uma estrutura derivada restrita ao clado do nó 55. Ao observarmos as resoluções obtidas em parte das árvores fundamentais apresentadas no cladograma de maioria (Figura 37B), notamos que a presença da crista [SCI 2(0)] está restrita em um clado presente em 71% das árvores fundamentais. Neste clado estão os representantes de *Concavinae*, *Austromegabalanus* e *Balanus perforatus*. As espécies de *Austromegabalanus* não apresentam crista, embora *Austromegabalanus psittacus* possua uma crista única na face interna do escudo [SCI 13 (0)], que é uma estrutura derivada que pode auxiliar em futuras interpretações da evolução das cristas.

É proposto, que a crista na inserção do músculo depressor lateral seja uma estrutura homóloga, pois esta presente em um grupo de espécies que embora não apresentem uma hipótese de relacionamento, são exclusivas de um clado.

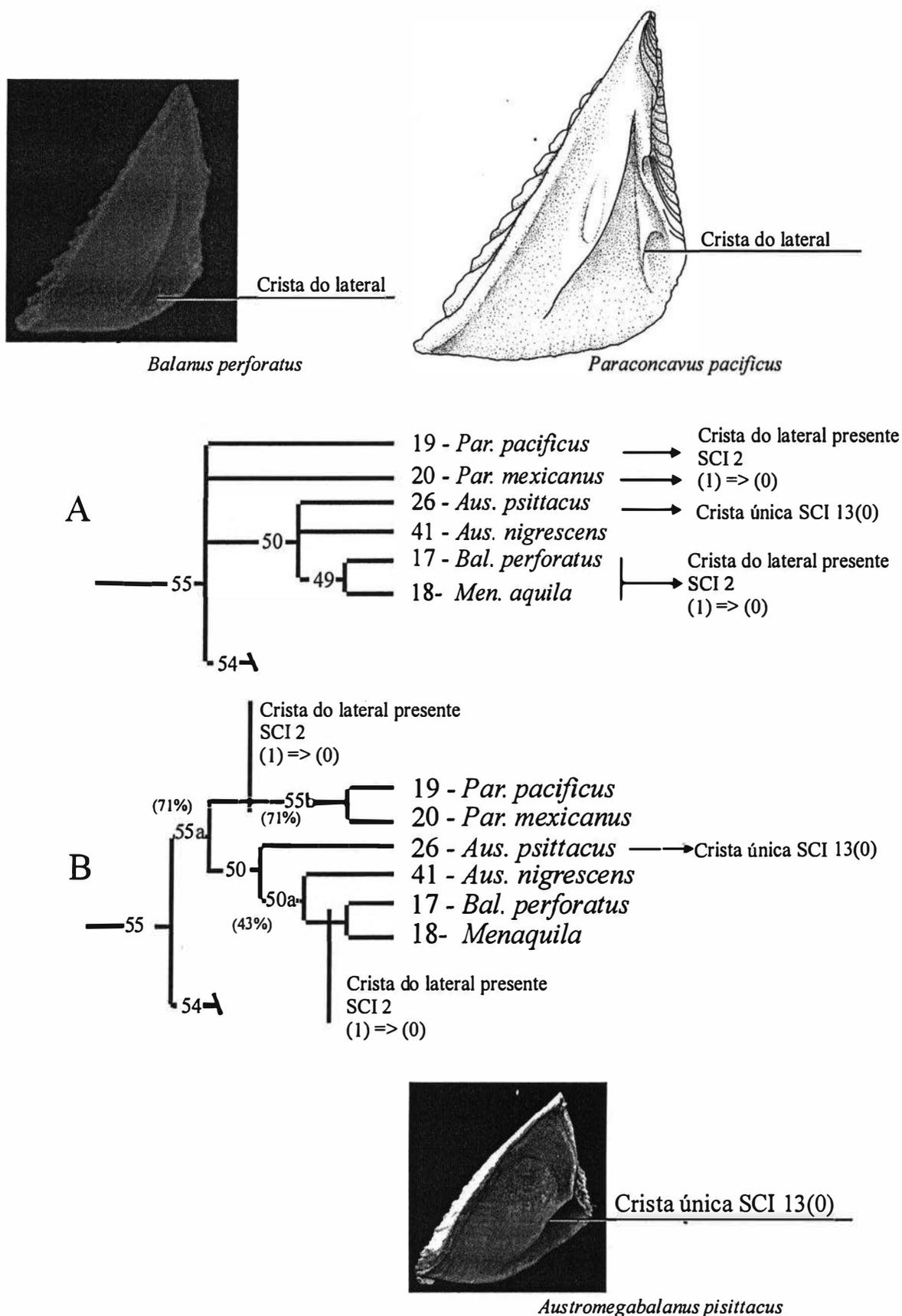


Figura 37. Otimização dos caracteres, local de inserção do músculo adutor lateral [SCI 2] e crista única na face interna do tergo [SCI 13]. A, extrato do cladograma de consenso estrito; B extrato do cladograma de maioria.

4.2.4 - Placas Articulares, Tergo

- Inserção do músculo depressor do tergo

A presença de cristas para a inserção do músculo depressor do tergo [TE 1(0)] é uma característica presente em quase todas as espécies estudadas, incluindo *Bathylasma hirsutum* e *Hexelasma americanum*. Esta distribuição indica a condição plesiomórfica da presença de crista, em relação a superfície lisa [TE 1(1)] que é encontrada somente nas seguintes espécies: *Membranobalanus declivis*, *Conopea galeata*, *Acasta cyathus*, *Armatobalanus quadrivittatus*, *Cantellius* sp. e *Megatrema madreporarum*.

As cristas pouco desenvolvidas [TE 15(1)] é uma condição derivada das cristas desenvolvidas, e são observadas no clado que agrupa as espécies de Concavinae, Megabalaninae e *Balanus perforatus*. Deste clado (nó 55), somente *Paraconcavus pacificus* apresenta as cristas desenvolvidas [TE 15(0)]. *Ceratoconcha floridana* também apresentou uma crista pouco desenvolvida, mas pelo posicionamento desta espécie no cladograma de consenso estrito (Figura 38) devemos considerar como homoplásica, a condição das cristas presentes nesta espécie.

As cristas que apresentam projeções além da margem basal do tergo [TE 14(0)] ocorrem exclusivamente entre as espécies do complexo *Balanus amphitrite*, *Fistulobalanus* e *Tetrabalanus* (nó 63). A otimização do caráter [TE 14] no cladograma de consenso estrito, indica que as cristas projetadas são derivadas em relação as cristas que ficam limitadas à margem da placa (Figura 38).

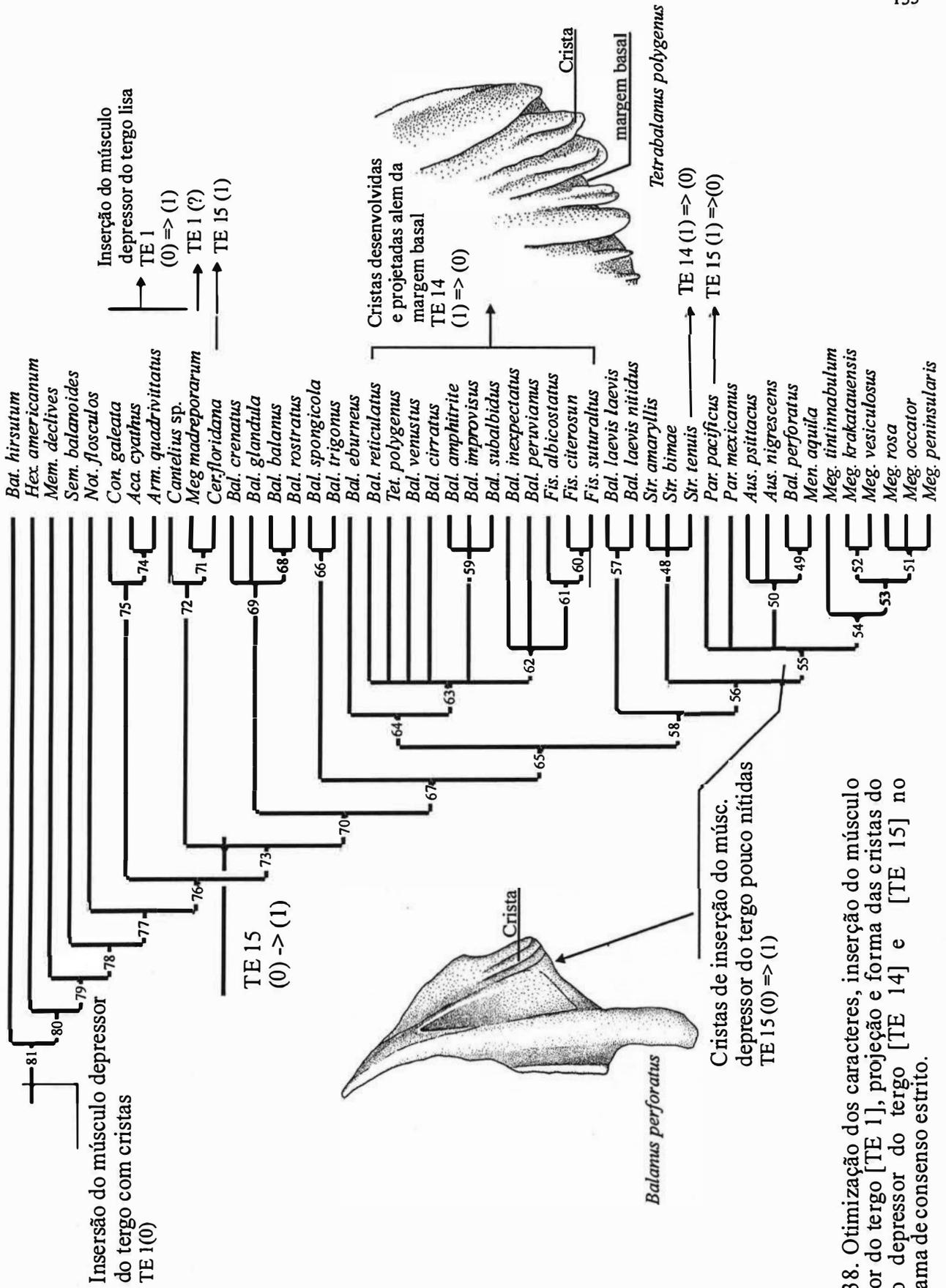


Figura 38. Otimização dos caracteres, inserção do músculo depressor do tergo [TE 1], projeção e forma das cristas do músculo depressor do tergo [TE 14] e [TE 15] no cladograma de consenso estrito.

- Esporão do tergo

O esporão é bastante modificado entre os diferentes grupos de Balanidae. Zullo (1992: 2) utilizou a forma do esporão para caracterizar a subfamília Concavinae. Henry & McLaughlin (1975: 21) diferenciaram o esporão fasciolado (“spur fasciole”) e sulcado (“spur furrow”) para as espécies do complexo *Balanus amphitrite*. Para Henry & McLaughlin (*op. cit.*), as margens dos dois tipos de esporão se estendem até o topo em linha com o esporão (“*extended to apex in line with spur*”), sendo que a principal diferença entre as duas formas é a profundidade da depressão do esporão. O esporão fasciolado é formado por uma depressão suave quase nivelada (“*nearly level, slightly depression*”), enquanto que o esporão sulcado apresenta uma depressão de moderada a profunda (“*moderate to deep groove*”), podendo às vezes apresentar suas margens dobradas para dentro (“*with sides sometimes infolded*”). A distinção entre os dois estados descritos por Henry & McLaughlin (*op. cit.*) é algumas vezes confusa e segundo Newman (1996) a distinção entre os dois processos é ambígua.

Neste trabalho foi notada que a estrutura morfológica do esporão era composta por diferentes formas codificadas em dois estados que, pelo menos morfológicamente, não eram congruentes. A re-interpretação deste caráter e o posicionamento dos diferentes estados no cladograma obtido (Figura 39), permite que formulemos uma hipótese de evolução desta estrutura.

O esporão formado somente pela mudança suave na direção das linhas de crescimento [TE 22(0)], seria o estado plesiomórfico em relação a presença de uma alteração brusca das linhas [TE 22(1)], que ocorre somente no clado do nó 65. O tipo de esporão com uma alteração brusca das linhas de crescimento pode se apresentar em dois tipos derivados [TE 27(0)(1)]. A otimização do nó 65 para o caráter [TE 27] é ambígua para a transformação margem da fenda deslocada para o centro [TE 27(1)] ou não, e desta forma não foi formulada uma hipótese de evolução para estes dois estados.

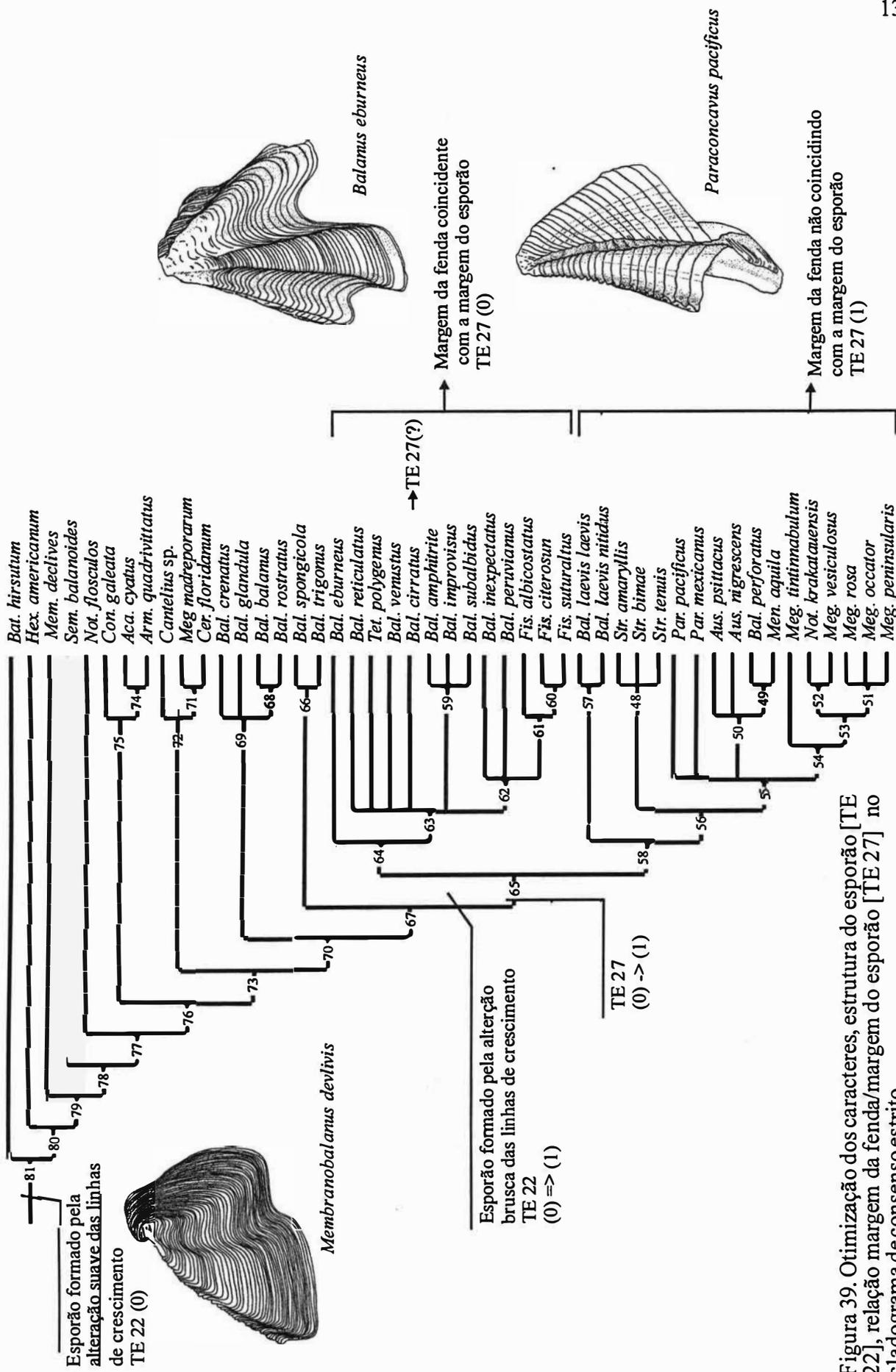


Figura 39. Otimização dos caracteres, estrutura do esporão [TE 22], relação margem da fenda/margem do esporão [TE 27] no cladograma de consenso estrito.

- Projeção pontiaguda do tergo

O tergo pode apresentar na extremidade distal uma forma simples ou uma projeção pontiaguda constituída por uma matriz calcária mais resistente que é exposta quando a extremidade apical do tergo é erodida (Newman, 1982; Zullo, 1992). a projeção pontiaguda é uma estrutura peculiar, bastante distinta dos outros tipos de terminação do tergo. Seu posicionamento no cladograma de consenso, indica a homologia da projeção pontiaguda do tergo [TE 17 (0)], pois somente ocorre em quatro táxons que formam um clado monofilético (nó 50), embora mal resolvido (Figura 40).

Em relação a variação observada na coloração da matriz formadora da projeção do tergo, a coloração avermelhada foi constatada em *Austromegabalanus psittacus*, *Balanus perforatus* e *Menesiniella aquila*, enquanto que *Austromegabalanus nigrescens* apresentou uma coloração branca. As descrições de Darwin (1854b) já atentavam para as diferentes colorações da matriz do tergo pontiagudo, descrevendo *Austromegabalanus cylindricus* com uma coloração branca, distinta daquela observada em *Austromegabalanus psittacus*. Newman (1979) descreveu para *Austromegabalanus zulloi* a coloração branca da projeção pontiaguda do tergo e Holthuis & Silvertsen (1967) descreveram para *Austromegabalanus isolde* a coloração esbranquiçada. Desta forma, constata-se que a cor da matriz do tergo pontiagudo pode ser branca ou vermelha não existindo até o momento uma proposta de evolução desta estrutura. Como o cladograma de consenso estrito apresenta uma politomia para as espécies em questão (nó 50) não será apresentada uma proposta neste trabalho.

A matriz observada na face interna do tergo apresentou a forma estreitada, presente somente em *Balanus perforatus*, como estado derivado da forma cônica (Figura 40). A matriz com a forma cônica apresentou a base arredondada nas duas espécies de *Austromegabalanus*, enquanto que *Menesiniella aquila* apresentou uma base reta. Contudo, não foi feita proposta de evolução da forma da matriz por considerar que o táxon deve ser melhor representado de forma a gerar uma proposta de relacionamento interno mais consistente.

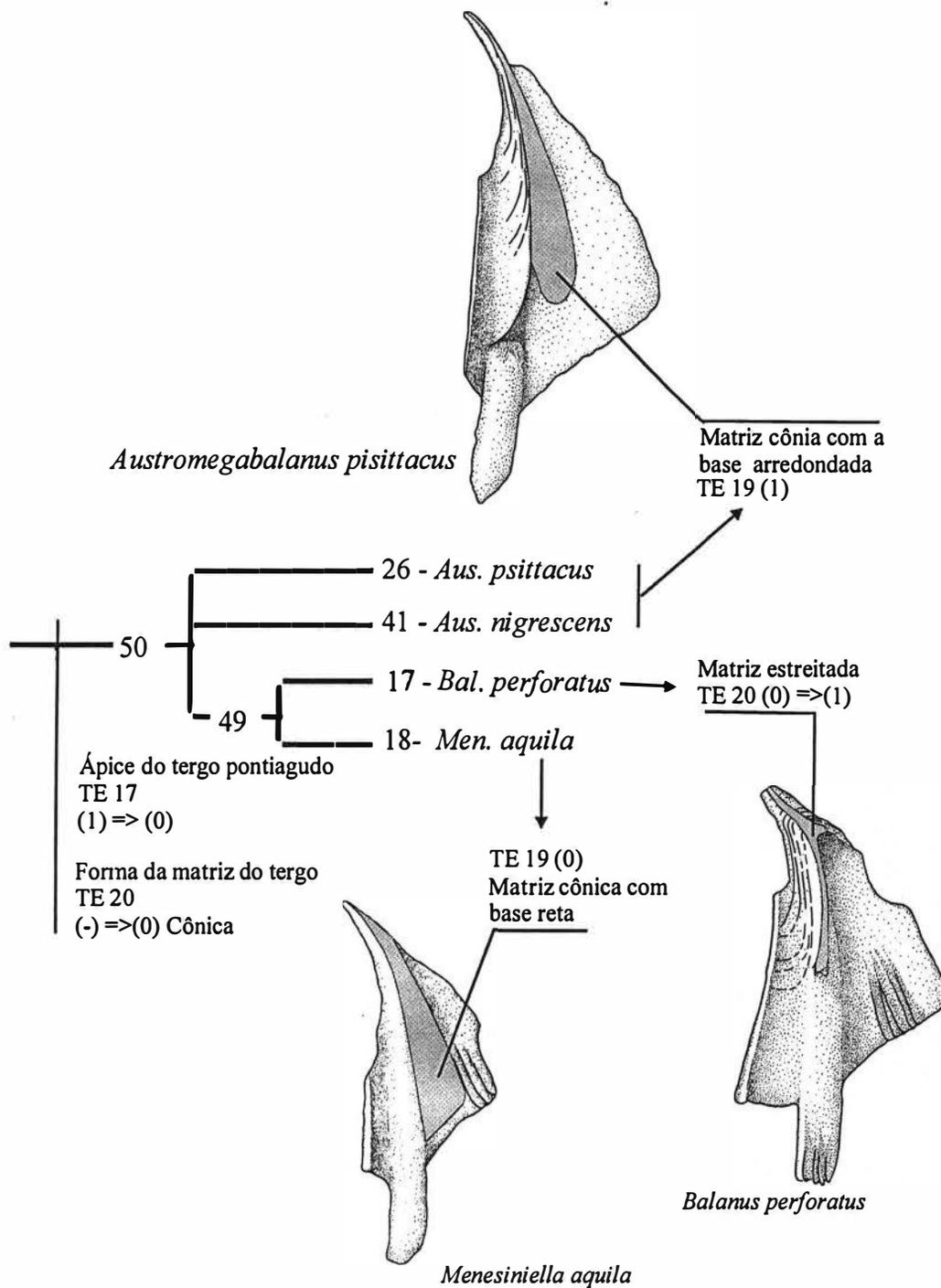


Figura 40. Otimização dos caracteres, forma do ápice do tergo [TE 17], forma da matriz [TE 20] e forma base da matriz com formato cônico [TE 19] no extrato do cladograma de consenso estrito.

4.2.5 - Apêndices

- Cerdas da segunda maxila

A segunda maxila possui cerdas que apresentam um padrão característico de variação na extremidade distal. Os dois táxons da superfamília Tetracloidea (*Bathylasma hirsutum* e *Hexelasma americanum*) apresentaram na superfície distal da segunda maxila, somente cerdas pinadas [MAL 4(0)], enquanto que os táxons de Balanoidea apresentaram cerdas lisas na extremidade distal e as cerdas pinadas dispostas na porção basal [MAL 4(1)]. As cerdas simples foram descritas por Høeg *et al.* (1994) como “*smooth acuminate (simple) setae*”. A presença de cerdas lisas e afiladas no lobo distal da segunda maxila é derivado em relação a condição plesiomórfica observada nas duas espécies de Tetracloidea. Desta forma, é proposto que as cerdas lisas presentes no lobo distal da segunda maxila tenham se originado a partir de cerdas pinadas.

As cerdas lisas apresentaram em um grupo de espécies um alargamento na extremidade distal bastante característico, sendo aqui descrito pela primeira vez. Henry & McLaughlin (1975:25), no estudo sobre o Complexo *Balanus amphitrite*, parecem ter observado as cerdas modificadas aqui descritas, comentando que algumas espécies possuem cerdas com extremidades modificadas (dobradas) no lobo superior (“*some have setae with modified tips (bent) on the upper lobe*”). Entretanto as autoras não forneceram outra descrição desta estrutura, ficando assim limitada à parte introdutória de seu trabalho. As cerdas com extremidades modificadas na segunda maxila podem ser uma variação das cerdas simples e afiladas, pois são localizadas na mesma posição na segunda maxila, na região anterodistal do lobo distal. É possível observar uma transição gradual em direção a porção basal para as cerdas simples e afiladas. Todos os três estados de cerdas modificadas, envolvem o aparecimento de pregas sub-terminais. Tanto o fato das cerdas ocorrerem em uma mesma

posição na segunda maxila, como apresentarem semelhanças morfológicas indicam a homologia das cerdas modificadas.

Ao analisar a otimização dos caracteres no cladograma de consenso estrito (Figura 41), observou-se que as cerdas modificadas [MAL 3 (1)] ficaram restritas às espécies que compõem o clado do nó 64 (complexo *Balanus amphitrite*, *Fistulobalanus* e *Tetrabalanus*), confirmando a relação de homologia. Pela posição derivada no cladograma de consenso estrito das cerdas modificadas, é proposto que as cerdas modificadas com um alargamento sub-terminal tenham evoluído a partir de cerdas simples e afiladas. A baixa resolução obtida para os clado dos nós 64, 59 e 62, com politomias presentes em vários níveis, impediu a elaboração de uma proposta de evolução para as cerdas modificadas da segunda maxila [MAL 1 (0)(1)(2)].

Tabela XXIII. Extrato da Tabela VIII, indicando a transformação do caráter [MAL 1], [MAL 3] e [MAL 4].

Caráter	Mudança
MAL 1	nó_63 0 => 2 nó_62 nó_60 2 => 1 <i>F. citerosun</i> nó_62 2 => 1 <i>B. inexpectatus</i>
MAL 3	nó_65 0 => 1 nó_64
MAL 4	nó_80 0 => 1 nó_79

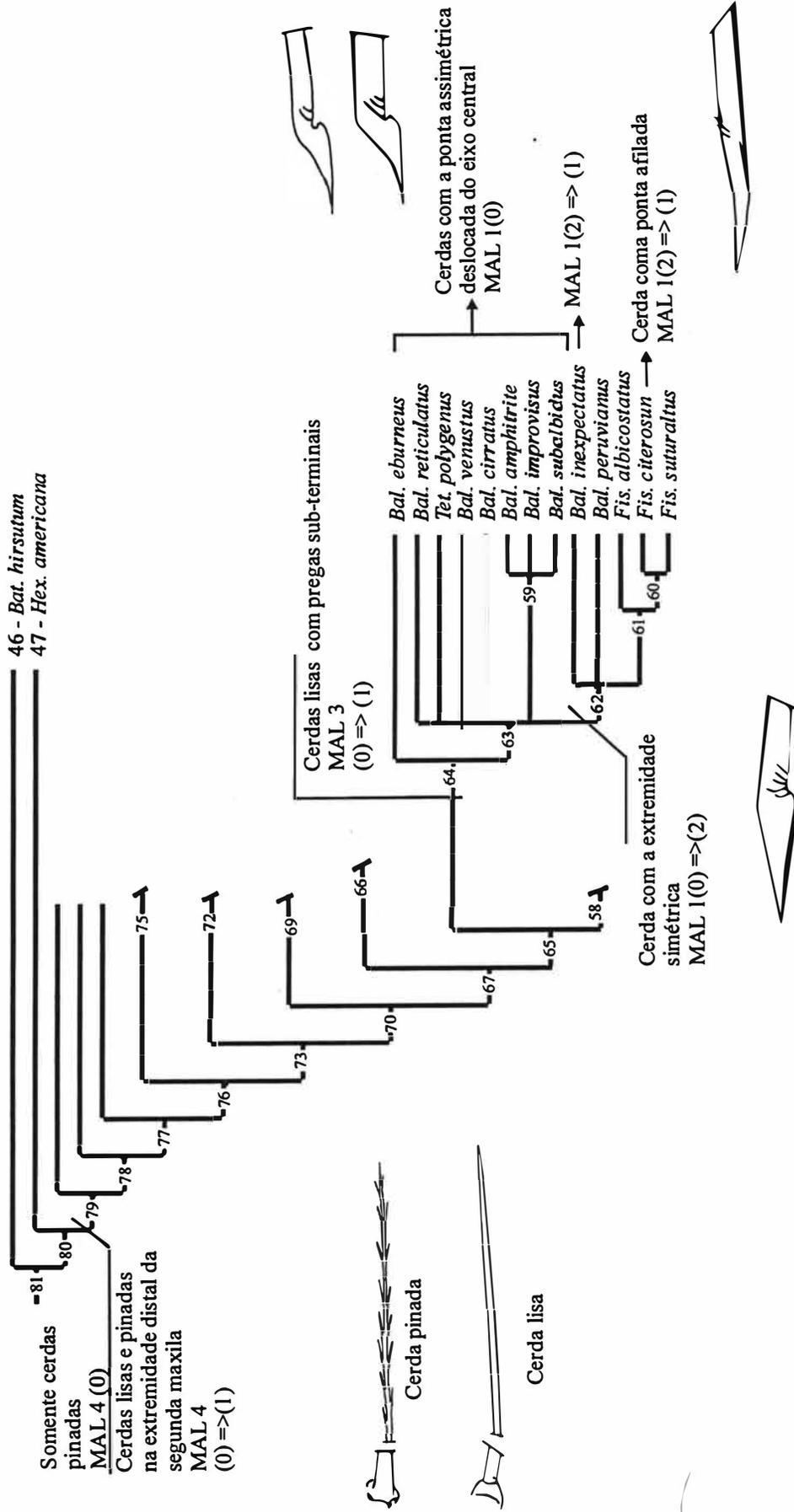


Figura 41. Otimização dos caracteres da segunda maxila, cerdas lisas da margem superior distal [MAL 3], extremidade das cerdas [MAL 1] e cerdas presentes na extremidade distal [MAL 4] no cladograma de consenso estrito.

- Cerdas do Cirro III

O cirro III está coberto por diferentes tipos de cerdas, sendo que as cerdas pinadas e pectinadas, são as mais comumente encontradas entre as espécies estudadas. Cerdas complexas, cerdas pinadas com projeções alongadas e cerdas com projeções triangulares foram observadas em diferentes clados.

As cerdas complexas [CI 29(1)] são exclusivas do nó 62, que é formado pelas espécies de *Fistulobalanus*, além de *Balanus inexpectatus* e *Balanus peruvianus*. As cerdas foram codificadas em dois tipos básicos: denticulada e bi/multifurcada. De acordo com a otimização do caráter, tipo de cerda complexa [CI 17] a cerda denticulada é derivada da cerda bi/multifurcada (Figura 42). Esta proposta pode ser modificada a partir da descrição das cerdas em outras espécies de *Fistulobalanus*. Henry & McLaughlin (1975: 122) descreveram cerdas complexas bidenticuladas em *Balanus inexpectatus* (“*Denticulate setae with short apical ends and single or double row of 15 –20 small teeth*”). Sua descrição aliada a figura das cerdas, indica uma forma distinta de cerdas denticuladas quando comparada as cerdas de *Fistulobalanus albicostatus*. Neste trabalho, não foram observadas as cerdas descritas por Henry & McLaughlin (*op. cit.*) e desta forma este estado não foi incluído na análise de parcimônia.

A cerda pectinada foi o único tipo de cerda encontrado em todas as espécies que apresentam cerdas complexas (Henry, 1973 e Henry & McLaughlin, 1975), mas também foi observada em diferentes espécies de outros gêneros e grupos. As cerdas pectinadas são observadas entre as cerdas denticuladas de *Fistulobalanus albicostatus* e entre as cerdas bifurcadas e multifurcadas de *Fistulobalanus citerosum*. Estas observações indicam que as cerdas complexas tenham se originado a partir de cerdas pectinadas.

As cerdas com pínulas alongadas [CI 31] foram observadas exclusivamente no clado formado pelas espécies *Balanus glandula*, *Balanus crenatus*, *Balanus rostratus* e *Balanus balanus* (nó 69), além de *Balanus laevis nitidus*. A partir da otimização do carácter [CI 31] (Figura 42), foi proposto que as cerdas com pínulas alongadas são derivadas das cerdas pinadas. As cerdas encontradas em *Balanus laevis nitidus* não devem ser homólogas as cerdas do clado do nó 69.

As cerdas com projeções laterais triangulares são exclusivas das espécies do clado do 55, com exceção das espécies *Austromegabalanus psittacus*, *Menesiniella aquila* e *Balanus perforatus*. As cerdas são cobertas na metade superior com espinhos com uma base larga e podem ter seu número reduzido podendo chegar à cerdas quase lisas. Estas cerdas são semelhantes à cerda foliada (“*foliate setae*”) descrita por Høeg *et al.* (1994).

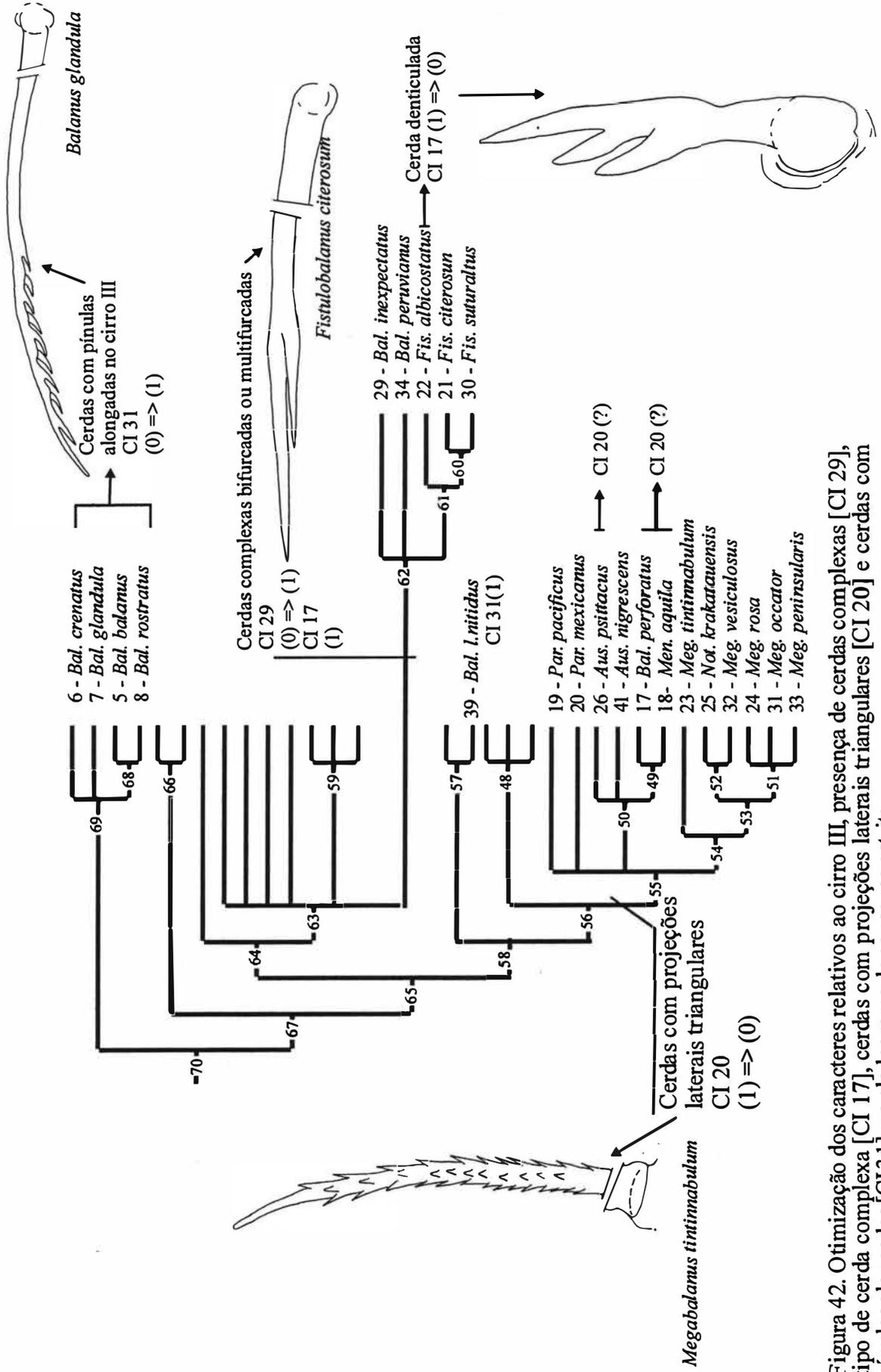


Figura 42. Otimização dos caracteres relativos ao cirro III, presença de cerdas complexas [CI 29], tipo de cerda complexa [CI 17], cerdas com projeções laterais triangulares [CI 20] e cerdas com pinulas alongadas [CI 31], no cladograma de consenso estrito.

5. CONCLUSÕES

5.1. RELAÇÕES FILOGENÉTICAS E PROPOSTAS TAXONÔMICAS

A partir da discussão a respeito das relações filogenéticas dos grupos estudados algumas conclusões foram formuladas:

- A família Balanidae é monofilética se *striatobalanus* for incluído nela.
- O gênero *Balanus* é polifilético.
- *Balanus balanus*, *Balanus crenatus*, *Balanus glandula* e *Balanus rostratus* formam um grupo monofilético.
- *Balanus spongicola* e *Balanus trigonus* formam um grupo monofilético.
- O complexo *Balanus amphitrite* (sensu Newman & Ross, 1976), os gêneros *Tetrabalanus* e *Fistulobalanus* formaram um grupo monofilético (suporte de ramo =2).
- *Fistulobalanus*, *Balanus peruvianus* e *Balanus inexpectatus* formam um grupo monofilético
- Concavinae, Megabalaninae, *Balanus perforatus*, *Balanus laevis* e *Striatobalanus* formaram um grupo monofilético.
- O gênero *Striatobalanus*, formou um grupo monofilético consistente (suporte de ramo = 2) junto com os representantes de Concavinae e Megabalaninae. É sugerido que *Striatobalanus* seja transferido para Balanidae.
- Embora Concavinae e Megabalaninae formem um clado monofilético (suporte de ramo = 2) as duas subfamílias devem sofrer uma revisão de forma a estabelecer grupos monofiléticos.
- Megabalaninae deve ser restringido aos gêneros *Megabalanus* e *Notomegabalanus*.
- *Austromegabalanus*, *Balanus perforatus* e *Menesiniella aquila* formam um grupo monofilético.
- *Austromegabalanus nigrescens* deve ser retirado do gênero *Austromegabalanus* que deve ser restringido às espécies que possuem uma crista única na face interna do

adutor. O posicionamento de *Austromegabalanus* deve ser feito a partir de uma revisão dos táxons que compõem o clado.

- Pyrgomatidae é indicado como grupo irmão de Balanidae.
- Foi constatada a monofilia do clado formado pelas três espécies de Pyrgomatidae (suporte de ramo = 5) devendo servir como indicador da monofilia da família Pyrgomatidae.

5.2. EVOLUÇÃO DE CARATER

- A base calcária tubular é uma estrutura derivada da base sólida, presente exclusivamente em Balanidae, podendo estar relacionada a base calcária sulcada encontrada entre os Pyrgomatinae.
- A base vesicular é uma estrutura derivada, da base tubular presente nos Balanidae.
- A redução do número de placas observado em Pyrgomatinae e *Tetrabalanus* são transformações derivadas da testa com seis placas e ocorreram independentemente nestes dois grupos.
- As estruturas da borda de sutura do rádio, apresentam as transformações ocorrendo de uma estrutura basal, formada por uma borda lisa sem septos em direção às estruturas derivadas formadas por septos desenvolvidos com dentículos laterais.
- A margem lateral da bainha projetada e a crista longitudinal da superfície articular das placas parietais são estruturas derivadas em relação à margem simples e sem crista longitudinal.
- As placas parietais são formadas por estruturas distintas. Entre elas, a parede sólida é a estrutura mais basal. A parede perfurada, presente nos Pyrgomatidae, é um estado intermediário entre a parede sólida e a parede tubular característica dos Balanidae.
- A posição derivada da estrutura de parede sólida com costelas de *Striatobalanus*, indica

a homologia entre este tipo de parede e a parede tubular típica dos Balanidae.

- As placas parietais tubulóides de *Semibalanus balanoides* não são homólogas as placas parietais tubulares presente no Balanidae.
- É proposto que as duas formas de tubos subsidiários das placas parietais sejam formadas por dois processos evolutivos distintos, ambos derivados da parede tubular simples.
- As estruturas derivadas responsáveis pela formação de sulcos longitudinais do escudo foram observadas em clados distintos originadas de escudos simples, não indicando a homologia entre os diferentes tipos de sulcos longitudinais.
- As três estruturas que formam dobras na superfície externa do escudo foram consideradas homoplásticas e derivadas independentemente do escudo que apresenta uma superfície contínua.
- A crista do músculo adutor do escudo é plesiomórfica para os Balanidae. A crista que apresenta a margem basal contínua com a base do escudo é uma estrutura derivada, presente nos Pyrgomatidae, da mesma forma que a crista do adutor contínua com a crista articular é uma sinapomorfia das espécies de *Austromegabalanus* (exceto *Austromegabalanus nigrescens*).
- A crista do músculo adutor lateral é uma estrutura homóloga pois esta presente em um grupo monofilético de espécies
- A presença de cristas para a inserção do músculo depressor do tergo é plesiomórfica para os Balanoidea. A ausência das cristas é uma característica derivada, presente em alguns Archaeobalanidae. Cristas pouco desenvolvidas são estruturas derivadas encontradas entre os Concavinae, Megabalaninae e *Balanus perforatus*.
- A projeção pontiaguda do tergo é considerada uma estrutura homóloga por estar restrita a um grupo de espécies (*Austromegabalanus psittacus*, *Austromegabalanus nigrescens*, *Balanus perforatus* e *Menesiniella aquila*) que formaram um clado monofilético.

A forma e a cor da matriz que compõe a projeção pontiaguda, apresentam variações que devem ser comparadas com um número maior de representantes dos táxons em questão.

- As cerdas lisas presentes na extremidade distal segunda maxila são derivadas das cerdas pinadas. As cerdas lisas com um alargamento sub-terminal evoluíram a partir de cerdas lisas e afiladas. Não foi possível, com a resolução obtida, fornecer uma proposta de evolução para os diferentes tipos de cerdas modificadas.
- O uso do termo cerdas complexas do cirro III deve ser limitado para as cerdas bidenticuladas e bi-multifurcadas. É proposto que as cerdas complexas sejam derivadas das cerdas pectinadas.

6. BIBLIOGRAFIA

- ANDERSON, D. T., 1994. **Barnacles structure, function, development and evolution.** Chapman & Hall, London, 357p.
- ANDERSON D. T. & A. J. SOUTHWARD, 1987. Cirral activity of barnacles: 135-174. *In* A. J. SOUTHWARD (ed). **Barnacle Biology**, A. A. Balkema, Rotterdam, 443p.
- BALUK, W. & A. RADWANSK, 1967. *Pyrgomina* gen. n., an aberrant cirriped and its Pliocene and recent representatives. **Bull. Acad. Polonaise Sci. ser. biol.**, **15**(11): 691-695.
- BARNES, H. & W. KLEPAL, 1971. The structure of the pedicel of the penis in cirripedes and its relation to other taxonomic characters. **J. exp. mar. Biol. Ecol.**, **7**: 71-94.
- BOURGET, E., 1977. Shell structure in sessile barnacles. **Naturalist Can.**, **104**(4): 281-232.
- BREMER, K., 1988. The limits of amino acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. **Evolution**, **42**: 795-803.
- BREMER, K., 1994. Branch support and tree stability. **Cladistics**, **10**: 295-304.
- BUCKERIDGE, J. S., 1995. Phylogeny and biogeography of the primitive Sessilia and a consideration of a Tethyan origin for the group. **Crust. Issues**, **10**: 255-267.
- CHOI, K. H.; ANDERSON, D. C. & C. H. KIM, 1992. Larval development of the megabalanine balanomorph *Megabalanus rosa* (Pilsbry) (Cirripedia, Balanidae). **Proc. Linn. Soc. N. S. W.**, **113**: 175-184.
- CORNWALL, I. E., 1941. A new genus and species of barnacle from Ecuador. **Univ. So. California Publ., A. Hancock Pacific Exped.**, **5**(5): 227-230.
- DAVADIE, C., 1963. Etudes de balanes d'Europe et d'Afrique. Systematique et structures des balanes fossiles d'Europe et d'Afrique. **Ed. Centre Natl. Rech. Sci. (C. N. R. S.)**, 146p.
- DARWIN, C., 1851a. A monograph on the class Cirripedia, with figures of all species. The Lepadidae or pedunculate cirripedes. **Ray. Soc. London**, 400p.
- DARWIN, C., 1851b. A monograph on the fossil Lepadidae, pedunculate cirripedes of Great Britain. **Palaentogr. Soc. London**, 99p.
- DARWIN, C., 1854a. A monograph of the fossil Balanidae and Verrucidae of Great Britain. **Palaeontogr. Soc. London**, 44p.
- DARWIN, C. 1854b. A monograph of the sub class Cirripedia with figures of all species. The balanidae, the Verrucidae, etc. **Ray Soc. London**, 684p.
- EGAN, E. A. & D. T. ANDERSON, 1987. Larval development of the megabalanine Balanomorph *Austromegabalanus nigrescens* (Lamarck) (Cirripedia, Balanidae). **Aust. J. mar. fresw. res.**, **38**: 511-522.
- FERRAREZZI H. & A. C. MARQUES, 1997. Cap. 13, Análise cladística numérica e recursos computacionais, 163-186. *In* **Elementos básicos de sistemática filogenética**,

- Amorim D. S., 1997. 2ª edição, Editora Holos, 267 p.
- FOREY, P. L.; HUMPHRIES, C. J.; KITCHING, I. L.; SCOTLAND, R. W.; SIEBERT, D. J. & D. M. WILLIAMS, 1992. **Cladistics a practical course in systematics**. Oxford University Press, Oxford, 191p..
- GLENNER, H.; GRYGIER, M. J.; HOEG, J. T.; JENSEN, P. G. & F. R. SCHRAM, 1995. Cladistic analysis of the Cirripedia Thoracica. **Zool. J. Linn. Soc.**, **114**: 365-404.
- GRAY, J. E., 1825. A synopsis of the genera of Cirripedes arranged in a natural families, with a description of some new species. **Ann. Philos. n.s.**, **10**(2): 97-107.
- GRUVEL, J. A., 1905. **Monographie des Cirrièpedes au Thecostracés**. Masson et Cie, Paris 427p..
- HEALY, J. M. & D. T. ANDERSON, 1990. Sperm ultrastructure in the cirripedia and its phylogenetic significance. **Records of the Australian Museum**, **42**: 1-26.
- HENNIG, W. 1950. **Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen systematik**. Deutsche Zentral Verlag.
- HENRY, D. P., 1973. Descriptions of four new species of the *Balanus amphitrite* complex (Cirripedia, Thoracica). **Bull. Mar. Sci.**, **23**(4): 964-1001.
- HENRY D. P. & P. A. MCLAUGHLIN, 1975. The barnacles of the *Balanus amphitrite* complex (Cirripedia, Thoracica). **Zool. Verh.**, **141**: 1-254.
- HENRY D. P. & P. A. MCLAUGHLIN, 1986. The recent species of *Megabalanus* (Cirripedia, Balanomorpha) with special emphasis on *Balanus tintinnabulum* (Linnaeus) sensu lato. **Zool. Verh.**, **235**: 1-69.
- HIRO, F., 1938. Studies on animals inhabiting reef corals. II Cirripedes of the genera *Creusia* and *Pyrgoma*. **Palao Trop. Biol. Atat. Studies**, **3**: 391-417.
- HOLTHUIS, L. B. & E. SILVERTSEN, 1967. The Crustacea Decapoda, Mysidacea and Cirripedia of the Tristan da Cunha Archipelago with a revision of the "Frontalis" subgroup of the genus *Jasus*. **Res. Norw. Sci. Exped. Tristan da Cunha 1937-1938**, **52**, 55p.
- HØEG, J. T., E. S. KARNICK & A. FRØLANDER, 1994. Scanning electron microscopy of mouth appendages in six species of barnacles (Crustacea Cirripedia Thoracica). **Acta Zoologica**, **75**(4): 337-357.
- HOEK, P. P., 1883. Report on the cirripedia collected by H. M. S. CHALLENGER during the years 1873-1876. **Rep. Sci. Res. Voyage H. M. S. CHALLENGER**, **Zool.**, **8**(25): 1-169.
- HOEK, P.P., 1907. Cirripedia. *In* Resultats Voyage S. Y. BELGICA, 1897-1899. **Rapp. Sci. Zool. Anvers**, pp 3-9.
- HOEK, P. P. C., 1913. The Cirripedia of the Siboga-Expedition, B : Cirripedia sessilia. **Siboga -Exped. Monogr.**, **31b**: 129-275.

- KARANDE, A. A. & M. UDHAYAKUMAR, 1989. Shell structure and shell strenght in cirripedes. **Proc. Indian Acad. Sci. (Anim. Sci.)**, **98** (4): 223-231.
- KORN, O. M., 1995. Naupliar evidence for cirripede taxonomy and phyogeny. **Crust. Issues**, **10**: 87-121.
- KRUGER, P., 1940. Cirripedia. *In*, **Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs**, Bd. 5, Crustacea Abt. 1, Buch 3, Teil III:1-560. Leipzig.
- LEACH, W. E., 1817. Distribution systematique de la class Cirripède. **J. Phys. Chim. Hist. Nat.**, **85**: 67-69.
- LEVINTON, J. S., 1995. **Marine biology function, biodiversity, ecology**. Oxford University Press, Oxford, 420 p.
- MADDISON, W. P. & D. R. MADDISON, 1992. **MacClade: Analisis of Phylogeny and Character Evolution, version 3.0**. Sinauer Associates, Sunderland Massachusetts.
- MARGUSH, T. & F. R. MCMORRIS, 1981. Consensus n-tree. **Bull. Math. Biol.**, **43**: 239-244.
- NEWMAN, W. A., 1979 a. Californian transition zone: Significance of short-range endemics: 399-416. Gray, J. & A. J. Boucot (eds.). **Historical biogeography, plate tectonics, and the changing environment**, Oregon State Univ. Press, Oregon.
- NEWMAN, W. A., 1979 b. On The biogeography of Balanomorph barnacles of the southern ocean including new balanid taxa. Proc. Internl. Symp. Marine Biogeogr. & Evol. in the Southn. Hemisph. Auckland, New Zealand, July, 1978. **New Zeland Dept. Sci. Indust. Res. Inf. Series**, **137**(1): 279-306.
- NEWMAN, W. A., 1982. A review of extant taxa of the "group of *Balanus concavus*" (Cirripedia, Thoracica) and a proposal for genus-group ranks. **Crustaceana**, **43** (1):25-36.
- NEWMAN, W. A., 1991. Origins of southern hemisfere endemism, specially among marine Crustacea. **Mem. Queensland Mus.**, **31**: 51-76.
- NEWMAN, W. A., 1992. Biotic cognats os eastern boundary conditions in the Pacific and Atlantic: relicts of Thetys and climate change. **Proc. San Diego Soc. Nat. Hist.**, **16**: 1-7.
- NEWMAN, W. A., 1996. Sous-Classe des Cirripèdes (Cirripedia Burmeister, 1834) Super-Ordres des Thoraciques et des Acrothoraciques (Thoracica Darwin, 1854 – Acrothoracica Gruvel, 1905). *In*: Forest, J. (Ed.). **Traité de Zoologie. Anatomie, systématique, biologie**, **7**(2): 453-540. Masson, Paris.
- NEWMAN, W. A. & B. A. FOSTER, 1988. Southern hemisfere endemism among the barnacle: explained in part by extinction of nortern members of amphotropical taxa? **Bull. Mar. Sci.**, **41**: 361-377.
- NEWMAN, W. A. & A. ROSS, 1971. Antarctic Cirripedia. **Antarct. Res. Ser.**, **14**: 1-257.

- NEWMAN W. A. & A. ROSS, 1976. Revision of the Balanomorph barnacle; including a catalogue of the species. **M. S. Diego Soc. nat. Hist.**, 9: 1-108.
- NEWMAN, W. A.; ZULLO, V. A. & W. A. WAINWRIGHT, 1967. A critique on recent concepts of growth in Balanomorpha (Cirripedia, Thoracica). **Crustaceana**, 12 (2): 167-178.
- NEWMAN, W. A.; ZULLO, V. A. & T. H. WITHERS, 1969. Cirripedia. *In*, Moore, R. C. (ed.), **Treatise on invertebrate Paleontology Part R. Artropoda**, 4(1): R206-R295, **Geol. Soc. Am.**, Univ. Kansas.
- NILSON-CANTEL, C. A., 1921. Cirripeden-Studien. Zur Kenntnis der Biologie, Anatomie und Systematik dieser Gruppe. **Zool. Bidrag.**, 7:75-395.
- NIXON, K.C. & J. M. CARPENTER, 1993. On outgroups. **Cladistics**, 9: 413-426.
- PATTERSON, C., 1982. Morphological characters and homology. P.21-74. *in*: Joysey, K. A. & A. E. Friday (ed). **Problems of phylogenetic reconstruction**, Academic Press, London.
- PILSBRY, H. A., 1907. The barnacles (Cirripedia) contained in the collections of the U.S. National Museum. **Bull. U.S. Natl. Mus.**, 60:1-122.
- PILSBRY, H. A., 1909. Report on barnacles of Peru, collected by Dr. R. E. Coker and others. **Proc. U. S. Natl. Mus.**, 37(1700): 63-64.
- PILSBRY, H. A., 1916. The sessile barnacles (Cirripedia) contained in the collections of the U. S. National Museum; including a monograph of the American species. **Bull. U.S. Natl. Mus.**, 93:1-366.
- PINNA, M. C. C. de, 1991. Concepts and tests of homology in the cladistics paradigm. **Cladistics**, 7: 367-394.
- PITOMBO, F. B., 1999. Comparative morphology of the Balanidae (Cirripedia): A primer to a phylogenetic analysis:151-171. *In* **Crustacean and the biodiversity crisis: Proceedings of the Fouth International Crustacean Congress, 1998**. Frederik R. Schran & J. C. Von Valpel (eds.), Brill, Leiden, 102lp.
- RIEPEL, O. C., 1988. **Fundamentals of comparative biology**. Birkhauser Verlag, Basel. 202p.
- ROSS, A., 1964. Cirripedia from the Yorktown formation (Miocene) of Virginia. **Jorn. Palaentol.**, 38: 483-401.
- ROSS, A. & W. A. NEWMAN, 1967. Eocene Balanidae of Florida, including a new genus and species with a unique plan of "Turtle barnacle" organization. **Am. Mus Novitates**, 2288:1-21.
- ROOS, A. & W. A. NEWMAN, 1973. Revision of the coral-inhabiting barnacles (Cirripedia: Balanidae). **Trans. San Diego Soc. Nat. Hist.**, 17(12):137-174.
- ROOS, A. & W. A. NEWMAN, 1996. Unique experiment in four-platedness by a Miocene Barnacle (Cirripedia: Balanidae) That Darwin considered improbable. **Journ. Crust.**

- Biol.**, 16(4): 663-668.
- SCHRAN, F. R. & J. T. HØEG, 1995. New Frontiers in Barnacle Evolution. **Crust. issues**, 10: 297-312.
- SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF, 1981. Taxonomic congruence in the Leptopodomorpha reexamined. **Sys. Zool.**, 30: 309-325.
- SWOFFORD, D. L., 1993. PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony, version 3.1 computer program distributed by the Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.
- UTINOMI, H., 1967. Comments on some new and already known cirripeds with eended diagnosis, with special reference to the paxial structure. **Publ. Seto. Mar. Biol. Lab.**, 15(3): 199-237.
- UTINOMI, H., 1968. Pelagic, shelf and shallow water Cirripedia from the Indo-West Pacific. **Vidd. Med. fra. dansk. Natur. Foren.**, 131:161-186.
- WHITTLESEY, K. E., 1998. **The paleobiology, paleoecology, and stratigraphic significance of *Tamiosoma gregaria* in the Pancho Rico formation, Salinas Valley, California.** Thesis, Geological Science, University of Southern California. 218pp.
- WITHERS, T. H., 1953. **Catalogue of fossil Cirripedia, Tertiary.** Vol.3, Brit. Mus. (Nat. Hist.). 396p.
- WILEY, E. O., 1981. **Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics.** John Wiley & Sons, New York, 439p.
- YAMAGUCHI, T., 1977a. Taxonomic studies on some fossil and recent Japanese balanoides (part I). **Trans. Proc. Palaeontol. Soc. Jap.. n.s.** 107: 135-160.
- YAMAGUCHI, T., 1977b. Taxonomic studies on some fossil and recent Japanese balanoides (part II). **Trans. Proc. Palaeontol. Soc. Jap.. n.s.** 108: 161-201.
- YAMAGUCHI, T., 1980. A new species belonging to the *Balanus amphitrite* Darwin group (Cirripedia, Balanomorpha) from the late pleistocene of Japan; an example of peripheral speciation. **Journ. Palaeontol.**, 54 (5): 1084-1101.
- YOUNG, P. S., 1999. Subclasse Cirripedia (cracas): 24-53. *In* Buckup, L & G. Bond-Bukup (eds). **Os crustáceos do Rio Grande do Sul.** Editora da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 503p.
- ZULLO, V. A., 1963. **A classification and phylogeny of the Balanomorpha (Cirripedia).** Ph. D. thesis, University of California.
- ZULLO, V. A., 1984. New genera and species of balanoid barnacles from the Oligocene and Miocene of North Carolina. **Journ. Palaeontol.**, 58 (5): 1312-1338, 7 figs.0.
- ZULLO, V. A., 1992. Revision of the balanoid barnacle genus *Concavus* Newman, 1982, with a description of a new subfamily, two new genera, and eight new species. **Journ. Palaeontol.**, 66 (6): 1-46.

APÊNDICE I

Lista dos espécimens utilizados, indicando o local e data e coletor, determinador e data de determinação. MNRJ = Coleção de Crustácea do Museu Nacional do Rio de Janeiro; N° FP = código provisório do espécime dissecado de um mesmo lote.

Lote	Espécie	Local de coleta	Data e coletor	Determinador	N° FP
MNRJ 1976	<i>Balanus amphitrite</i>	Ilha da Boa viagem, Niterói, Baía de Guanabara, RJ, Brasil	24-VII-1987, I. N. S. Brum	I. N. S. Brum, 1987	FP003
MNRJ 13852	<i>Balanus amphitrite</i>	La Paz, Baixa Califórnia sul, México	29-II-1996, F. B. Pitombo	F. B. Pitombo, 20-IV-1996	FP028
MNRJ 13850	<i>Balanus amphitrite</i>	Praia de Balandra, La Paz, Baixa Califórnia sul, México	28-II-1996, F. B. Pitombo	F. B. Pitombo, 10-X-1996	FP035 FP033 FP034
MNRJ 13853	<i>Balanus amphitrite</i>	Prancak, Ilha de Bali, Indonésia	17-II-1997, F. B. Pitombo	F. B. Pitombo	FP052 FP053 FP037
MNRJ 4760	<i>Balanus balanus</i>	Pier na praia de Itacuruçá, Itacuruçá, RJ, Brasil	31-VII-1996, F. B. Pitombo & P. S. Meneguete	F. B. Pitombo, 1996	FP021
MNRJ 13839	<i>Balanus cirratus</i>	7° 53' 3" Este 54° 8' 52" Oeste - Helgoland, Mar do Norte	08-V-1985, F. Y. Senderberg	P. S. Young, 21-X-1993	FP097
MMNRJ 13841	<i>Balanus crenatus</i>	"Kurui Bay, Headland", W.A., Austrália		D. Beach, 19-IX-1969	FP061 FP72
MNRJ 2096	<i>Balanus eburneus</i>	"Monterey Bay", Califórnia, EUA		I. N. S. Brum, 1987	FP001
MNRJ 1952	<i>Balanus eburneus</i>	Manguezal, Magé, Baía de Guanabara, RJ, Brasil	27-X-1987, I. N. S. Brum	I. N. S. Brum, 1987	FP005
MNRJ 2096	<i>Balanus eburneus</i>	Ilha do Governador, Rio de Janeiro, Baía de Guanabara, RJ, Brasil	27-X-1987, I. N. S. Brum	F. B. Pitombo	FP029
MNRJ 2225	<i>Balanus glandula</i>	Ponta Rio Mar, São Carlos, Panamá	30-VI-1996, F. B. Pitombo	P. S. Young, 10-I-1996	FP017
MNRJ 2086	<i>Balanus improvisus</i>	"Golfo Nuevo, P ^{as} Piramides", Chubut, Argentina	22-IX-1989, R. Capitoli	I. N. S. Brum, 1988	FP008
MNRJ 3256	<i>Balanus improvisus</i>	Ilha do Governador, Rio de Janeiro, Baía de Guanabara, RJ, Brasil	16-V-1988, I. N. S. Brum	P. S. Young, 15-02-1992	FP041 FP042 FP043
		24° 19' 6" S 44° 40' 6" W - 134 metros	10 -VII-1987, N. O. Besnard		

MNRJ 1861	<i>Balanus improvisus</i>	Ilha do Governado, Baía de Guanabara, RJ, Brasil	VII-1961, G. P. Oliveira	I. N. S. B.	FP044
MNRJ 14002	<i>Balanus inexpectatus</i>	"Manglar Zatecas", Baja Califórnia sul, México	18-II-1996, Liza Gomes D'Aglio		FP027
MNRJ 11099	<i>Balanus inexpectatus</i>	Norte da praia de San Felipe "O", Golfo da Califórnia, Baja Califórnia, México	2-III-1952, L. O. Miles	V. Zullo	FP074
MNRJ 4168	<i>Balanus laevis laevis</i>	Canal de Beagle, Ushuaia, Terra do Fogo, Argentina	03-01-1994, S. Casaccia Vas	P. S. Young, 27-IV-1993	FP022
MNRJ 13834	<i>Balanus laevis laevis</i>	Baía Ensenada, Ushuaia, Argentina	22-X-1998, J. Calgagno	P. S. Young	FP077
MNRJ 13857	<i>Balanus laevis nitidus</i>	Pisco, Peru	19-X-1999, F. B. Pitombo	F. B. Pitombo, XII-1999	FP094
MNRJ 2257	<i>Balanus laevis nitidus</i>	Chala, Peru	13-X-1999, F. B. Pitombo	F. B. Pitombo, XII-1999	FP095
MNRJ 2271	<i>Balanus nubilus</i>	Venice, Califórnia, EUA	8-II-1985, Pacific Biomarine	Det. P. S. Young, 26-06-1985	FP060
MNRJ 13854	<i>Balanus perforatus</i>	Mediterrâneo		Y. Achituv, 1987	FP058
MNRJ 13854	<i>Balanus perforatus</i>	"Ile de Bréhat", Bretanha, França	6-VIII-1998, F. B. Pitombo	F. B. Pitombo, IX-1998	FP081 FP084 FP085
MNRJ 13837	<i>Balanus peruvianus</i>	Canal do Panama, próximo a eclusa Miraflores, Panamá, lado Pacífico	1-VII-1996, F. B. Pitombo	F. B. Pitombo, VI-1999	FP031 FP079 FP014
MNRJ 13851	<i>Balanus reticulatus</i>	Corôa de Pedra, Baía de Todos os Santos, BA, Brasil			
MNRJ 11109	<i>Balanus reticulatus</i>	Penganbanigan, SW da Ilha de Bali, Indonésia	17-II-1997, F. B. Pitombo	F. B. Pitombo, VI-1997	FP048
MNRJ 2847	<i>Balanus rostratus</i>	"Asamuchi, Matsu Bay", Japão		T. Yamaguchi, VI-1997	FP067
MNRJ 2847	<i>Balanus spongicola</i>	Recife de Popa Verde, Abrolhos, BA, Brasil	12-VII-1993		FP010 FP012
	<i>Balanus spongicola</i>	"Golgo Nuevo, Chubut, Cracker point", Argentina. stn. 19181a	3-II-1961, Calypso - Amérique du Sud 1961-1962	F. B. Pitombo, 19-VII-1999	FP80

MNRJ 2215	<i>Balanus subalbiatus</i>	Estuário do Rio Paraíba do Norte, Cabedelo, PB		FP016
MNRJ 7161	<i>Balanus suturaltus</i>	"Urias lagoon", Mazatlan, México	26-IV-1994, M. E. Hendricky	FP75
MNRJ 2494	<i>Balanus trigonus</i>	Ilha Grande dos Porcos, Baía de Angra dos Reis, RJ, Brasil		FP007
	<i>Balanus trigonus</i>	"Los islotes, I. Espiritu Santu", Baixa Califórnia sul, México	29-II-1996, F. B. Pitombo	FP032
MNRJ 2998	<i>Balanus venustus</i>	23° 49' 0" S - 40° 23' 4" W	20-X-1992, N. O. Prof. Besnard	FP009 FP013
	<i>Balanus venustus</i>	Ilha de São Sebastião, SP, Brasil	27-IX-1996, F. B. Pitombo	FP039
MNRJ 11301	<i>Tetrabalanus polygenus</i>	Canal do Panamá, prox. eclusa Miraflores, Panamá, lado Pacífico	1-VII-1996, F. B. Pitombo	FP030
MNRJ 2096	<i>Fistulobalanus citerosum</i>	Ilha de Paqueta, Rio de Janeiro, Baía de Guanabara, RJ, Brasil	10-VIII-1987, I. N. S. Brum,	FP076 FP004
MNRJ 1952	<i>Fistulobalanus citerosum</i>	Ilha do Governador, Rio de Janeiro, Baía de Guanabara, RJ, Brasil	27-X-1987, I. N. S. Brum,	FP002
MNRJ 11097	<i>Fistulobalanus albicostatus</i>	Image, Chiba, (Toloyo Bay), Japão		FP65
MNRJ 12930	<i>Austromegabalanus psittacus</i>	"Golgo Nuevo, Chubut, Cracker point", Argentina . "stn. 19181a"	3-II-1961, "Calypso - Amérique du Sud 1961-1962"	FP059 FP082
MNRJ 13857	<i>Austromegabalanus psittacus</i>	Pisco, Peru	19-X-1999, F. B. Pitombo	FP083 FP93
MNRJ 13835	<i>Austromegabalanus nigrescens</i>	Esperance, W.A., Australia	26-V-1985, D. S. Jones	FP96
Ci 362	<i>Megabalanus coccopoma</i>	Fortaleza de Santa Cruz, Niterói, Baía de Guanabara, RJ, Brasil	I. N. S. Brum E. M. P. Martins- 25-VII-1997	FP011
	<i>Megabalanus coccopoma</i>	Ilha Redonda, Rio de Janeiro, RJ, Brasil	15-V-1995, F. B. Pitombo	FP025 FP026
MNRJ 14001	<i>Megabalanus occator</i>	Baía de Padang, Ilha de Bali, Indonésia	5-II-1997, F. B. Pitombo	FP049
	<i>Megabalanus krakatauensis</i>	Praia de Medewi, SW da Ilha de Bali, Indonésia	16-II-1997, F. B. Pitombo	FP054

MNRJ 13831	<i>Megabalamus krakatauensis</i>	Tulamben, NE da Ilha de Bali, Indonésia	6-III-1997, F. B. Pitombo	F. B. Pitombo	FP050 FP057
MNRJ 13844	<i>Megabalamus peninsularis</i>	"Isla La Ballena", La Paz, Baixa Califórnia sul, México	2-II-1996, F. B. Pitombo	F. B. Pitombo, 1996	FP038
MNRJ 13848	<i>Megabalamus peninsularis</i>	"Las Animas", Baixa Califórnia sul, México	02-XII-1995, J. L. Arreola	F. B. Pitombo, 23-X-1996	FP040
MNRJ 2846	<i>Megabalamus stultus</i>	Recife de Popa verde, Abrolhos, Bahia, Brasil	27-III-1993, P. S. Young	P. S. Young, 21-VIII- 1993	FP006
MNRJ 2886	<i>Megabalamus vesiculosus</i>	Praia da Tartaruga, Rio das Ostras, RJ, Brasil	24-X-1988, F. Martins & U. Araújo	A. C. Leta, 31-VIII-1993	FP015
MNRJ 2880	<i>Megabalamus rosa</i> <i>Megabalamus tininnabulum</i>	"Cape Muroto", Kochi, Japão Praia da Tartaruga, Búzios, RJ, Brasil	15- X- 1980, I. N. S. Brun	T. Yamaguchi, VI-1997 A. C. Leta, 3-IX-1993	FP66 FP68
MNRJ 13842	<i>Menesiniella aquila</i>	"Monterey Bay", Califórnia, EUA	20-XI-1970, "D. Chives et.al. on R/V Searchers"	R. Van Syoc	FP62
MNRJ 13832	<i>Paraconcaus pacificus</i>	Monterey, Califórnia, EUA	25-VI-1994, Phil Carstroem	R. Van Syoc - VII-1994	FP63
MNRJ 13830	<i>Paraconcaus mexicanus</i>	Golfo da Califórnia, México	13-V-1959, R. Parker?	V. Zullo, 9IV-1969	FP69
MNRJ 5462	<i>Acasta cyathus</i>	Porto de Galinhas, PE	20-II- 1995, P. S. Young & C. S. Serejo	P. S. Young, 05-IX-1998	FP88
	<i>Armatobalamus quadrivittatus</i>	"Shark Bay, Done I, west coast of Cliff point", 25° 12,98' S - 113° 04,15' E	5-V-1995, "W.A.M. group"	D. S. Jones	FP105 FP106 FP107 FP111 FP051
MNRJ 13855	<i>Bathylasma hirsutum</i> <i>Cantellius sp.</i>	Bungkulan, Kuta, Ilha de Lombok, Indonésia	2-III-1997, F. B. Pitombo	P. S. Young	
MNRJ 13843	<i>Cantellius sp.</i>	Bata de Padang, Bali, Indonésia	5-III-1997, F. B. Pitombo	F. B. Pitombo, 21-X-1999	FP89
MNRJ 13833	<i>Cantellius sp.</i>	Baía de Kuta, Lombok, Indonésia	1-III-1997, F. B. Pitombo	F. B. Pitombo, 21-X-1999	FP90
MNRJ 2872	<i>Ceratoconcha floridana</i>	Ilha da Vitoria, SP	10-I- 1993, J. M. M. Nogueira	A. C. Leta, 31-08-1993	FP86 FP87

MNRJ 13849	<i>Conopea galeata</i>	Recife de Popa Verde, BA	28-VIII-1995, P. S. Young	FP101 FP103 FP91
MNRJ 8970	<i>Megatrema madrepোরারum</i>	Recife de Nova viçosa	27-VIII-1995, P. S. Young	P. S. Young
MNRJ 4225	<i>Membranobalanus declives</i>	Praia da Ribeira, Itacaré, BA, Brasil		FP020
MNRJ 13840	<i>Notobalanus flosculus</i>	Puerto de Ushuaia, Ushuaia, Argentina	23-X-1998, J. Calgagno	P. S. Young, 11-XI-1998 FP78
MNRJ 2258	<i>Semibalanus balanoides</i>	"Nobska pt." Massachusetts, EUA	XII-1998, J. Garthwaite	P. S. Young, XII - 1998 FP023
MNRJ 2540	<i>Sriatobalanus amaryllis</i>	Ilha do Medo, Baía de Todos os Santos, BA	23-11-1993	FP024
MNRJ 13836	<i>Sriatobalanus amaryllis</i>	"Western Australia", Austrália	3-V-1981, L. M. March	FP108
MNRJ 13845	<i>Sriatobalanus bimae</i>	"Dampier Arch.", W.A., Austrália	III-1997, Pat Hutchings	D. S. Jones FP98 FP99 FP100
MNRJ 13838	<i>Sriatobalanus tenuis</i>	"W. of Roebuck Bay", 18° 04'S - 118° 14' E, WA, Austrália	24-II-1984, S. M. Slack-Smith	D. S. Jones FP109 FP110 FP112
	<i>Hexelasma americanum</i>	"Seamount 2, DW 222" Atlântico Norte		
	<i>Hexelasma americanum</i>	"Seamount 2, DW 322" Atlântico Norte		P. S. Young FP113
MNRJ 13582	<i>Hexelasma americanum</i>	"Seamount 2, DW 200 - 31° 19,07'N - 28° 36.01'W to 31° 19.27' - 28° 35.92'W", Atlântico norte	18-I-1993	FP114

APÊNDICE II

Tabela com a listagem dos estados atribuídos para cada carácter descrito. "-", foi utilizado quando o carácter não era aplicado; "?", foi utilizado quando houve dúvida a respeito do estado à ser atribuído.

Espécie / Carácter	BA	BA	BA	BA	PA	AC	AC	AC	AC						
	1	4	5	6	1	2	3	4	8	10	11	2	4	5	7
<i>Membranobalanus declivis</i>	-	-	-	1	-	?	-	1	1	0	0	-	1	1	1
<i>Semibalanus balanoides</i>	-	-	-	1	-	?	0	4	1	0	?	-	1	1	1
<i>Notobalanus flosculos</i>	-	-	-	1	-	?	-	1	1	0	4	-	1	1	1
<i>Striatobalanus amaryllis</i>	2	1	-	0	0	?	0	3	1	0	2	-	0	0	0
<i>Balanus balanus</i>	0	0	-	0	0	0	0	0	1	0	2	2	1	1	1
<i>Balanus crenatus</i>	0	-	-	0	0	1	0	0	1	0	2	-	1	1	1
<i>Balanus glandula</i>	0	-	-	0	0	1	0	0	1	0	2	-	1	1	1
<i>Balanus rostratus</i>	0	0	-	0	0	0	0	0	1	0	2	-	1	1	1
<i>Balanus amphitrite</i>	2	0	-	0	0	1	0	0	1	0	2	0	1	1	1
<i>Balanus eburneus</i>	2	0	-	0	0	1	0	0	1	0	2	0	1	1	1
<i>Balanus improvisus</i>	2	0	-	0	0	1	0	0	1	0	2	0	1	1	1
<i>Balanus reticulatus</i>	2	0	-	0	0	1	0	0	1	0	2	0	1	1	1
<i>Balanus subalbidus</i>	2	0	-	0	0	1	0	0	1	0	2	0	1	1	1
<i>Balanus laevis</i>	2	1	-	0	0	1	0	0	1	0	2	0	1	1	1
<i>Balanus spongicola</i>	2	0	-	0	0	1	0	0	1	0	2	0	1	1	1
<i>Balanus trigonus</i>	2	0	-	0	0	1	0	0	1	0	2	0	1	1	1
<i>Balanus perforatus</i>	2	1	-	0	0	1	0	0	1	0	2	3	0	0	0
<i>Menesiniella aquila</i>	2	1	-	0	0	1	0	0	1	0	2	3	0	0	0
<i>Paraconcaus pacificus</i>	2	1	-	0	0	1	0	0	1	0	2	4	0	0	1
<i>Paraconcaus mexicanus</i>	2	1	-	0	0	1	0	0	1	0	2	4	0	0	1
<i>Fistulobalanus citerosum</i>	2	0	-	0	0	1	1	0	0	0	2	0	1	1	1
<i>Fistulobalanus albicostatus</i>	2	0	-	0	0	1	1	0	1	0	2	0	1	1	1
<i>Megabalanus tintinnabulum</i>	2	1	-	0	0	1	0	0	1	0	2	1	0	0	1
<i>Megabalanus rosa</i>	2	1	-	0	0	1	0	0	1	0	2	1	0	0	1
<i>Megabalanus krakatauensis</i>	2	1	-	0	0	1	0	0	1	0	2	1	0	0	1
<i>Austromegabalanus psittacus</i>	2	1	-	0	0	1	0	0	1	0	2	3	0	0	1
<i>Tetrabalanus polygenus</i>	2	0	-	0	0	1	0	0	1	1	2	0	1	1	1
<i>Balanus venustus</i>	2	0	-	0	0	1	0	0	1	0	2	0	1	1	1
<i>Balanus inexpectatus</i>	2	0	-	0	0	1	0	0	1	0	2	0	1	1	1
<i>Balanus suturaltus</i>	2	0	-	0	0	1	1	0	0	0	2	0	1	1	1
<i>Megabalanus occator</i>	2	1	-	0	0	1	0	0	1	0	2	1	0	0	1
<i>Megabalanus vesiculosus</i>	2	1	-	0	0	1	0	0	1	0	2	1	0	0	1
<i>Megabalanus peninsularis</i>	2	1	-	0	0	1	0	0	1	0	2	1	0	0	1
<i>Balanus peruvianus</i>	2	0	-	0	0	1	0	0	1	0	2	0	1	1	1
<i>Megatrema madreporarum</i>	1	0	0	0	0	?	0	2	1	2	2	-	-	-	-
<i>Ceratoconcha floridana</i>	1	0	1	0	0	?	0	2	1	1	2	-	1	1	1
<i>Cantellius sp.</i>	1	0	1	0	0	?	0	1	1	1	2	-	1	1	1
<i>Acasta cyathus</i>	0	0	-	0	1	?	-	1	1	0	2	-	1	1	1
<i>Balanus laevis nitidus</i>	2	1	-	0	0	1	0	0	1	0	2	0	1	1	1
<i>Balanus cirratus</i>	2	0	-	0	0	1	0	0	1	0	2	0	1	1	1
<i>Austromegabalanus nigrescens</i>	2	?	-	0	0	1	0	0	1	0	2	3	0	0	1
<i>Striatobalanus bimae</i>	2	1	-	0	0	?	0	3	1	0	2	-	0	0	0
<i>Conopea galeata</i>	0	0	-	0	1	?	-	?	1	0	2	-	1	1	1
<i>Armatobalanus quadrivittatus</i>	0	0	-	0	1	?	-	?	1	0	2	-	1	1	1
<i>Striatobalanus tenuis</i>	2	0	-	0	0	1	0	3	-	0	2	-	0	0	0
<i>Bathylasma hirsutum</i>	-	-	-	1	-	?	-	?	-	0	0	-	1	1	1
<i>Hexelasma americanum</i>	-	-	-	1	1	?	-	?	-	0	3	-	-	1	1

Espécie / Caráter	AC	SCE	SCE	SCE	SCI	SCI	SCI	SCI	SCI						
	8	8A	10	11	12	13	14	6	8	9	2	3	5	9	12
<i>Membranobalanus declivis</i>	-	0	-	0	-	-	1	-	0	-	1	-	1	0	0
<i>Semibalanus balanoides</i>	-	0	-	1	-	-	1	-	0	-	1	-	1	0	1
<i>Notobalanus flosculos</i>	0	1	?	1	1	0	1	-	0	-	1	-	-	0	1
<i>Striatobalanus amaryllis</i>	0	1	1	1	0	0	1	5	0	-	1	-	2	0	1
<i>Balanus balanus</i>	1	1	-	1	-	1	1	0	0	-	1	-	-	0	1
<i>Balanus crenatus</i>	0	1	-	1	1	0	1	-	0	-	1	-	-	0	1
<i>Balanus glandula</i>	0	1	-	?	?	0	1	-	0	-	1	-	-	0	1
<i>Balanus rostratus</i>	0	1	-	1	1	0	1	0	0	-	1	-	-	1	1
<i>Balanus amphitrite</i>	1	1	-	1	-	0	1	-	0	-	1	-	2	0	1
<i>Balanus eburneus</i>	1	1	-	1	-	0	1	1	0	-	1	-	2	0	1
<i>Balanus improvisus</i>	1	1	-	1	-	0	1	-	0	-	1	-	2	0	1
<i>Balanus reticulatus</i>	1	1	-	1	-	0	1	-	0	-	1	-	2	0	1
<i>Balanus subalbidus</i>	1	1	-	1	-	0	1	-	0	-	1	-	2	0	1
<i>Balanus laevis laevis</i>	1	1	-	1	-	0	1	-	3	1	1	-	?	0	1
<i>Balanus spongicola</i>	1	1	-	1	-	0	1	3	0	-	1	-	1	2	1
<i>Balanus trigonus</i>	1	1	?	1	-	0	1	-	1	-	1	-	1	2	1
<i>Balanus perforatus</i>	1	1	2	1	-	1	1	-	0	-	0	0	1	0	1
<i>Menesiniella aquila</i>	1	1	2	1	-	1	1	4	0	-	0	0	1	0	1
<i>Paraconcaus pacificus</i>	1	1	2	1	-	1	1	1	0	-	0	0	1	0	1
<i>Paraconcaus mexicanus</i>	1	1	2	1	-	1	1	1	0	-	0	1	1	0	1
<i>Fistulobalanus citerosum</i>	1	1	-	1	-	0	1	-	0	-	1	-	2	0	1
<i>Fistulobalanus albicostatus</i>	1	1	-	1	-	0	1	-	0	-	1	-	2	0	1
<i>Megabalanus tintinnabulum</i>	1	1	1	1	-	1	1	-	0	-	1	-	2	0	1
<i>Megabalanus rosa</i>	1	1	1	1	-	1	1	-	0	-	1	-	2	0	1
<i>Megabalanus krakatauensis</i>	1	1	1	1	-	1	1	-	2	-	1	-	2	0	1
<i>Austromegabalanus psittacus</i>	1	1	1	1	-	1	1	2	0	-	1	-	1	0	1
<i>Tetrabalanus polygenus</i>	1	1	-	1	-	0	1	-	0	-	1	-	2	0	1
<i>Balanus venustus</i>	1	1	-	1	-	0	1	-	0	-	1	--	2	0	1
<i>Balanus inexpectatus</i>	1	1	-	1	-	0	1	-	0	-	1	-	2	0	1
<i>Balanus suturaltus</i>	1	1	-	1	-	0	1	-	0	-	1	-	2	0	1
<i>Megabalanus occator</i>	1	1	1	1	-	1	1	-	?	-	1	-	2	0	1
<i>Megabalanus vesiculosus</i>	1	1	?	1	-	1	1	-	2	-	1	-	2	0	1
<i>Megabalanus peninsularis</i>	1	1	1	1	--	1	1	-	0	-	1	-	2	0	1
<i>Balanus peruvianus</i>	1	1	-	1	-	0	1	-	0	-	1	-	2	0	1
<i>Megatrema madreporarum</i>	-	-	-	1	-	-	1	-	0	-	1	-	-	0	1
<i>Ceratoconcha floridana</i>	1	1	-	1	1	0	1	-	0	-	1	-	-	0	1
<i>Cantellius sp.</i>	1	1	-	1	1	0	1	-	0	-	1	-	-	0	1
<i>Acasta cyathus</i>	1	1	-	0	0	0	1	-	0	-	1	-	-	2	1
<i>Balanus laevis nitidus</i>	1	1	-	1	-	0	1	-	3	0	?	?	1	0	1
<i>Balanus cirratus</i>	1	1	-	1	-	0	1	-	0	-	1	-	2	0	1
<i>Austromegabalanus nigrescens</i>	1	1	2	1	-	1	1	2	0	-	1	-	2	0	1
<i>Striatobalanus bimae</i>	0	1	1	1	0	0	1	5	0	-	1	-	-	0	1
<i>Conopea galeata</i>	0	1	-	1	0	0	1	-	0	-	1	-	-	0	1
<i>Armatobalanus quadrivittatus</i>	0	1	-	0	1	0	1	-	0	-	1	-	-	0	1
<i>Striatobalanus tenuis</i>	-	0	1	1	-	-	1	6	0	-	1	-	1	0	1
<i>Bathylasma hirsutus</i>	0	?	-	0	-	-	0	-	0	-	1	-	-	0	1
<i>Hexelasma americanum</i>	-	-	-	0	-	-	0	-	0	-	1	-	-	0	1

Espécie / Caráter	SCI	SCI	SCI	SCI	SCI	SCI	TE								
	13	14	16	17	18	19	1	4	12	14	15	17	19	20	22
<i>Membranobalanus declivis</i>	1	1	0	1	0	0	1	1	-	-	-	1	-	-	0
<i>Semibalanus balanoides</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	-	1	0	1	-	-	0
<i>Notobalanus flosculus</i>	1	0	1	1	0	0	0	0	-	1	0	1	-	-	?
<i>Striatobalanus amaryllis</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	-	-	1
<i>Balanus balanus</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	-	1	0	1	-	-	0
<i>Balanus crenatus</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	-	1	0	1	-	-	0
<i>Balanus glandula</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	-	1	0	1	-	-	0
<i>Balanus rostratus</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	-	1	0	1	-	-	0
<i>Balanus amphitrite</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	-	0	0	1	-	-	1
<i>Balanus eburneus</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	-	1	0	1	-	-	1
<i>Balanus improvisus</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	-	0	0	1	-	-	1
<i>Balanus reticulatus</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	-	0	0	1	-	-	1
<i>Balanus subalbidus</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	-	0	0	1	-	-	1
<i>Balanus laevis laevis</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	-	1	0	1	-	-	1
<i>Balanus spongicola</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	-	0	0	1	-	-	0
<i>Balanus trigonus</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	-	1	0	1	-	-	0
<i>Balanus perforatus</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	-	1	1
<i>Menesiniella aquila</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	-	1	1	0	0	0	1
<i>Paraconcaus pacificus</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	-	1	0	1	-	-	1
<i>Paraconcaus mexicanus</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	-	1	1	1	-	-	1
<i>Fistulobalanus citerosum</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	-	0	0	1	-	-	1
<i>Fistulobalanus albicostatus</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	-	0	0	1	-	-	1
<i>Megabalanus tintinnabulum</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	-	1	1	1	-	-	1
<i>Megabalanus rosa</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	-	1	1	1	-	-	1
<i>Notomegabalanus krakatauensis</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	-	1	1	1	-	-	1
<i>Austromegabalanus psittacus</i>	0	?	0	1	0	0	0	0	-	1	1	0	1	0	1
<i>Tetrabalanus polygenus</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	-	0	0	1	-	-	1
<i>Balanus venustus</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	-	0	0	1	-	-	1
<i>Balanus inexpectatus</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	-	0	0	1	-	-	1
<i>Balanus suturaltus</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	-	0	0	1	-	-	1
<i>Megabalanus occator</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	-	-	1
<i>Megabalanus vesiculosus</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	-	1	1	1	-	-	1
<i>Megabalanus peninsularis</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	-	1	1	1	-	-	1
<i>Balanus peruvianus</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	-	0	0	1	-	-	1
<i>Megatrema madreporarum</i>	1	0	0	0	0	1	?	0	-	1	?	1	-	-	0
<i>Ceratoconcha floridana</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	-	1	1	1	-	-	?
<i>Cantellius</i> sp.	1	0	0	0	0	1	1	0	-	-	?	1	-	-	0
<i>Acasta cyathus</i>	1	0	0	1	0	0	1	0	-	-	-	1	-	-	0
<i>Balanus laevis nitidus</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	-	1	0	1	-	-	1
<i>Balanus cirratus</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	-	0	0	1	-	-	1
<i>Austromegabalanus nigrescens</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	-	1	1	0	1	0	1
<i>Striatobalanus bimae</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	-	-	1
<i>Conopea galeata</i>	1	1	0	-	0	0	1	0	-	-	-	1	-	-	0
<i>Armatobalanus quadrivittatus</i>	1	0	0	1	0	0	1	0	-	-	-	1	-	-	0
<i>Striatobalanus tenuis</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	-	-	1
<i>Bathylasma hirsutum</i>	-	1	0	-	0	0	0	0	-	1	0	1	-	-	0
<i>Hexelasma americanum</i>	-	1	0	-	0	0	0	0	-	1	0	1	-	-	0

Espécie \ Caráter	TE	TE	MD	MAX	MAX	MAX	MAX	MAX	MAX	MAL	MAL	MAL
	23	27	7	1	4	7	12	24	26	1	2	3
<i>Membranobalanus declivis</i>	0	-	0	1	1	1	-	1	1	-	1	0
<i>Semibalanus balanoides</i>	0	-	0	1	1	1	0	0	1	-	1	0
<i>Notobalanus flosculus</i>	0	?	0	1	1	1	0	1	1	-	1	0
<i>Striatobalanus amaryllis</i>	0	1	0	1	1	1	0	0	1	-	1	0
<i>Balanus balanus</i>	1	-	0	1	1	1	0	0	0	-	1	0
<i>Balanus crenatus</i>	0	-	0	1	1	1	0	0	1	-	1	0
<i>Balanus glandula</i>	0	-	0	1	1	1	1	0	1	-	1	0
<i>Balanus rostratus</i>	0	-	0	1	-	0	1	0	0	-	1	0
<i>Balanus amphitrite</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1
<i>Balanus eburneus</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1
<i>Balanus improvisus</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1
<i>Balanus reticulatus</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1
<i>Balanus subalbidus</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1
<i>Balanus laevis</i>	0	1	0	1	1	1	0	0	1	-	1	0
<i>Balanus spongicola</i>	0	-	0	1	1	1	0	0	1	-	1	0
<i>Balanus trigonus</i>	0	-	0	1	1	1	0	0	1	-	1	0
<i>Balanus perforatus</i>	1	1	0	1	0	1	0	0	1	-	1	0
<i>Menesiniella aquila</i>	1	1	0	1	0	1	0	0	1	-	1	0
<i>Paraconcaus pacificus</i>	0	1	0	1	1	1	0	0	1	-	1	0
<i>Paraconcaus mexicanus</i>	0	1	0	1	1	1	0	0	1	-	1	0
<i>Fistulobalanus citerosum</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1
<i>Fistulobalanus albicostatus</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	1	2	1	1
<i>Megabalanus tintinnabulum</i>	0	1	1	1	1	1	0	0	1	-	1	0
<i>Megabalanus rosa</i>	0	1	1	1	1	1	0	0	1	-	1	0
<i>Megabalanus krakatauensis</i>	0	1	1	1	1	1	0	0	1	-	1	0
<i>Austromegabalanus psittacus</i>	0	1	0	1	0	1	0	0	1	-	1	0
<i>Tetrabalanus polygenus</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1
<i>Balanus venustus</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1
<i>Balanus inexpectatus</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1
<i>Balanus suturaltus</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	1	2	1	1
<i>Megabalanus occator</i>	0	1	1	1	1	1	0	0	1	-	1	0
<i>Megabalanus vesiculosus</i>	0	1	1	1	1	1	0	0	1	-	1	0
<i>Megabalanus peninsularis</i>	0	1	?	1	1	1	0	0	1	-	1	0
<i>Balanus peruvianus</i>	1	0	0	1	1	1	0	0	1	2	1	1
<i>Megatrema madreporarum</i>	0	-	1	1	1	1	0	0	1	-	1	0
<i>Ceratoconcha floridana</i>	-	?	1	1	1	1	0	0	1	-	1	0
<i>Cantellius sp.</i>	0	-	1	1	1	1	0	0	1	-	1	0
<i>Acasta cyathus</i>	0	-	0	1	1	1	0	0	1	-	1	0
<i>Balanus laevis nitidus</i>	0	1	0	1	1	1	0	0	1	-	1	0
<i>Balanus cirratus</i>	0	?	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1
<i>Austromegabalanus nigrescens</i>	0	1	0	1	0	1	0	0	1	-	1	0
<i>Striatobalanus bimae</i>	0	1	0	1	1	1	0	0	1	-	1	0
<i>Conopea galeata</i>	0	-	0	1	1	1	0	0	1	-	1	0
<i>Armatobalanus quadrivittatus</i>	0	-	2	1	1	1	0	0	?	-	1	0
<i>Striatobalanus tenuis</i>	0	1	0	1	0	1	0	0	0	-	1	0
<i>Bathylasma hirsutum</i>	0	-	2	1	1	1	0	0	1	-	0	0
<i>Hexelasma americanum</i>	0	-	2	1	1	1	0	0	1	-	0	0

Espécie / Caráter	MAL	LA	LA	LA	CI	PE	PE						
	4	1	3	4	17	20	29	31	33	35	42	1	2
<i>Membranobalanus declivis</i>	1	0	1	1	-	1	0	0	0	1	1	-	1
<i>Semibalanus balanoides</i>	1	0	1	1	-	1	0	0	1	1	1	-	1
<i>Notobalanus flosculos</i>	1	0	1	1	-	1	0	0	1	1	1	-	1
<i>Striatobalanus amaryllis</i>	1	0	1	1	-	1	0	0	1	1	1	-	1
<i>Balanus balanus</i>	1	0	1	1	-	1	0	1	1	1	1	-	1
<i>Balanus crenatus</i>	1	0	1	1	-	1	0	1	1	1	1	-	1
<i>Balanus glandula</i>	1	0	1	1	-	1	0	1	1	1	1	-	1
<i>Balanus rostratus</i>	1	?	1	1	-	1	0	1	1	1	1	-	1
<i>Balanus amphitrite</i>	1	1	1	1	-	1	0	0	1	1	1	-	1
<i>Balanus eburneus</i>	1	0	1	1	-	1	0	0	1	1	1	-	1
<i>Balanus improvisus</i>	1	1	1	1	-	1	0	0	1	1	1	-	1
<i>Balanus reticulatus</i>	1	0	1	1	-	1	0	0	1	1	1	-	1
<i>Balanus subalbidus</i>	1	1	1	1	-	1	0	0	1	1	1	-	1
<i>Balanus laevis</i>	1	0	1	1	-	1	0	0	1	1	1	-	1
<i>Balanus spongicola</i>	1	0	1	1	-	1	0	0	1	1	1	-	1
<i>Balanus trigonus</i>	1	0	1	1	-	1	0	0	1	1	1	-	1
<i>Balanus perforatus</i>	1	?	1	1	-	?	0	0	1	1	1	-	1
<i>Menesiniella aquila</i>	1	0	1	1	-	?	0	0	1	1	1	-	1
<i>Paraconcaus pacificus</i>	1	0	1	1	-	0	0	0	1	1	1	-	1
<i>Paraconcaus mexicanus</i>	1	0	1	1	-	0	0	0	1	?	1	-	1
<i>Fistulobalanus citerosum</i>	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	-	1
<i>Fistulobalanus albicostatus</i>	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	-	1
<i>Megabalanus tintinnabulum</i>	1	0	1	1	-	0	0	0	1	1	1	0	1
<i>Megabalanus rosa</i>	1	0	1	1	-	0	0	0	1	0	1	1	1
<i>Megabalanus krakatauensis</i>	1	0	1	1	-	0	0	0	1	0	1	0	1
<i>Austromegabalanus psittacus</i>	1	0	1	1	-	?	0	0	1	1	1	-	1
<i>Tetrabalanus polygenus</i>	1	0	1	1	-	1	0	0	1	1	1	-	1
<i>Balanus venustus</i>	1	0	1	1	-	1	0	0	1	1	1	-	1
<i>Balanus inexpectatus</i>	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	-	1
<i>Balanus suturaltus</i>	1	0	1	1	-	1	1	0	1	1	1	-	1
<i>Megabalanus occator</i>	1	?	1	?	-	0	0	0	1	0	1	1	1
<i>Megabalanus vesiculosus</i>	1	0	1	1	-	0	0	0	1	0	1	0	1
<i>Megabalanus peninsularis</i>	1	0	1	1	-	0	0	0	1	0	1	1	1
<i>Balanus peruvianus</i>	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1		1
<i>Megatrema madreporarum</i>	1	0	1	1	-	1	0	0	1	1	1	-	1
<i>Ceratoconcha floridana</i>	1	0	1	1	-	1	0	0	1	1	1	-	1
<i>Cantellius sp.</i>	1	0	1	1	-	1	0	0	1	1	1	-	1
<i>Acasta cyathus</i>	1	0	1	1	-	1	0	0	0	1	1	-	1
<i>Balanus laevis nitidus</i>	1	?	1	?	-	1	0	1	1	1	1	-	1
<i>Balanus cirratus</i>	1	0	1	1	-	1	0	0	1	1	1	-	1
<i>Austromegabalanus nigrescens</i>	1	0	1	1	-	0	0	0	1	0	1	?	1
<i>Striatobalanus bimae</i>	1	0	1	1	-	1	0	0	1	1	1	-	1
<i>Conopea galeata</i>	1	0	1	1	-	1	0	0	1	1	1	-	1
<i>Armatobalanus quadrivittatus</i>	1	0	1	1	-	1	0	0	0	1	1	-	1
<i>Striatobalanus temis</i>	1	0	1	1	-	1	0	0	1	1	1	-	1
<i>Bathylasma hirsutum</i>	0	-	0	0	-	1	0	0	1	1	0	-	0
<i>Hexelasma americanum</i>	0	-	0	0	-	1	0	0	1	1	0	-	0

APÊNDICE III

Informações diagnósticas dos caracteres utilizados a partir de uma das 252 árvores fundamentais. Min P = Número mínimo de passos que o caráter pode apresentar; PA = Número de passos apresentados; Max P = Número máximo de passos que o caráter pode apresentar. CI = índice de consistência; RI = índice de retenção; RC = índice de consistência re-escalonado.

Caráter	Min P	PA	Max P	CI	RI	RC	Caráter	Min P	PA	Max P	CI	RI	RC
BA 1	2	2	10	1.000	1.000	1.000	TE 4	1	1	1	1.000	0/0	0/0
BA 4	1	2	15	0.500	0.929	0.464	TE 12	1	1	1	1.000	0/0	0/0
BA 5	1	1	1	1.000	0/0	0/0	TE 14	1	2	13	0.500	0.917	0.458
BA 6	1	1	5	1.000	1.000	1.000	TE 15	1	3	12	0.333	0.818	0.273
PA 1	1	1	4	1.000	1.000	1.000	TE 17	1	1	4	1.000	1.000	1.000
PA 2	1	1	2	1.000	1.000	1.000	TE 19	1	1	1	1.000	0/0	0/0
PA 3	1	1	3	1.000	1.000	1.000	TE 20	1	1	1	1.000	0/0	0/0
PA 4	4	4	10	1.000	1.000	1.000	TE 23	1	2	3	0.500	0.500	0.250
PA 8	1	1	2	1.000	1.000	1.000	TE 22	1	1	15	1.000	1.000	1.000
PA 10	2	3	4	0.667	0.500	0.333	TE 27	1	1	12	1.000	1.000	1.000
PA 11	3	3	4	1.000	1.000	1.000	MD 7	2	4	11	0.500	0.778	0.389
AC 2	4	4	13	1.000	1.000	1.000	MAX 1	1	1	1	1.000	0/0	0/0
AC 4	1	1	15	1.000	1.000	1.000	MAX 4	1	2	5	0.500	0.750	0.375
AC 5	1	1	15	1.000	1.000	1.000	MAX 6	2	2	6	1.000	1.000	1.000
AC 7	1	2	5	0.500	0.750	0.375	MAX 7	1	1	1	1.000	0/0	0/0
AC 8	1	3	10	0.333	0.778	0.259	MAX 12	1	2	2	0.500	0.000	0.000
AC 8a	1	2	3	0.500	0.500	0.250	MAX 24	1	2	2	0.500	0.000	0.000
AC 10	1	2	5	0.500	0.750	0.375	MAX 26	1	3	4	0.333	0.333	0.111
AC 11	1	2	5	0.500	0.750	0.375	MAL 1	2	3	5	0.667	0.667	0.444
AC 12	1	3	4	0.333	0.333	0.111	MAL 2	1	1	2	1.000	1.000	1.000
AC 13	1	2	13	0.500	0.917	0.458	MAL 3	1	1	13	1.000	1.000	1.000
AC 14	1	1	2	1.000	1.000	1.000	MAL 4	1	1	2	1.000	1.000	1.000
SCE 6	6	6	9	1.000	1.000	1.000	LA 1	1	1	3	1.000	1.000	1.000
SCE 8	3	3	5	1.000	1.000	1.000	LA 3	1	1	2	1.000	1.000	1.000
SCE 9	1	1	1	1.000	0/0	0/0	LA 4	1	1	2	1.000	1.000	1.000
SCI 5	1	4	11	0.250	0.700	0.175	CI 16	1	1	1	1.000	0/0	0/0
SCI 9	1	1	2	1.000	1.000	1.000	CI 17	1	1	1	1.000	0/0	0/0
SCI 14	1	3	5	0.333	0.500	0.167	CI 20	1	1	9	1.000	1.000	1.000
SCI 2	1	2	4	0.500	0.667	0.333	CI 29	1	1	5	1.000	1.000	1.000
SCI 3	1	1	1	1.000	0/0	0/0	CI 31	1	2	5	0.500	0.750	0.375
SCI 12	1	1	1	1.000	0/0	0/0	CI 33	1	2	3	0.500	0.500	0.250
SCI 13	1	1	1	1.000	0/0	0/0	CI 35	1	2	6	0.500	0.800	0.400
SCI 17	1	1	3	1.000	1.000	1.000	CI 42	1	1	2	1.000	1.000	1.000
SCI 18	1	1	1	1.000	0/0	0/0	PE 1	1	1	3	1.000	1.000	1.000
SCI 19	1	1	3	1.000	1.000	1.000	PE 2	1	1	2	1.000	1.000	1.000
TE 1	1	3	5	0.333	0.500	0.167							