

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE TECNOLOGIA E GEOCIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE OCEANOGRAFIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM OCEANOGRAFIA

**ECOLOGIA E TAXONOMIA DA ASSOCIAÇÃO DE
COPEPODA HARPACTICOIDA NO TALUDE DA
BACIA DE CAMPOS, RJ, BRASIL**



ADRIANE PEREIRA WANDENESS

RECIFE

2009

ADRIANE PEREIRA WANDENESS

**ECOLOGIA E TAXONOMIA DA ASSOCIAÇÃO DE
COPEPODA HARPACTICOIDA NO TALUDE DA
BACIA DE CAMPOS, RJ, BRASIL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Oceanografia, do Departamento de Oceanografia da Universidade Federal de Pernambuco-UFPE, como um dos requisitos exigidos para obtenção do grau de Doutor em Oceanografia.

Orientador:

Dr. Paulo Jorge Parreira dos Santos

Co-Orientadora:

Dra. Verônica Gomes da Fonseca-Genevois

RECIFE

2009

W245e Wandeness, Adriane Pereira.

Ecologia e taxonomia da associação de Copepoda Harpacticoida no talude da Bacia de Campos , RJ, Brasil / Adriane Pereira Wandeness. - Recife: O Autor, 2009. x, 155 folhas, il : graf., tabs.

Tese (Doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. CTG. Programa de Pós-Graduação em Oceanografia, 2009.

Inclui Referências e Apêndices.

1. Oceanografia. 2. Copepoda Harpacticoida. 3. Meiofauna – Bacia de Campos (RJ-Brasil). 4. Filogenia Animal. 5. Biogeografia Marinha. 6. Taxonomia.

UFPE

551.46

CDD (22. ed.)

BCTG/2009-093

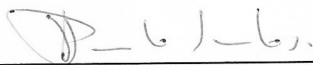
ADRIANE PEREIRA WANDENESS

**ECOLOGIA E TAXONOMIA DA ASSOCIAÇÃO DE COPEPODA
HARPACTICOIDA NO TALUDE DA BACIA DE CAMPOS, RJ,
BRASIL**

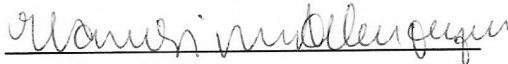
Tese defendida e aprovada pela banca examinadora em: 13/02/2009.

Banca examinadora:

Membros Titulares



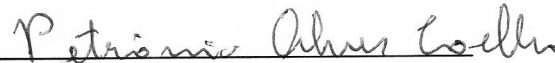
Dr. Paulo Jorge Parreira dos Santos
(Orientador - Universidade Federal de Pernambuco)



Dra. Elaine Figueiredo Albuquerque
(Universidade Santa Úrsula)



Dr. Carlos Eduardo Falavigna da Rocha
(Universidade de São Paulo)



Dr. Petrônio Alves Coelho
(Universidade Federal de Pernambuco)



Dra. Taciana Kramer de Oliveira Pinto
(Universidade Federal de Alagoas)

Membros Suplentes

Dra. Paula Gomes Braga
(Universidade Federal Rural de Pernambuco)

Dra. Lilia Pereira Souza-Santos
(Universidade Federal de Pernambuco)

Tocando em Frente

Ando devagar porque já tive pressa
E levo esse sorriso porque já chorei demais
Hoje me sinto mais forte, mais feliz quem sabe
Só levo a certeza de que muito pouco eu sei
Ou nada sei
Conhecer as manhas e as manhãs,
O sabor das massas e das maçãs,
É preciso amor pra poder pulsar,
É preciso paz pra poder seguir,
É preciso a chuva para florir
Penso que cumprir a vida seja simplesmente
Compreender a marcha e ir tocando em frente
Como um velho boiadeiro levando a boiada
Eu vou tocando dias pela longa estrada eu vou
Estrada eu sou
Todo mundo ama um dia todo mundo chora,
Um dia a gente chega, no outro vai embora
Cada um de nós compõe a sua história
Cada ser em si carrega o dom de ser capaz
E ser feliz
Ando devagar porque já tive pressa
E levo esse sorriso porque já chorei demais
Cada um de nós compõe a sua história,
Cada ser em si carrega o dom de ser capaz
E ser feliz
(Almir Sater & Renato Teixeira)

AGRADECIMENTOS

A DEUS, sempre em primeiro lugar na minha vida!

A concretização de mais esta jornada na minha vida não seria possível sem a participação de algumas pessoas que merecem um agradecimento especial:

Aos meus pais por todo investimento na minha formação. A vocês agradeço a minha vida.

Ao meu esposo, companheiro e amigo André Esteves, pelo apoio fundamental em todos os momentos deste trabalho e, principalmente, pelo seu amor.

Ao meu orientador Dr. Paulo J. P. Santos que ao longo destes 4 anos eu aprendi a conhecer, gostar e admirar. Você conseguiu me despertar para o fascinante mundo da taxonomia que andava esquecido na minha vida. Obrigada pelo seu incentivo e apoio sempre mostrando uma luz no fim do túnel.

A amiga e co-orientadora Dr. Verônica G. da Fonseca-Genevois que, gentilmente, permitiu o acesso às amostras e, muito me incentivou para esta jornada com seu jeito especial e amizade cativante.

Ao Dr. Kai Horst George, do DMZB, Instituto Senckenberg (Wilhelmshaven, Alemanha), pela parceria e pelos ensinamentos que muito contribuíram para o amadurecimento de idéias.

Ao Dr. Pedro Martinez do DMZB, Instituto Senckenberg (Wilhelmshaven, Alemanha) pela hospitalidade na Alemanha.

A Dra. Gisela Moura, pelos ensinamentos, amizade, carinho e nossas longas conversas regadas à música brasileira durante aquelas noites frias antes de dormir. Saudades!!

As minhas queridas e eternas professoras Dras. Priscila Grohmann e Vera Abud (UFRJ), pela amizade, apoio, leitura do texto, enfim, por tudo!

As amigas e amigos do Laboratório Dinâmica de Populações (LABDIN) que me acolheram e sempre deram e continuam dando forças para continuar: Alzira (Tita), Ana Paula, Ananias (Jota), Danielle (Dani), Mônica, Morgana (Morg), Paulo, Priscila, Raquel (Quel), Renata (Renatinha) e Visnu. Cada um é especial a sua maneira!!!

Aos meus amigos Dr. Francisco Castro (Chico), MsC. Cristina Silva (Cris) e MsC. Neyvan Silva por todo apoio que me deram e continuam dando em Recife.

Aos amigos do Laboratório de Meiofauna que com carinho sempre me ajudam em tudo que preciso. Luciana Tosta, Alessandra Botelho e Viviane Lira muito obrigada pela ajuda com as figuras do trabalho!

Dan e Tati, obrigada pela amizade de vocês e por todos nossos momentos!!

Tita, jamais vou esquecer nossa incrível viagem!! Obrigada!!

Priscila, Ana e Visnu muito obrigada pela força e palavras de incentivo sempre!! Vocês me ajudaram muito e nem imaginam.....

Aos Dra. Mônica Botter e Msc. Paulo Carvalho, vocês são pessoas muito especiais!! Muito obrigada por fazerem parte desta jornada.

A amiga MsC. Ana Falcão (CENPES/PETROBRAS) pelo apoio total a realização desse estudo e, principal, por acreditar no meu crescimento profissional.

A Profa. Dra. Helena P. Lavrado (UFRJ) pelo carinho e confiança.

A Dra. Janet Reid (Virginia Museum) pela revisão criteriosa do texto

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico-CNPq pelo auxílio financeiro através da bolsa do programa de capacitação em Taxonomia.

Ao Curso de Pós-Graduação em Oceanografia da UFPE e, em especial, a Myrna Lins pelo carinho e atenção dispensada sempre.

A PETROBRAS pela realização do projeto, obtenção das amostras e por contribuir, de maneira significativa, para a ampliação do conhecimento da biodiversidade marinha brasileira.

Enfim, agradeço a todas as pessoas que, direta ou indiretamente, me ajudaram no decorrer deste trabalho.

LISTA DE FIGURAS

Introdução geral

Figura 1. Áreas de coleta da biota marinha de mar profundo já estudadas ou com previsão de estudo pelo “ <i>Census of the Diversity of Abyssal Marine Life</i> ” (Fonte: CeDAMar, 2008).....	5
Figura 2. Anatomia de um copépode intersticial segundo HUYS <i>et. al.</i> (1996).....	7

Capítulo 1

Figura 1. Representação esquemática das massas d’água da Bacia de Campos (adaptada de MELLO e SOUSA <i>et al.</i> , 2006).....	24
Figura 2. Médias da salinidade (S) e temperatura (°C) na região da Bacia de Campos (adaptado de MELLO e SOUZA <i>et. al.</i> , 2006).....	24
Figura 3. Posicionamento das estações de coleta em duas áreas (Norte e Sul) da Bacia de Campos para OCEANOPROF 1 e 2.....	27
Figura 4. <i>Box Corer</i> tipo colméia (A), sua divisão interna (B) e estratificação sedimentar (C).....	28
Figura 5. Valores, expressos em percentuais, de material identificado, não-identificado e copepoditos.....	32
Figura 6. Distribuição das frequências do número total de indivíduos, por amostra <i>SMALL</i> , na primeira campanha (n = número total de amostras).....	33
Figura 7. Distribuição das frequências do número total de indivíduos, por amostra <i>SMALL</i> , na segunda campanha (n = número total de amostras).....	33
Figura 8. Distribuição das frequências do número total de indivíduos, por amostra <i>BIG</i> , na segunda campanha (n = número total de amostras).....	34
Figura 9. Número de indivíduos (em percentuais) por estrato sedimentar, na primeira campanha, quando se utilizou, apenas, as amostras <i>SMALL</i>	35
Figura 10. Número de indivíduos (em percentuais) por estrato sedimentar na segunda campanha. Esses valores foram obtidos considerando os dois tipos de amostras obtidas nessa campanha.....	35
Figura 11. Número total de indivíduos coletados, por estrato sedimentar, nas duas campanhas realizadas, com as amostras <i>SMALL</i>	36
Figura 12. Número total de indivíduos coletados, por tipo de amostra, na segunda campanha.....	36
Figura 13. Percentuais das categorias taxonômicas onde os táxons foram identificados.....	38
Figura 14. Abundância relativa das principais famílias no total de amostras estudadas.....	38
Figura 15. Número de gêneros, por família, conhecidos (já descritos) e novos (não descritos) encontrados no total de amostras estudadas.....	43
Figura 16. Número total de gêneros já conhecidos e novos (ainda não descritos) obtidos nesse estudo realizado na Bacia de Campos.....	44
Figura 17. Número de espécies, por família, conhecidas (já descritas) e novas (não descritas) encontrados no total de amostras estudadas.....	44
Figura 18. Número total de espécies já conhecidas e novas (ainda não descritas) obtidas nesse estudo realizado na Bacia de Campos.....	45
Figura 19. Número total de indivíduos por área e profundidade, na primeira campanha.....	46
Figura 20. Número total de indivíduos por área e profundidade, na segunda campanha.....	46
Figura 21. Percentuais das ocorrências de táxons, por campanha, com apenas 1 indivíduo e com 2 ou mais indivíduos.....	47
Figura 22. Número de indivíduos coletados e número de táxons por campanha.....	47
Figura 23. Valores de diversidade (índice de Shannon-Wiener), por profundidade, nas duas campanhas (OP 1 e OP 2) na área Norte.....	48
Figura 24. Valores de diversidade (índice de Shannon-Wiener), por profundidade, nas duas campanhas (OP 1 e OP 2) na área Sul.....	49
Figura 25. Análise de ordenação multidimensional (MDS), utilizando a densidade dos táxons. Índice utilizado: Bray-Curtis. Fator = área.....	50
Figura 26. Análise de ordenação multidimensional (MDS), utilizando a densidade dos táxons. Índice utilizado: Bray-Curtis. Fator = profundidade.....	50
Figura 27. Análise de ordenação multidimensional (MDS), considerando o número de indivíduos dos diferentes táxons (n-táxons =142; n-amostras = 139); Índice utilizado = Bray-Curtis Fator = campanhas.....	51
Figura 28. Ocorrência exclusiva (em valores percentuais) dos táxons em cada estrato sedimentar.....	51

Capítulo 1 (continuação)

Figura 29. Valores médios (com desvios) do número de indivíduos em cada estrato sedimentar por profundidade e área.....	52
Figura 30. Valores de diversidade (índice de Shannon-Wiener, \log_2) em cada estrato sedimentar por profundidade e área.....	53
Figura 31. Análise de ordenação multidimensional (MDS), considerando o número de indivíduos dos diferentes táxons ($n_{\text{táxons}}=179$; $n_{\text{amostras}}=54$); Índice utilizado = Bray-Curtis Fator = estratos.....	53
Figura 32. Valores médios (com desvios) do número de indivíduos por profundidade e área.....	54
Figura 33. Valores de equitabilidade (índice de Pielou) e diversidade (índice de Shannon-Wiener, \log_2) por profundidade e área.....	55
Figura 34. Análise de ordenação multidimensional (MDS), considerando o número de indivíduos dos diferentes táxons ($n_{\text{táxons}}=179$); Índice utilizado = Bray-Curtis.....	56
Figura 35. Análise de ordenação multidimensional baseada na densidade dos táxons nas amostras <i>BIG</i> . As circunferências representam os valores da variável em questão (carbono orgânico). Quanto maior o diâmetro das circunferências, maiores os valores dessa variável. Os números dentro dos círculos indicam as profundidades (em metros).....	57
Figura 36. Curva espécie x área baseada nos resultados das amostras <i>SMALL</i> e <i>BIG</i> , na segunda campanha.....	59
Figura 37. Análise de ordenação multidimensional (MDS), considerando diferentes níveis de resolução taxonômica: A=Figura 27 ($n_{\text{táxons}}=142$, $n_{\text{amostras}}=139$); B = Espécie ($n_{\text{táxons}}=81$, $n_{\text{amostras}}=90$); C = Gênero ($n_{\text{táxons}}=71$, $n_{\text{amostras}}=139$); D = Família ($n_{\text{táxons}}=19$; $n_{\text{amostras}}=139$).....	60
Figura 38. Análise de ordenação multidimensional (MDS), considerando diferentes níveis de resolução taxonômica: A=Figura 31 ($n_{\text{táxons}}=179$, $n_{\text{amostras}}=54$); B = Espécie ($n_{\text{táxons}}=99$ $n_{\text{amostras}}=46$); C = Gênero ($n_{\text{táxons}}=78$, $n_{\text{amostras}}=54$); D = Família ($n_{\text{táxons}}=20$; $n_{\text{amostras}}=54$).....	61
Figura 39. Análise de ordenação multidimensional (MDS), considerando diferentes níveis de resolução taxonômica: A=Figura 34 ($n_{\text{táxons}}=179$); B =Espécie($n_{\text{táxons}}=99$); C =Gênero($n_{\text{táxons}}=78$); D=Família ($n_{\text{táxons}}=20$). Nesse caso, o número de amostras (=10) foi o mesmo para todos os níveis ...	62
Figura 40. Análise comparativa de Argestidae da Bacia de Campos, com as 48 espécies encontradas na Bacia de Angola (MENZEL, dados não publicados), onde A = táxons identificados, B = ocorrência das morfo-espécies nas Bacias, C = tipagem sexual (machos e fêmeas) dos exemplares.....	69

Capítulo 2

Figure 1. Map of Campos Basin showing the sampling stations (modified from Botelho <i>et al.</i> 2007).....	106
Figure 2. <i>Echinopsyllus brasiliensis</i> sp. nov., male. A, habitus dorsal view (unmodified sensilla arrowed); B, B', md; C, mxl; D, mx. Scale bars = 100 mm.....	109
Figure 3. <i>Echinopsyllus brasiliensis</i> sp. nov., male. A, telson and FR, dorsal view; B, P5. Scale bar = 50 mm.....	110
Figure 4. <i>Echinopsyllus brasiliensis</i> sp. nov., male. A, A1, ventral view; A', (modified spines arrowed); A1, segments 4–8; B, A2. Scale bar = 50 mm.....	111
Figure 5. <i>Echinopsyllus brasiliensis</i> sp. nov., male. A, P1; B, (tube-pore arrowed), P2. Scale bar = 50 mm.....	112
Figure 6. <i>Echinopsyllus brasiliensis</i> sp. nov., male. A, (tube-pore arrowed) P3; B, P4. Scale bar = 50 mm.....	113
Figure 7. <i>Echinopsyllus nogueirae</i> sp. nov., female. A, habitus, lateral view; B, md; C, mx; D, mxl. Scale bars: A = 100 mm, B–D = 50 mm.....	114
Figure 8. <i>Echinopsyllus nogueirae</i> sp. nov., female. A, A1, ventral view; B, mxp. Scale bar = 50 mm.....	115
Figure 9. <i>Echinopsyllus nogueirae</i> sp. nov., female. A, A2; B, P5 with P6. Scale bar = 50 mm.....	116
Figure 10. <i>Echinopsyllus nogueirae</i> sp. nov., female. A, telson and FR, dorsal view; B, P1. Scale bar = 50 mm.....	117
Figure 11. <i>Echinopsyllus nogueirae</i> sp. nov., female. A, P3; B, P4. Scale bar = 50 mm.....	118
Figure 12. <i>Echinopsyllus grohmannae</i> sp. nov., female. A, habitus, lateral view; B, mxl; C, mxp. Scale bars: A = 100 mm, B, C = 50 mm.....	119
Figure 13. <i>Echinopsyllus grohmannae</i> sp. nov., female. A, FR, lateral view; B, B', md; C, mx. Scale bar = 50 mm.....	120
Figure 14. <i>Echinopsyllus grohmannae</i> sp. nov., female. A, A1; B, A2 (distal minute seta on the allobasis arrowed). Scale bar = 50 mm.....	121
Figure 15. <i>Echinopsyllus grohmannae</i> sp. nov., female. A, P1; B, P4; B', P4, enp. Scale bar = 50 mm.....	122
Figure 16. <i>Echinopsyllus grohmannae</i> sp. nov., female. A, P4; A', P4, enp; B, P5; C, GF with P6. Scale bar = 50 mm.....	123
Figure 17. Cephalothorax with dorsal (D I, D II, and D III) and lateral (L I, L II, and L III) processes	124
Figure 18. The proposed phylogeny of <i>Echinopsyllus</i> based on morphological characters listed in the text	129

Capítulo 3

Figure 1. Ancorabolidae phylogenetic relationships.....	142
Figure 2. World-wide distribution of genera of Ancorabolidae (numbers-codes according to Table 2)..	143

LISTA DE TABELAS

Capítulo 1

Tabela I. Sinopse taxonômica dos Copepoda Harpacticoida obtida a partir do material coletado na Baía de Campos.....	39
Tabela II. Valores de diversidade (índice de Shannon-Wiener) e equitabilidade (índice de Pielou) para as campanhas, profundidades e áreas.....	48
Tabela III. Características avaliadas para a comparação das amostras SMALL e BIG coletadas durante a segunda campanha.....	58
Tabela IV. Lista com o registro dos locais de ocorrência dos gêneros da Família Argastidae (modificada de GEORGE, 2004).....	84
Tabela V. Valores de densidade dos Copepoda (ind.10cm ²) registrados em diferentes profundidades (tipo de amostrador: BC= <i>box-corer</i> e MC= <i>multicorer</i>) (modificado de VASCONCELOS, 2008).....	88

Capítulo 3

Table 1. Distribution records for species of Ancorabolidae. n.a. = not available.....	136
Table 2. Depth distribution of Ancorabolidae genera arranged according to phylogenetic results.....	139

RESUMO

A taxonomia e a ecologia dos Copepoda Harpacticoida dos sedimentos do talude da Bacia de Campos são aqui apresentadas (capítulo 1), assim como a descrição de três espécies novas de *Echinopsyllus* (capítulo 2) e uma discussão acerca da distribuição geográfica e batimétrica da família Ancorabolidae (capítulo 3). Um total de 44 estações foi amostrado ao longo de nove transectos, considerando-se cinco profundidades (750 m, 1050 m, 1350 m, 1650 m e 1950 m) nas áreas Norte e Sul da Bacia de Campos e em dois estratos sedimentares (0-2 e 2-5cm). Para analisar a composição taxonômica e os aspectos ecológicos dos dados, foram construídos gráficos e organizadas tabelas. O índice de diversidade utilizado foi o de Shannon-Wiener e a equitabilidade calculada pelo índice de Pielou (J'). A análise de variância, por postos, de Kruskal-Wallis, foi aplicada aos valores do número total de indivíduos de Copepoda Harpacticoida, por amostra, a fim de testar diferenças entre os estratos trabalhados. Para a determinação de padrões ecológicos da comunidade, aplicou-se o índice de similaridade de Bray-Curtis e foi realizada uma análise de ordenação não-métrica multidimensional, considerando diferentes fatores: campanhas, áreas, profundidades e estratos. A significância da formação dos grupos de amostras foi testada pela análise ANOSIM. Para uma avaliação das relações entre a estrutura da comunidade de Harpacticoida e as variáveis ambientais, foi realizada a análise BIOENV. Foram identificados 1449 exemplares de Copepoda Harpacticoida. A composição desta fauna, na Bacia de Campos, mostrou-se semelhante à de outras áreas, especialmente, a da Bacia de Angola; porém, um alto valor percentual de táxons novos foi encontrado na Bacia de Campos (10 gêneros e 78 espécies novas). Os valores de densidade foram inferiores, de um modo geral, aos de outros estudos de mar profundo. A diversidade apresentou, em geral, valores altos ao longo das diferentes estações e áreas estudadas, além de uma tendência à redução com o aumento da profundidade. O estrato mais superficial apresentou, significativamente, os maiores valores de densidade e diversidade, o que confirma os relatos já existentes na literatura. Utilizando diferentes níveis de resolução taxonômica, os padrões observados para a comunidade mostraram uma resposta semelhante, no entanto, o uso de categorias taxonômicas mais elevadas leva a uma grande perda do conhecimento da biodiversidade marinha. A descoberta de novas espécies de *Echinopsyllus* estendeu o limite de distribuição desse gênero para o hemisfério sul e é uma evidência adicional de uma ampla distribuição dos gêneros de Ancorabolidae, anteriormente não esperada, nos oceanos mundiais. A posição filogenética de *Echinopsyllus* dentro de Ancorabolinae é discutida. As observações dos registros de latitudes, profundidades e faixas de temperatura dos ancorabolídeos evidenciaram uma clara tendência de distribuição: das altas latitudes existem registros em profundidades baixas e altas, enquanto nas baixas latitudes, os registros provêm, unicamente, de altas profundidades. Esse padrão nos leva a hipotetizar que os limites de distribuição latitudinal e batimétrica das espécies de Ancorabolidae podem ser controlados/restritos pela temperatura. A posição filogenética basal da subfamília Laophontodinae sugere que Ancorabolidae foi, originalmente, uma família de áreas rasas e plataformas continentais frias de águas subantárticas que irradiaram para o mar profundo.

PALAVRAS-CHAVE: Copepoda Harpacticoida, Meiofauna, Bacia de Campos, Brasil, filogenia animal, Oceano Atlântico, biogeografia marinha, mar profundo, Ancorabolidae, *Echinopsyllus*, Biodiversidade marinha, Taxonomia

ABSTRACT

Taxonomy and ecology of Copepoda Harpacticoida from sediments of Campos Basin Slope are presented here (chapter 1), as well as the description of three new species of *Echinopsyllus* (chapter 2) and a discussion concerning new insights for geographic and bathymetric distribution of Ancorabolidae (chapter 3). A total of 44 stations were sampled along nine transects, considering five different depths (750 m, 1050 m, 1350 m, 1650 m and 1950 m) at North and South areas of Campos Basin and two sedimentary *strata* (0-2 and 2-5cm). To analyze the taxonomic composition and ecological aspects of data, were done graphics and tables. The Shannon-Wiener diverse index and Pielou evenness were calculated. The non-parametric ANOVA kruskal-Wallis was applied to number of individuals of Copepoda Harpacticoida to test differences between *strata*. To determine the ecological patterns of community, the Bray-Curtis similarity index was calculated after that, a non-metric multi-dimensional analysis (MDS) was conducted, consider different factors: campaign, areas, depths and *strata*. The significance of samples groups was tested by ANOSIM. To evaluate the relationship among Copepoda Harpacticoida community structure and environmental variables, was done BIOENV analyse. The faunistic composition of Copepoda Harpacticoida was found at Campos Basin has shown similarities with other areas, specially, Angola Basin; Even so, a high percentual value of new taxa was found at Campos Basin (10 new genera and 78 new species). The values of density were less, in general, in compare to other deep sea studies. The diverse has presented high values in different stations and studied areas, and a tendency to decrease in relation to increase the depth. The most superficial *stratum* showed, significantly, the highest values of density and diversity that confirm the previous information at literature. Using different taxonomic levels, the community has shown a similar pattern. The use of high taxonomic levels causes a strong damages in the knowledge of marine biodiversity. The discovery of new species of *Echinopsyllus* extends the distributional range of the genus to the southern hemisphere and is further evidence for the formerly unexpected wide genus-level distribution of Ancorabolidae in the world's oceans. The phylogenetic position of *Echinopsyllus* within Ancorabolinae is discussed. The observations on the latitudinal, depth and temperature-range records of ancorabolids evidenced a clear distributional trend: the shallow- and deep-water records derive from high-latitude localities, and records from lower latitudes come only from deep waters. This pattern enabled us to hypothesize that the latitudinal depth-range distribution of ancorabolid species may be controlled/restrained by temperature. The basal phylogenetic position of the subfamily Laophontodinae suggests that the Ancorabolidae was originally a family from shallow waters and cold continental shelves from subantarctic waters that radiated into the deep sea.

KEY WORDS: Copepoda Harpacticoida, Meiofauna, Campos Basin, Brazil, animal phylogeny, Atlantic Ocean, marine biogeography, deep sea, Ancorabolidae, *Echinopsyllus*, Marine biodiversity, taxonomy

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS

LISTA DE FIGURAS

LISTA DE TABELAS

RESUMO

ABSTRACT

Introdução geral.....	1
1. A MEIOFAUNA.....	2
2. O MAR PROFUNDO.....	3
3. A MEIOFAUNA DE MAR PROFUNDO.....	4
4. OS COPEPODA HARPACTICOIDA.....	6
5. OS COPEPODA HARPACTICOIDA DE MAR PROFUNDO.....	8
6. A BACIA DE CAMPOS.....	9
7. JUSTIFICATIVA E OBJETIVOS DO ESTUDO.....	10
8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	12
Capítulo I.....	17
1. INTRODUÇÃO.....	18
2. OBJETIVOS.....	20
3. HIPÓTESES.....	21
4. MATERIAL E MÉTODOS.....	22
4.1 ÁREA DE ESTUDO.....	22
4.2. CARACTERIZAÇÃO SEDIMENTOLÓGICA DAS CAMPANHAS OCEANPROF.....	25
4.3. CAMPANHAS OCEANPROF I E II (PROCEDIMENTOS DE CAMPO).....	26
4.4. TRATAMENTO DAS AMOSTRAS E IDENTIFICAÇÃO TAXONÔMICA.....	29
4.5. ANÁLISE DOS DADOS.....	30
5. RESULTADOS.....	32
5.1 ASPECTOS GERAIS DOS DADOS OBTIDOS (<i>definição de critérios/passos para as análises descritivas</i>).....	32
5.2 COMPOSIÇÃO TAXONÔMICA (<i>considerando todas as amostras estudadas</i>).....	37
5.3 CAMPANHAS, ÁREAS E PROFUNDIDADES (<i>amostras SMALL</i>).....	45
5.4 DISTRIBUIÇÃO VERTICAL (<i>ENTRE OS ESTRATOS-amostras BIG</i>).....	51
5.5 ÁREAS E PROFUNDIDADES (<i>amostras BIG</i>).....	54
5.6 INTEGRAÇÃO DA ESTRUTURA DA COMUNIDADE COM OS DADOS AMBIENTAIS (<i>amostras BIG e SMALL</i>).....	56
5.7 AVALIAÇÃO METODOLÓGICA COMO SUBSÍDIO PARA FUTUROS ESTUDOS.....	58
6. DISCUSSÃO.....	63
6.1. <i>Considerações Finais</i>	80
7. CONCLUSÕES.....	82
8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	85
9. ANEXOS.....	94
Capítulo II.....	104
INTRODUCTION.....	105
MATERIAL AND METHODS.....	106

RESULTS.....	107
DISCUSSION.....	121
REFERENCES.....	130
APPENDIX.....	131
Capítulo III.....	132
INTRODUCTION.....	133
MATERIAL AND METHODS.....	140
RESULTS & DISCUSSION.....	140
CONCLUSIONS.....	147
REFERENCES.....	148
APPENDIX.....	154

INTRODUÇÃO GERAL

1. A MEIOFAUNA

O termo meiofauna foi utilizado por MARE (1942) para definir uma comunidade específica de invertebrados marinhos bentônicos móveis, distintos do macrobentos por seu tamanho pequeno. Derivado do grego μέγας (meios) = menor, o prefixo refere-se a uma categoria de tamanho que inclui pequenos metazoários que passam através de peneiras que, dependendo do autor, apresentam 1,0 ou 0,5mm de abertura de malha, ficando retidos em peneiras de 0,06 ou 0,04mm (HULINGS & GRAY, 1971). WARWICK (1984) definiu a meiofauna como um grupo diferenciado do macrobentos por ser uma outra unidade funcional, na teia trófica e por desenvolver estratégias de sobrevivência, não equivalentes, devido ao seu habitat especial. A meiofauna constitui o principal grupo de metazoários componentes dos ecossistemas bênticos de substrato móvel; isto é particularmente evidente desde áreas costeiras até maiores profundidades (COULL, 1988).

Uma grande diversidade de táxons compõe a meiofauna tanto que, estudos atuais, indicam que dos 34 filos do Reino Animalia, 19 encontram-se representados neste grupo. Apesar da grande diversidade de filos que a compõe, seus integrantes compartilham características morfológicas e estratégias de sobrevivência (WARWICK, 1984), tais como: possuem tamanho reduzido, corpo vermiforme, presença de estruturas de adesão, produção de poucos ovos e ausência/redução de estágios planctônicos no seu ciclo biológico (SWEDMARK, 1964).

A meiofauna desempenha um importante papel no ciclo de nutrientes e no fluxo de energia dos níveis inferiores, para os superiores, na rede trófica marinha (GIERE, 1993). Existem informações na literatura que demonstram como esses organismos, especialmente copépodes, podem ser também utilizados com sucesso em testes de toxicidade utilizando sedimentos, em função de fatores tais como grande abundância, modos de vida favorecendo contato íntimo com o sedimento, além da facilidade de

criação em cativeiro (COULL & CHANDLER, 1992; CHANDLER & GREEN, 1996). Um outro aspecto importante no estudo da meiofauna reside no fato de que um grande número de indivíduos e espécies pode ser encontrado em pequenos volumes de sedimento; assim, pequenas amostras são suficientes para estudos desta comunidade (BETT, 1988).

2. O MAR PROFUNDO

O mar profundo é o maior dos ambientes do planeta e um dos menos conhecidos. Contém um sem-número de habitats e milhares de quilômetros quadrados em áreas de taludes e planícies abissais. Estes incluem outras estruturas geológicas, como cânions, montes submarinos, recifes, fontes hidrotermais e “*cold seeps*” que suportam comunidades microbianas e faunísticas únicas (BRANDT *et al.*, 2007).

Por definição este ambiente começa no declive abrupto da plataforma e, esta feição fisiográfica coincide com a transição da fauna de águas rasas para a de mar profundo (SANDERS *et al.*, 1965; HESSLER, 1974; MERRETT, 1989). Em muitos oceanos esta quebra da plataforma ocorre em torno de 200m de profundidade e, por isto, ficou acordado que, de modo geral, o mar profundo se inicia nesta profundidade (GAGE & TYLER, 1991). Trata-se de um vasto ambiente, cobrindo mais de 65% da superfície terrestre (SVERDRUP *et al.*, 1942). Embora a área total amostrada seja ainda muito pequena, o conhecimento do mar profundo tem aumentado significativamente durante as últimas décadas (NETTO *et al.*, 2005).

Apesar das condições, neste ambiente, serem extremas, apresentando altas pressões, baixas temperaturas e pequena disponibilidade de alimento, o mar profundo pode ser caracterizado como um ambiente fisicamente estável (SANDERS, 1968).

O início das pesquisas modernas em mar profundo ocorreu na década de 60, do século passado (SANDERS *et al.* 1965; SANDERS & HESSLER, 1969) e o objetivo

maior dos pesquisadores foi descrever e explicar os padrões de diversidade das espécies (BRANDT *et al.*, 2004). Em escala regional, por exemplo, dentro de uma simples bacia hidrográfica a diversidade é influenciada por fatores ambientais como o fluxo de matéria orgânica, concentrações de oxigênio, velocidades de correntes e tipo de sedimento (LEVIN *et al.*, 2001). Existem, também, evidências de padrões de biodiversidade numa escala global e, em particular, um aparente decréscimo na riqueza de espécies da linha do Equador rumo aos pólos (CULVER & BUZAS, 2000).

3. A MEIOFAUNA DE MAR PROFUNDO

Dados sobre a distribuição da meiofauna, de mar profundo, estão disponíveis em um número considerável de regiões geográficas, dentre elas o Noroeste do Atlântico (WIGLEY & MCINTYRE, 1964; TIETJEN, 1971; COULL *et al.*, 1977; SIBUET *et al.*, 1984), o Oceano Pacífico (SHIRAYAMA, 1984a e b; SNIDER *et al.*, 1984), o Mar Mediterrâneo (DINET *et al.*, 1973; VIVIER, 1978a e b; SOETAERT *et al.* 1991a e b), o Mar Vermelho (THIEL, 1979; THIEL *et al.*, 1987), o Mar da Groelândia (JENSEN, 1988), o Oceano Ártico (PFANNKUCHE & THIEL, 1987) e o Sudoeste do Oceano Atlântico (SOLTWEDEL, 1993). Uma análise da literatura revela que, em nível global, o Atlântico Norte vem sendo mais estudado do que os demais oceanos e o Atlântico Sul carece de informações (NETTO *et al.*, 2005).

O estudo de alguns táxons, particularmente dos foraminíferos, data do século XIX; porém, até a década de 70 (século XX), há poucos relatos (FONSECA-GENEVOIS *et al.*, 2005). As primeiras amostras quantitativas foram estudadas com material coletado na expedição científica alemã METEOR (THIEL, 1972; THIEL, 1975; THIEL, 1983). Nesta época, DINET & VIVIER (1977) e DINET *et al.* (1985) incluíram a descrição quantitativa do meiobentos na Baía de Biscaya, no programa BIOGAS. Artigos mais recentes ampliaram o panorama quantitativo do meiobentos nos

programas BIOTRANS (PFANNKUCHE 1992, PFANNKUCHE, 1993) e DORA (van der LOEFF & LAVALEYE, 1986).

A maioria dos estudos de diversidade e hipóteses sobre a manutenção da diversidade em mar profundo foi feita com a macrofauna ou a megafauna (ETTER & MULLINEAUX, 2001); o problema dos estudos com a meiofauna está relacionado à sua pequena escala espacial e temporal (BELL, 1980; SCHWINGHAMER, 1981) e, provavelmente, os mecanismos que mantêm a diversidade da meiofauna devem ser diferentes daqueles encontrados na macro e na megafauna.

Em uma iniciativa internacional envolvendo mais de 2000 pesquisadores de 80 nações, o “*Census of Marine Life*” (CoML, 2008) vem, desde o ano 2000, descrevendo e verificando os padrões de riqueza de espécies e distribuição da biota marinha em todos os oceanos. Esse programa é dividido em várias iniciativas, uma das quais o “*Census of the Diversity of Abyssal Marine Life*” (CeDAMar, 2008), dirigido ao estudo de gradientes latitudinais de diversidade em planícies abissais. Várias expedições oceanográficas vêm coletando diferentes organismos, dentre os quais os Copepoda Harpacticoida, em diversas áreas dos oceanos, conforme pode ser visto na Figura 1.

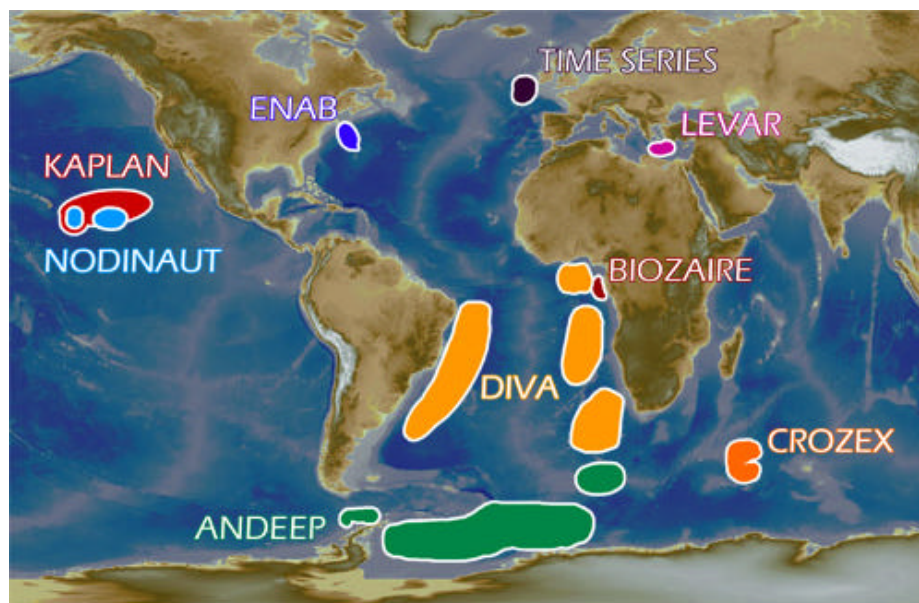


Figura 1. Áreas de coleta da biota marinha de mar profundo já estudadas ou com previsão de estudo pelo “*Census of the Diversity of Abyssal Marine Life*” (Fonte: CeDAMar, 2008)

4. OS COPEPODA HARPACTICOIDA

O nome Copepoda é derivado do grego *kope* = “remo” + *podos* = “pés”, referindo-se ao par de patas natatorias, presentes num mesmo somito, que se movem, ao mesmo tempo, como remos (DAMKAER, 2008). Esse nome foi cunhado, em 1830, pelo pesquisador francês Henri Milne-Edwards (DAMKAER, 2008). Os Copépodes habitam desde águas doces, até condições hipersalinas de cavernas subterrâneas, sendo encontrados, também, em água coletada em bromélias e em mar aberto (HUYS & BOXSHALL, 1991). Com esta vastíssima distribuição, não é de se surpreender que tais organismos muito cedo tenham sido notados por especialistas. O primeiro cientista a dedicar sua vida ao estudo dos Copepoda foi o pesquisador Carl Claus, que em 1863 publicou a primeira obra dedicada, exclusivamente, a esse grupo zoológico (DAMKAER, 2008). O estudo de copépodes continuou, ao longo de todo esse tempo, com atenção voltada aos ecossistemas oceânicos, lacustres e de rios, desde o litoral até grandes profundidades (DAMKAER, 2008).

Copépodes são microcrustáceos maxilópodes. que possuem o corpo dividido em uma parte anterior alargada e fusiforme, o prossomo, e outra posterior, mais delgada, o urossomo, terminando em dois ramos caudais cerdosos (Figura 2). O prossoma é subdividido em duas regiões: o cefalossoma e os prossomitos livres (também chamados de somitos torácicos ou metassoma) de onde surgem do segundo ao quarto par de patas. O urossoma compreende um somito anterior de onde surge o quinto par de patas e cinco outros somitos (referentes ao abdômen). O primeiro segmento abdominal pode apresentar um sexto par de patas reduzido, geralmente representado por uma cerda (Hicks & Coull, 1983); contém, além disso, as aberturas genitais (figura 2).

Nos Harpacticoida o formato do corpo reflete mais o ambiente (ecologia) do que, propriamente, a filogenia, resultando em formas convergentes evoluindo

independentemente, e famílias primitivas que não possuem, necessariamente, a forma do corpo primitiva (Wells, 1988).

Os Harpacticoida podem ser encontrados nos interstícios do sedimento (formas mesopsâmicas), escavando os sedimentos (endopsâmicos) ou vivendo na superfície do sedimento (epipsâmicos). Espécies pequenas, vermiformes, intersticiais dominam em sedimentos arenosos. Ambientes lamosos são dominados por formas escavadoras e epibênticas. Os harpacticóides presentes em comunidades fitais são, tipicamente, espécies com a P1 preênsil ou com corpo fortemente achatado dorsoventralmente.

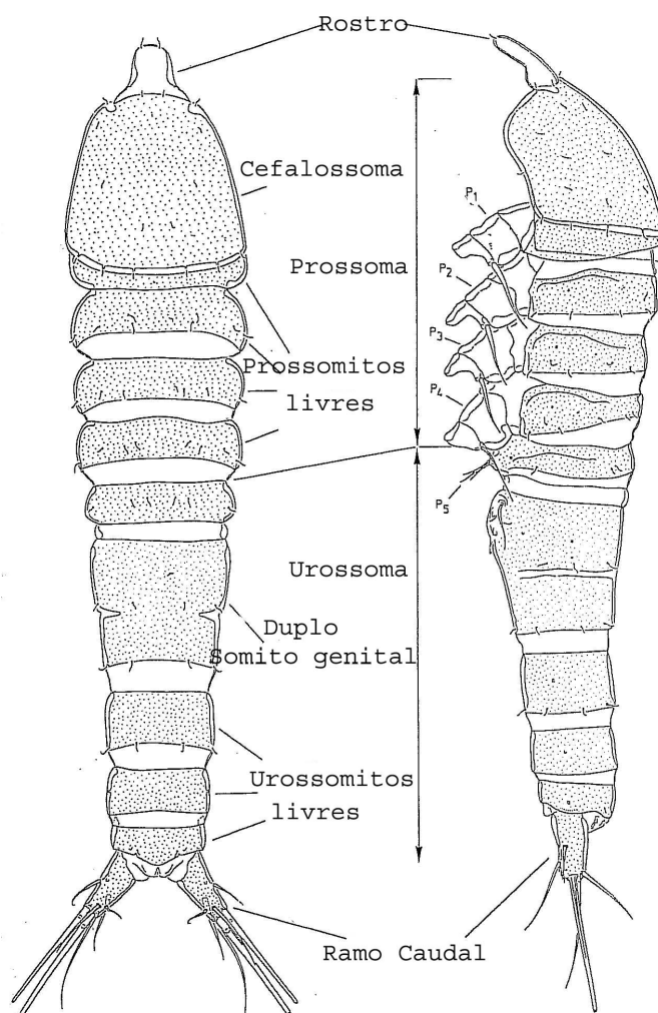


Figura 2. Anatomia de um copépode intersticial adaptado de HUYS *et. al.* (1996)

A ordem Harpacticoida é, geralmente, o grupo artrópode dominante em ambientes marinhos bentônicos, podendo ocupar inúmeros diferentes habitats (HICKS & COULL, 1983; DAHMS & QIAN, 2004). No sedimento ficam restritos às regiões oxigenadas; logo, tendem a ser encontrados na camada superficial, em ambientes lamosos, enquanto que em substratos arenosos podem chegar a camadas profundas no sedimento. Este grupo tende a dominar, ou torna-se numericamente mais abundante, conforme o tamanho da partícula do sedimento (Coull, 1970; Williams, 1972; Moore, 1979).

A identificação dos copépodes marinhos baseia-se, sobretudo, em características visíveis apenas ao microscópio. São caracteres, taxonomicamente, importantes a forma do corpo, da antênula, da antena, do maxilípede, das patas 1-5 e da rama caudal (Wells, 1988).

5. OS COPEPODA HARPACTICOIDA DE MAR PROFUNDO

Este grupo tem sido registrado desde águas rasas, até profundidades maiores que 10.000m (BELYAEV, 1972), onde também pode ser observada uma série de adaptações morfológicas (POR, 1964; MONTAGNA, 1982) e alta diversidade (COULL, 1972; THISTLE, 1978).

Apesar disso, comparando com informações sobre a abundância e a biomassa, em mar profundo, pouco se sabe sobre a sistemática, a diversidade e composição de espécies (SEIFRIED, 2004). De acordo com THIEL (1983), a taxonomia da meiofauna é difícil e consome muito tempo. Em se tratando de mar profundo, então, o problema aumenta, ainda mais, pela grande diversidade de espécies.

A determinação destas espécies para analisar a abundância, diversidade e distribuição é um grande desafio, pois, atualmente, poucas chaves de identificação

podem auxiliar nesta tarefa. Isto está relacionado ao fato de que mais de 95% dos harpacticóides de amostras do chamado “*deep-sea*” são novos à Ciência (THISTLE, 1998). Uma possibilidade é utilizar as autapomorfias encontradas no respectivo táxon. Por exemplo, a família Ectinosomatidae apresenta uma morfologia única no que se refere às peças bucais (maxila com a base alargada). Um espécime que possui a maxila com base aumentada poderia ser, inicialmente, colocado dentro da família (SEIFRIED, 2004).

LAMBSHEAD (1993) estimou que, com o atual percentual de espécies descritas, serão necessários de 500 a 5000 anos para o conhecimento de todas as espécies de Nematoda existentes em mar profundo. Para SEIFRIED (2004), o mesmo poderia ser aplicado a Copepoda. Existem, provavelmente, mais espécies de Nematoda do que de Harpacticoida. Em contraposição, existem mais pesquisadores estudando os Nematoda do que os Copepoda.

6. A BACIA DE CAMPOS

Considerada a maior reserva petrolífera da plataforma continental brasileira, a Bacia de Campos possui uma área de 100.000 km², estendendo-se do estado do Espírito Santo até o norte do estado do Rio de Janeiro. Em 1985 foi descoberto, nesta Bacia, o primeiro campo petrolífero gigante em águas mais profundas do que 200m, “Albacora”. Posteriormente, foram detectados dois outros campos gigantes: “Marlin” e “Barracuda”. Desde então, a PETROBRAS vem investindo mais, no estudo da exploração petrolífera em mar profundo, tornando-se líder mundial neste tipo de exploração. Atualmente, 65% da área de exploração submarina encontra-se em profundidades maiores do que 400m, encorajando a empresa a aumentar suas atividades de exploração em águas cada vez mais profundas. Para a manutenção de uma exploração petrolífera sustentável, em mar

profundo, é necessário o conhecimento e o monitoramento deste ambiente. Para tanto, iniciou-se, mais recentemente, o “Programa de Caracterização Ambiental do Oceano Profundo da Bacia de Campos (OCEANPROF)”, coordenado pelo CENPES/PETROBRAS. Este projeto teve como objetivo caracterizar a região oceânica da Bacia de Campos entre as isóbatas de 700m e 2000m, quanto às variáveis físicas, químicas e biológicas da água e do sedimento. Para isto foram realizadas duas comissões oceanográficas: *Oceanprof* I e II, a primeira, a bordo do navio Prof. W. Besnard e, a segunda, pelo *supply-boat* Astro-Garoupa. Tal projeto, no qual este estudo encontra-se inserido, foi de extrema importância, uma vez que possibilitou e incentivou o estudo do mar profundo em águas brasileiras, ecossistema ainda pouco conhecido e que pode apresentar um imenso potencial de recursos a serem explorados.

7. JUSTIFICATIVA E OBJETIVOS DO ESTUDO

-Por que devemos conhecer a taxonomia, diversidade e distribuição de espécies de copépodes de mar profundo e quais as vantagens de se conhecer a sistemática filogenética para analisar estes fatores?

Além de representarem o segundo táxon de invertebrados marinhos nos sedimentos quanto a abundância e apresentarem uma grande diversidade, os copépodes desempenham um importante papel na caracterização dessas comunidades de mar profundo, sendo sensíveis as variações, em se tratando de disponibilidade de alimento, aos diferentes tipos de sedimentos e a distúrbios variados (THISTLE *et al.*, 1993).

Cresce, cada dia mais, o interesse dos pesquisadores em estudos envolvendo a avaliação de impactos causados por atividades petrolíferas “*off-shore*” (NETTO *et al.*, 2008), bem como em estudos de gradientes de diversidade latitudinal (SEBASTIAN *et al.* 2007). Da mesma forma, aumenta a percepção de que é fundamental um

conhecimento taxonômico mais acurado, permitindo fazer avaliações mais detalhadas e completas sobre o ecossistema.

Durante a realização do 1º Workshop sobre “Taxonomia de Copépodes de Mar Profundo”, realizado em novembro de 2005 na Alemanha, foi confirmada a existência de espécies novas do gênero *Echinopsyllus*, para o talude da Bacia de Campos, o que levará à ampliação da distribuição deste gênero para o Hemisfério Sul e, conseqüentemente, ao fim de sua condição monotípica. Além disso, a descoberta de novos táxons virá a contribuir com uma nova hipótese sobre as relações filogenéticas na família Ancorabolidae.

Esta tese tem como objetivo geral o estudo da taxonomia e ecologia dos Copepoda Harpacticoida da Bacia de Campos, apresentando, em seu primeiro capítulo, o levantamento da composição taxonômica dos Copepoda Harpacticoida, dessa área, e a determinação dos padrões ecológicos de distribuição relacionados a diferentes fatores, entre os quais as campanhas (em períodos distintos) e as diferentes áreas e profundidades do talude da Bacia de Campos. O segundo capítulo tem como objetivos a descrição de três novas espécies do gênero *Echinopsyllus* e uma nova proposta de filogenia para a família Ancorabolidae. O terceiro capítulo apresenta uma abordagem sobre a distribuição biogeográfica da família Ancorabolidae relacionada à sua história evolutiva.

8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BELL, S.S., 1980. Meiofauna–macrofauna interactions in a high saltmarsh habitat. *Ecological Monographs* **50**, 487–505.
- BELYAEV, G.M. 1972. *Haddal bottom fauna of the world oceans*. Israel Program for scientific Translations. 999 pp.
- BETT, B. 1988. Monitoring with meiofauna. *Marine Pollution Bulletin* **19**(6): 293-294.
- BRANDT, A.; DE BROYER, C.; GOODAY, A.J., HILBIG, B. & THOMSON, M.R.A. 2004. Introduction to ANDEEP (ANTarctic benthic DEEP-sea biodiversity: colonization history and recent community patterns) - a tribute to Howard L. Sanders. *Deep-Sea Research II* **51**: 1457–1919.
- BRANDT, A.; DE BROYER, C.; DE MESEL, I.; ELLINGSEN, K.E.; GOODAY, A.J., HILBIG, B.; LINSE, K.; THOMSON, M.R.A. & TYLER, P. A. 2007. The biodiversity of the deep Southern Ocean benthos. *Philosophical Transactions of Royal Society B* **362** : 39–66.
- CeDAMar 2008. *Census of the Diversity of Abyssal Marine Life*. Disponível em <http://www.cedamar.org>. Acesso em 11/12/2008.
- CHANDLER, G.T. & GREEN, A.S. 1996. A 14-day harpacticoid copepod reproduction bioassay for laboratory and field contaminated muddy sediments. In: Ostrander, G.K. (ed), *Techniques in Aquatic Toxicology*, pp 23-39. CRC, Boca Raton, Florida.
- CoML 2008. *Census of Marine Life*. Disponível em <http://www.coml.org>. Acesso em 10/12/2008.
- COULL, B. C. 1970. Shallow water meiobenthos of the Bermuda platform. *Oecologia* **4**: 325-357.
- COULL, B.C., 1972. Species diversity and faunal affinities of meiobenthic Copepoda in the deep sea. *Marine Biology* **14**, 48–51.
- COULL, B.C., 1988. Ecology of marine meiofauna. In: Higgins, R.P., Thiel, H. (Eds.), *Introduction to the Study of Meiofauna*. pp. 18–38. Smithsonian Institute Press, Washington, D.C.
- COULL, B.C. & CHANDLER, G.T., 1992. Pollution and meiofauna: field, laboratory and mesocosm studies. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* **30**, 191–271.
- COULL, B.C., ELLISON, R.L., FLEEGER, J.W., HIGGINS, R.P., HOPE, W.D., HUMMON, W.D., RIEGER, R.M., STERRER, W.E. & TIETJEN, J.H., 1977. Quantitative estimates of the meiofauna from the deep sea off North Carolina, USA. *Marine Biology* **39**, 233–240.

- CULVER, S.J. & BUZAS, M.A., 2000. Global latitudinal species diversity gradient in deep-sea benthic foraminifera. *Deep-Sea Research I* **47**, 259–275.
- DAHMS, H.U. & QIAN, P.Y., 2004. Life histories of the Harpacticoida (Copepoda, Crustacea): a comparison with meiofauna and macrofauna. *Journal of Natural History* **38**, 1725–1734.
- DAMKAER, D. 2008. *Introduction to History of Copepodology*. Disponível em <http://www.copepoda.uconn.edu/history2.htm>. Acesso em 12/12/2008.
- DINET, A. & VIVIER, M. H. 1977. Le meiobenthos abyssal du Golf de Gascogne I. Considerations sur les données quantitatives. *Cahiers de Biologie Marine* **18**, 85–97.
- DINET, A., LAUBIER, L., SOYER, J. & VITIELLO, P. 1973. Resultats biologiques de la Campagne polymede II. Le méiobenthos abyssal. *Rapport de la Comisión Internationale pour l'Exploration de la Mediterranee* **21**, 701-704.
- DINET, A., DESBRUYÈRES, D. & KHRIPOUNOFF, A. 1985. Abondance des peuplements macro- et méiobenthiques: répartition et stratégie d'échantillonnage. In: L. Laubier and C. Monniot (eds.) *Peuplements profonds du Golfe de Gascogne*, pp. 121-142. EFREMER, Brest.
- ETTER, R.J. & MULLINEAUX, L.S., 2001. Deep-sea communities. In: Bertness, M.D., Gaines, S.D. & Hay, M.E. (Eds.), *Marine Community Ecology*. pp. 367-392. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- FONSÊCA-GENEVOIS, V., CASTRO, F.V., PINTO, T.K.O. MARANHÃO, G.M.B., VENEKEY, V., SILVA, M.C., SILVA, N.R., LAGE, L.M., AQUINO, A.P.K., BOTELHO, A.P., LIRA, V., NERES, P., LIMA, R.C.C. & MIRANDA JR., G.V. (2005) Biodiversity of free-living marine nematodes along the South Atlantic margin (Campos Basin, Rio de Janeiro, Brazil), *Livro de resumos do VI Encontro de Bioincrustação, ecologia bêntica e corrosão*, Arraial do Cabo, Rio de Janeiro, Brasil.
- GAGE, J. D. & P. A. TYLER, 1991. *Deep-Sea Biology*. Cambridge University Press, Cambridge: 504 pp.
- GIERE, O., 1993. *Meiobenthology: The Microscopic Fauna in Aquatic Sediments*. Springer-Verlag, Berlin. 328 pp.
- HESSLER, R.R., 1974: The structure of deep benthic communities from central oceanic waters. In: Miller, C.B(ed), *The Biology of the Oceanic Pacific*, Oregon State University Press.
- HICKS GRF & COULL BC 1983. The ecology of marine meiobenthic harpacticoid copepods. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* **21**: 67–175
- HULINGS, N.C. & GRAY, J.S., 1971. Physical factors controlling abundance of meiofauna on tidal and atidal beaches. *Marine Biology* **34**: 77–83.
- HUYS, R. & BOXSHALL G.A. 1991. *Copepod Evolution*. The Ray Society, London. 468 pp.

- JENSEN, P. 1988. Nematode assemblages in the deep-sea benthos of Norwegian Sea. *Deep-Sea Research I* **35**: 1173–1184.
- LAMBSHEAD, P., 1993. Recent developments in marine benthic biodiversity research. *Oceanis* **19**: 5–24
- LEVIN, L.A., ETTER, R.J., REX, M.A., GOODAY, A.J., SMITH, C.R., PINEDA, J., STUART, C.T., HESSLER, R.R., PAWSON, D., 2001. Environmental influences on regional deep-sea species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **32**: 51–93.
- van der LOEFF, M.M.R & LAVALEYE, M.S.S. 1986. *Sediments, fauna and the dispersal of radionuclides at the N.E. atlantic dumpsite for low-level radioactive waste*. Report of the Dutch DORA program. Netherlands Institute for sea Research, Texel, 134 pp.
- MARE, M.F. 1942. A study of the marine benthic community with special reference to the micro-organisms. *Journal of Marine Biological Association, United Kingdom*, **25**: 93-118.
- MERRETT, N.R. 1989. Fishing around in the dark. *New Scientist* **121**: 50-54.
- MONTAGNA, P.A., 1982. Morphological adaptation in the deep-sea benthic harpacticoid copepod family Cerviniidae. *Crustaceana* **42**: 37–43.
- MOORE, C. G. 1979. The identification of faunal gradients and associations of meiobenthic copepods by multivariate analyses. *Journal of the Marine Biological Association of United Kingdom* **59**: 725-736.
- NETTO, S. A.; GALLUCI, F. & FONSECA, G.F.C. 2005. Meiofaunal communities of continental slope and deep-sea sites off SE Brazil, *Deep-Sea Research I*, **52**: 845–899.
- NETTO, S. A.; GALLUCCI, F. & FONSECA, G. 2008. Deep-sea meiofauna response to synthetic based drilling mud discharge off SE Brazil. *Deep-Sea Research II*, [doi:10.1016/j.dsr2.2008.08.018](https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.08.018).
- PFANNKUCHE, O. 1992. Organic carbon flux through the benthic community in the temperate abyssal north-east Atlantic. In: G. T. Rowe, & V. Pariente, *Deep-sea food chains and the global carbon cycle*. pp. 183–198. Dordrecht: Kluwer.
- PFANNKUCHE, O 1993. Benthic response to the sedimentation of particulate organic matter at the BIOTRANS station, 47°N,20°W. *Deep-Sea Research II* **40**:135–149
- PFANNKUCHE, O. & THIEL, H. 1987. Meiobenthic stocks and benthic activity on the NE-Svalbard shelf and in the Nansen basin. *Polar Biology* **7**: 253–266.
- POR, F. D. 1964. A study of Levantine and Pontic Harpacticoida (Crustacea: Copepoda). *Zoologische verhandelingen, Leiden* **64**: 1-22.
- SANDERS, H. L. 1968. Marine benthic diversity: a comparative study. *American Naturalist* **102**: 243-82.

- SANDERS, H.L. & HESSLER, R.R., 1969. Diversity and composition of abyssal benthos. *Science* **166**: 1033–1034.
- SANDERS, H.L., HESSLER, R.R., HAMPSON, G.R., 1965. An introduction to the study of deep-sea benthic faunal assemblages along the Gay Head Bermuda transect. *Deep-Sea Research* **12**: 845–867.
- SCHWINGHAMER, P. 1981. Characteristic size distributions of integral benthic communities. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* **38**: 1255–1263.
- SEBASTIAN, S., RAES, M., DE MESEL, I & VANREUSEL, A. 2007. Comparison of the nematode fauna from the Weddell Sea Abyssal Plain with two North Atlantic abyssal sites. *Deep Sea Research II* **54**(16-17): 1727-1736.
- SEIFRIED, S. 2004. The Importance of a Phylogenetic System for the Study of Deep-Sea Harpacticoid Diversity. *Zoological Studies* **43**(2): 435-445.
- SHIRAYAMA, Y. 1984a. The abundance of deep-sea meiobenthos in the Western Pacific in relation to environmental factors. *Oceanologica Acta* **7**: 113–121.
- SHIRAYAMA, Y. 1984b. Vertical distribution of meiobenthos in the sediment profile in bathyal, abyssal and hadal deep sea systems of the Western Pacific. *Oceanologica Acta* **7**: 123–129.
- SIBUET, M., MONNIOT, C., DESBRUYÈRES, D., DINET, A. & KHRIPOUNOFF, A. 1984. Peuplements benthiques et caractéristiques du milieu dans la plaine abyssale Demerara dans l’océan Atlantique. *Oceanologica Acta* **7**: 345–358.
- SNIDER, L.J., BURNETT, B.R. & HESSLER, R.R. 1984. The composition and distribution of meiofauna and nanobiota in a North Pacific deep-sea area. *Deep-Sea Research* **31**: 1225-1249.
- SOETAERT, K.; HEIP, C. & VINCX, M. 1991a. Diversity of nematode assemblages along a Mediterranean deep-sea transect. *Marine Ecology Progress Series* **75**: 275–282.
- SOETAERT, K.; HEIP, C. & VINCX M. 1991b. The meiobenthos along a Mediterranean deep-sea transect off Calvi (Corsica) and in an adjacent canyon. *PSZNI: Marine Ecology* **12**: 227–242.
- SOLTWEDEL, T. 1993. Meiobenthos und biogene Sedimentkomponenten im tropischen Ost-Atlantik. Berichte aus dem Zentrum für Meeres- und Klimaforschung der Universität Hamburg Reihe E: *Hydrobiologie und Fischereiwissenschaft*, no.6
- SVERDRUP, H.U., M.W. JOHNSON AND R.H. FLEMING, 1942. *The Oceans, Their Physics, Chemistry, and General Biology*. Prentice Hall, New York, 1087 pp.
- SWEDMARK, B. 1964. The interstitial fauna of marine sand. *Biological Review* **39**: 1-42.

- TIETJEN, J. H. 1971. Ecology and distribution of deep-sea meiobenthos of North Carolina. *Deep-Sea Research I* **18**: 941-957.
- THIEL, H. 1972. Meiofauna und Struktur der benthischen Lebensgemeinschaft des Iberischen Tiefseebeckens. "Meteor" *Forschungsergebnisse D* **12**, 36-51.
- THIEL, H. 1975. The size structure of deep-sea benthos. *International Revue des gesamten Hydrobiologie* **60**: 579-606.
- THIEL, H., 1979 First quantitative data on the Red Sea deep benthos. *Marine Ecology Progress Series* **1**: 350-447.
- THIEL, H. 1983. Meiobenthos and nanobenthos of the deep sea. In: G. Rowe, & V. Pariente (eds.) *Deep-sea biology*. pp. 167-230. New York: Wiley.
- THIEL, H.; PFANNKUCHE, O.; THEEG, R. & SCHRIEVER, G. 1987. Benthic metabolism and standing stock in the central and northern deep Red Sea. *PSZNI Marine Ecology* **8**: 1-20.
- THISTLE, D. 1978. Harpacticoid dispersion patterns: implications for deep-sea diversity maintenance. *Journal of Marine Research* **36**: 377-397.
- THISTLE, D. 1998. Harpacticoid copepod diversity at two physically reworked sites in the deep sea. *Deep-Sea Research II* **45**:13-24
- THISTLE, D., B. HILBIG, AND J.E. ECKMAN. 1993. Are polychaetes sources of habitat heterogeneity for harpacticoid copepods in the deep sea? *Deep-Sea Research* **40**: 151-157.
- VIVIER, M.H. 1978a. Conséquences d'un déversement de boue rouge d'alumine sur le méiobenthos profond (Canyon de Cassidaigne, Méditerranée). *Tethys* **8**: 249-262.
- VIVIER, M.H. 1978b. Influence d'un déversement industriel profond sur la nématofaune ((Canyon de Cassidaigne, Méditerranée). *Tethys* **8**: 307-321.
- WARWICK, R.M. 1984. Species size distribution in marine benthic communities. *Oecologia* **61**: 32-41.
- WELLS, J. B. J. 1988. Copepoda. In: Higgins, R. P. & Thiel, H. (eds) *Introduction to the Study of Meiofauna*. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C.: 380-388 p.
- WIGLEY, R.L. & MCINTYRE, A.D. 1964. some quantitative comparisons of offshore meiobenthos and macrobenthos south of Martha's Vineyard. *Limnology and Oceanography* **9**: 485-493.
- WILLIAMS, R. 1972. The abundance and biomass of the interstitial fauna of a graded series of shell-gravels in relation to the available space. *Journal of Animal Ecology*, **41**: 623-646.

CAPÍTULO I

COMPOSIÇÃO TAXONÔMICA E ASPECTOS DA ECOLOGIA DE COPEPODA HARPACTICOIDA DO TALUDE CONTINENTAL DA BACIA DE CAMPOS

1. INTRODUÇÃO

Alguns trabalhos prévios sobre Copepoda Harpacticoida de mar profundo consideraram esses organismos sem nenhum refinamento taxonômico, ou seja, como uma unidade zoológica única (ALONGI, 1992; HERMAN & DAHMS, 1992; VANHOVE *et al.*, 1995) e apenas alguns pesquisadores estudaram o grupo ao nível de família (BECKER *et al.*, 1979; ITÔ, 1982, 1983; MOURA & POTTEK, 1998; POR, 1969). Embora as comunicações na área da taxonomia tenham crescido bastante desde então (THISTLE, 1978, 1979; THISTLE & ECKMAN, 1990; THISTLE *et al.* 1993, CONROY-DALTON & HUYS, 2000; GEORGE & SCHIMINKE, 2002; GEORGE, 2004, 2008), a taxonomia dos copépodes de mar profundo continua pouco conhecida (SEIFRIED, 2004).

Copepoda Harpacticoida é o segundo grupo mais numeroso da meiofauna em sedimentos marinhos, compreendendo cerca de 2-3% do total da fauna em zonas abissais. Estes valores variam de 1 a 36% no Atlântico Norte e Mediterrâneo, com densidades variando de 1 a 100 cm⁻² (Gage & Tyler, 1991). Existem indicações de similaridade global (isocomunidades) na fauna de Harpacticoida ao nível de composição de famílias e/ou gêneros (Por, 1965), especialmente dentro das famílias Aegesthidae (Montagna, 1982), Argestidae (George, 2004) e Ancorabolidae (Conroy-Dalton & Huys, 2000). Muitas famílias intersticiais típicas de águas rasas têm sido recentemente encontradas em mar profundo (Veit-Kohler, 2004). Thistle (1982) reconheceu três grupos funcionais em sedimentos batiais: o primeiro grupo consiste de indivíduos com apêndices largos e robustos com cerdas modificadas para cavar, o segundo grupo formado por espécies vermiformes com estilo de vida intersticial e o terceiro grupo que consiste de pelo menos três famílias que possuem espinhos dorsais bem desenvolvidos utilizados para ancorar detritos como camuflagem para a vida na

superfície no sedimento. Em mar profundo, os copépodes alimentam-se principalmente em agregados de matéria orgânica no sedimento.

No mar profundo, a fauna de copépodes é dominada por gêneros das famílias Aegisthidae, Ancorabolidae, Neobryidae, Ectinosomatidae, Zosimidae, Argastidae, Ameiridae, Pseudotachidiidae, Huntmanniidae, Miraciidae e Dactylopusiidae. Outras famílias, como Laophontidae e Tegastidae, ocorrem em mar profundo, mas são relativamente raras (WELLS, 2007).

GAD (2003) ressaltou que o número de espécies de invertebrados marinhos, no bentos profundo, é irreal, porque os dados de espécies de meiofauna encontram-se subestimados. De fato, as informações referentes à diversidade das espécies de Copepoda Harpacticoida, em mar profundo, são relativamente escassas (VEIT-KOHLER, 2004). Os levantamentos faunísticos, ao nível de espécie, dos Copepoda Harpacticoida de águas profundas são raros (GEORGE, 2005). Apenas muito recentemente foi realizado o primeiro estudo taxonômico e ecológico sobre os Copepoda Harpacticoida do Atlântico Sudoeste, mais especificamente na Bacia de Sergipe (VASCONCELOS, 2008). Mais de 4000 espécies de Harpacticoida já foram documentadas, mas ainda existem milhares de espécies a descrever. Por exemplo, uma estimativa do número de espécies de Harpacticoida em mar profundo conduz, rapidamente, a um número de cinco dígitos (SEIFRIED, 2004).

2. OBJETIVOS

- Realizar um estudo taxonômico dos Copepoda Harpacticoida da Bacia de Campos, verificando a possível existência de novos táxons;
- Analisar os atributos ecológicos da comunidade de Copepoda Harpacticoida como densidade, diversidade e equitabilidade e, verificar a existência de possíveis padrões ecológicos relacionados às diferentes profundidades, áreas e campanhas, bem como avaliar a distribuição vertical do grupo entre dois estratos de sedimento, 0-2 e 2-5cm;
- Verificar a existência de relações entre a comunidade de Copepoda Harpacticoida e as características ambientais dos sedimentos da área;
- Analisar se os diferentes níveis de resolução taxonômica (família, gênero e espécie) apresentam uma resposta similar quanto aos padrões da comunidade;
- Contribuir com uma avaliação comparativa de aspectos da metodologia de coleta utilizada, a fim de fornecer subsídios para futuros estudos sobre a meiofauna e, em especial, sobre os Copepoda Harpacticoida da Bacia de Campos.

3. HIPÓTESES

As hipóteses aqui apresentadas encontram-se embasadas em observações obtidas na literatura:

- Existe um alto percentual de novos táxons nos sedimentos provenientes da Bacia de Campos.
- A densidade, riqueza e diversidade de táxons do grupo são, significativamente, maiores nos dois primeiros centímetros do sedimento comparando com o estrato de 2 a 5 cm.
- Existe uma perda de informações sobre a comunidade e a biodiversidade quando se usa uma resolução taxonômica baixa (acima de gênero).

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1 Área de Estudo

A margem divergente da América do Sul, estendendo-se por mais de 12.000km desde o Delta do Orinoco, no Oriente Venezuelano, até à Terra do Fogo, no extremo sul da Argentina, inclui um sistema contínuo de bacias sedimentares originadas pelos mecanismos de distensão litosférica que, a partir do Mesozóico, conduziram à ruptura do paleocontinente Gondwana e à separação definitiva das placas Africana e Sul-Americana, acompanhando a formação do Oceano Atlântico Sul (MILANI *et al.*, 2000). A Bacia de Campos foi formada após a abertura do Atlântico Sul e, desde então, o acúmulo de sedimento tem dependido, principalmente, das flutuações do nível do mar (MACÁRIO *et al.*, 2004).

A Bacia de Campos é, atualmente, o maior campo petrolífero do Brasil, responsável por mais de 80% do total das reservas nacionais de petróleo. A primeira exploração, nesta bacia, foi realizada em 1971, sendo que a produção, economicamente viável, vem ocorrendo desde 1974 (SOARES-GOMES & OLIVEIRA, 2000). Está situada entre as coordenadas 21° 30' e 23° 30' S, em águas territoriais do Estado do Rio de Janeiro, cobrindo cerca de 100.000km², dos quais apenas 500km² se encontram em áreas emersas. Ao norte, a bacia é parcialmente isolada da Bacia do Espírito Santo, na região de águas rasas, pelo Alto de Vitória, um bloco elevado, de embasamento, que coincide com a extremidade oeste da Cadeia Vitória-Trindade, um importante lineamento oceânico naquela área. Em águas profundas, não existe uma separação efetiva entre as bacias de Campos e do Espírito Santo (MILANI *et al.*, 2000).

O talude continental tem 40 km de largura e se estende a partir da “quebra” da plataforma continental, na isóbata de 110m, até a isóbata de 2000m, onde se funde ao Platô São Paulo. O gradiente médio de declividade é suave (2.5°), mas ambos os

declives, superior (110–600 m) e inferior (1200–2000 m), têm gradientes íngremes. O último, então, é caracterizado por um pronunciado declive ($>8^\circ$). Ao norte a base do talude é mais rasa (1500m) do que ao sul (2000m) devido à ocorrência de um cone submarino ligado ao cânion submarino Almirante Câmara (VIANA *et al.*, 1998). Esta região é cortada, também, por outros cânions, como o São Tomé, ao sul, e o Itapemirim, ao norte.

De acordo com SILVEIRA *et al.* (2000), existem quatro principais massas d'água na região: a Água Tropical (AT), a Água Central do Atlântico Sul (ACAS), a Água Intermediária da Antártida (AIA) e a Água Profunda do Atlântico Norte (APAN). A AT ($T > 20^\circ\text{C}$, $S > 36.2$) ocupa a camada de mistura oceânica e sua distribuição está restrita aos 150m superficiais. A ACAS ($T = 10$ a 20°C ; $S = 34.8$ a 36.2) é definida como a massa d'água da termoclina e se estende, verticalmente, de 150m até cerca de 500m. A AIA ($T = 4$ a 10°C ; $S = 34.2$ a 34.8) é encontrada entre 500 e 1200m, apresentando uma salinidade menor e altos valores de fosfato. A APAN ($T = 3$ a 4°C , $S = 34.6$ a 35) alcança profundidades de 3000m e pode ser caracterizada como uma água oligotrófica e bem oxigenada (Figuras 1 e 2).

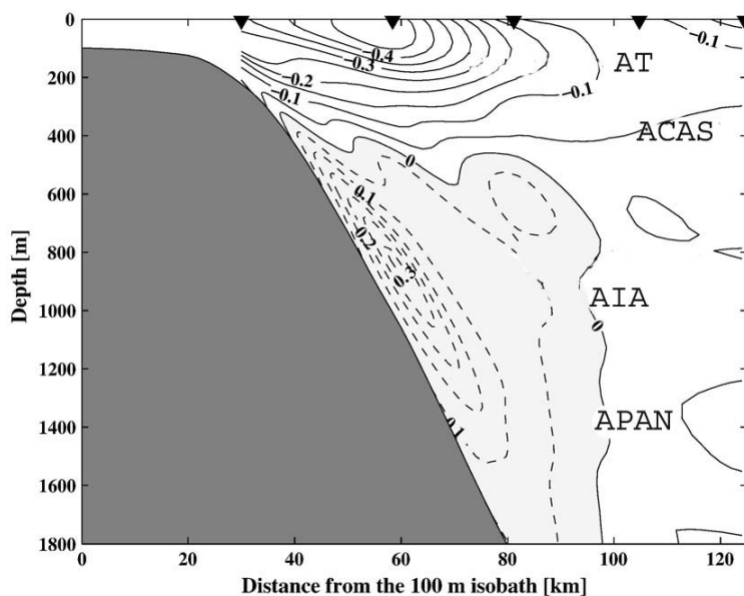


Figura 1. Representação esquemática das massas d'água da Bacia de Campos (adaptada de MELLO e SOUSA *et al.*, 2006)

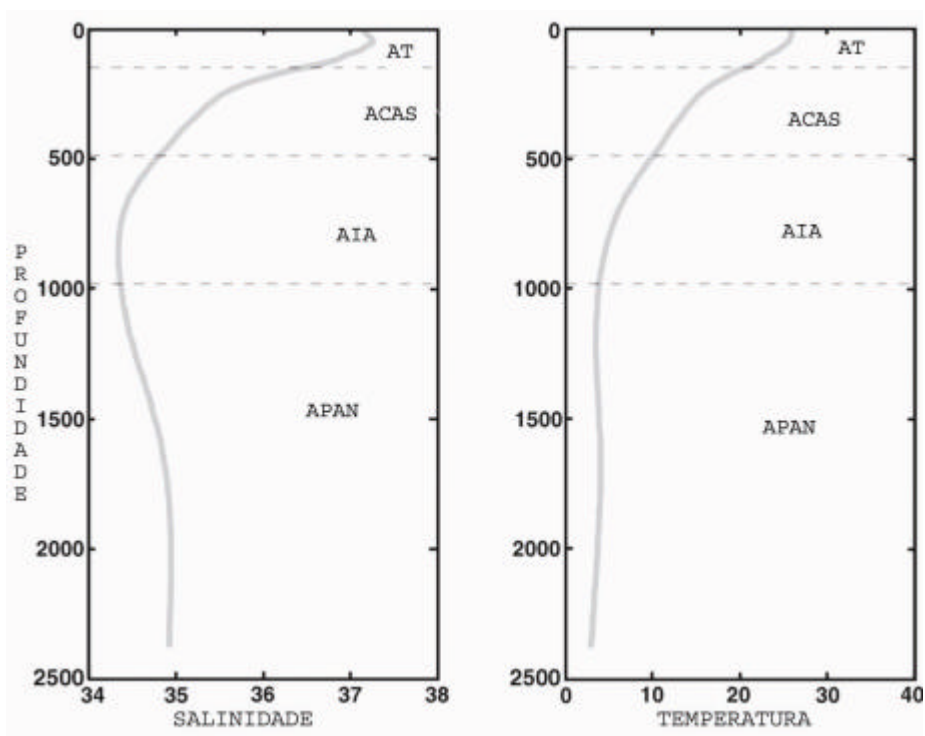


Figura 2. Médias da salinidade (S) e temperatura ($^{\circ}\text{C}$) na região da Bacia de Campos (adaptado de MELLO e SOUZA *et al.*, 2006)

As correntes marinhas da região apresentam movimentos horizontais (vórtices) e verticais (ressurgência e subsidência), intimamente associados à influência dos ventos e à morfologia do fundo oceânico (TOMMASI, 1994). Tais movimentos provocam alterações na composição físico-química da massa d'água, conseqüentemente afetando a estrutura e a dinâmica das comunidades biológicas locais. Apesar desses movimentos de massa e da influência continental do Rio Paraíba do Sul, que são considerados pontos de enriquecimento da região, as águas da Bacia de Campos mostram-se tipicamente oligotróficas, constituindo verdadeiro fator limitante à produção primária do ambiente.

4.2. Caracterização sedimentológica das Campanhas *OCEANPROF*

Algumas informações sobre os sedimentos das estações de coleta desse estudo puderam ser obtidas no estudo publicado por MELLO e SOUSA *et al.* (2006). Eles mostraram o predomínio de sedimentos arenosos nas profundidades entre 750 e 1050m. No entanto, exceções ocorreram na distribuição dos grãos, com um alto teor de lama em algumas estações localizadas entre essas profundidades. Os maiores percentuais de silte e argila foram encontrados nas estações localizadas entre as profundidades de 1350 e 1950m. Os teores de carbonato variam de 24% a 50%, com os menores valores presentes nas estações mais rasas. O carbono orgânico total variou de 2,2 a 18,1 mg.g⁻¹, com os menores valores ocorrendo nos sedimentos arenosos das profundidades de 750 e 1050m e os maiores teores de carbono orgânico nas estações lamosas.

4.3. Campanhas *OCEANPROF* I e II (procedimentos de campo)

As coletas foram realizadas em duas campanhas, nos meses de novembro e dezembro de 2002 (*OCEANPROF* I) e em junho e julho de 2003 (*OCEANPROF* II), a bordo do navio Prof. W. Besnard e do *suply-boat* Astro-Garoupa, respectivamente.

A região estudada foi dividida em duas áreas: Norte (19 estações prospectadas) e Sul (24 estações prospectadas) (Figura 3). Essas estações (tanto nas áreas Norte quanto na Sul) foram posicionadas ao longo de cinco diferentes profundidades (isóbatas): 750, 1050, 1350, 1650 e 1950m.

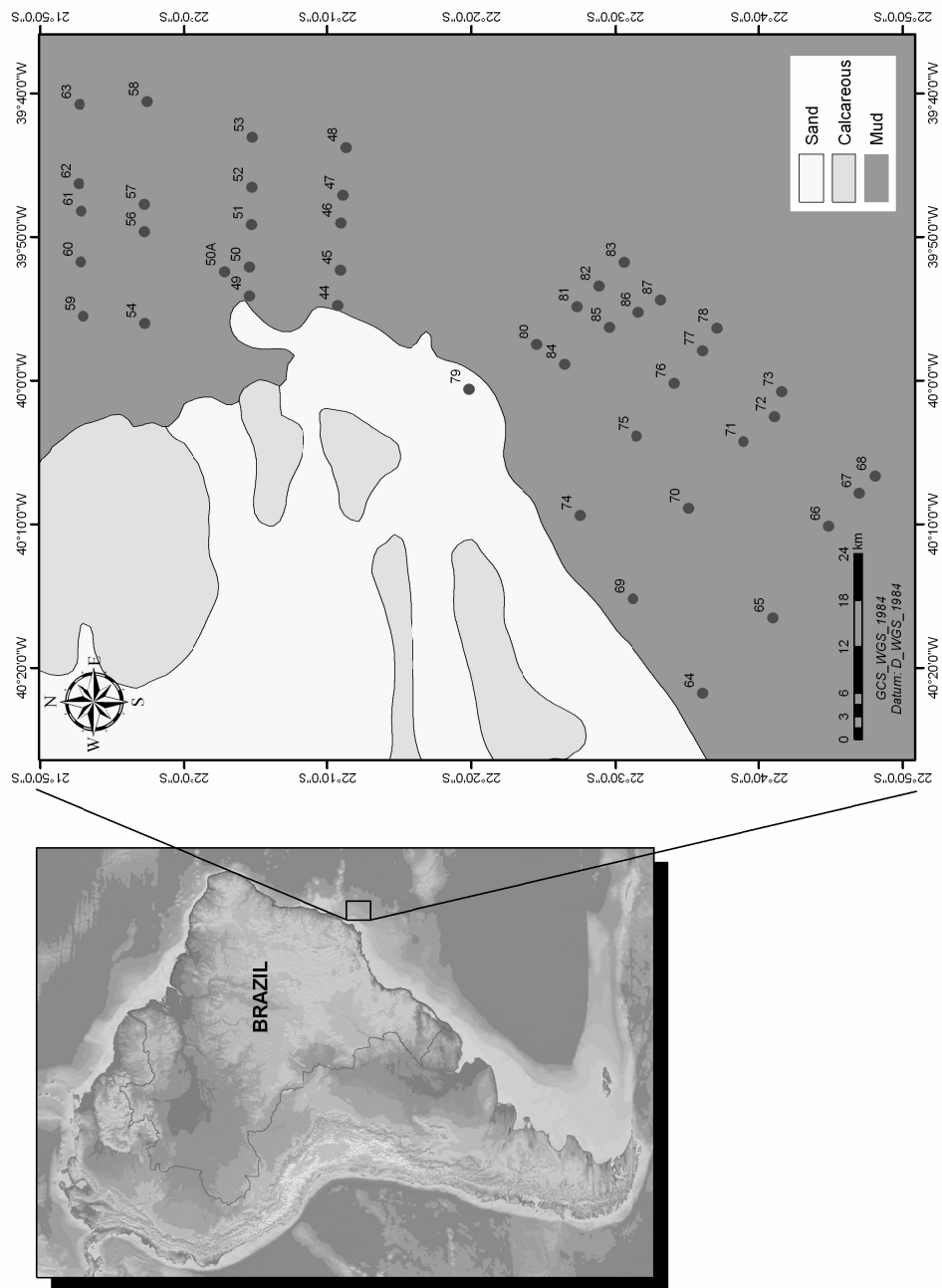


Figura 3. Posicionamento das estações de coleta em duas áreas (Norte, #44 a 63 e Sul, # 64 a 87) da Bacia de Campos para OCEANOPROF1 e 2.

Em cada estação, as amostras foram obtidas com a utilização de um *box-corer* da *Ocean Instruments*, do tipo *USNEL SPADE CORER*, modificado para coleta de $0,25\text{m}^2$ de sedimento e sub-dividido em 25 testemunhos (Figura 4). Desses, três testemunhos, localizadas na periferia do amostrador, foram utilizados para a análise da meiofauna. De cada testemunho, uma amostra foi retirada com o auxílio de seringas de 2,0cm de diâmetro (aqui denominadas amostras *SMALL*), inseridas horizontalmente no perfil sedimentar. O sedimento foi estratificado (0-2cm e 2-5cm), sendo cada estrato fixado com formol salino a 10% e tamponado com bórax.

Além disso, foram utilizadas, na Campanha *OCEANPROF II*, as células inteiras do *box-corer* (10x10cm) (aqui denominadas amostras *BIG*) em cinco estações para cada área, cada uma das estações representando uma das profundidades estudadas. O modo de estratificação e fixação repetiu-se como descrito acima.

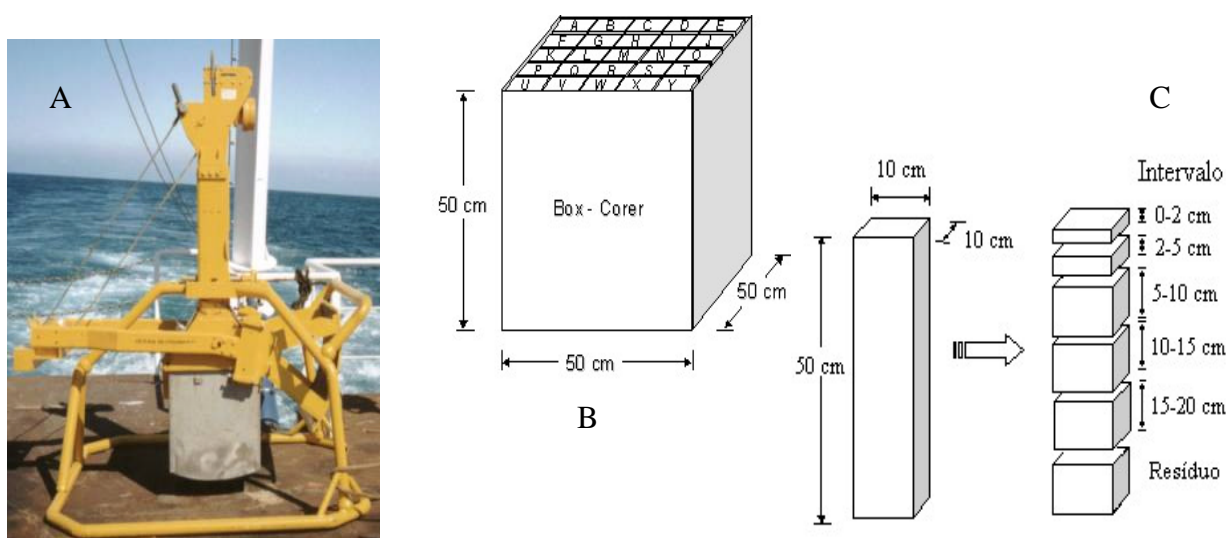


Figura 4. *Box Corer* tipo colméia (A), sua divisão interna (B) e estratificação sedimentar (C)

4.4. Tratamento das amostras e identificação taxonômica

Em laboratório foi utilizada a metodologia de BOISSEAU (1957), sendo as amostras submetidas a peneiramento úmido em peneiras geológicas com aberturas de malha de 0,044mm e 0,5mm para a separação da meiofauna. A triagem da meiofauna foi realizada em placas de Dolffus, sob microscópio estereoscópico. A partir de cada amostra, a meiofauna foi quantificada em grandes grupos e, no caso dos Copepoda, todos os indivíduos desse grupo foram retirados e colocados em frascos correspondentes a cada amostra.

Para a identificação taxonômica dos Copepoda, foram montadas lâminas provisórias com todos os indivíduos imersos em glicerina, o que fornece um bom contraste para observação ao microscópio óptico (KIHARA, 2003). Outro procedimento utilizado foi a inclusão de um calço, feito com anéis de reforço de fichário (KIHARA, comunicação pessoal), dando suporte à lamínula no preparado. Esse tipo de montagem permite a movimentação dos espécimes mediante o deslocamento horizontal da lamínula com os dedos do observador. Isto permite posicionar os diferentes apêndices da maneira mais adequada à observação dos caracteres taxonômicos importantes à identificação de cada táxon, para comparação com a literatura específica.

Após a identificação inicial, o material foi separado em novos frascos (de acordo com o táxon) para estudos posteriores e/ou depositado em coleção taxonômica. Outros espécimes foram, totalmente, dissecados para a observação dos caracteres. Para tanto, foram feitas preparações permanentes, montando-se as partes dissecadas em glicerina, entre lâmina e lamínula. Essas lâminas foram montadas, selando-se com o auxílio de parafina e esmalte incolor. Para a identificação, foram utilizadas diferentes chaves

dicotômicas (LANG, 1948; HUYS *et al.*, 1996; BOXSHALL & HALSEY, 2004; WELLS, 2007) além de consulta a bibliografia específica.

O material examinado encontra-se no Laboratório de Dinâmica de Populações de Invertebrados Marinhos, do Departamento de Zoologia da UFPE.

4.5. Análise dos dados

Para a realização das análises comparativas (considerando-se as amostras separadamente) foi utilizado o número de indivíduos por táxon (ou o total) em cada amostra. Para uma comparação dos dados deste estudo com os de densidade, existentes na literatura, os dados foram expressos em indivíduos por 10cm². Visando facilitar a visualização dos resultados de composição, abundância e dominância, tais dados foram organizados em tabelas e, em seguida, construídos diferentes tipos de gráficos.

O índice de diversidade utilizado foi o de Shannon-Wiener (H'); expresso pela fórmula $\rightarrow H' = -\sum_i p_i (\log_2 p_i)$, onde p_i = proporção da abundância de um táxon em relação aos demais táxons da amostra. A equitabilidade foi calculada pelo índice de Pielou (J'), expresso pela fórmula $\rightarrow J' = H' / H'_{\max}$.

A análise de variância, por pontos, de Kruskal-Wallis (ZAR, 1996) foi aplicada aos valores do número total de indivíduos de Copepoda Harpacticoida por amostra (variável dependente), sendo considerado como fator (variável independente) a estratificação sedimentar. O nível de significância adotado foi de 0,05.

Para a determinação de possíveis padrões ecológicos da comunidade, aplicou-se o índice de similaridade de Bray-Curtis (CLARKE & WARWICK, 1994) aos dados de número de indivíduos, utilizando-se diferentes níveis de resolução taxonômica (táxon, família, gênero, espécie). A partir da matriz de similaridade obtida com esses dados, foi

realizada uma análise de ordenação não-métrica multidimensional (MDS) (CLARKE & WARWICK, 1994). Nessa análise foram considerados diferentes fatores: campanhas (apenas para as amostras *SMALL*), áreas e profundidades (amostras *SMALL* e *BIG*, separadamente) e estratos sedimentares (apenas amostras *BIG*). A significância da formação dos grupos de amostras, nas análises de similaridade e multidimensional, foi testada pela análise ANOSIM, com nível de significância de 0,05.

Uma avaliação comparativa entre as amostras *SMALL* e *BIG* da segunda campanha, foi realizada a partir da construção de gráficos espécie X área para cada tamanho de amostra (KREBS, 1999).

Para avaliar as relações entre a estrutura da comunidade bentônica e as variáveis ambientais do sedimento foi feita a análise BIOENV (CLARKE & WARWICK, 1994).

As informações referentes às variáveis ambientais do sedimento (teores de areia grossa, média, fina, silte, argila, matéria orgânica, carbonatos, carbono orgânico total, carbono inorgânico e nitrogênio total) foram, gentilmente, cedidas pelo Prof. Dr. Carlos Eduardo Rezende, do Laboratório de Ciências Ambientais do Centro de Biociências e Biotecnologia, da Universidade Estadual do Norte Fluminense (UENF), pesquisador responsável pela avaliação geoquímica do "Programa de Caracterização Ambiental do Oceano Profundo da Bacia de Campos - OCEANPROF" (CENPES/PETROBRAS), no qual este estudo encontra-se inserido.

5. RESULTADOS

5.1 ASPECTOS GERAIS DOS DADOS OBTIDOS (definição de critérios/passos para as análises descritivas)

O material examinado das duas campanhas revelou 1449 exemplares de Copepoda Harpacticoida, sendo grande parte desse material passível de identificação em alguma categoria taxonômica (família, gênero ou espécie). Apenas um pequeno percentual não foi identificado (Figura 5).

Assim, como primeiro critério/passo adotado nas análises descritivas, apresentadas a seguir, foram considerados, apenas, os indivíduos identificados.

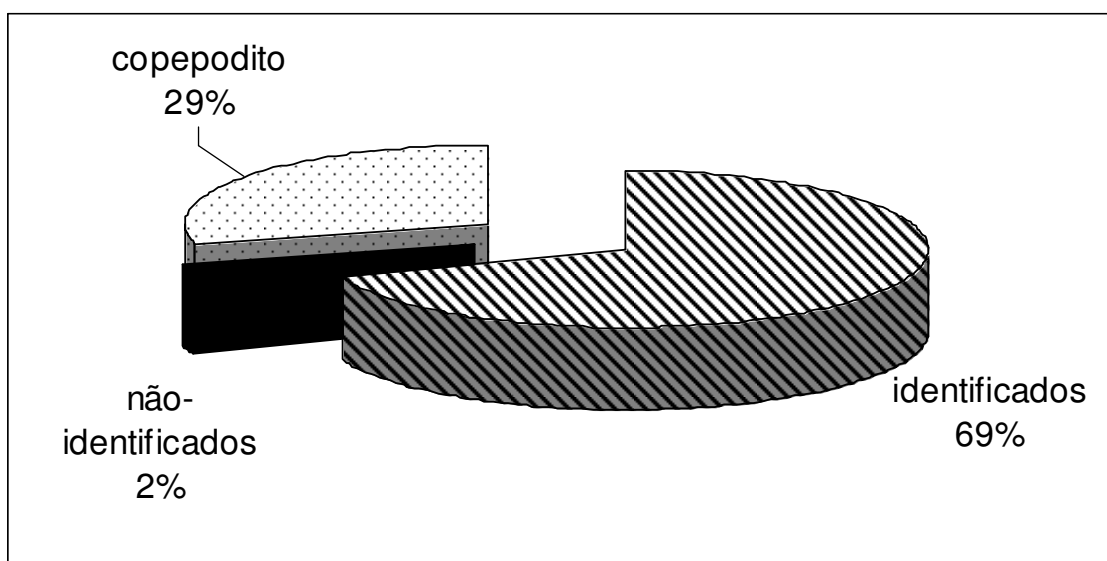


Figura 5. Valores, expressos em percentuais, de material identificado, não-identificado e copepoditos

Outro aspecto importante refere-se aos altos percentuais (maiores que 50%) de amostras destituídas de Copepoda Harpacticoida ($n=zero$). Este aspecto foi característico das amostras *SMALL*, na primeira campanha (Figura 6), o mesmo ocorrendo com as da segunda campanha, ainda que de forma menos marcante (Figura 7).

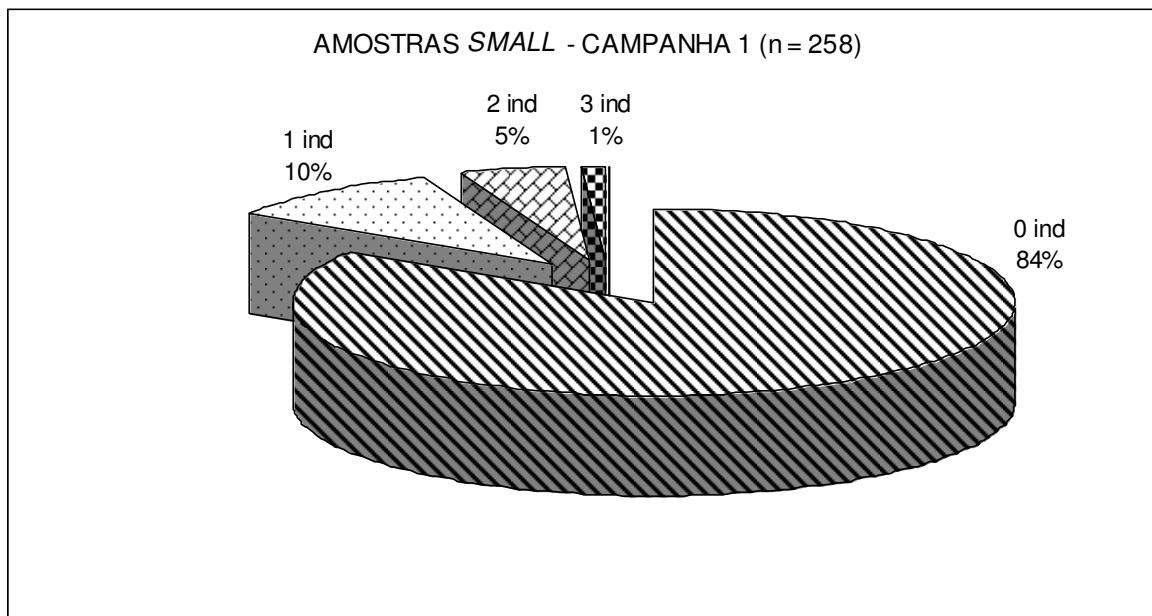


Figura 6. Distribuição das frequências do número total de indivíduos, por amostra *SMALL*, na primeira campanha (n = número total de amostras)

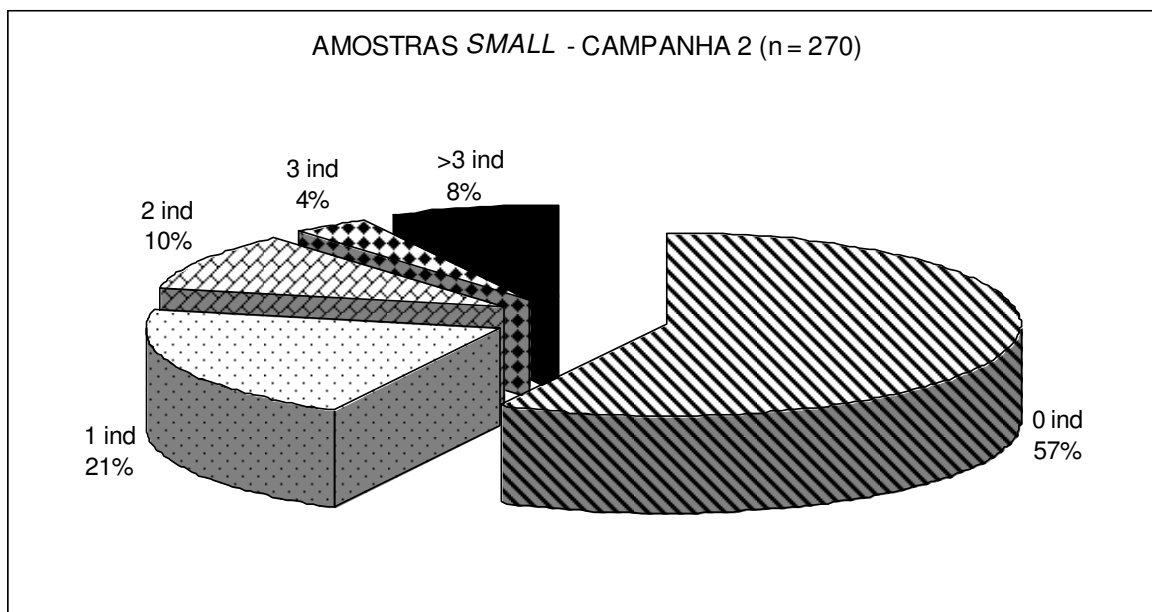


Figura 7. Distribuição das frequências do número total de indivíduos, por amostra *SMALL*, na segunda campanha (n = número total de amostras)

Com relação as amostras *BIG*, obtidas apenas na segunda campanha, o percentual de amostras sem Copepoda Harpacticoida foi de, apenas, 10% (Figura 8). Este aspecto fez com que um segundo e um terceiro critérios/passos tenham sido

adotados nas análises descritivas efetuadas com os dados das amostras *SMALL*: o segundo critério/passo foi a não aplicação de testes de significância em função do alto percentual de amostras sem indivíduos e o terceiro critério/passo foi somar os números de indivíduos das amostras de cada estação/profundidade, ao invés de calcular a média e o desvio-padrão do número de indivíduos por amostra.

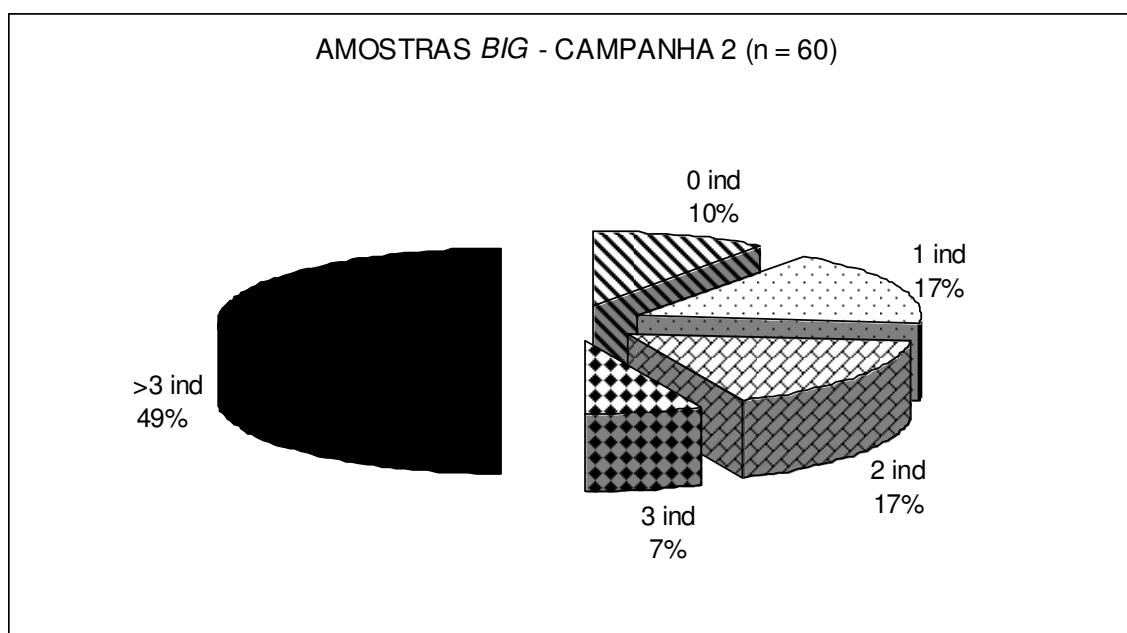


Figura 8. Distribuição das frequências do número total de indivíduos, por amostra *BIG*, na segunda campanha (n = número total de amostras)

Nas duas campanhas, os percentuais do número de indivíduos coletados no estrato inferior (2 a 5 cm) foram bastante baixos (Figuras 9 e 10). No entanto, observando os valores absolutos do número de indivíduos verifica-se que existem variações entre as campanhas (Figura 11), assim como variações no número de indivíduos entre os diferentes amostradores utilizados na segunda campanha (Figura 12).

O reduzido número de indivíduos no estrato sedimentar inferior (2-5 cm) determinou que as análises comparativas entre as áreas e profundidades, com as amostras *SMALL* e *BIG*, fossem feitas considerando os dois estratos somados. Assim, os

resultados apresentados nos ítems que se seguem consideram a amostra inteira (0-5 cm). Da mesma forma, as análises comparativas das campanhas em que foram utilizadas apenas as amostras do coletor *SMALL*, também foram feitas usando a soma dos resultados obtidos nos dois estratos.

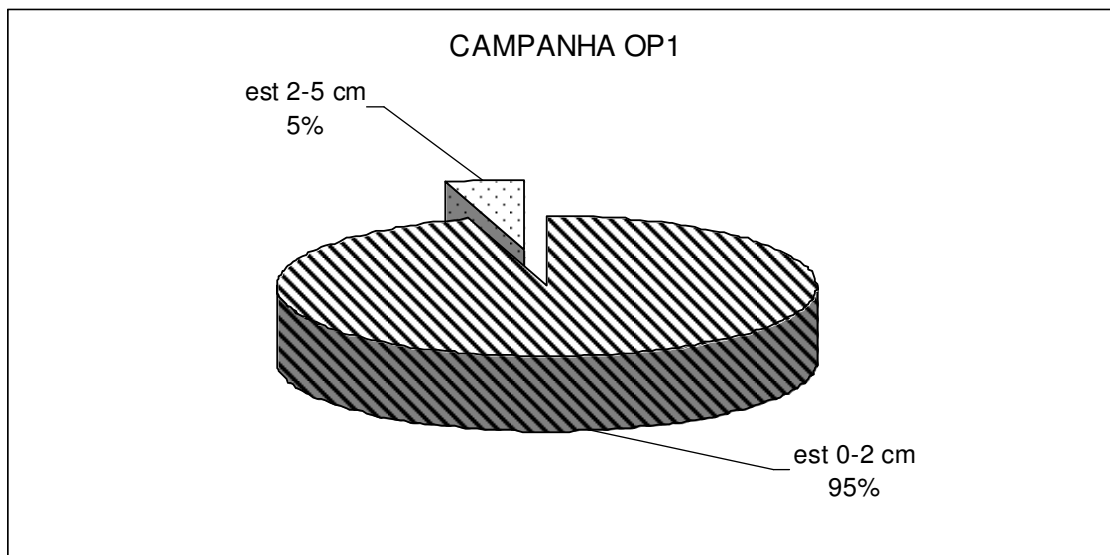


Figura 9. Número de indivíduos (em percentuais) por estrato sedimentar, na primeira campanha, quando se utilizou, apenas, as amostras *SMALL*

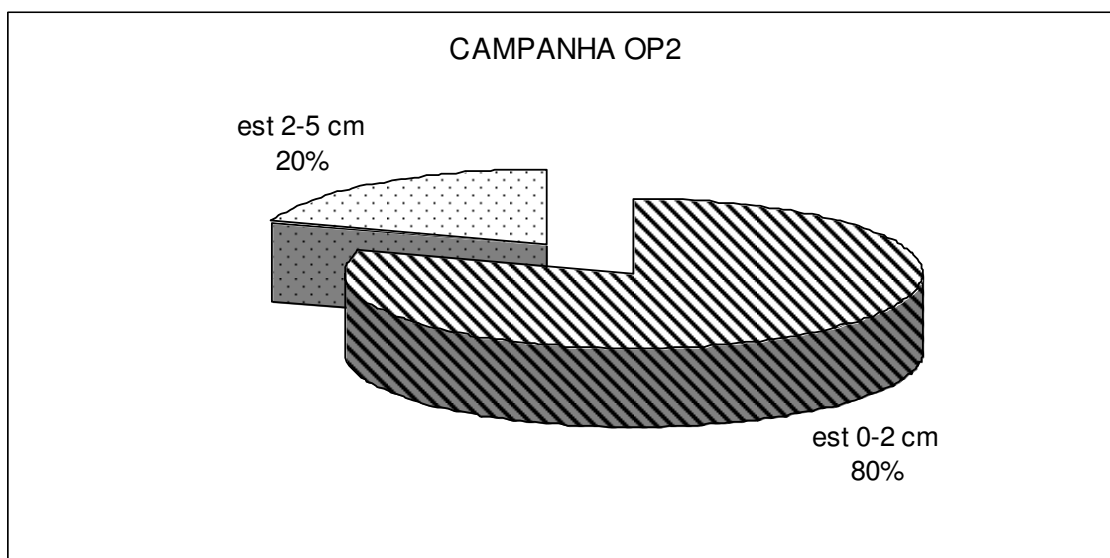


Figura 10. Número de indivíduos (em percentuais) por estrato sedimentar na segunda campanha. Esses valores foram obtidos considerando os dois tipos de amostras obtidas nessa campanha

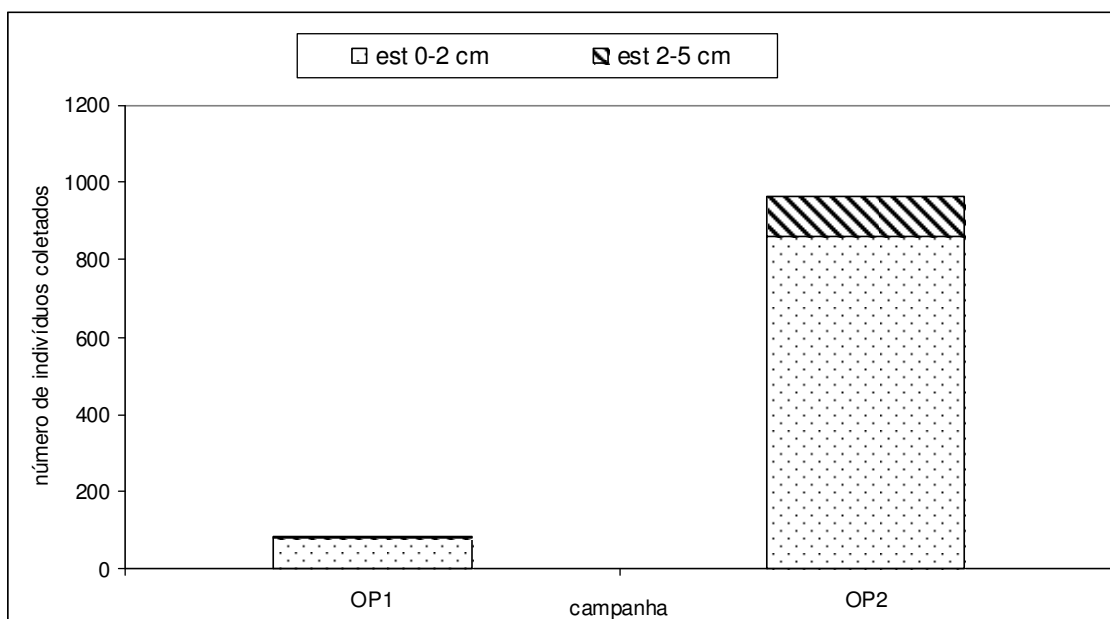


Figura 11. Número total de indivíduos coletados, por estrato sedimentar, nas duas campanhas realizadas, com as amostras *SMALL*

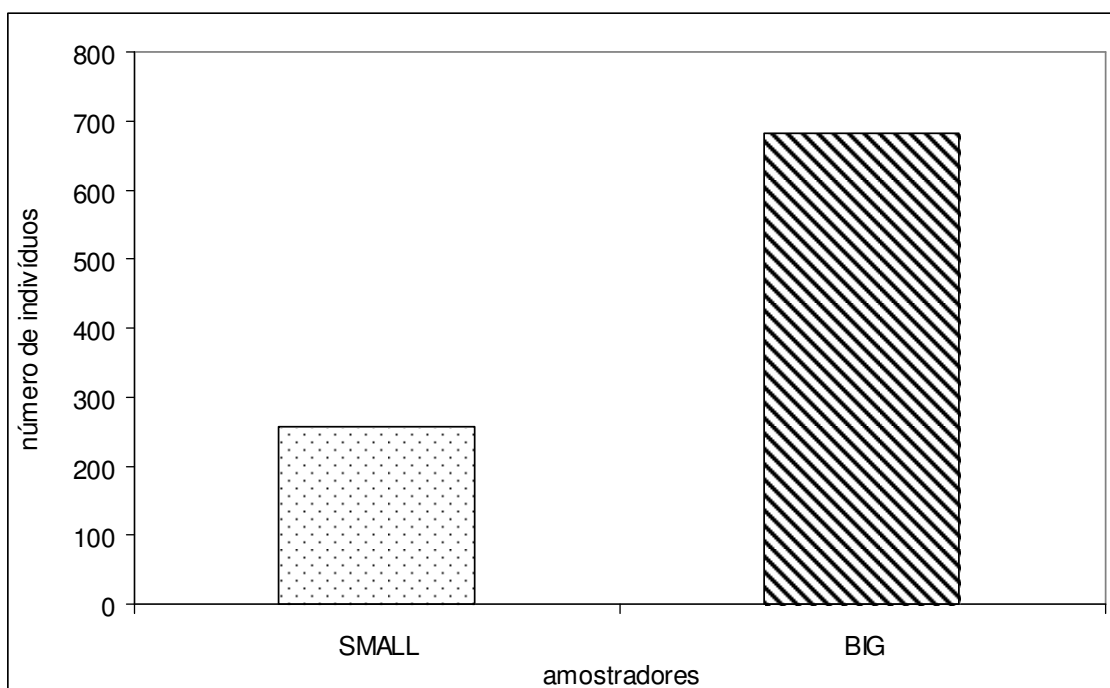


Figura 12. Número total de indivíduos coletados, por tipo de amostra, na segunda campanha

A avaliação da distribuição vertical (entre os estratos sedimentares) foi realizada, unicamente, com as amostras *BIG*, uma vez que o mesmo apresentou um número total de indivíduos (Figura 12) compatível com a aplicação de teste de significância e cálculo de medidas de tendência central e de dispersão.

5.2 COMPOSIÇÃO TAXONÔMICA (considerando todas as amostras estudadas)

Um alto percentual (superior a 80%) foi identificado ao nível de gênero ou espécie, com apenas 17% dos indivíduos identificados em família ou sub-família (Figura 13).

A fauna de Copepoda Harpacticoida foi representada por 20 famílias, 78 gêneros e 99 espécies (Tabela 1), sendo Argestidae a família de maior abundância relativa (Figura 14). Esta família, juntamente com Miraciidae, Pseudotachidiidae, Ameiridae, Neobradysidae e Ectinosomatidae, representaram mais de 80% do total da fauna de Copepoda Harpacticoida (Figura 14). Do material analisado, foram encontrados 10 gêneros e 71 espécies novas (Tabela I).

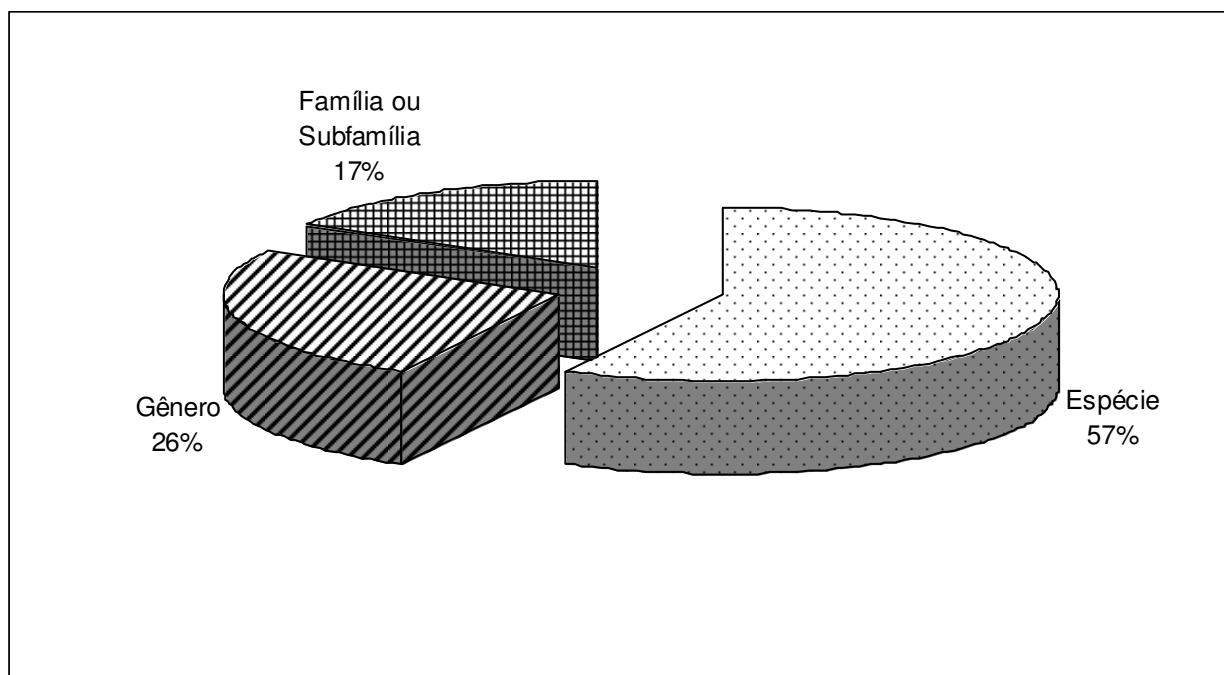


Figura 13. Percentuais das categorias taxonômicas onde os táxons foram identificados

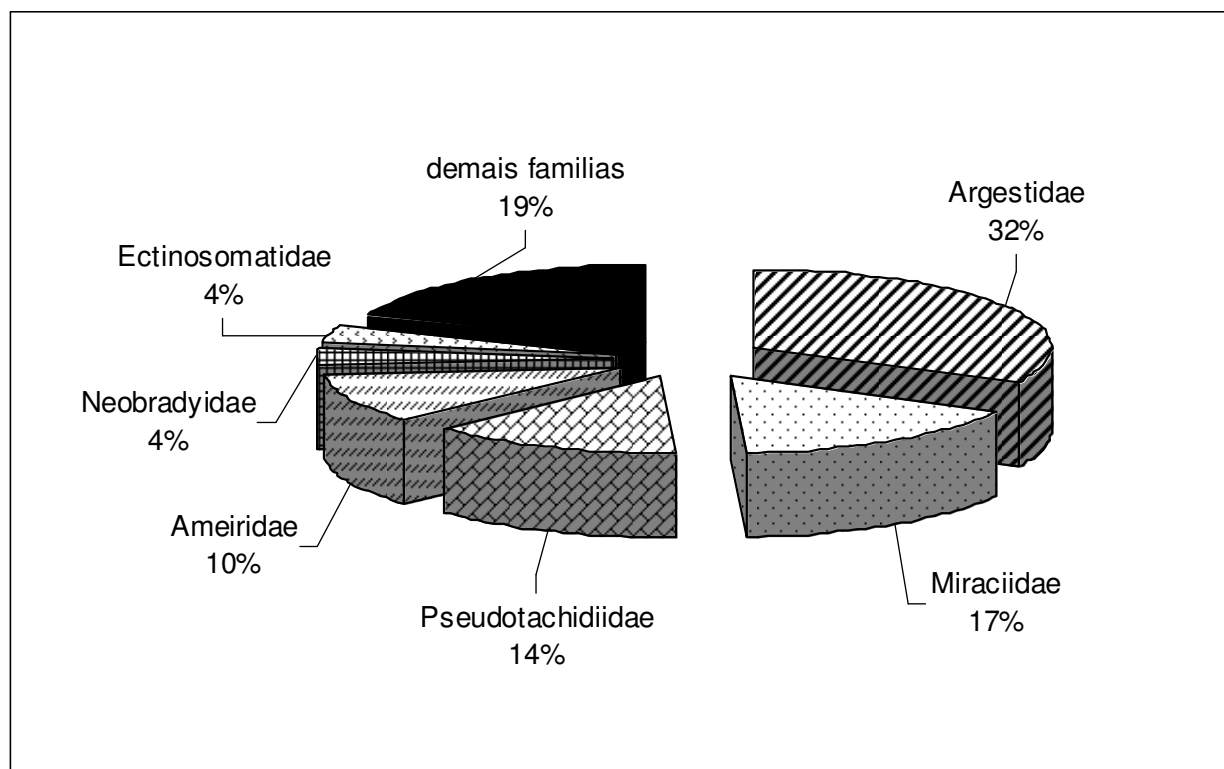


Figura 14. Abundância relativa das principais famílias no total de amostras estudadas

Tabela I. Sinopse taxonômica dos Copepoda Harpacticoida obtidos a partir do material coletado na Baía de Campos

Filo	Arthropoda Latreille, 1829
Subfilo	Crustacea Brünnich, 1772
Classe	Copepoda Milne Edwards, 1840
Ordem	Harpacticoida Sars, 1903
Subordem	Oligoarthra Lang, 1944
Superfamília	Aegisthoidea Giesbrecht, 1892
Família	Aegisthidae Giesbrecht, 1892
Subfamília	Cerviniinae Sars, 1903
	<i>Cerviniella</i> Smirnov, 1946
	<i>Paracerviniella</i> Brotskaya, 1963
	<i>Expansicervinia</i> Montagna, 1981
Subfamília	Cerviniopsinae Brotskaya, 1963
	<i>Cerviniopsis</i> Sars, 1903
Superfamília	Neobradoidea Olofsson, 1917
Família	Neobradoidea Olofsson, 1917
	<i>Marsteinia</i> Drzycimski, 1968
	<i>Marsteinia similis</i> Drzycimski, 1968b
	<i>Marsteinia typica</i> Drzycimski, 1968b
	<i>Marsteinia</i> sp.1
Família	Pseudotachidiidae Lang, 1936
Subfamília	Pseudotachidiinae Lang, 1936
	<i>Pseudotachidius</i> T. Scott, 1898
	<i>Pseudotachidius abyssalis</i> Becker, 1974
	<i>Pseudotachidius similis</i> T. Scott, 1902
	<i>Pseudotachidius</i> sp.1
	<i>Pseudotachidius</i> sp.2
Subfamília	Paranannopinae Por, 1986
	<i>Bathypsammis</i> Huys & Gee, 1993
	<i>Carolinicola</i> Huys & Thistle, 1989
	<i>Cylindronannopus</i> Coull, 1973
	<i>Cylindronannopus</i> sp.1
	<i>Cylindronannopus</i> sp.2
	<i>Danielssenia</i> Boeck, 1873
	<i>Fladenia</i> Gee & Huys, 1990
	<i>Mucrosenia</i> Gee & Huys, 1994
	<i>Paradanielssenia</i> Soyer, 1970
	<i>Paradanielssenia kathleenae</i> Gee & Huys, 1994
	<i>Paranannopus</i> Lang, 1936
	<i>Paranannopus atlanticus</i> Coull, 1973
	<i>Paranannopus echinipes</i> Smirnov, 1946
	<i>Paranannopus</i> sp.1
	<i>Paranannopus</i> sp.2
Subfamília	Pseudomesochrinae Willen, 1996
	<i>Pseudomesochra</i> T. Scott, 1902
	<i>Pseudomesochra beckeri</i> Becker & Schriever, 1979
Família	Dactylopusiidae Lang, 1936
	<i>Dactylopodopsis</i> Sars, 1911
Superfamília	Thalestroidea Sars, 1905
Família	Miraciidae Dana, 1846
Subfamília	Diosaccinae Sars, 1906
	<i>Amphiascus</i> Sars, 1905
	<i>Amphiascus longarticulatus</i> Marcus, 1974
	<i>Bulbamphiascus</i> Lang, 1944
	<i>Haloschizopera</i> Lang, 1944
	<i>Haloschizopera tenuipes</i> Noodt, 1964

continua

Tabela I. Sinopse taxonômica dos Copepoda Harpacticoida obtidos a partir do material coletado na Baía de Campos (continuação)

	<i>Diosaccus</i> Boeck, 1873
	<i>Paramphiascella</i> Lang, 1944
	<i>Paramphiascella hyperborea</i> T. Scott, 1903
	<i>Paramphiascella</i> sp.1
	<i>Paramphiascella</i> sp.2
	<i>Paramphiascopsis</i> Lang, 1944
	<i>Paramphiascopsis ekmani</i> Lang, 1965
	<i>Paramphiascopsis longirostris</i> (Claus, 1863)
	<i>Paramphiascopsis waihonu</i> Hicks, 1986
	<i>Paramphiascopsis</i> sp.1
	<i>Pseudamphiascopsis</i> Lang, 1944
	<i>Robertgurneya</i> Lang, 1944
	<i>Robertgurneya ecaudata</i> (Monard, 1936)
	Subfamília Stenheiliinae Brady, 1880
	<i>Stenheilia</i> Boeck, 1865
	Família Thalestridae Sars, 1905
Superfamília Ameiroidea	Boeck, 1865
Família Ameiridae	Boeck, 1865
Subfamília Ameirinae	Boeck, 1865
	<i>Ameira</i> Boeck, 1865
	<i>Ameiropsyllus</i> Bodin, 1979
	<i>Ameiropsyllus</i> sp.1
	<i>Leptomesochra</i> Sars, 1911
	<i>Parameiropsis</i> Becker, 1974
	<i>Parameiropsis</i> sp.1
	<i>Parapseudoleptomesochra</i> Lang, 1965
	<i>Proameira</i> Lang, 1944
	<i>Proameira signata</i> Por, 1964
	<i>Pseudameira</i> Sars, 1911
	<i>Pseudameira brevifurca</i> Shen & Bai, 1956
	<i>Pseudoameiropsis</i> Pallares, 1982
	<i>Sarsameira</i> Wilson, 1924
	Subfamília Stenocopiinae Lang, 1944
	<i>Anoplosoma</i> Sars, 1911
	<i>Anoplosoma</i> sp.1
	<i>Anoplosoma</i> sp.2
	<i>Malacopsyllus</i> Sars, 1911
	<i>Malacopsyllus fragilis</i> Sars, 1911
	<i>Malacopsyllus</i> sp.1
	Stenocopiinae gen. nov. e sp. nov.
Família Argestidae	Por, 1986
	<i>Argestes</i> Sars, 1919
	<i>Argestes</i> sp.1
	<i>Argestes</i> sp.2
	<i>Argestes</i> sp.3
	<i>Argestes</i> sp.4
	<i>Argestes</i> sp.5
	<i>Argestoides</i> Huys & Conroy-Dalton, 1997
	<i>Argestoides</i> sp.1
	<i>Argestoides</i> sp.2
	<i>Argestigens</i> Willey, 1935
	<i>Bodinia</i> George, 2004
	<i>Dizahavia</i> Por, 1979
	<i>Dizahavia</i> sp.1
	<i>Dizahavia</i> sp.2

continua

Tabela I. Sinopse taxonômica dos Copepoda Harpacticoida obtidos a partir do material coletado na Baía de Campos (continuação)

<i>Eurycletodes (Eurycletodes)</i> Sars, 1909
<i>Eurycletodes (Eurycletodes)</i> sp.1
<i>Eurycletodes (Eurycletodes)</i> sp.2
<i>Eurycletodes (Eurycletodes)</i> sp.3
<i>Eurycletodes (Eurycletodes)</i> sp.4
<i>Eurycletodes (Oligocletodes)</i> Lang, 1944
<i>Eurycletodes (Oligocletodes)</i> sp.1
<i>Eurycletodes (Oligocletodes)</i> sp.2
<i>Eurycletodes (Oligocletodes)</i> sp.3
<i>Eurycletodes (Oligocletodes)</i> sp.4
<i>Eurycletodes (Oligocletodes)</i> sp.5
<i>Fultonia</i> T. Scott, 1902
<i>Fultonia</i> sp.1
<i>Fultonia</i> sp.2
<i>Leptocletodes</i> Sars, 1920
<i>Hypalocletodes</i> Por, 1967
<i>Mesocletodes</i> Sars, 1909
<i>Mesocletodes fladensis</i> Wells, 1965
<i>Mesocletodes inermis</i> Sars, 1920
<i>Mesocletodes katharinae</i> Soyer, 1964
<i>Mesocletodes kunzi</i> Schriever, 1985
<i>Mesocletodes robustus</i> Por, 1965
<i>Mesocletodes variabilis</i> Schriever, 1983
<i>Mesocletodes opoteros</i> Por, 1986
<i>Mesocletodes "grupo abyssicola"</i> sp.1
<i>Mesocletodes "grupo abyssicola"</i> sp.2
<i>Mesocletodes "grupo abyssicola"</i> sp.3
<i>Mesocletodes "grupo abyssicola"</i> sp.4
<i>Mesocletodes</i> sp.1
<i>Mesocletodes</i> sp.2
<i>Mesocletodes</i> sp.3
<i>Mesocletodes</i> sp.4
<i>Mesocletodes</i> sp.5
<i>Mesocletodes</i> sp.6
<i>Mesocletodes</i> sp.7
<i>Mesocletodes</i> sp.8
<i>Mesocletodes</i> sp.9
<i>Mesocletodes</i> sp.10
<i>Mesocletodes</i> sp.11
<i>Neoargestes</i> Drzycimski, 1967
<i>Neoargestes</i> sp.1
<i>Neoargestes</i> sp.2
Argestidae gen. nov. 1 e sp. nov. 1
Argestidae gen. nov. 2 e sp. nov. 1
Argestidae gen. nov. 3 e sp. nov. 1
Argestidae gen. nov. 4 e sp. nov. 1
Argestidae gen. nov. 5 e sp. nov. 1
Família Canthocamptidae Brady, 1880
Subfamília Canthocamptinae Brady, 1880
<i>Ophirion</i> Por, 1967
Subfamília Hemimesochrinae Por, 1986
<i>Perucamptus</i> Huys & Thistle, 1989
<i>Perucamptus</i> sp.1

continua

Tabela I. Sinopse taxonômica dos Copepoda Harpacticoida obtidos a partir do material coletado na Bacia de Campos (continuação)

	Família Cylindropsyllidae Sars, 1909
	<i>Selenopsyllus</i> Moura & Pottek, 1998
	<i>Selenopsyllus</i> sp.1
	<i>Stenocaropsis</i> Apostolov, 1982
	Cylindropsyllidae gen. nov. e sp. nov.
Superfamília	Cletodoidea T. Scott, 1905
	Família Cletodidae T. Scott, 1905
	<i>Cletodes</i> Brady, 1872
	<i>Stylicletodes</i> Lang, 1936
	Família Huntemanniidae Por, 1986
	<i>Metahuntemannia</i> Smirnov, 1946
	<i>Metahuntemannia</i> sp.1
	<i>Metahuntemannia</i> sp.2
	<i>Talpina</i> Dahms & Pottek, 1992
	<i>Talpina</i> sp.1
Superfamília	Laophontoidea T. Scott, 1905
	Família Laophontidae T. Scott, 1905
	Subfamília Laophontinae T. Scott, 1905
	<i>Laophonte</i> Philippi, 1840
	Família Normanellidae Lang, 1944
	<i>Normanella</i> Brady, 1880
	<i>Sagamiella</i> Lee & Huys, 1999
	<i>Sagamiella latirostrata</i> Lee & Huys, 1999
	<i>Sagamiella</i> sp.1
	Família Ancorabolidae Sars, 1909
	Subfamília Ancorabolinae Sars, 1909
	<i>Echinopsyllus</i> sp. nov. 1
	<i>Echinopsyllus</i> sp. nov. 2
	<i>Echinopsyllus</i> sp. nov. 3
	Família Cletopsyllidae Huys & Lee, 1999
	Cletopsyllidae gen. nov e sp. nov
Superfamília	Ectinosomatoidea Sars, 1903
	Família Ectinosomatidae Sars, 1903
	<i>Bradya</i> (<i>Bradya</i>) Boeck, 1873
	<i>Ectinosoma</i> Boeck, 1865
	<i>Halectinosoma</i> Lang, 1944
	<i>Pseudobradya</i> Sars, 1904
	<i>Sigmatidium</i> Giesbrecht, 1881
	Família Idyanthidae Lang, 1944
	<i>Idyellopsis</i> Lang, 1948
	Idyanthidae gen. nov. 1 e sp. nov. 1
	Idyanthidae gen. nov. 2 e sp. nov. 2
	Família Zosimidae Seifried, 2003
	<i>Zosime</i> Boeck, 1873
	<i>Zosime incrassata</i> Sars, 1910
	Família Paramesochridae Lang, 1944
	Subfamília Paramesochrinae Lang, 1944
	<i>Leptopsyllus</i> (<i>Leptopsyllus</i>) T. Scott, 1894
	<i>Leptopsyllus</i> (<i>Leptopsyllus</i>) <i>punctatus</i> Mielke, 1984
	<i>Scotopsyllus</i> (<i>Scotopsyllus</i>) Kunz, 1962
	<i>Scotopsyllus</i> (<i>Wellsopsyllus</i>) Kunz, 1981

As famílias com o maior número de indivíduos foram, também, aquelas que apresentaram maior número de gêneros (Figura 15).

Foi possível verificar em algumas famílias como Argestidae, Ameiridae, Cletopsyllidae e Idyanthidae, a existência de gêneros que, mesmo após consulta a toda a bibliografia disponível, não foram passíveis de identificação (Figuras 15 e 16), levando à conclusão de que representam táxons ainda não conhecidos: são novos à Ciência e necessitam ser descritos.

Essa situação é ainda mais marcante considerando a maioria das famílias e o total das espécies identificadas e não identificadas (Figuras 17 e 18), o que levou à mesma conclusão anterior, ou seja, são táxons ainda não conhecidos e que necessitam ser descritos.

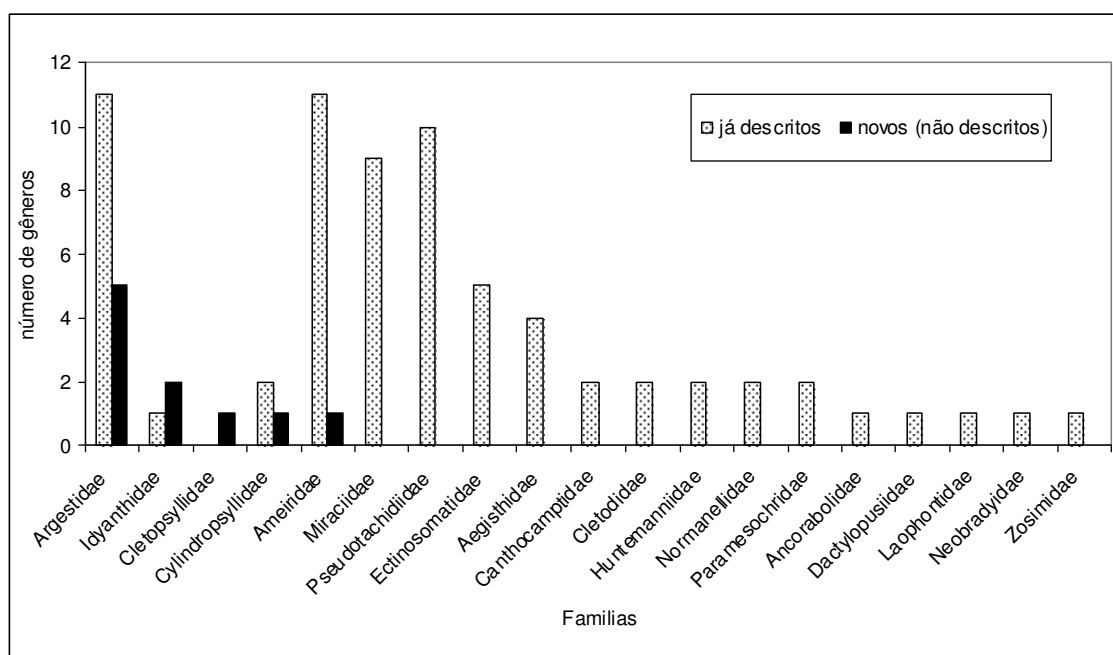


Figura 15. Número de gêneros, por família, conhecidos (já descritos) e novos (não descritos) encontrados no total de amostras estudadas.

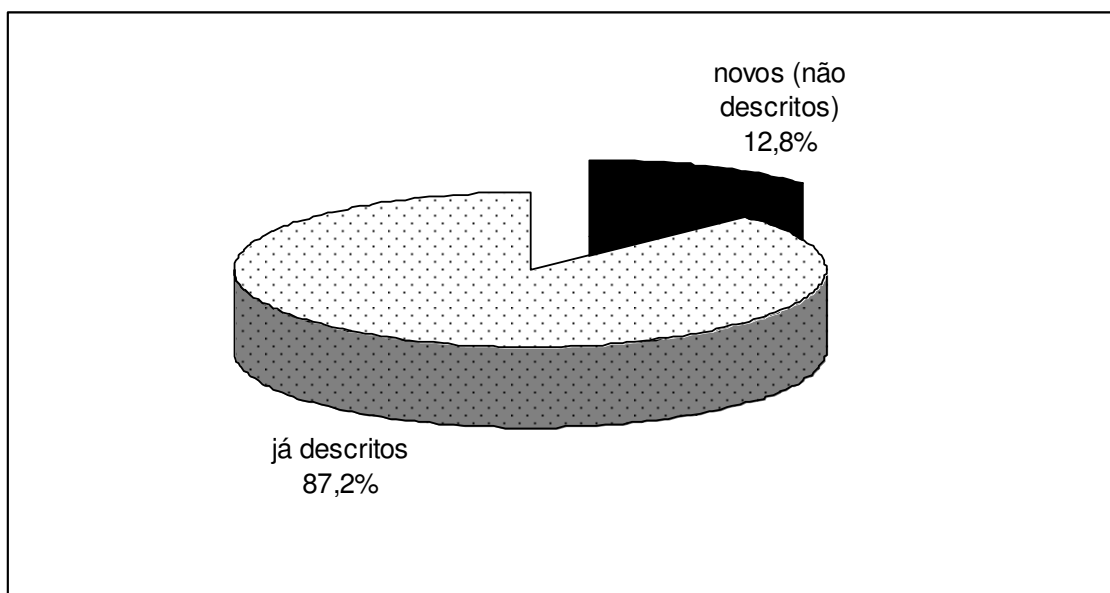


Figura 16. Porcentagem de gêneros já conhecidos e novos (ainda não descritos) obtidos nesse estudo realizado na Bacia de Campos

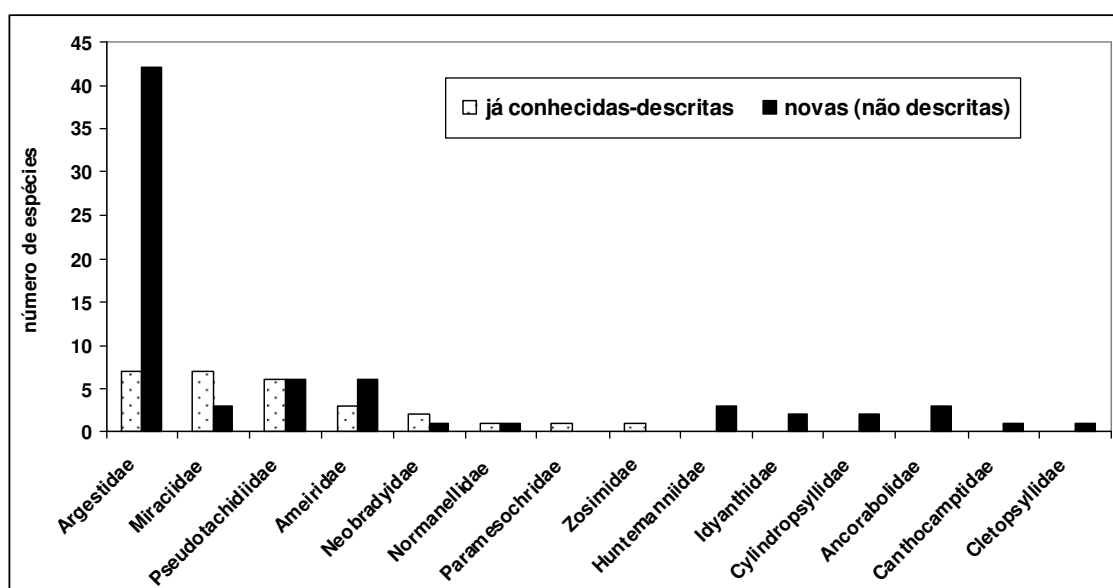


Figura 17. Número de espécies, por família, conhecidas (já descritas) e novas (não descritas) encontrados no total de amostras estudadas

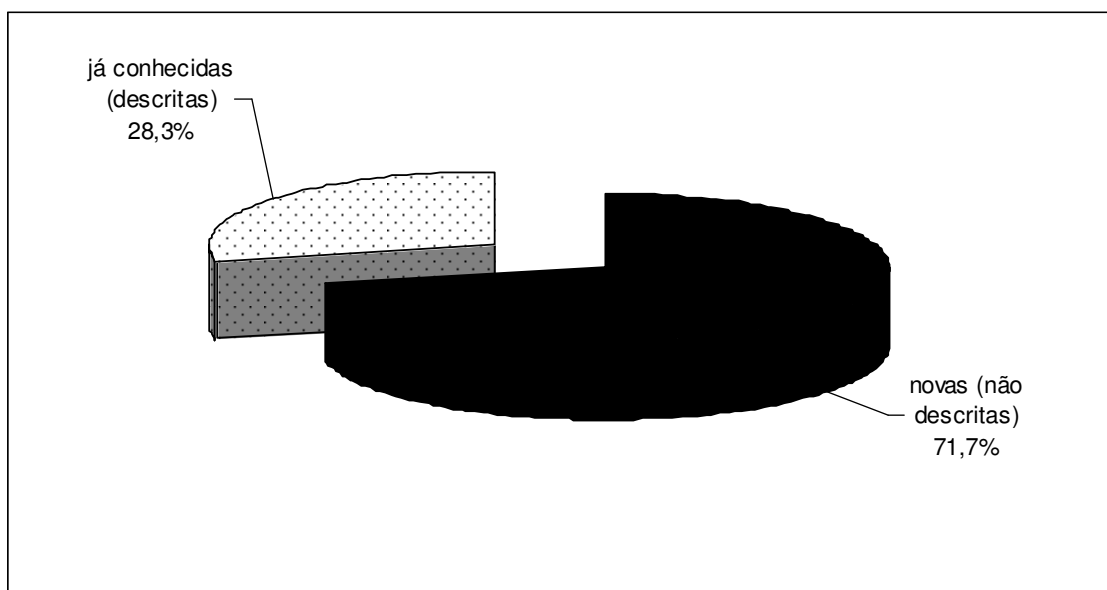


Figura 18. Porcentagem de espécies já conhecidas e novas (ainda não descritas) obtidas nesse estudo realizado na Bacia de Campos

5.3 CAMPANHAS, ÁREAS E PROFUNDIDADES (amostras SMALL)

Algumas observações podem ser feitas levando em consideração o material obtido na primeira campanha. Considerando o total de amostras, pode-se dizer que *Zosime* foi o táxon que apresentou o maior número de indivíduos coletados (Anexo I). Este gênero esteve presente, nas duas áreas, entre as profundidades de 750 a 1350 metros. Outra observação é que Thalestridae e *Halectinosoma* apresentaram os maiores números de indivíduos na área Sul, ainda que a maioria dos táxons na primeira campanha apresentasse valores baixos (apenas 1 ou 2) de indivíduos coletados (Anexo I).

Com relação à segunda campanha, Argestidae foi o táxon com maior número de indivíduos coletados. Esse táxon ocorreu, preferencialmente, na área Sul. *Marsteinia* sp.1 foi o táxon com maior número de indivíduos na área Norte; ainda assim, nessa área não se verificou qualquer táxon com um número de indivíduos muito maior que os demais (Anexo I).

Os valores do número de indivíduos foram, na maioria dos casos, semelhantes entre as áreas (Figuras 19 e 20). Considerando as diferentes profundidades, pode-se verificar uma tendência (nem sempre evidente) de redução dos valores de número de indivíduos com o aumento da profundidade nas duas áreas e em ambas as campanhas (Figuras 19 e 20).

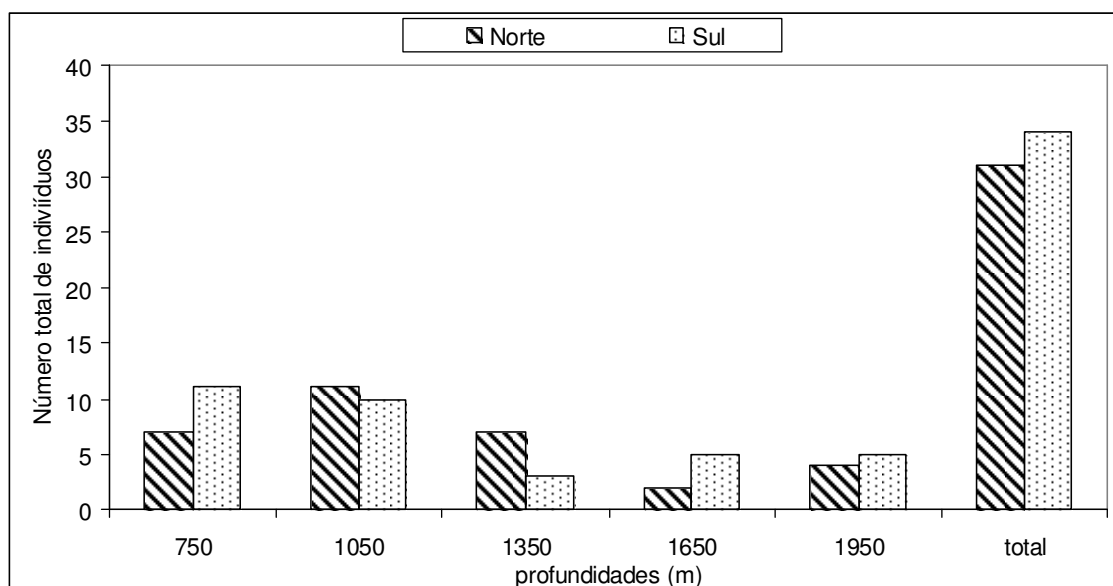


Figura 19. Número total de indivíduos por área e profundidade, na primeira campanha

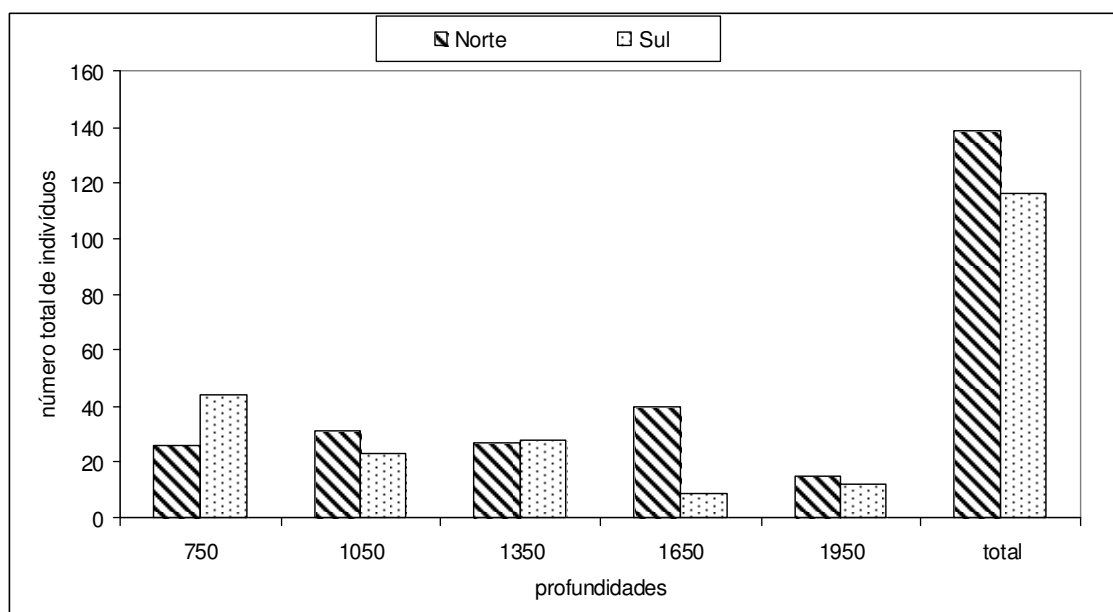


Figura 20. Número total de indivíduos por área e profundidade, na segunda campanha

Um grande número de táxons apresentou uma única ocorrência nas amostras, com apenas 1 indivíduo, especialmente na campanha 1, onde o percentual de táxons com essa característica chegou próximo a 80% (Figura 21).

Comparando-se as campanhas quanto ao número total de indivíduos coletados e o número total de táxons, pode-se observar que os valores da segunda campanha foram superiores aos da primeira (Figura 22).

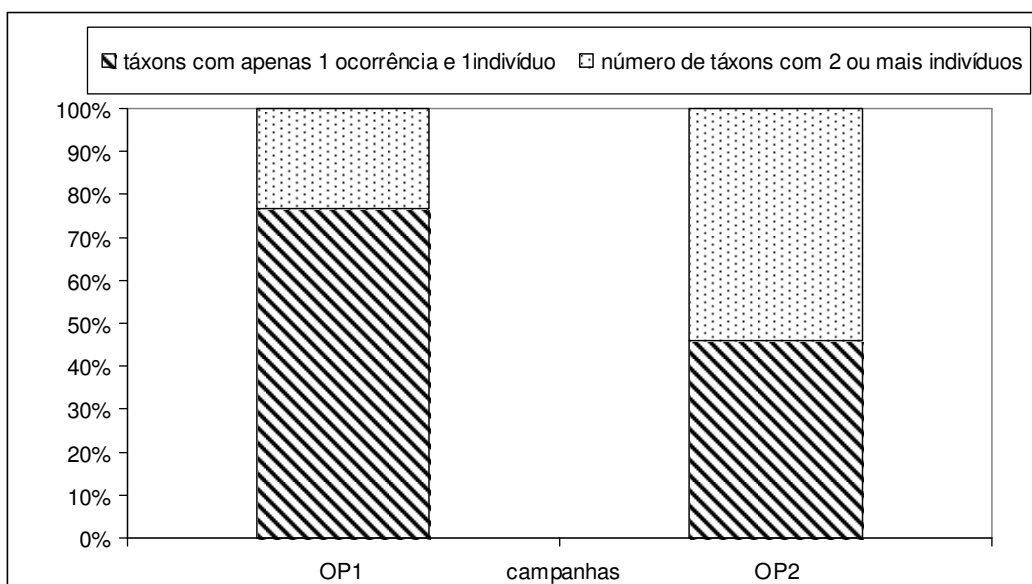


Figura 21. Percentuais das ocorrências de táxons, por campanha, com apenas 1 indivíduo e com 2 ou mais indivíduos

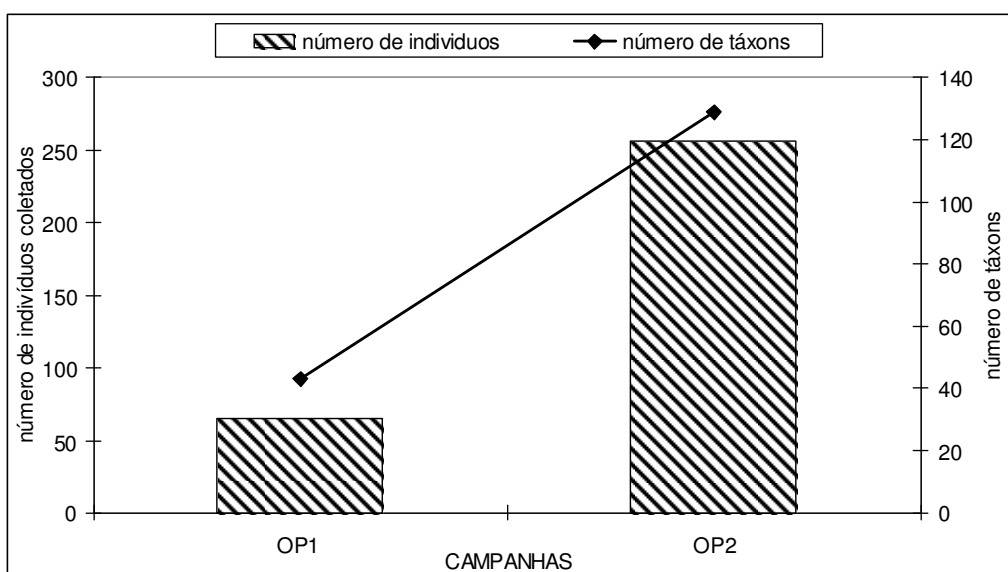


Figura 22. Número de indivíduos coletados e número de táxons por campanha

Estas características refletem-se nos valores de diversidade; assim, a segunda campanha apresenta valores maiores de diversidade (Figuras 23 e 24; Tabela II). Para a área Norte, foi possível observar uma tendência de redução dos valores de diversidade com o aumento da profundidade, em ambas as campanhas (Figura 23), enquanto que para a área Sul essa tendência foi observada, de forma mais discreta, apenas para a segunda campanha (Figura 24). Quanto à equitabilidade, podemos considerar os seus valores altos e bastantes semelhantes entre as diferentes campanhas, profundidades e áreas (Figuras 23 e 24; Tabela II).

Tabela II. Valores de diversidade (índice de Shannon-Wiener) e equitabilidade (índice de Pielou) para as campanhas, profundidades e áreas

		Áreas									
		Norte					Sul				
		Profundidades (m)									
Campanha	Índices	750	1050	1350	1650	1950	750	1050	1350	1650	1950
Primeira (OP1)	Diversidade	3,46	3,32	1,58	2,32	2,32	1,38	3,46	2,52	1,00	2,00
	equitabilidade	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,87	1,00	0,98	1,00	1,00
Segunda (OP2)	Diversidade	5,26	4,35	4,45	3,17	3,41	4,55	4,77	4,61	4,17	3,91
	equitabilidade	0,99	0,99	0,97	1,00	0,99	0,99	0,99	0,99	0,90	1,00

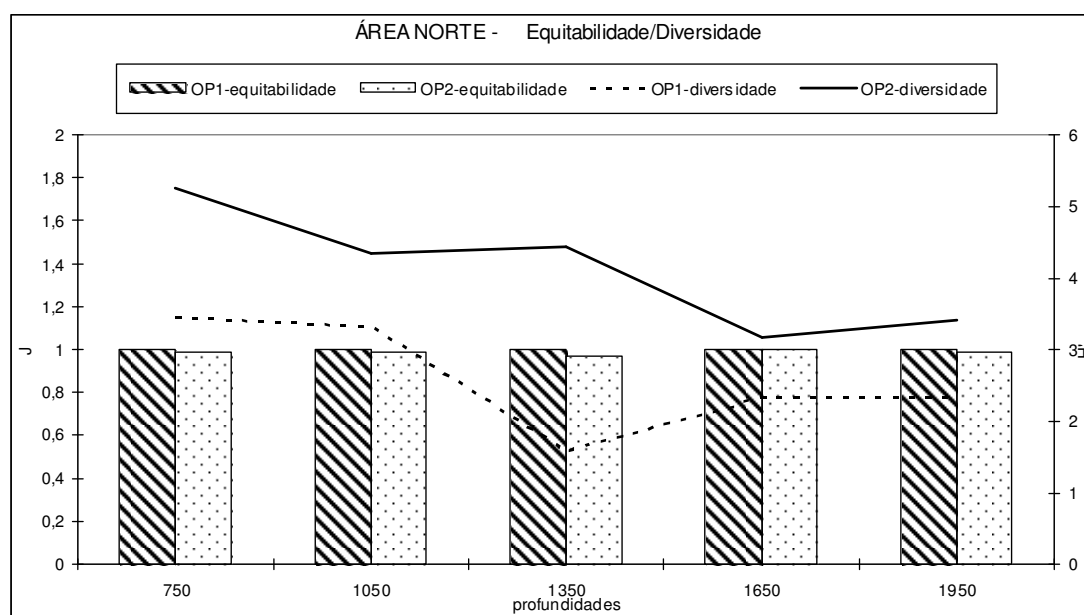


Figura 23. Valores de diversidade (índice de Shannon-Wiener) e equitabilidade (Pielou), por profundidade, nas duas campanhas (OP 1 e OP 2) na área Norte

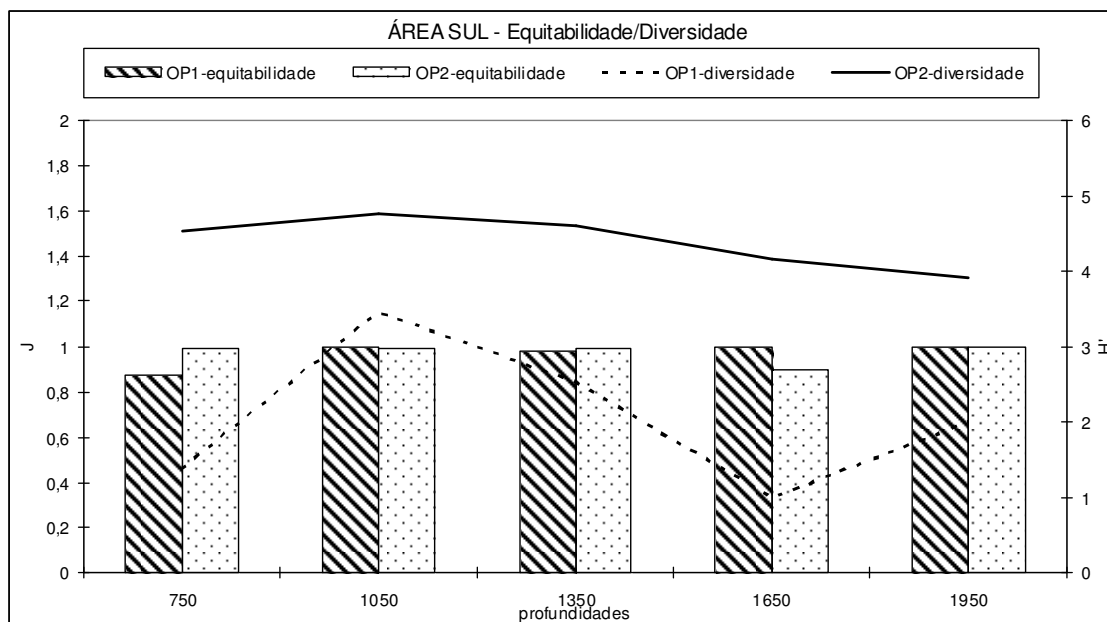


Figura 24. Valores de diversidade (índice de Shannon-Wiener) e equitabilidade (Pielou), por profundidade, nas duas campanhas (OP 1 e OP 2) na área Sul

A análise multidimensional (MDS) não mostrou um padrão claro de formação de grupos de amostras em função das áreas ou profundidades (Figuras 25 e 26). Essas afirmações foram confirmadas pelo teste ANOSIM, que não mostrou diferenças significativas entre as áreas ou profundidades ($R_{\text{área}} = 0,005$; $p = 0,074$; $R_{\text{profundidade}} = 0,14$; $p = 0,94$). Com relação às campanhas, uma pequena tendência de separação foi observada entre os grupos de amostras representativas das mesmas (Figura 27). O teste ANOSIM, ainda que com pequenos valores de R, evidenciou diferenças significativas entre as campanhas ($R_{\text{campanhas}} = 0,01$; $p = 0,02$).

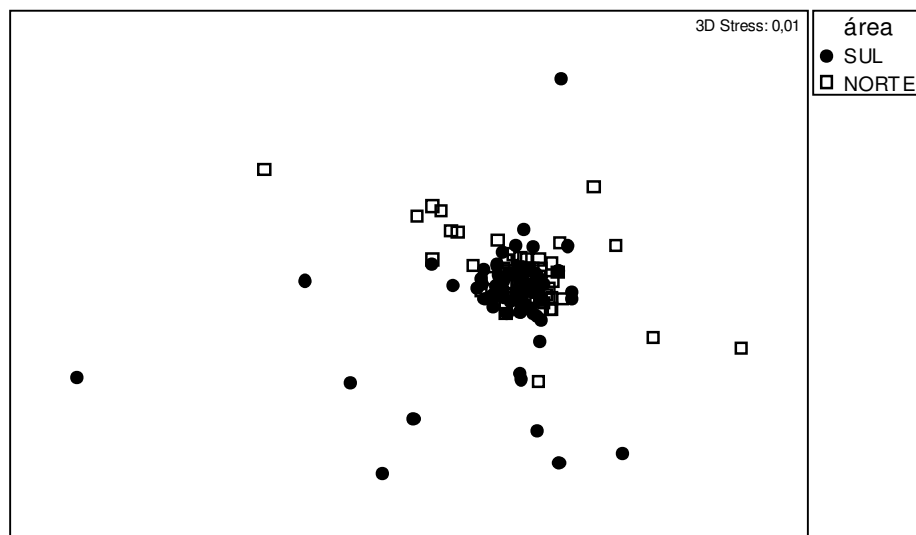


Figura 25. Análise de ordenação multidimensional (MDS), utilizando o número de indivíduos por táxon. Índice utilizado: Bray-Curtis. Fator = área

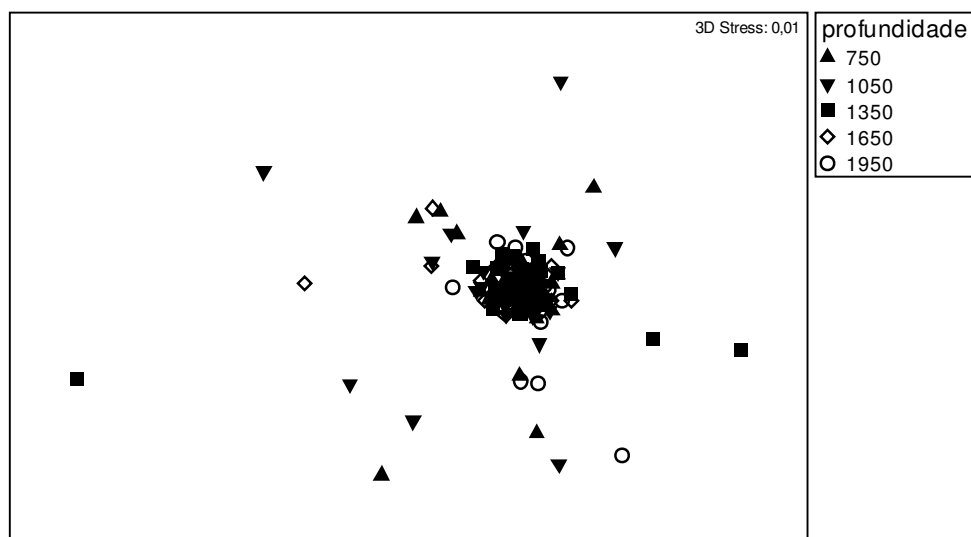


Figura 26. Análise de ordenação multidimensional (MDS), utilizando o número de indivíduos por táxon. Índice utilizado: Bray-Curtis. Fator = profundidade

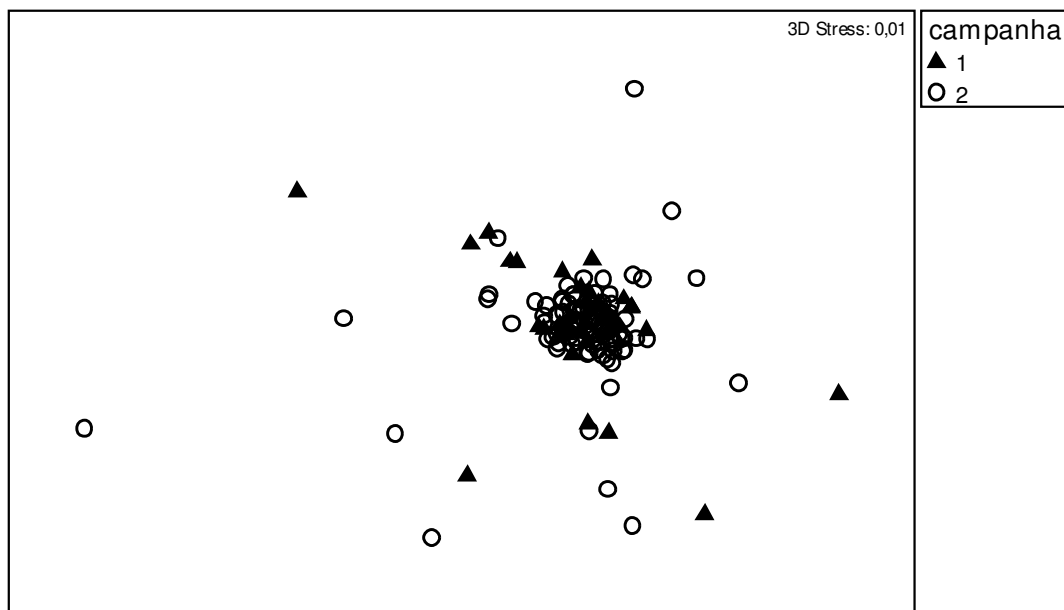


Figura 27. Análise de ordenação multidimensional (MDS), considerando o número de indivíduos por táxon. Índice utilizado = Bray-Curtis Fator = campanhas

5.4 DISTRIBUIÇÃO VERTICAL (ENTRE OS ESTRATOS-amostras BIG)

Em termos qualitativos, pode-se verificar que nenhum táxon ocorreu, exclusivamente, no estrato inferior (Figura 28). No entanto, muitos táxons só foram encontrados no estrato superficial de 0 a 2 cm (Figura 28).

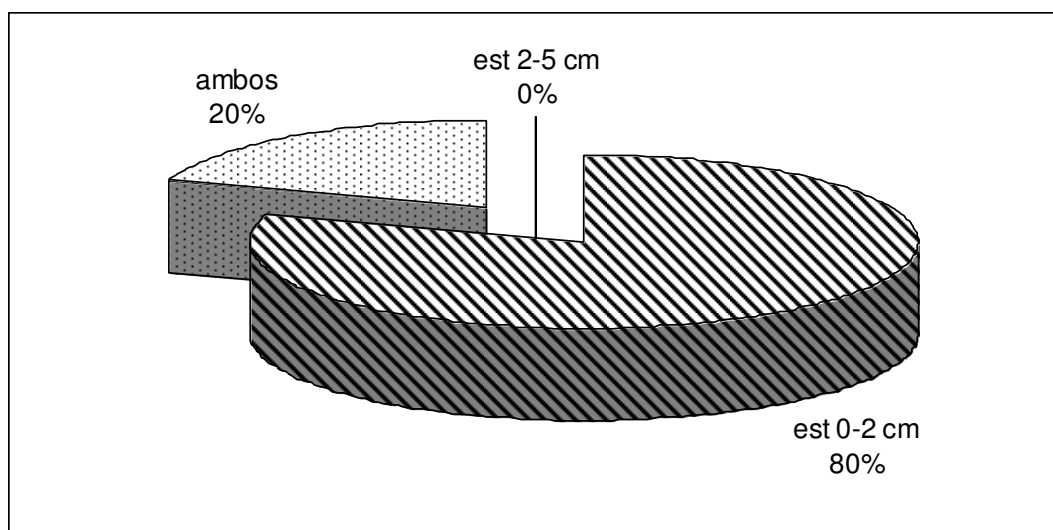


Figura 28. Ocorrência exclusiva (em valores percentuais) dos táxons em cada estrato sedimentar

O estrato superficial (0-2 cm) foi sempre aquele que apresentou os maiores números de indivíduos (Figura 29). As variações observadas foram significativas utilizando o teste de Kruskal-Wallis ($H = 41,64$; $p = 0,00001$; $n = 60$; graus de liberdade = 1).

Além disso, existe uma clara variação dos valores de diversidade entre os estratos superior (0-2 cm) e inferior (Figura 30).

Essas observações anteriores refletem-se na análise de ordenação MDS (Figura 31), onde os estratos apresentam-se separados, com o teste ANOSIM indicando diferenças significativas ($R_{\text{estratos}} = 0,21$; $p = 0,0001$).

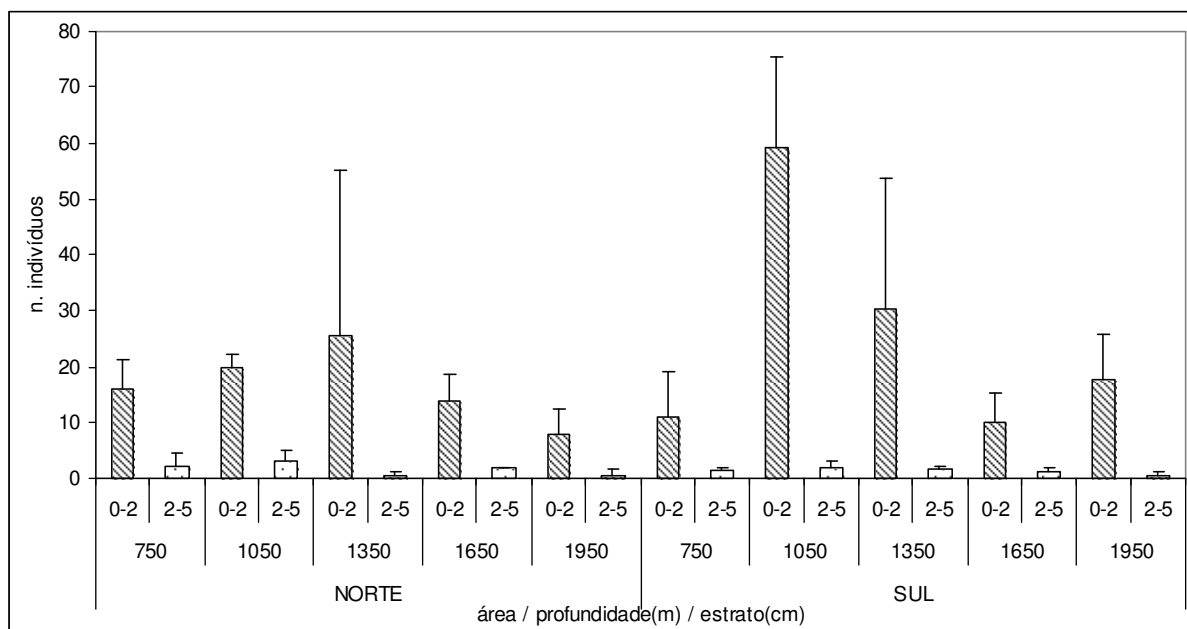


Figura 29. Valores médios (com desvios) do número de indivíduos em cada estrato sedimentar por profundidade e área

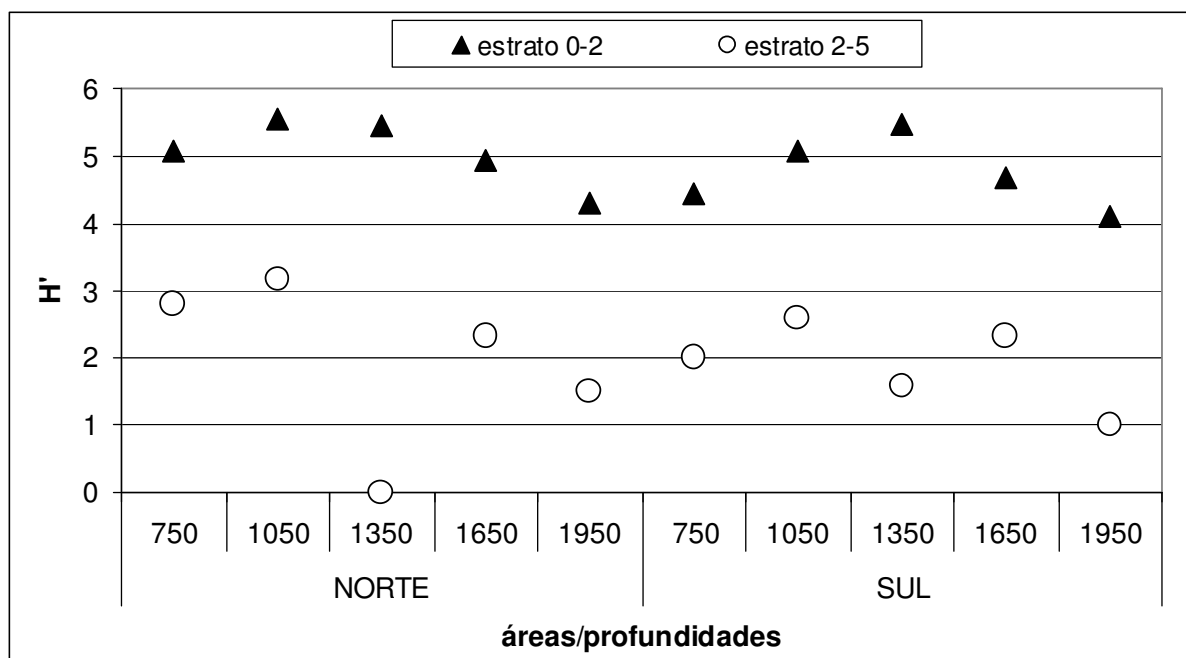


Figura 30. Valores de diversidade (índice de Shannon-Wiener, \log_2) em cada estrato sedimentar por profundidade e área

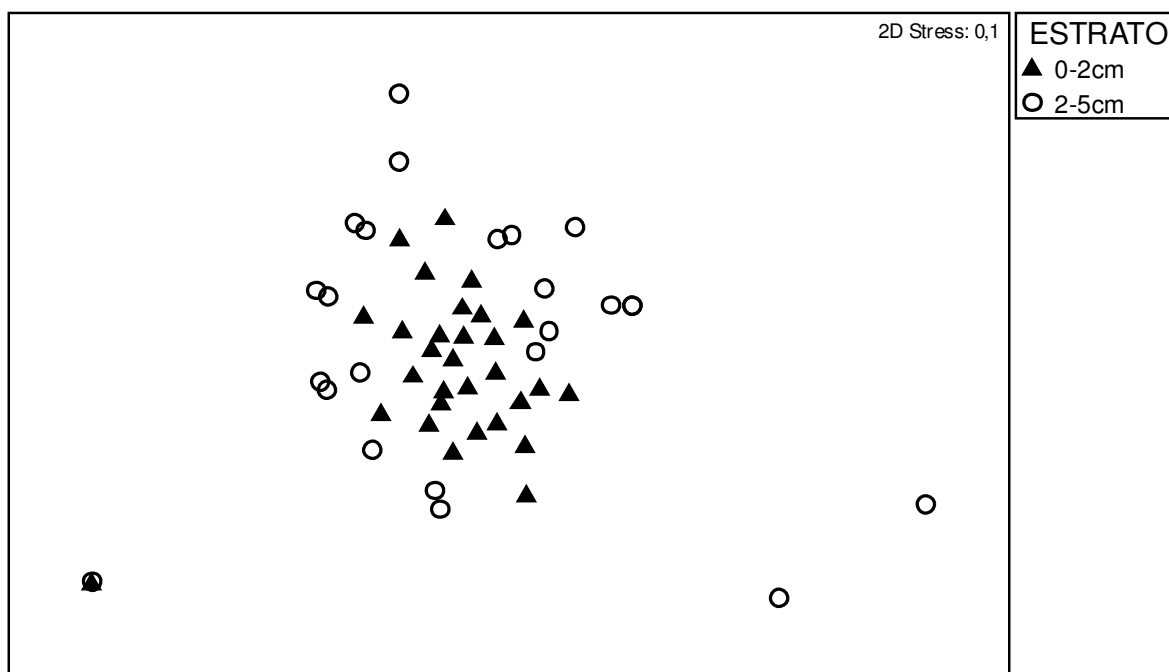


Figura 31. Análise de ordenação multidimensional (MDS), considerando o número de indivíduos dos diferentes táxons (n -táxons = 179; n -amostras = 54); Índice utilizado = Bray-Curtis Fator = estratos

5.5 ÁREAS E PROFUNDIDADES (amostras BIG)

Paramphiascella foi o táxon com maior número de indivíduos nas amostras BIG, estando presente em ambas as áreas e diferentes profundidades, mas ocorrendo em maior quantidade na área Sul, na profundidade de 1050 metros (Anexo II). Outro táxon importante, em abundância, foi Argestidae, que também esteve presente em ambas as áreas e nas diferentes profundidades, apresentando seu maior valor na área Sul, na profundidade de 1050 metros. *Marsteinia typica* foi o táxon mais abundante na área Sul na profundidade de 1950 metros (Anexo II).

O número de indivíduos foi, na maioria dos casos, maior na área Sul (Figura 32); no entanto, as diferenças não foram significativas usando o teste de Kruskal-Wallis ($H = 0,003$; $p = 0,96$; $n = 60$; grau de liberdade = 1). Com relação às diferentes profundidades, pôde-se verificar os maiores valores de densidade nas isóbatas de 1050 e 1350m (Figura 32) mas, assim como observado para as áreas, as variações não foram significativas pelo teste de Kruskal-Wallis ($H = 4,13$; $p = 0,39$; $n = 60$; grau de liberdade = 4).

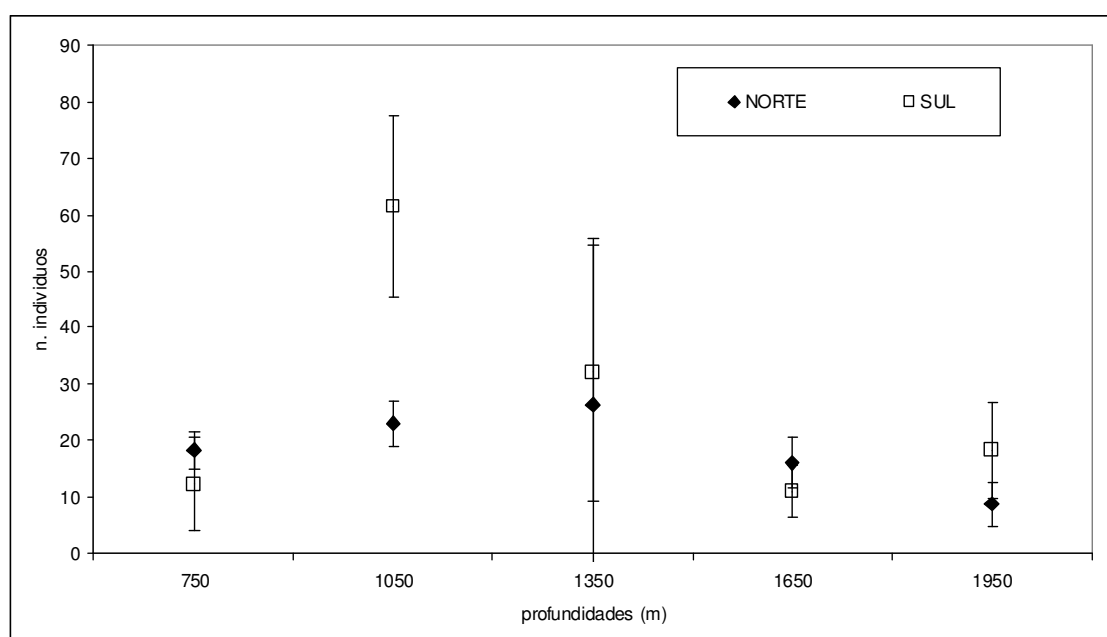


Figura 32. Valores médios (com desvios) do número de indivíduos por profundidade e área

Os valores de diversidade apresentaram um padrão muito semelhante, entre as áreas, com uma tendência de redução com o aumento da profundidade (Figura 33). Os valores de equitabilidade foram altos e, especialmente, muito semelhantes entre as diferentes profundidades e áreas (Figura 33).

Esse padrão observado para os valores de diversidade foi, de certa maneira, evidenciado também pela análise de ordenação multidimensional (MDS), que mostrou um padrão da estrutura da comunidade relacionado a um gradiente batimétrico (Figura 34), com o teste ANOSIM mostrando um valor significativo ($R_{\text{profundidades}} = 0,37$; $p = 0,03$). Com relação às áreas, não se observaram quaisquer padrões de formação de grupos, o que foi confirmado pelo teste ANOSIM ($R_{\text{áreas}} = -0,21$; $p = 0,96$).

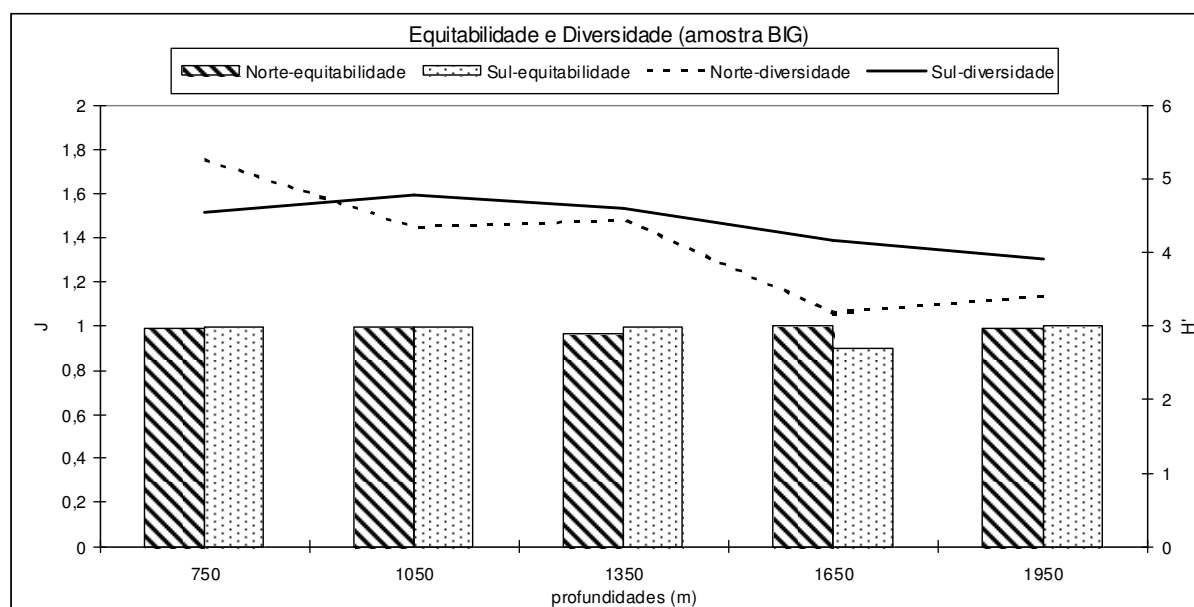


Figura 33. Valores de equitabilidade (índice de Pielou) e diversidade (índice de Shannon-Wiener, \log_2) por profundidade e área

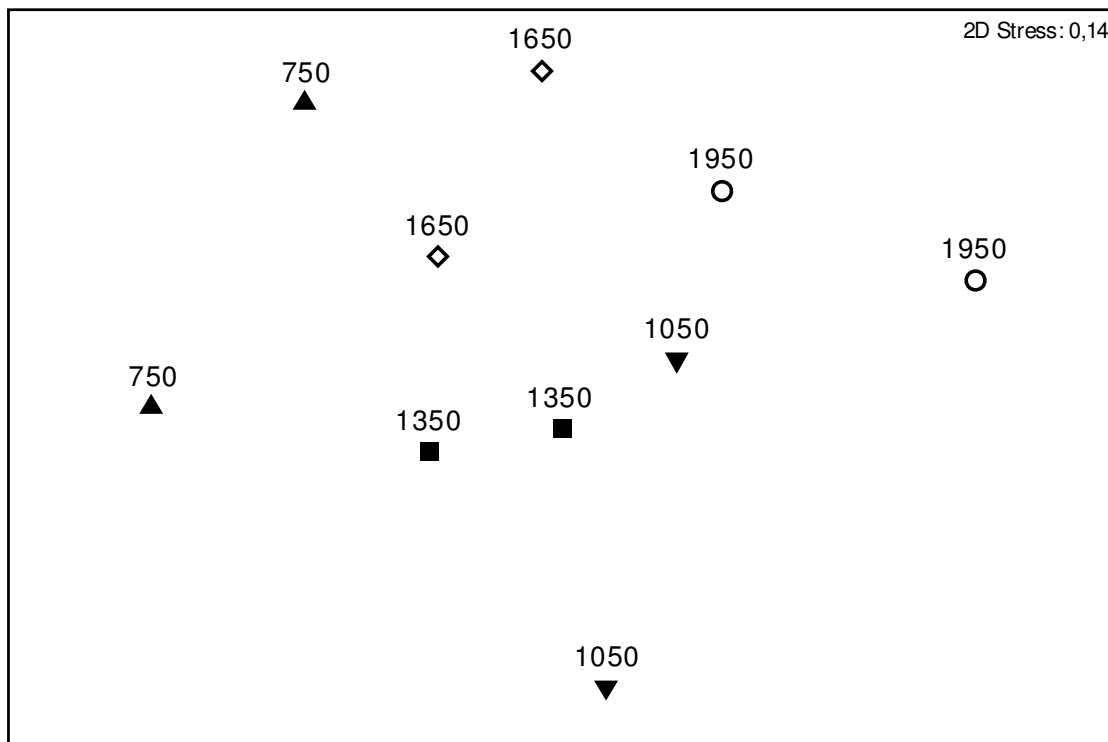


Figura 34. Análise de ordenação multidimensional (MDS), considerando o número de indivíduos dos diferentes táxons (n-táxons =179); Índice utilizado = Bray-Curtis

5.6 INTEGRAÇÃO DA ESTRUTURA DA COMUNIDADE COM OS DADOS AMBIENTAIS (amostras *BIG* e *SMALL*)

A aplicação da análise BIOENV, às amostras *BIG*, indicou o maior valor de correlação entre a estrutura da comunidade e a variável carbono orgânico, juntamente com o percentual de areia grossa ($\rho = 0,56$; $p = 0,05$). Ainda que o nível de significância esteja no seu limite, é possível observar uma tênue relação entre a estrutura da comunidade e os valores de carbono orgânico, ao longo das diferentes profundidades (Figura 35).

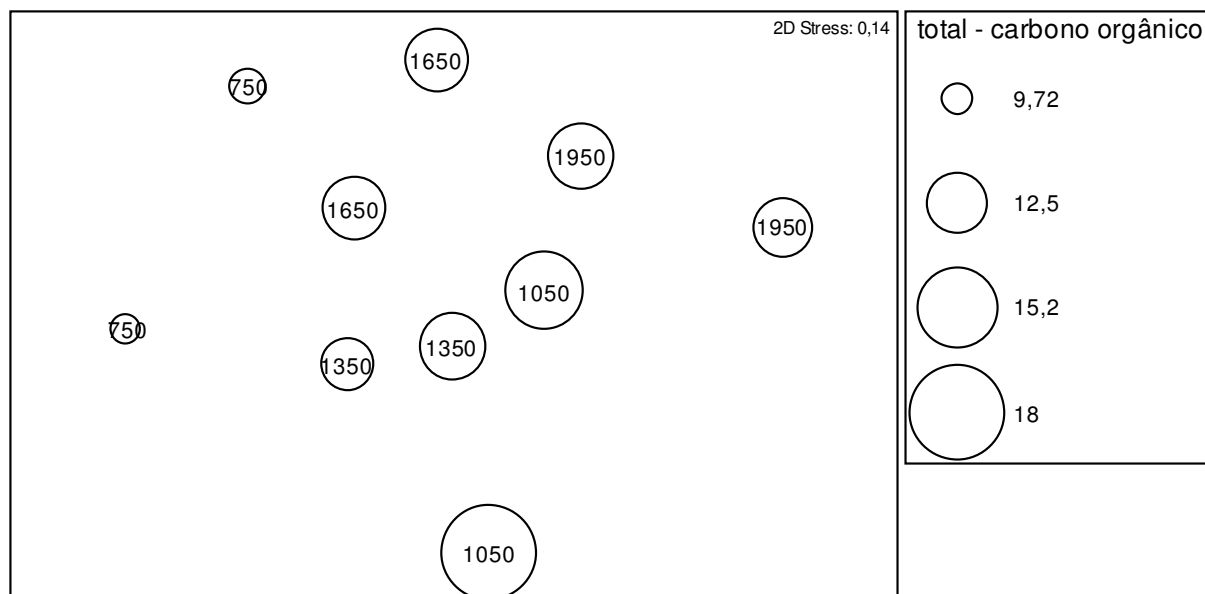


Figura 35. Análise de ordenação multidimensional baseada na densidade dos táxons nas amostras *BIG*. As circunferências representam os valores da variável em questão (carbono orgânico). Quanto maior o diâmetro das circunferências, maiores os valores dessa variável. Os números dentro dos círculos indicam as profundidades (em metros)

A aplicação da análise BIOENV, a partir das amostras *SMALL*, mostrou o mesmo padrão observado para as amostras *BIG*, ou seja, valor de correlação no limite do nível de significância ($\rho = 0,24$; $p = 0,06$) e as variáveis carbono orgânico e a areia grossa foram aquelas que apresentaram as melhores correlações com a estrutura da comunidade.

5.7 AVALIAÇÃO METODOLÓGICA COMO SUBSÍDIO PARA FUTUROS ESTUDOS

Na tabela VII encontram-se resumidos alguns resultados obtidos pelas diferentes amostras da segunda campanha.

As curvas de espécie x área mostram um padrão semelhante; no entanto, para uma área amostral total equivalente ($\sim 1200 \text{ cm}^2$), ocorreu um maior número de táxons nas amostras *SMALL* (Figura 36).

Quanto à densidade total, as amostras apresentaram valores bastante aproximados. Por outro lado, as amostras *SMALL* não apresentaram quaisquer táxons (em suas diferentes categorias) coletados, exclusivamente, enquanto as amostras *BIG* apresentaram táxons exclusivos em todas as categorias (Tabela III). Além disso, o esforço amostral feito para a obtenção das amostras *SMALL* foi bastante superior ao das amostras *BIG* (Tabela III).

Tabela III. Características avaliadas para a comparação das amostras *SMALL* e *BIG* coletadas durante a segunda campanha

características	Amostras <i>SMALL</i>	Amostra <i>BIG</i>
(1) Área total amostrada (cm^2)	1148	3000
(2) Número total de indivíduos	256	682
Razão (2)/(1) = Densidade (expressa em 10 cm^2)	2,23	2,27
Número de estações estudadas	44	10
Número de lançamentos	132	30
Número de famílias encontradas	19*	20
Número de gêneros encontrados	63*	78
Número de espécies encontradas	75*	98

* táxons também presentes nas amostras *BIG*

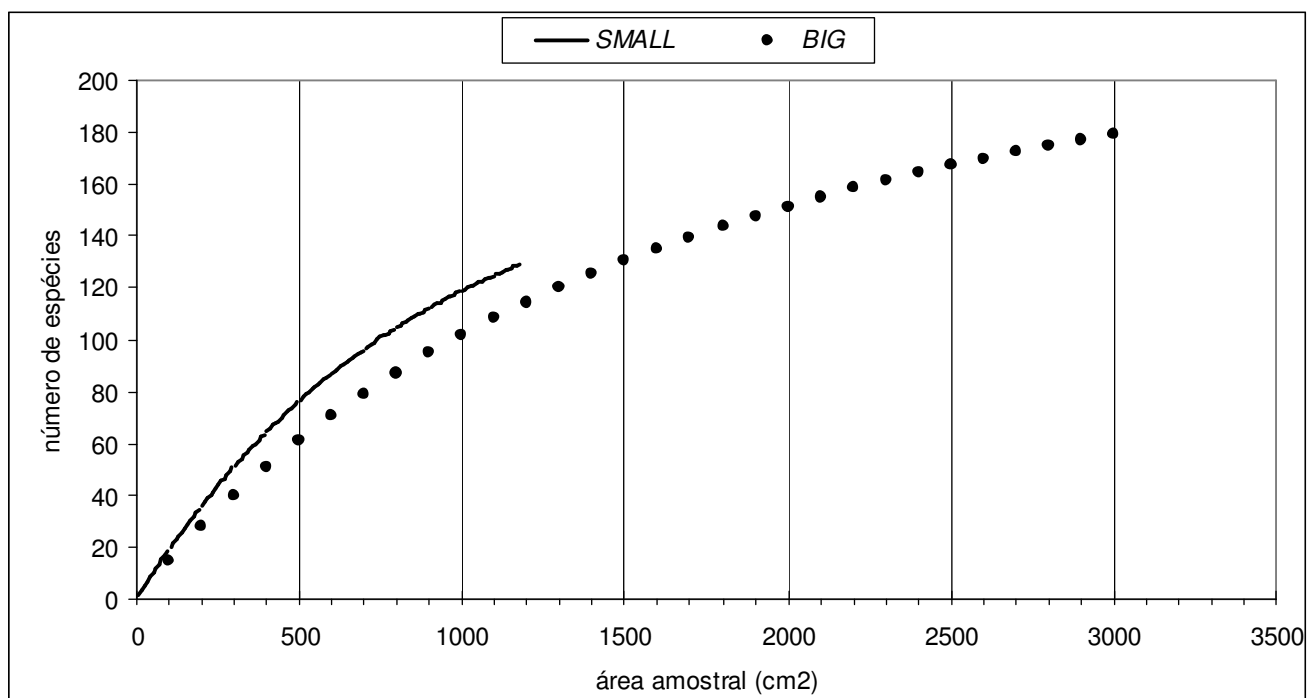


Figura 36. Curva espécie x área baseada nos resultados das amostras *SMALL* e *BIG*, na segunda campanha

Uma outra questão metodológica seria a resolução taxonômica necessária para avaliar a estrutura ecológica da comunidade de Copepoda Harpacticoida em mar profundo. Os padrões ecológicos (já apresentados, anteriormente, nas Figuras 27, 31 e 34) foram re-analisados aplicando-se o MDS (análise de ordenação multidimensional) levando em consideração diferentes níveis de resolução taxonômica, sendo os resultados apresentados nas Figuras 37 a 39.

Na comparação entre as campanhas, o nível de família foi o que apresentou um melhor padrão de separação das amostras e, também, o maior valor de R no teste ANOSIM (Figura 37). Na comparação entre os estratos, o padrão de separação das amostras foi semelhante para os diferentes níveis de resolução, com o nível de família mostrando, também, o maior valor de R no teste ANOSIM (Figura 38). Já na comparação entre as profundidades, o nível de espécie mostrou um melhor padrão de separação e o maior valor de R no teste ANOSIM (Figura 39).

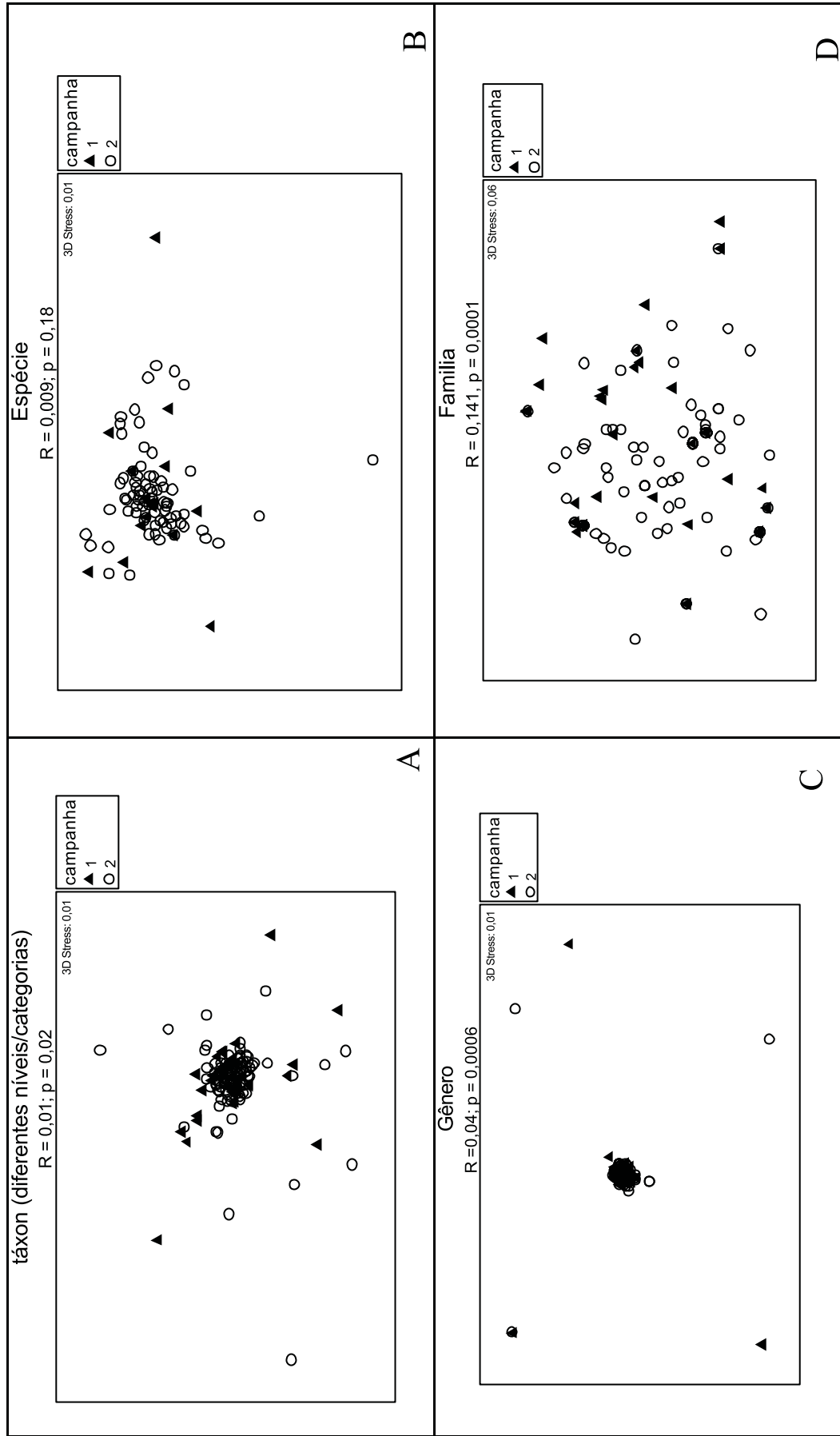


Figura 37. Análise de ordenação multidimensional (MDS), considerando diferentes níveis de resolução taxonômica: A=Figura 27 ($n_{\text{táxons}}=142$, $n_{\text{amostras}}=139$); B = Espécie ($n_{\text{táxons}}=81$, $n_{\text{amostras}}=90$); C = Gênero ($n_{\text{táxons}}=71$, $n_{\text{amostras}}=139$); D = Família ($n_{\text{táxons}}=19$; $n_{\text{amostras}}=139$)

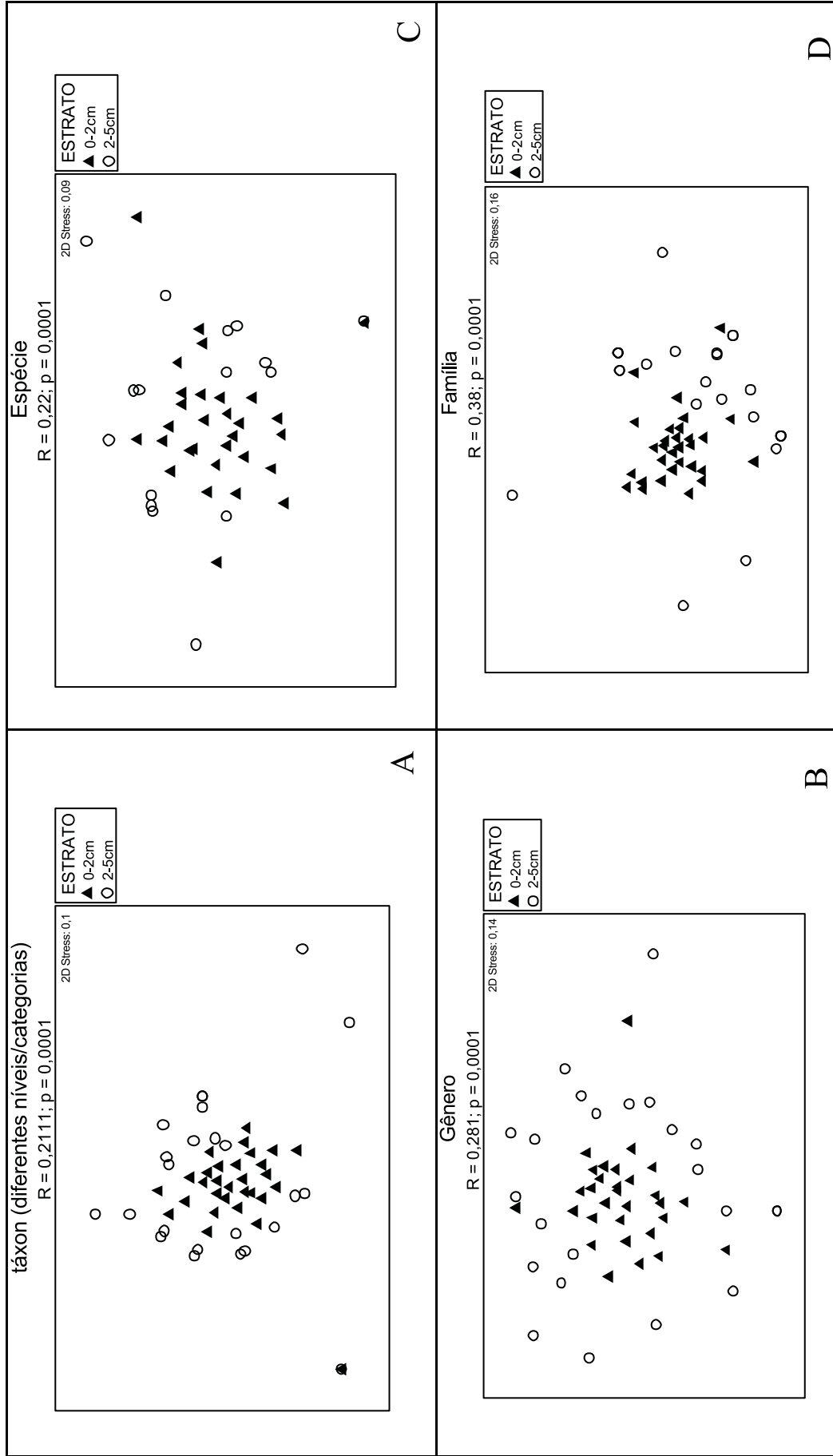


Figura 38. Análise de ordenação multidimensional (MDS), considerando diferentes níveis de resolução taxonômica: A=Figura 31 ($n_{\text{táxons}}=179$, $n_{\text{amostras}}=54$); B = Espécie ($n_{\text{táxons}}=99$, $n_{\text{amostras}}=46$); C = Gênero ($n_{\text{táxons}}=78$, $n_{\text{amostras}}=54$); D = Família ($n_{\text{táxons}}=20$, $n_{\text{amostras}}=54$)

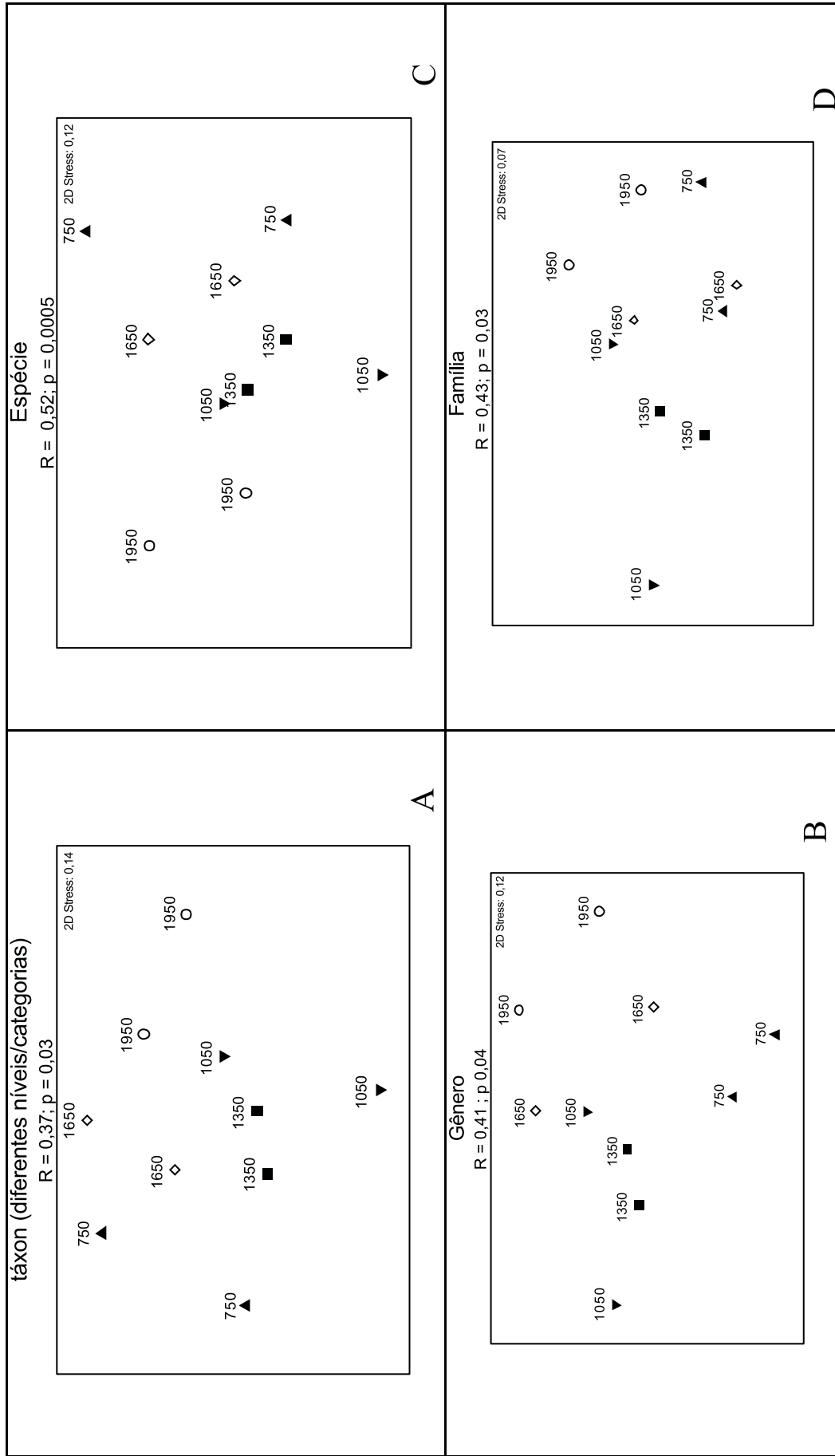


Figura 39. Análise de ordenação multidimensional (MDS), considerando diferentes níveis de resolução taxonômica: A=Figura 34 ($n_{\text{táxons}}=179$); B =Espécie($n_{\text{táxons}}=99$); C =Gênero($n_{\text{táxons}}=78$); D=Família ($n_{\text{táxons}}=20$). Nesse caso, o número de amostras ($=10$) foi o mesmo para todos os níveis

6. DISCUSSÃO

A composição da fauna de harpacticóides da Bacia de Campos está de acordo com o que é considerado típico de mar profundo (HICKS & COULL, 1983; MOURA & ARBIZU, 2003). No presente estudo as famílias Argestidae, Miraciidae, Pseudotachidiidae, Ameiridae, Neobryidae e Ectinosomatidae foram as mais abundantes. Tais resultados assemelham-se aos encontrados por ROSE *et al.* (2005), que observaram essas mesmas famílias (exceto Miraciidae) como dominantes na Bacia de Angola. VINCX *et al.* (1994), encontraram as famílias Cletodidae, Miraciidae, Ectinosomatidae, além de Tisbidae e Cerviniidae como as mais importantes, em abundância, para o Atlântico Nordeste. Já no único estudo sobre Harpacticoida de mar profundo, realizado no litoral brasileiro até a presente data, VASCONCELOS (2008) observou que as famílias dominantes, na Bacia de Sergipe, foram Miraciidae, Ectinosomatidae e Cletodidae; semelhante à VINCX *et al.* (1994).

Ainda que existam diferenças quanto às profundidades estudadas (ou mesmo quanto ao tipo de fundo), nesses quatro estudos, uma comparação dos resultados revela que somente a família Ectinosomatidae é comum a todos, no que se refere às famílias dominantes. Isto suscita um aspecto interessante quanto à biodiversidade e biogeografia dos táxons de Copepoda Harpacticoida de mar profundo: a maior semelhança entre o conjunto das famílias dominantes nas bacias de Campos e Angola, ao invés de uma esperada semelhança da primeira, com a Bacia de Sergipe, que, por sua vez, mais se assemelha, em termos de composição, com a observada no Atlântico Nordeste.

Mas não se pode deixar de considerar que, como essa comparação é feita ao nível de família, ela é passível de questionamento, se as espécies assinaladas (em cada família) são, de fato, as mesmas em todas as áreas. O grupo Copepoda Harpacticoida

poderia apresentar uma distribuição cosmopolita (WELLS, 1986), especialmente ao nível de família. Como as famílias observadas nestes estudos são representativas de mar profundo (MOURA & ARBIZU, 2003), alguns gêneros também são regularmente encontrados, mas raramente as mesmas espécies são observadas (COULL, 1972). As famílias podem ter uma distribuição ampla, mas as subfamílias podem estar associadas a determinadas composições sedimentológicas ou tipo de ecossistema, como ocorre, por exemplo, com a família Ancorabolidae, que apresenta adaptações distintas (entre suas subfamílias) para diferentes profundidades/hábitats.

Quanto ao número de famílias encontradas (n=20), pode-se dizer que o mesmo se mostrou próximo aos valores encontrados por AHNERT & SCHRIEVER (2001), ROSE *et al.* (2005), BAGULEY *et al.* (2006) e VASCONCELOS (2008).

Não há dúvidas quanto ao fato do mar profundo ser rico em novos táxons (HUMES, 1994). Podemos, então, esperar um elevado número de espécies de copépodes nas comunidades bentônicas de mar profundo (HUMES, 1994). De acordo com BRANDT *et al.* (2007), em muitos grupos zoológicos mais de 90% das espécies coletadas em sedimentos de mar profundo são novas à Ciência e muitas delas são raras, sendo representadas, apenas, por um exemplar nas amostras (ROSE *et al.* 2005). Isto tem se tornado uma grande preocupação entre os pesquisadores. O mar profundo tem sido, tradicionalmente, de maior interesse à taxonomia do que à ecologia, primeiro, porque muitas das espécies são raramente amostradas; segundo, devido às dificuldades e aos custos na obtenção de material suficiente para trabalhos ecológicos, especialmente, os experimentais (WARD & SHREEVE, 2001). Mesmo em se tratando de taxonomia existe, com relação ao grupo Harpacticoida, uma grande carência de estudos associada a um reduzido número de pesquisadores especialistas. Segundo THIEL (1983), a taxonomia dos grupos meiobentônicos não é fácil, em particular para os Copepoda

Harpacticoida, consumindo muito tempo, principalmente, em se tratando de material de mar profundo, onde é alta a diversidade de espécies.

Neste estudo foi registrado um elevado número de táxons novos à Ciência (71,7% e 12,8%, respectivamente, no total de espécies e gêneros determinados). Esses valores só vêm a confirmar o que já havia sido colocado por WELLS (1986), de que a aparente pobreza em espécies, no Hemisfério Sul, mais reflete a carência de estudos do que, propriamente, o número real de espécies existentes.

O fato de se encontrar um alto percentual de táxons novos de Copepoda Harpacticoida de mar profundo, tem sido bastante recorrente em estudos anteriores (BODIN, 1968; GEORGE & SCHIMINKE, 2002; GEORGE, 2004; SHIMANAGA *et al.*, 2004; GEORGE, 2005; VASCONCELOS, 2008).

A família Zosimidae é constituída, atualmente, por 17 espécies, 13 das quais ocorrendo em mar profundo (SEIFRIED, 2004). Suas espécies, juntamente com as de Neobradyidae e Ectinosomatidae, costumam ser abundantes na maioria das amostras obtidas com *multicorers* em mar profundo (MARTINEZ ARBIZU *et al.*, 1998). Neste estudo, o gênero *Zosime* apresentou o maior número de indivíduos na primeira campanha.

Com relação à família Neobradyidae, as espécies de *Marsteinia* têm preferência por habitats mais profundos (HUYS *et al.*, 1996), o que foi confirmado nesse estudo, pois este táxon apresentou seu maior número de indivíduos nas maiores profundidades (1350m a 1950m), em ambas as áreas e campanhas.

Os resultados encontrados para a família Argestidae confirmam a importância quantitativa deste táxon nas amostras de sedimentos de mar profundo, o que já havia sido relatado por outros autores (HICKS & COULL, 1983; HUYS & CONROY-DALTON, 1997; GEORGE, 2004). GEORGE (2008) afirmou que devido a essa importância, esta família representa um grupo de grande relevância em se tratando de estudos faunísticos e biogeográficos.

Considerando os dados obtidos neste estudo, em conjunto com os apresentados por VASCONCELOS (2008), podemos ampliar a distribuição dos gêneros desta família (Tabela IV). Sete gêneros têm sua distribuição ampliada para o Atlântico Sul e três gêneros (*Argestoides*, *Hypacletodes* e *Odiliacletodes*) possuem sua distribuição ampliada para o Oceano Atlântico.

Incluindo todos os registros disponíveis na literatura, a maioria dos Argestidae foi coletada no Oceano Atlântico, mas existem registros para o Mediterrâneo e oceanos Pacífico e Índico, além de nos mares Vermelho e Negro (Tabela IV), o que mostra a ampla distribuição dos gêneros deste grupo.

Essa família foi estabelecida por POR (1986); no entanto, várias características utilizadas por esse autor precisam ser revistas quanto ao seu valor filogenético (GEORGE, 2008). Em consequência disto, o estabelecimento de novos táxons de Argestidae foi frequentemente feito com uma base equivocada, ou seja, sem considerar uma abordagem filogenética, o que resultou em um alto número de espécies/táxons que não apresentam uma posição filética bem estabelecida (GEORGE, 2004).

Tabela IV. Lista com o registro dos locais de ocorrência dos gêneros da Família Argestidae (modificada de GEORGE, 2004)

Gêneros	Ocorrências
<i>Argestes</i>	Mar Subpolar Norte (Atlântico), King Carls Land (Escandinávia), Oceano Pacífico, Montanha submarina “Great Meteor” (Atlântico Nordeste), Bacia de Campos, Bacia de Sergipe
<i>Argestigens</i>	Mar Ibérico, Mar Subpolar Norte (Atlântico), Ilhas Svalbard (Oceano Ártico), Bermudas, Montanha submarina “Great Meteor” (Atlântico Nordeste), Bacia de Campos
<i>Argestoides</i>	Falha geológica de Galápagos (Oceano Pacífico) , Bacia de Campos, Bacia de Sergipe
<i>Bodinia</i>	Montanha submarina “Great Meteor” (Atlântico Nordeste), Bacia de Campos
<i>Corallicletodes</i>	Cap l’ Abeille (Mar Mediterrâneo)
<i>Dizahavia</i>	Sinai (Mar Vermelho), Montanha submarina “Great Meteor” (Atlântico Nordeste), Bacia de Campos, Bacia de Sergipe
<i>Eurycletodes</i>	Mar Subpolar Norte, Estreito de Magalhães (Atlântico), Mar Mediterrâneo, King Carls Land (Escandinávia), Israel, Mar da Irlanda, Mar Negro, Oceano Pacífico, Fossa oceânica do Peru, Mar Ibérico, Cristas oceânicas das Ilhas Faroe, Mar do Norte, Bermudas, Montanha submarina “Great Meteor” (Atlântico Nordeste), Bacia de Campos, Bacia de Sergipe
<i>Fultonia</i>	Mar Mediterrâneo, Estreito de Magalhães, Golfo de Biscaia, Mar Subpolar Norte, Mar do Norte, Bacia de Campos, Bacia de Sergipe
<i>Hemicletodes</i>	Mar Subpolar Norte, Ilhas Svalbard (Oceano Ártico)
<i>Hypalocletodes</i>	Costa Leste da África, Mar Vermelho, Bacia de Campos
<i>Leptocletodes</i>	Mar Subpolar Norte, Escandinávia, Mar Mediterrâneo, Bacia de Campos
<i>Megiscletodes</i>	Oceano Índico
<i>Mesocletodes</i>	Escandinávia, Estreito de Magalhães, Mar Mediterrâneo (porção ocidental), Mar do Norte, Mar Mediterrâneo, Mar Subpolar Norte, Ilhas Svalbard (Oceano Ártico), Costa Leste dos EUA, Ilhas Faroe, Israel, Skagerrak, Noruega, Oceano Índico, Fossa oceânica do Peru, Mar Ibérico, Golfo de Biscaia, Montanha submarina “Great Meteor” (Atlântico Nordeste), Bacia de Campos, Bacia de Sergipe
<i>Neoargestes</i>	Noruega, Mar Ibérico, Bacia de Campos, Bacia de Sergipe
<i>Odiliacletodes</i>	Mar Mediterrâneo, Bacia de Sergipe
<i>Parargestes</i>	Mar Subpolar Norte, Escandinávia, Montanha submarina “Great Meteor” (Atlântico Nordeste)

Uma comparação feita entre alguns exemplares (cerca de 20% do total de Argestidae) encontrados neste trabalho, com as 48 morfo-espécies encontradas na Bacia de Angola (MENZEL, dados não publicados) permitiu verificar o quanto estes organismos, apesar de muito abundantes em amostras de profundidade, carecem de conhecimento pleno da sua biodiversidade, com uma grande quantidade de táxons ainda por descrever (Figura 40A).

Outra observação é que, entre as morfo-espécies comparadas, cerca de 1/3 encontram-se presentes em ambas as Bacias, enquanto outro 1/3 são exclusivas da Bacia de Campos, ou seja, não apresentaram correspondência com qualquer dos táxons encontrado na Bacia de Angola (Figura 40B). Além disso, a terça parte restante não permitiu qualquer identificação conclusiva quanto à ocorrência, ao mesmo tempo, nas duas Bacias (Figura 40B).

Outro aspecto também interessante é a ocorrência muito baixa de machos em relação ao número de fêmeas (Figura 40C). A grande maioria dos machos de Argestidae é desconhecida (BOSXHALL & HALSEY, 2004). Segundo HUYS (comunicação pessoal), os machos de Argestidae são, em geral, muito pequenos, epibênticos e mostram peças bucais reduzidas ou ausentes. Essa atrofia das peças bucais, nos machos, aparece várias vezes de forma independente, dentro de Harpacticoida (e.x. Pseudotachidiidae, Huntemaniidae, Aegisthidae e Argestidae) e este fenômeno é descrito, na literatura, como um tipo de dimorfismo sexual predominante em mar profundo (LEE & HUYS, 2000; WILLEN, 2005).

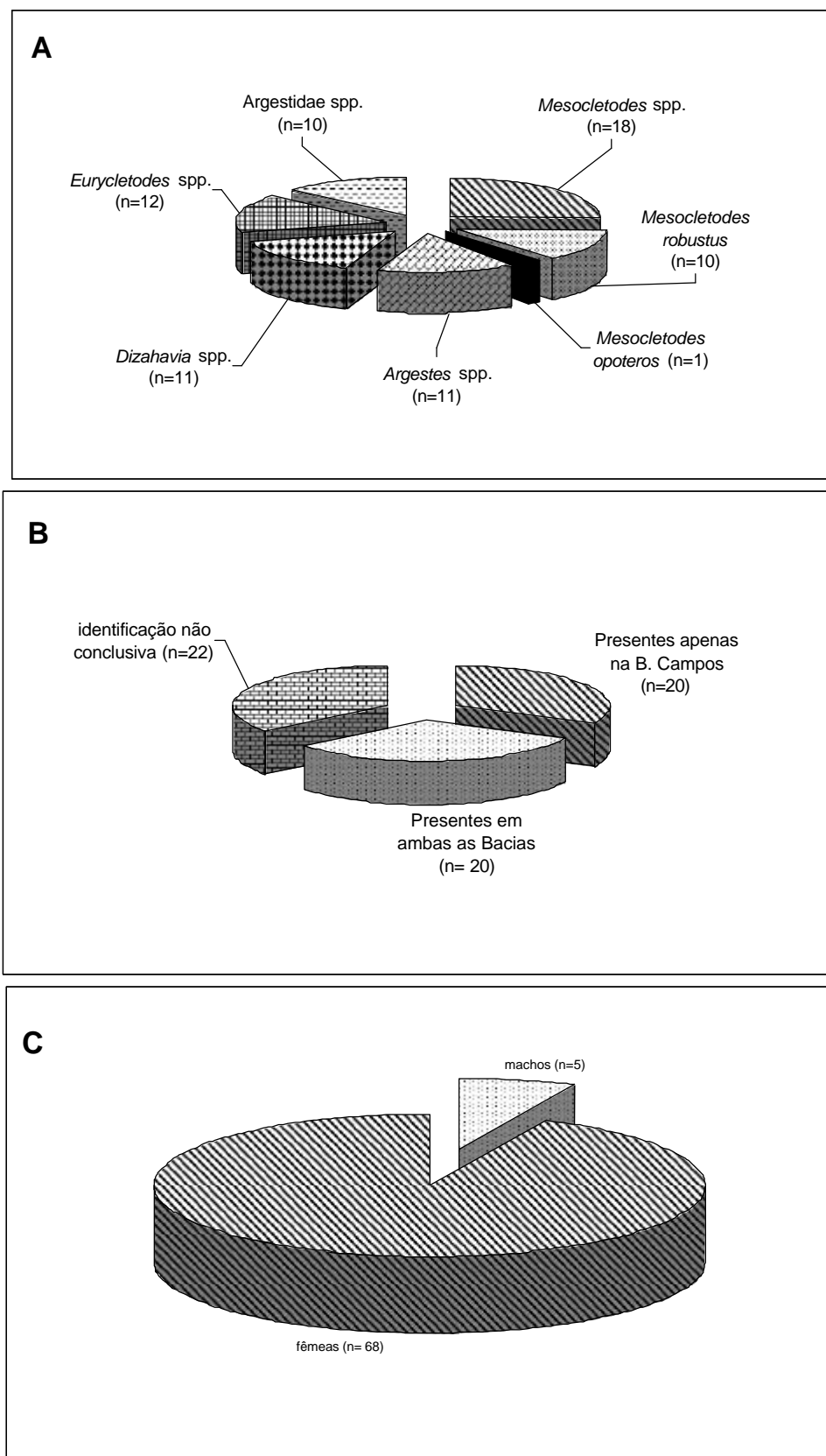


Figura 40. Análise comparativa de Argestidae da Bacia de Campos, com as 48 espécies encontradas na Bacia de Angola (MENZEL, dados não publicados), onde A = táxons identificados, B = ocorrência das morfo-espécies nas Bacias, C = tipagem sexual (machos e fêmeas) dos exemplares

Os Copepoda Harpacticoida são considerados o segundo grupo mais abundante da meiofauna nos sedimentos marinhos, sendo os Nematoda o primeiro em termos de densidade (GIERE, 1993). A densidade dos Copepoda Harpacticoida varia com o tipo de sedimento e com a profundidade; assim, as densidades típicas em ecossistemas costeiros e fundos rasos (<100m) são da ordem de 200 a 300 indivíduos por 10cm², podendo variar de 0 a 6000 (GIERE, 1993). Este número diminui com a profundidade e, em mar profundo, as densidades típicas são de 20 a 30 indivíduos por 10cm², com variação de 1 a 400 (HUYS & BOXSHALL, 1991).

As comparações dos valores obtidos neste estudo com alguns dados da literatura (Tabela V) mostraram valores inferiores para a Bacia de Campos. No entanto, existe uma grande variação desses valores na literatura, sendo que inúmeros fatores, um dos quais o tipo de amostrador, podem interferir nessas estimativas (BETT *et al.*, 1994).

Os valores de densidade da Bacia de Campos mostraram-se semelhantes àqueles obtidos na Bacia de Sergipe, quando consideradas as profundidades equivalentes (Tabela V). É possível que as condições oligotróficas dessas duas áreas possam explicar esses pequenos valores de densidade. Além disso, também não se pode deixar de considerar a observação feita por VASCONCELOS (2008) com respeito ao tipo de amostrador utilizado, o *box-corer* e, o efeito “*bow-wave*” provocado por esse tipo de amostrador, o qual pode, também, ter interferido na coleta da meiofauna e dos Copepoda Harpacticoida, levando a subestimar os valores de densidade. Dentro dessa visão ainda é possível levantar um último aspecto: o fato de as células do *box-corer*, selecionadas ao estudo da meiofauna, estarem posicionadas nos bordos do amostrador, local mais sujeito a possíveis distúrbios/distorções das amostras.

Tabela V. Valores de densidade dos Copepoda (ind.10cm⁻²) registrados em diferentes profundidades (tipo de amostrador: BC= *box-corer* e MC= *multicorer*) (modificado de VASCONCELOS, 2008)

Local	Profundidade/altura da amostra	Ind.10cm ⁻²	Tipo de Amostrador	Fonte
Nordeste do Atlântico Norte - Golfo de Biscay	190m/2cm	42	BC	VANREUSEL <i>et al.</i> (1992)
Mediterrâneo Calvi (Corsica)	160m/5cm	41,5	BC	SOETAERT <i>et al.</i> (1991)
	515m/5cm	17		
	990m/5cm	10,7		
Mediterrâneo Calvi (Cânion)	154m/5cm	68,5	BC	SOETAERT <i>et al.</i> (1991)
	1220m/5cm	10,5		
Ártico	854m/5cm	64	BC	PFANNKUCHE & THIEL (1987)
Leste do Mediterrâneo	541m/10cm	25	BC	DANOVARO <i>et al.</i> (1995)
	903m/10cm	15		
	1181m/10cm	12		
Sudoeste do Atlântico Sul (Bacia de Sergipe)	100m/5cm	6,8	BC	VASCONCELOS (2008)
	500m/5cm	7,5		
	900m/5cm	4,2		
	1300m/5cm	3		
Sudoeste do Atlântico Sul (Bacia de Campos)	750/5cm	4,0	BC	Presente estudo
	1050/5cm	2,7		
	1350/5cm	2,5		
	1650/5cm	2,2		
	1950/5cm	1,2		
Nordeste do Atlântico Norte	505m/5cm	44,5	MC	PFANNKUCHE (1985)
	960m/5cm	33		
	1.492/5cm	28		
Ártico	635m/5cm	29	MC	SOLTWEDEL <i>et al.</i> (2000)
	829m/5cm	17		
	949m/5cm	19,5		
	1077m/5cm	25,3		
Nordeste do Mediterrâneo	100m/10cm	146	MC	DANOVARO <i>et al.</i> (2000)
	500m/10cm	3,4		
	940m/10cm	10		
	1540m/10cm	5		

A densidade dos Copepoda Harpacticoida apresentou uma tendência de redução com o aumento da profundidade (ver Tabela IX), padrão, este, já observado em outros trabalhos em mar profundo (TIETJEN, 1971; SHIRAYAMA, 1984; BAGULEY *et al.*, 2006; VASCONCELOS, 2008). Por outro lado, outros autores não encontraram qualquer relação entre estes dois parâmetros (HERMAN & DAHMS, 1992; GEORGE, 1999). Na verdade, as variações observadas e, principalmente, o número reduzido de estudos no Atlântico Sudoeste, faz com que não seja possível estabelecer, para essa região, qualquer padrão para essa variável ambiental.

Para outras regiões geográficas, existem estudos realizados nas últimas décadas (COULL, 1972; HESSLER & JUMARS, 1974; THISTLE, 1978; AHNERT & SCHRIEVER, 2001; ROSE *et al.*, 2005; BAGULEY *et al.*, 2006). Ainda assim, pode-se dizer que também pouco se conhece sobre os processos que regulam a estrutura das comunidades bentônicas em mar profundo. Alguns fatores são apontados como responsáveis pela estrutura da comunidade, tais como, disponibilidade de nutrientes (BAGULEY *et al.*, 2006), tamanho do grão (MONTAGNA, 1982) e presença de estruturas biogênicas (THISTLE, 1979, 1983).

Os resultados aqui apresentados revelaram uma alta diversidade e baixa dominância de Harpacticoida na Bacia de Campos, concordando com outros estudos já realizados (BAGULEY *et al.*, 2006, SEIFRIED, 2004). Comparações entre locais com diferentes profundidades, em escalas regionais, têm revelado que a diversidade de espécies, em mar profundo, é maior (THISTLE, 1983).

No entanto, dados de diversidade de espécies de copépodes bentônicos são relativamente raros (SHIMANAGA *et al.*, 2004; ROSE *et al.*, 2005). SHIMANAGA *et al.*, (2004) encontraram um valor máximo de diversidade de $H' = 5,01$ (\log_2) na Baía de

Sagami (1430m). HICKS & COULL (1983) registraram valores de $H' = 4,54$ (3000m) para *Cape Lookout* e Bermudas. É preciso ter cuidado na comparação dos valores disponíveis na literatura porque o índice de Shannon pode ser calculado em bases logarítmicas diferentes e é sensível ao tamanho da amostra (MAGURRAN, 1988).

Um aspecto interessante a ser levantado, com relação à diversidade em mar profundo, é a distribuição dos táxons nas amostras. Como já citado anteriormente por ROSE *et al.*, (2005) e observado neste estudo, a maioria das espécies foi representada por um único exemplar (ou, no máximo, até 5 por amostra). Essa razão entre o número de indivíduos e espécies, além de contribuir com a baixa dominância encontrada, pode sugerir a necessidade de uma amostragem mais cuidadosa usando outros amostradores. Para MARTINEZ ARBIZU & BRIX (2008), o ambiente de mar profundo é um dos maiores ecossistemas da Terra e, provavelmente, abriga uma quantidade substancial da biodiversidade. A grande diversidade encontrada, o baixo número de representantes por espécie e o impedimento logístico contribuem para limitar o conhecimento da vida neste ambiente.

Na Bacia de Campos, o valor de densidade dos Harpacticoida foi significativamente maior no estrato mais superficial, de 0 a 2 cm. Segundo DANOVARO *et al.* (1995), com exceção dos Nematoda, a meiofauna se concentra nos dois primeiros centímetros do sedimento.

Muitos autores (HICKS & COULL, 1983; CHANDLER & FLEEGER, 1984; AHNERT & SCHRIEVER, 2001; GALÉRON *et al.* 2001; VASCONCELOS, 2008) mostraram que existe uma preferência dos Copepoda por sedimentos mais superficiais. A maioria dos Harpacticoida é sensível ao baixo teor de oxigênio, o que limita sua ocorrência às camadas mais superficiais do sedimento (GIERE, 1993). Além disso, o reduzido transporte da matéria orgânica para o fundo, restringe a

disponibilidade/atividade alimentar aos primeiros milímetros (MONTAGNA, 1982).

Estudando os sedimentos bênticos da Venezuela (4.800 metros = 0-2, 2-4, 4-6 cm de profundidade), WOODS & TIETJEN (1985) já haviam observado que 74% dos indivíduos da meiofauna ocorriam nos primeiros dois centímetros.

O tamanho do grão e a disponibilidade de alimento são considerados os fatores mais importantes influenciando a distribuição e a estrutura das comunidades de meiofauna (BRANDT *et al.*, 2007). Com o aumento da profundidade, Nematoda e Copepoda mostram um padrão de diminuição da densidade relacionado com a diminuição da matéria orgânica disponível (GUTZMANN *et al.*, 2004). Este padrão também foi observado em outros estudos (TIETJEN, 1992) e, geralmente, encontra-se relacionado com a escassez de alimentos potenciais, como fitodetritos provenientes da zona eufótica.

O presente estudo foi realizado com material coletado numa área oligotrófica, segundo NETTO *et al.* (2005). De acordo com MELLO e SOUZA *et al.* (2006), o aporte de matéria orgânica para o talude da Bacia de Campos é ainda incerto. O suprimento alimentar pode ser levado a profundidades maiores por deposição mas, também, pela ação de correntes que, embora promovam a ressuspensão do sedimento, podem ser ricas em nutrientes, que, muitas vezes, são rapidamente utilizados pela microfauna bêntica (MELLO e SOUZA *et al.*, 2006). Analisando a matéria orgânica no talude da Bacia de Campos, CARREIRA *et al.* (2008) verificaram que existe deposição de matéria orgânica autóctone, com pouco ou nenhum aporte terrígeno e alto potencial de utilização para os organismos bentônicos.

Dados ambientais disponíveis mostram que existe uma relação inversa entre os valores de matéria orgânica e a profundidade. Um aumento na disponibilidade de alimentos poderia levar ao declínio da diversidade, refletindo uma forte interação das

espécies (competição interespecífica devido ao aumento no número de indivíduos), levando à dominância de poucas espécies (SHIMANAGA, 2008). No entanto, os resultados aqui obtidos mostram um padrão inverso, com a redução dos valores de diversidade, de maneira bastante suave, com o aumento da profundidade (ver Figura 33).

O conteúdo de carbono orgânico total, no sedimento, é menor no talude da Bacia de Campos do que no leste do Atlântico Sul (SCHMIEDL *et al.*, 1997). Segundo estes autores, valores de alta diversidade são observados em ambientes oligotróficos e valores de baixa diversidade ocorreram em áreas muito produtivas da costa sudoeste africana. Essas observações poderiam ser, também, aplicadas aos Copepoda Harpacticoida da Bacia de Campos, ou seja, as características da comunidade, como alta diversidade, traduziriam o reflexo das condições oligotróficas da área estudada.

Os métodos de coleta da meiofauna, no mar profundo, têm sido alvos de pesquisa e preocupação, ao longo do tempo, por vários pesquisadores (FLEEGER *et al.*, 1988; BETT *et al.*, 1994; ROSE *et al.*, 2005).

A amostra ideal deve refletir, de maneira mais fidedigna possível, as populações do local estudado. Existem algumas tentativas no sentido da padronização dos métodos de amostragem da meiofauna, assegurando a detecção de erros, corrigindo-os ou, ao menos, minimizando-os. Uma dessas iniciativas é o protocolo elaborado pela Dra. MICHAELA SCHRATZBERGER (pesquisadora do *Centre for Environment, Fisheries and Aquaculture Science-CEFAS*, Reino Unido), denominado “*Quality assurance in meiofauna studies*” (QA), que foi discutido em um dos *workshops* do projeto MANUELA (*Meiobenthic and Nematode biodiversity Unravelling Ecological and Latitudinal Aspects*), realizado em outubro de 2007 no Instituto Senckenberg, na Alemanha.

A escolha do equipamento de amostragem depende de inúmeros fatores: tipo de substrato, local de coleta, estratégia amostral, custos, etc. Considerando os equipamentos ora existentes, a qualidade das amostras coletadas por dragas é questionável. O uso de *box-corers* e, mais recentemente, de *multicorers*, ocasionou a obtenção de resultados mais confiáveis (BETT *et al.*, 1994). Entretanto, os dois últimos tipos de amostradores não fornecem amostras de igual qualidade. Os *multicorers* funcionam de maneira satisfatória em sedimentos finos (SCHRATZBERGER, comunicação pessoal), sendo eficientes, especialmente, na coleta de amostras de sedimento, sem causar perturbação. Já os *box-corers* podem, em maior ou menor grau, causar distúrbios na superfície do sedimento, quando de sua penetração rápida no sedimento, associada aos efeitos de lavagem e ao *bow-wave*.

BETT *et al.* (1994) encontraram um resultado indicando que a densidade do meiobentos pode diferir cerca de 50%, dependendo do tipo de amostrador e que, possivelmente, esta magnitude pode variar em função do táxon e do tipo de fundo amostrado (por exemplo, pela presença ou ausência de detritos e tipo de sedimento). Além disso, o desenho amostral também pode afetar, fortemente, a estimativa tanto da densidade quanto da diversidade das comunidades bentônicas, complicando, assim, o entendimento desses padrões em mar profundo (NETTO *et al.*, 2005).

Apesar das limitações quanto ao número de indivíduos obtidos, os resultados foram de grande relevância do ponto de vista da biodiversidade e taxonomia do grupo Harpacticoida, seja numa escala local (Brasil) ou, mesmo, em escala maior (cenário mundial das pesquisas de mar profundo).

A comparação das diferentes amostras da segunda campanha, mostrou que as amostras *BIG* foram mais eficientes nas estimativas de riqueza/diversidade da comunidade de Harpacticoida, pois nessas amostras foram obtidos um maior número de

táxons em todas as categorias (ver Tabela III), com um esforço amostral (número de estações/lançamentos) bem menor (cerca de 4 vezes) quando comparado o esforço total para obtenção das amostras *SMALL*.

Ainda assim, as áreas amostrais totais, tanto de *SMALL* quanto de *BIG*, não apresentaram uma estabilização das suas curvas com relação ao número de espécies encontradas, o que aponta a necessidade de se ampliar/aumentar a área amostral total, numa próxima avaliação/estudo na Bacia de Campos. Devido à distribuição da meiofauna ser em manchas, a amostragem quantitativa, com replicações, é fundamental para caracterizar, de maneira adequada, as comunidades locais (NETTO *et al.*, 2005).

Existem, na literatura, algumas referências mostrando a eficiência do uso de níveis taxonômicos altos, em comunidades bentônicas, em análises ecológicas (HEIP *et al.*, 1988; HERMAN & HEIP, 1988; WARWICK, 1988). De um modo geral, esses, e outros estudos (FERRARO & COLE, 1990; GRAY *et al.*, 1990; WARWICK *et al.*, 1990), mostraram que, para comunidades sublitorais da macrofauna, pouca informação é perdida quando se trabalha em níveis taxonômicos altos (mesmo acima de família) e que para a meiofauna as informações são consistentes até, mesmo, ao nível de família.

Ao revisarem o tema dos níveis taxonômicos em estudos de comunidades marinhas, SOMERFIELD & CLARKE (1995) provaram que para os nematódeos os padrões obtidos para os níveis de espécie e gênero eram bem consistentes e semelhantes, enquanto a resposta ao nível de família já apresentava modificações com relação a essas categorias inferiores, concluindo que a utilização dos dados de família, ou categorias mais elevadas, poderia levar a uma interpretação/conclusão errônea dos padrões ecológicos da comunidade em estudos de situações relacionadas ou não com distúrbios (impactos).

Os resultados deste estudo mostraram, pelas amostras *BIG*, como a redução da resolução taxonômica (de espécie para família) levou a uma perda da visualização do padrão batimétrico obtido com as análises feitas em nível de espécie e gênero, ainda que a utilização da análise ANOSIM tenha mostrado diferenças significativas em todos os casos.

Já com relação às análises feitas a partir das amostras *SMALL*, tanto a avaliação entre os estratos quanto entre as campanhas, mostraram que o uso do nível de família distinguiu, claramente, os padrões representativos desses fatores (ver Figuras 37 e 38).

As vantagens relacionadas com o uso de categorias taxonômicas altas, ou seja, com baixa resolução taxonômica, estão embasadas, especialmente, na redução de tempo e da especialização taxonômica, o que, de certa maneira, leva a uma redução dos custos financeiros dos estudos ambientais (CLARKE & WARWICK, 1994). No entanto, é preciso destacar que, essa série de estudos, encontra-se concentrada em áreas costeiras e, especialmente, no Norte do Oceano Atlântico (HEIP *et al.*, 1988; HERMAN & HEIP, 1988; WARWICK, 1988; FERRARO & COLE, 1990; GRAY *et al.*, 1990; WARWICK *et al.*, 1990; SOMERFIELD & CLARKE, 1995).

Assim, a questão que aqui se coloca, é: - até que ponto a redução de tempo e do custo financeiro, ambos relacionados com o processamento taxonômico, influenciarão outros aspectos de maior relevância, como o conhecimento pleno da biodiversidade marinha?

Para responder esta questão, pode-se usar dois resultados obtidos neste estudo que justificam, plenamente, o refinamento taxonômico até ao nível mais baixo possível, além de informações referentes a outro grupo da meiofauna, no caso os Nematoda, que foi o de maior abundância nas amostras dos sedimentos estudados na Bacia de Campos.

Um primeiro resultado refere-se à família Ancorabolidae, que esteve representada por um único gênero (*Echinopsyllus*) nas amostras da Bacia de Campos (os exemplares desse gênero representaram três novas espécies à Ciência, ver capítulo II). Se a análise ecológica fosse restrita ao nível genérico, ocorreria a perda da informação gerada pela determinação das espécies novas.

Um segundo resultado foi o alto percentual de táxons novos de Copepoda Harpacticoida, que começaram e continuarão a ser descritos ao término desta primeira etapa do estudo. Se considerarmos, conjuntamente, espécies e gêneros novos de Harpacticoida, teremos um valor aproximado de 90 táxons ainda não descritos. Considerando apenas as novas espécies a serem descritas, este estudo contribuirá com um aumento de 2% na quantidade total de espécies de Harpacticoida, atualmente, conhecidas. Se a análise ecológica tivesse permanecido restrita ao nível de família, novamente ocorreria uma grande perda de informação sobre a biodiversidade da área de estudo e dos Harpacticoida de um modo geral.

Essas observações referentes ao grupo são, também, muito pertinentes aos Nematoda. Por exemplo, somente para o gênero *Sabatieria* (Nematoda, Comesomatidae) foram descritas seis novas espécies (BOTELHO *et al.*, 2007; BOTELHO *et al.*, 2009). Além disso, outras seis espécies e um gênero novo de Nematoda já foram descritos a partir do material coletado na Bacia de Campos (GUILHERME *et al.*, 2009; CAVALCANTI *et al.*, 2009; LIMA *et al.*, 2009), existindo, ainda, um número bastante relevante de novos táxons de Nematoda que está sendo ou será descrito nos próximos anos (FONSECA-GENEVOIS, comunicação pessoal).

A questão financeira não é, aqui, considerada irrelevante, mas deve haver um equilíbrio entre custo/benefício, nos estudos das amostras de sedimentos de mar profundo, até mesmo porque o próprio custo para a obtenção dessas amostras, é bastante

elevado; assim, quanto maior for a quantidade de informações obtidas, mais equilibrada será a razão custo/benefício relacionada com ampliação do conhecimento sobre a biodiversidade, em particular desse grupo animal, e, num contexto geral, desse tipo de ambiente, ainda tão pouco estudado no Oceano Atlântico Sul.

6.1 Considerações Finais

A biodiversidade em mar profundo apresenta dois principais temas: investigação da variação da diversidade, conforme a profundidade e latitude e exame dos mecanismos que mantêm esta diversidade (THISTLE, 1998).

A heterogeneidade do ambiente intersticial leva a um aumento da diversidade faunística (ETTER & GRASSLE, 1992), mas, isso pode variar de acordo com os diferentes grupos da meiofauna (THISTLE, 1983).

Muitas hipóteses têm sido formuladas para explicar os mecanismos que regulam a alta diversidade em mar profundo (ETTER & MULLINEAUX, 2001; REX *et al.*, 2005); porém, elas se baseiam na macrofauna e, portanto, não são necessariamente adequadas para explicar a diversidade da meiofauna. Recentes teorias sugerem que a diversidade de espécies pode estar relacionada à especiação (EMERSON & KOLM, 2005). Somando-se ao que se conhece sobre a ecologia de Harpacticoida (HICKS & COULL, 1983), sua vasta ocorrência e sua grande abundância em amostras de sedimento, pode-se prever um alto potencial de especiação (BAGULEY *et al.*, 2006). Muitas espécies apresentam distintas adaptações ao mar profundo (COULL, 1972; MONTAGNA, 1982).

Em longo prazo, somente descrições detalhadas de espécies e excelentes chaves de identificação, ao nível específico, poderão auxiliar no entendimento da diversidade

de espécies e no esclarecimento do papel dos Harpacticoida em mar profundo (SEIFRIED, 2004).

Este estudo contribuiu, de maneira relevante, para ampliar o conhecimento limitado sobre uma das mais importantes comunidades zoológicas do mar profundo, ainda que os resultados obtidos reflitam uma área muito pequena dentro do Hemisfério Sul.

7. CONCLUSÕES

Considerando as hipóteses e objetivos estabelecidos no início deste capítulo, podemos concluir que:

- A composição taxonômica, quanto às famílias e gêneros de Copepoda Harpacticoida, mostrou-se semelhante à de outros estudos realizados em diferentes áreas, especialmente à da Bacia de Angola;
- Um alto percentual de táxons novos foi encontrado na Bacia de Campos, o que está de acordo com as observações prévias existentes na literatura e ainda comprova que o esforço taxonômico empregado foi compensado com um enorme ganho no conhecimento da biodiversidade dos Copepoda Harpacticoida, ou seja, foi possível obter uma relação bastante favorável entre o esforço taxonômico (custo) e a determinação de novos táxons (benefício) para o grupo estudado;
- Os valores de densidade dos Copepoda Harpacticoida foram inferiores aos de outras áreas; no entanto, existe uma grande variação nos valores apresentados na literatura. Além disso, foi possível observar uma tendência, ainda que não significativa, de redução dos valores de densidade com a profundidade oceânica;
- A diversidade dos Copepoda Harpacticoida apresentou, de modo geral, valores altos ao longo das diferentes estações e áreas estudadas, além de mostrar uma tendência de redução com o aumento da profundidade;

- O estrato mais superficial apresentou, significativamente, os maiores valores de densidade e diversidade, o que confirma os relatos existentes na literatura que caracterizam a maior concentração dos Copepoda Harpacticoida de mar profundo nos primeiros dois centímetros.
- Os valores muito altos de equitabilidade, em todas as campanhas, profundidades e áreas refletem, de certa maneira, a característica marcante da comunidade de Copepoda Harpacticoida de mar profundo, na Bacia de Campos, indicando uma condição ambiental de equilíbrio da comunidade;
- A utilização da análise multivariada mostrou que a profundidade é um fator significativo, na estrutura das comunidades, evidenciando uma clara variação na composição da fauna de Copepoda Harpacticoida em função das diferentes profundidades trabalhadas;
- A matéria orgânica e as características do sedimento mostraram ser variáveis importantes na estruturação da comunidade de Copepoda Harpacticoida da Bacia de Campos;
- As amostras *SMALL* apresentaram um alto percentual de réplicas com zero ou apenas um Copepoda Harpacticoida, o que influenciou, de maneira decisiva, na não aplicação de testes de significância nos resultados obtidos por essas amostras;

- Ainda que não se tenha verificado diferenças significativas no cálculo das densidades, com os diferentes tamanhos de amostra, pode-se concluir que, considerando uma área amostral equivalente, *SMALL* foi mais eficiente com relação ao número de espécies coletadas em comparação com *BIG*. Por outro lado, mesmo utilizando um número muito menor de réplicas, as amostras *BIG* permitiram a aplicação de análises de significância, contribuindo, especialmente, com a obtenção de um número maior total de táxons (em diferentes categorias). Isto se deve ao fato de sua área amostral ser maior;
- Utilizando os diferentes níveis de resolução taxonômica, os padrões observados na comunidade mostram uma resposta bastante semelhante. No entanto, os resultados deste estudo mostram, sem sombra de dúvida, que o uso de categorias taxonômicas altas pode levar a uma grande perda no que diz respeito ao conhecimento da biodiversidade.

8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALONGI, D.M., 1992. Bathymetric patterns of deep-sea benthic communities from bathyal to abyssal depths in the western South Pacific (Solomon and Coral Seas). *Deep-Sea Research* **39** (3/4), 549–565.
- AHNERT, A. & SCHRIEVER. 2001. Response of abyssal Copepoda Harpacticoida (Crustacea) and other meiobenthos to an artificial disturbance and its bearing on future mining for polymetallic nodules. *Deep-Sea Research II* **48**: 3779–3794.
- BAGULEY, J.G.; MONTAGNA, P.A.; LEE, W.; HYDE, L.J. & ROWE, G.T. 2006. Spatial and bathymetric trends in Harpacticoida (Copepoda) community structure in the Northern Gulf of Mexico deep-sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **330**: 327-341.
- BECKER, K.H., NOODT, W. & SCHRIEVER, G., 1979. Eidonomie und Taxonomie abyssaler Harpacticoida (Crustacea, Copepoda) Teil II. Paramesochridae, Cylindropsyllidae und Cletodidae. ‘‘Meteor’’forschung.-Ergebn. D 31, 1–37.
- BETT, B.J.; VANREUSEL, A.; VINCX, M.; SOLTWEDEL, T.; PFANNKUCHE, O.; LAMBSHEAD, P. J.D.; GOODAY, A.J.; FERRERO, T. & DINET, A. 1994. Samper bias in the quantitative study of deep-sea meiobenthos. *Marine Ecology Progress Series* **104**: 197-203.
- BODIN, P. 1968. Copépodes harpacticoides des étages bathyal et abyssal du Golfe de Gascogne. *Mémoires du Muséum national d’Histoire Naturelle, Paris, Série A, Zoologie* **55**: 1–107.
- BOISSEAU, J.P. 1957. Technique pour l’étude quantitative de la faune interstitielle des sables. *Compte Rendu du Congrès des Sociétés savantes de Paris des Départements. Section des Sciences* **1** : 117-119.
- BOTELHO, A.P., SILVA, M.C. DA, ESTEVES, A.M. & FONSÊCA-GENEVOIS, V. 2007 Four new species of *Sabatieria* Rouville, 1903 (Nematoda, Comesomatidae) from the Continental Slope of Atlantic Southeast. *Zootaxa* **1402**: 39–57.
- BOTELHO, A.P., SOBRAL, L.T.D; SILVA, M.C. DA, & FONSÊCA-GENEVOIS, V. 2009. Two new species of *Sabatieria* Rouville (Nematoda, Comesomatidae) with conical-cylindrical tails, from Campos Basin, Rio de Janeiro, Brazil. *Zootaxa* **2096**: 82-98.
- BOXSHALL, G.A. & HALSEY, S.H. 2004. *An introduction to copepod diversity*. Part I. Harpacticoida. 966 pp.
- BRANDT, A.; DE BROYER, C.; DE MESEL, I.; ELLINGSEN, K.E.; GOODAY, A.J.; HILBIG, B.; LINSE, K.; THOMSON, M.R.A. & TYLER, P.A. 2007. The biodiversity of the deep Southern Ocean benthos. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **362**: 39–66

- CARREIRA, R. S.; ARAÚJO, M. P.; COSTA, T. L. F.; ANSARI, N. R., PIRES, L. C. M. 2008. Marcadores moleculares na caracterização da matéria orgânica sedimentar em águas profundas (750-1950m) na Bacia de Campos/RJ. III Congresso Brasileiro de Oceanografia – CBO'2008 I Congresso Ibero-Americano de Oceanografia – I CIAO Fortaleza (CE), 20 a 24 de maio de 2008
- CAVALCANTI, M.F., SILVA, M.C. DA, & FONSÊCA-GENEVOIS, V. 2009. *Spirodesma magdae* nov. gen. nov. sp. (Nematoda, Desmodoridae) from the Brazilian deep sea (Campos Basin, Rio de Janeiro, Brazil). *Zootaxa* **2096**: 109-118.
- CHANDLER, G.T. & FLEEGER, J.W. 1984. Tube-building by a marine meiobenthic harpacticoid copepod. *Marine Biology* **82**: 15-19.
- CLARKE, K.R. & WARWICK, R.M., 1994. *Changes in marine communities: an approach to statistical analyses and interpretation*. Natural Environment Research Council, United Kingdom 144 pp.
- CONROY-DALTON, S. & R. HUYS. 2000. Systematics and phylogeny of the Ancorabolidae (Copepoda: Harpacticoida). I. The *Ancorabolus*-lineage, with the description of three new genera. *Cahiers Biologie Marine* **41**: 343–397.
- COULL, B.C., 1972. Species diversity and faunal affinities of meiobenthic Copepoda in the deep sea. *Marine Biology* **14**: 48–51.
- DANOVARO, R.; GROCE, N.D. & ELEFThERIOU, A.; FABIANO, M.; PAPADOPOULOU, N.; SMITH, C. & TSELEPIDES, A. 1995. Meiofauna of the deep Eastern Mediterranean Sea: distribution and abundance in relation to bacterial biomass, organic matter composition and other environmental factors. *Progress in Oceanography* **36**: 329-341.
- DANOVARO, R.; TSELEPIDES, A.; OTEGUI, A. & CROCE, N.D. 2000. Dynamics of meiofaunal assemblages on the continental shelf and deep-sea sediments of the Cretan Sea (NE Mediterranean): relationships with seasonal changes in food supply. *Progress in Oceanography* **46**: 367-400.
- EMERSON, B.C. & KOLM, N. 2005. Species diversity can drive speciation. *Nature* **434**(21): 1015-1017.
- ETTER, R.J. & GRASSLE, J.F. 1992. Patterns of species diversity in the deep sea as a function of sediment particle size diversity. *Nature* **360**: 576–579.
- ETTER, R.J. & MULLINEAUX, L.S., 2001. Deep-sea communities. In: Bertness, M.D., Gaines, S.D. & Hay, M.E. (Eds.), *Marine Community Ecology*. pp. 367-392. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- FERRARO, S. P. & COLE, F. A. 1990. Taxonomic level and sample size sufficient for assessing pollution impacts on the Southern California Bight macrobenthos. *Marine Ecology Progress Series* **67**: 251-262.

- FLEEGER, J. W., THISTLE, D., THIEL, H. (1988). Sampling equipment. In: Higgins. R. P., Thiel, H. (eds.) *Introduction to the study of meiofauna*. pp. 115-125. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- GAD, G. 2003. Das unbekannte Ausmass mariner Biodiversität am Beispiel der Meiofauna - Neue Tiergruppen als eine Herausforderung für Taxonomie und Systematik. In: Korn H, U Feit, eds. *Treffpunkt Biologische Vielfalt II*; Bundesamt für Naturschutz.
- GALÉRON, J.; SIBUET, M.; VANREUSEL, A.; MACKENZIE, K.; GOODAY, A.J.; DINET, A. & WOLFF, G.A. 2001. Temporal patterns among meiofauna and macrofauna taxa related to changes in sediment geochemistry at an abyssal NE Atlantic site. *Progress in Oceanography* **50**: 303-324.
- GEORGE, K.H. 1999. Gemeinschaftsanalytische Untersuchungen ausgewählter Harpacticoida der Magellanregion, sowie erste similaritätsanalytische Vergleiche mit Assoziationen der Antarktis. *Berichte zur Polarforschung* **327**: 1-187.
- GEORGE, K.H. 2004. Description of two new species of *Bodinia*, a new genus incertae sedis in Argestidae Por, 1986 (Copepoda, Harpacticoida), with reflections on argestid colonization of the Great Meteor Seamount plateau. *Organisms, Diversity and Evolution* **4**: 241-264.
- GEORGE, K.H. 2005. Sublittoral and bathyal Harpacticoida (Crustacea: Copepoda) of the Magellan region. Composition, distribution and species diversity of selected major taxa. *Scientia Marina* **69**(Suppl.2): 147-158.
- GEORGE, K.H. 2008. *Argestes angolaensis* sp. nov. (Copepoda: Harpacticoida: Argestidae) from the Angola Basin (Southeast Atlantic), and the phylogenetic characterization of the taxon *Argestes* Sars, including the redescription of *A. mollis* Sars, 1910, and *A. reductus* (Itô, 1983). *Zootaxa* **1866**: 223-262.
- GEORGE, K.H. & SCHIMINKE, H.K. 2002. Harpacticoida (Crustacea, Copepoda) of the Great Meteor SeaMount, with first conclusions as to the origin of the plateau fauna. *Marine Biology* **144**: 887-895.
- GIERE, O., 1993. *Meiobenthology: The Microscopic Fauna in Aquatic Sediments*. Springer-Verlag, Berlin. 328 pp.
- GRAY, J. S.; CLARKE, K. R.; WARWICK, R. M. & HOBBS, G. 1990. Detection of initial effects of marine pollution on marine benthos: an example from the Ekofisk and Eldfisk oilfields, North Sea. *Marine Ecology Progress Series* **66**: 285-299.
- GUILHERME, B.C.; SILVA, M.C. DA, & ESTEVES, A.M. (in press). Description of new species of *Epacanthion* (Thorascotomopsidae, Nematoda) from Brazil and a modified key for species identification. *Zootaxa* **2096**: 99-108.
- GUTZMANN, E., MARTINEZ ARBIZU, P., ROSE, A., VEIT-KÖHLER, G., 2004. Meiofauna communities along an abyssal depth gradient in the Drake Passage. *Deep-Sea Research II* **51**: 1617-1628.

- HEIP, C.; WARWICK, R. M.; CARR, M. R.; HERMAN, P. M. J.; RUYSS, R.; SMOL, N. & HOLSBEKE, K. 1988. Analysis of community attributes of the benthic meiofauna of Frierfjord/Langesundfjord. *Marine Ecology Progress Series* **46**: 171-180.
- HERMAN, P. M. J. & HEIP, C. 1988. On the use of meiofauna in ecological monitoring: who needs taxonomy? *Marine Pollution Bulletin* **19**: 45-60.
- HERMAN, R. L. & DAHMS, H. U. 1992. Meiofauna communities along a depth transect off Halley Bay (Weddell Sea - Antarctica). *Polar Biology* **12**: 313-320.
- HESSLER, R. R. & JUMARS, P. A. 1974. Abyssal community analysis from replicate box cores in the central North Pacific. *Deep-Sea Research* **21**: 185-209.
- HICKS GRF & COULL BC 1983. The ecology of marine meiobenthic harpacticoid copepods. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* **21**: 67-175
- HUMMES, A. G. 1994. How many copepods? *Hydrobiologia* **292/293**: 1-7.
- HUYS, R. & BOXSHALL, G. A. 1991. *Copepod Evolution*. The Ray Society, London. 468 pp.
- HUYS, R. & CONROY-DALTON, 1997 – Discovery of hydrothermal vent Tantulocarida on a new genus of Argestidae (Copepoda: Harpacticoida). *Cahiers Biologie Marine* **38**: 235-249.
- HUYS, R.; GEE, J. M.; MOORE, C. G. & HAMOND, R. 1996. *Marine and Brackish Water Harpacticoid Copepods. Part 1*. The Linnean Society of London and The Estuarine and Coastal Sciences Association, London, 352 pp.
- ITÔ, T. 1982. Harpacticoid copepods from the Pacific abyssal off Mindanao. I. Cerviniidae. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, Series 6, Zoology* **23**(1): 63- 127.
- ITÔ, T. 1983. Harpacticoid copepods from the Pacific abyssal off Mindanao. II. Cerviniidae (cont.), Thalestridae and Ameiridae. *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory* **28**(1-14): 151-254.
- KIHARA, T.C. 2003. *Diversidade de Copépodes harpacticóides da meiofauna marinha do litoral norte do estado de São Paulo*. Tese de Doutorado. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia). Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. 214 pp.
- KREBS, C.J. 1999. *Ecological Methodology*. 2nd edition. Addison-Wesley Publishers, Ontario. 620 pp.
- LANG, K. 1948. *Monographie der Harpacticiden*. Ed. Nordiska Bokhandeln, Stockholm, 1682 pp.

- LEE, W. & HUYS, R. 2000. New Aegisthidae (Copepoda: Harpacticoida) from western Pacific cold seeps and hydrothermal vents. *Zoological Journal of Linnean Society* **129**: 1–71.
- LIMA, R.C.C.; LINS, L.; SILVA, M.C. DA, & ESTEVES, A.M. (in press). Four new species of *Syringolaimus* De Man, 1888 (Nematoda, Ironidae) from the Southeast Atlantic (Brazil), with redefinition of valid species and the proposal of a new key. *Zootaxa* **2096**: 119-136.
- MACÁRIO, K.D.; ANJOS, R.M.; GOMES, P.R.S.; A.G. FIGUEIREDO JR., A.G.; LACERDA DE SOUZA, C.; BARBOSA, C.F.; COIMBRA, M.M.; ELMORE, D. 2004. AMS radiocarbon dating on Campos Basin, Southeast Brazilian Continental Slope. *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research B* **223–224**: 535–539.
- MAGURRAN, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton, N. J. 111 pp.
- MARTINEZ ARBIZU, P. & BRIX, S. 2008. Editorial: Bringing light into deep-sea biodiversity. *Zootaxa* **1866**: 5-6.
- MARTÍNEZ ARBIZU P, VANAVERBEKE, J., SCHMINKE, H.K. & DAHMS, H.U. 1998. The meiobenthos in the Arctic Laptev Sea. *Berichte zur Polarforschung* **277**: 79-80.
- MELLO E SOUZA, S.H., PASSOS, R.F., FUKUMOTO, M., DA SILVEIRA, I.C.A., FIGUEIRA, R.C.L., KOUTSOUKOS, E.A.M, DE MAHIQUES, M.M. & REZENDE, C.E. 2006. Mid-lower bathyal benthic foraminifera of the Campos Basin, Southeastern Brazilian margin: Biotopes and controlling ecological factors. *Marine Micropaleontology* **61**: 40–57.
- MILANI, E. J.; BRANDÃO, J.A.S.L.; ZALÁN, P.V. & L. A. P. GAMBOA, L.A.P. 2000. Petróleo na margem continental brasileira: geologia, exploração, resultados e perspectivas. *Brazilian Journal of Geophysics* **18**(3): 351-395.
- MONTAGNA, P.A., 1982. Morphological adaptation in the deep-sea benthic harpacticoid copepod family Cerviniidae. *Crustaceana* **42**: 37–43.
- MOURA, G. & POTTEK, M., 1998. *Selenopsyllus*, a new genus of Cyliindropsyllidae (Copepoda, Harpacticoida) from Atlantic and Antarctic deep waters. *Senckenbergiana Maritima* **28**: 185–209.
- MOURA, G. & ARBIZU, P. M. 2003. The phylogenetic position of the bathyal harpacticoids *Aspinothorax* gen. n. and *Styeacothorax* Huys (Crustacea: Decapoda). *Bulletin de L'Institutv Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie* **73**: 167-181.
- NETTO, S. A.; GALLUCI, F. & FONSECA, G.F.C. 2005. Meiofaunal communities of continental slope and deep-sea sites off SE Brazil, *Deep-Sea Research I* **52**: 845–899.

- PFANNKUCHE, O. 1985. The deep-sea meiofauna of the Porcupine Seabight and abyssal plain (NE Atlantic): population structure, distribution, standing stock. *Oceanologica Acta* **8**: 343-353.
- PFANNKUCHE, O. & THIEL, H. 1987. Meiobenthic stocks and benthic activity on the NE-Svalbard shelf and in the Nansen basin. *Polar Biology* **7**: 253–266.
- POR, F.D. 1969. Deep-sea Cerviniidae (Copepoda: Harpacticoida) from the western Indian Ocean, collected with R/V Anton Bruun in 1964. *Smithsonian Contributions to Zoology* **29**: 1-60.
- POR, F.D. 1986. A re-evaluation of the family Cletodidae Sars, Lang (Copepoda, Harpacticoida). *Syllogeus* **58**: 420-425
- REX M.A., MCCLAIN C.R., JOHNSON N.A., ETTER R.J., ALLEN J.A., BOUCHET P. & WARÉN, A. 2005. A source-sink hypothesis for abyssal biodiversity. *American Naturalist* **165**: 163–178
- ROSE, A., SEIFRIED, S., WILEN, E., GEORGE, K.H., VEIT-KÖHLER, G., BRÖHLDICK, K., DREWES, J., MOURA, G., MARTINEZ ARBIZU, P. SCHMINKE, H.K. 2005. A method for comparing within-core alpha diversity values from repeated multicorer samplings, shown for abyssal Harpacticoida (Crustacea: Copepoda) from the Angola Basin. *Organisms, Diversity and Evolution* **5**(suppl. 1): 3-17.
- SCHMIEDL, G., MACKENSEN, A. & MÜLLER, P.J., 1997. Recent benthic foraminifera from the eastern South Atlantic Ocean: dependence on food supply and water masses. *Marine Micropaleontology* **32**: 249–287.
- SEIFRIED, S. 2004. The importance of a phylogenetic system for the study of deep-sea harpacticoid diversity. *Zoological Studies* **43**(2): 435-445.
- SHIRAYAMA, Y. 1984. Vertical distribution of meiobenthos in the sediment profile in bathyal, abyssal and hadal deep sea systems of the Western Pacific. *Oceanologica Acta* **7**: 123–129.
- SHIMANAGA, M.; KITAZATO, H. & SHIRAYAMA, Y. 2004. Temporal patterns in diversity and species composition of deep-sea benthic copepods in bathyal Sagami Bay, central Japan. *Marine Biology* **144**: 1097-1110.
- SHIMANAGA, M.; NOMAKI, H. & IJIMA, K. 2008. Spatial changes in the distributions of deep-sea “Cerviniidae” (Harpacticoida, Copepoda) and their associations with environmental factors in the bathyal zone around Sagami Bay, Japan. *Marine Biology* **153**: 493–506.
- SILVEIRA, I.C.A., SCHMIDT, A.C.K., CAMPOS, E.J.S., GODOI, S.S. & IKEDA, Y. 2000. A Corrente do Brasil ao largo da costa leste brasileira. *Brazilian Journal of Oceanography* **48**: 171–183.

- SOARES-GOMES, A. & OLIVEIRA, E.B. 2000. Environmental impact associated with offshore hydrocarbon production on benthic meiofauna in Campos Basin, Southeast Brazilian continental shelf. *Proceedings of the 5th Congress on Marine Science*, La Habana, 25 pp.
- SOETAERT, K.; HEIP, C. & VINCX, M. 1991. The Meiobenthos along a Mediterranean Deep-Sea transect off Calvi (Corsica) and in an adjacent canyon. *Marine Ecology* **12**(3): 227-242.
- SOLTWEDEL, T.; MOKIEVSKY, V. & SCHEWE, I. 2000. Benthic activity and biomass on the Yermak Plateau and in adjacent deep-sea regions northwest of Sv?lbart. *Deep-Sea Research I* **47**: 1761-1785.
- SOMERFIELD, P. J. & CLARKE, K. R. 1995. Taxonomic levels, in marine community studies, revisited. *Marine Ecology Progress Series* **127**: 113-119.
- TIETJEN, J.H. 1971. Ecology and distribution of deep-sea meiobenthos off North Carolina. *Deep-Sea Research* **18**: 941- 957.
- TIETJEN, J.H. 1992. Abundance and biomass of metazoan meiobenthos in the deep-sea. In: Rowe, G., Pariente, V. (Eds.), *Deep-Sea Food Chain and the Global Carbon Cycle*. pp. 45–62. Kluwer Academic publishers, Dordrecht, Netherlands
- THIEL, H. 1983. Meiobenthos and nanobenthos of the deep sea. In: G. Rowe, & V. Pariente (eds.) *Deep-sea biology*. pp. 167–230. New York: Wiley.
- THISTLE, D. 1978. Harpacticoid dispersion patterns: implications for deep-sea diversity maintenance. *Journal of Marine Research* **36**: 377–397.
- THISTLE, D. 1979. Deep-sea harpacticoid diversity maintenance: the role of polychaetes. *Marine Biology* **52**: 371–376.
- THISTLE, D. 1983. The role of biologically produced habitat heterogeneity in deep-sea diversity maintenance. *Deep-Sea Research* **30**: 1234-1245.
- THISTLE, D. 1998 Harpacticoid copepod diversity at two physically reworked sites in the deep sea. *Deep-Sea Research II* **45**:13–24
- THISTLE, D. & ECKMAN, J.E., 1990. The effect of a biologically produced structure on the benthic copepods of a deep-sea site. *Deep-Sea Research II* **37**, 541–554.
- THISTLE, D., HILBIG, B. & ECKMAN, J.E., 1993. Are polychaetes sources of habitat heterogeneity for harpacticoid copepods in the deep sea? *Deep-Sea Research I* **40**: 151–157.
- TOMMASI, L.R., 1994. *Programa de Monitoramento ambiental oceânico da Bacia de Campos*, RJ. Fundação de Estudos e Pesquisas Aquáticas – FUNDESPA GEOMAP S/A Estudos Ambientais. Universidade de São Paulo – Instituto Oceanográfico. 33 pp.

- VANHOVE, S., WITTOECK, J., DESMET, G., VAN DEN BERGHE, B., HERMAN, R.L., BAK, R.P.M., NIEUWLAND, G., VOSJAN, J.H., BOLDRIN, A., RABITTI, S., & VINCX, M., 1995. Deep-sea meiofauna communities in Antarctica: structural analysis and relation with the environment. *Marine Ecology Progress Series* **127**: 65–76.
- VANREUSEL, A. VINCX M., VAN GANSBEKE D. & GIJSELINCK W. 1992. Structural analysis of the meiobenthos communities of the shelf break area in two stations of the Gulf of Biscay (NE Atlantic). *Belgian Journal of Zoology* **122**: 185–202.
- VASCONCELOS, D. M. 2008. *Distribuição dos Copepoda Harpacticoida da Meiofauna em Área de Talude no Litoral de Sergipe, Brasil*. Tese de Doutorado. Programa de Pós-Graduação em Oceanografia. Departamento de Oceanografia, UFPE. 77 pp.
- VIANA, A.R., FAUGÈRES, J.C., KOWSMANN, R.O., LIMA, J.A.M., CADDAAH, L.F.G. & RIZZO, J.G., 1998. Hydrology, morphology and sedimentology of the Campos continental margin, offshore Brazil. *Sedimentary Geology* **115**: 133–157.
- VEIT-KÖHLER, G. 2004. *Kliopsyllus andeep* sp. n. (Copepoda: Harpacticoida) from the Antarctic deep sea—a copepod closely related to certain shallow-water species. *Deep-Sea Research II* **51**: 1629–1641.
- VINCX, M., BETT, B.J., DINET, A., FERRERO, T., GOODAY, A.J., LAMBSHEAD, P.J.D., PFANNKUCHE, O., SOLTWEDEL, T., VANREUSEL, A., 1994. Meiobenthos of the deep northeast Atlantic. *Advances in Marine Biology* **30**: 2–88.
- WARWICK, R. M. 1988. Analysis of community attributes of the macrobenthos of Frierfjord/Langesundfjord at taxonomic levels higher than species. *Marine Ecology Progress Series* **46**: 167–170.
- WARWICK, R. M.; PLATT, H. M.; CLARKE, K. R.; AGARD, J. & GOBIN, J. 1990. Analysis of macrobenthic and meiobenthic community structure in relation to pollution and disturbance in Hamilton Harbour, Bermuda. *Journal of experimental marine Biology and Ecology* **138**: 119–142.
- WARD P. & SHREEVE R.S., 2001. The deep-sea copepod fauna of the Southern Ocean: patterns and processes. *Hydrobiologia* **453/454**: 37–54
- WELLS, J. B. J. 1986. Biogeography of benthic harpacticoid copepods of the marine littoral and continental shelf. *Syllogeus* **58**: 126–135
- WELLS, J.B.J. 2007. *An annotated checklist and keys to the species of Copepoda Harpacticoida (Crustacea)*. Magnolia Press. Auckland, New Zealand. 872 pp.
- WILLEN, E. 2005. A new species of *Paranannopus* Lang, 1936 (Copepoda, Harpacticoida, Pseudotachidiidae) with atrophic mouthparts from the abyssal of the Angola Basin. *Organisms, Diversity & Evolution* **5**: 19–27.

- WOODS, D.R. & TIETJEN, J.H. 1985. Horizontal and vertical distribution of meiofauna in the Venezuela Basin. *Marine Geology* **68** (1-4): 233-241.
- ZAR, J.H. 1996. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, New Jersey. 718 pp.

ANEXOS

Anexo I. Número total de indivíduos (por táxon) coletados por área e profundidade durante a primeira campanha. S = Sul, N = Norte

Táxon /	Área – Profundidade	S-750	S-1050	S-1350	S-1650	S-1950	S-total	N-750	N-1050	N-1350	N-1650	N-1950	N-total	OP 1 – total
<i>Cerviniopsis</i>			1				1							1
<i>Expansicervini</i>			1				1							2
<i>Marsteinia</i> sp1								1				1	1	1
<i>Marsteinia similis</i>		1					1					1	1	2
<i>Marsteinia typtic</i>								1				1	1	1
<i>Pseudotachidius simi</i>			1				1				1		1	1
<i>Cylindronannopus</i> sp1								1			1		1	1
<i>Cylindronannopus</i> sp2														1
<i>Danielsseni</i>								1					1	1
<i>Paradanielsseni</i>								1					1	1
<i>Paranannopus echinip</i>									1				1	2
<i>Pseudomesoch</i>								1			1		1	1
<i>Paramphiascoops</i>				1			1						1	1
Thalictroidae							5							5
<i>Armeiropsyllu</i>		4	1				5		1				1	1
<i>Pseudoarmeirops</i>								1					1	1
<i>Sarsameir</i>								1				1	1	1
<i>Anoplosomus</i> sp2			1				1						1	1
<i>Argeles</i> sp3										1			1	1
<i>Arrestes</i> sp 5			1				1						1	1
<i>Eurcletodes (Eurcletodes) sp. 2</i>			1				1						1	1
<i>Eurcletodes (Ollcletodes) sp. 4</i>										1			1	1
<i>Fultonia</i> sp1									1				1	1
Leptocletode										1			1	1
<i>Mesocletodes "grupo abyssicola"</i> sp. 1				1			1						1	1
<i>Mesocletodes</i> sp. 3								1					1	1
<i>Mesocletodes</i> sp. 4								1					1	1
<i>Mesocletodes</i> sp. 7								1					1	1
<i>Mesocletodes</i> sp. 10								1					1	1
Stylicletode								1					1	2
<i>Metahuntmannia</i> sp.								1				1	1	1
Laophontinae				1			2						1	2
<i>Laophone</i>				1			2	1					1	3
Normanella								1					1	1
<i>Sacarniell</i>							1						1	1
<i>Echinopsyllu</i> sp nov. 1			1				1						1	1
Ectinosomatidae			1				1						1	1
<i>Bradva (Bradve</i>			1				1	1				1	2	3
<i>Ectinosom</i>			1				1						1	1
<i>Haectinosom</i>			1	2			4	1					1	5
<i>Pseudobradv</i>			1				1						1	1
<i>Starmatidur</i>									1				1	1
<i>Zosim</i>		2	1	1			4	1	1				2	6
Totais		7	11	7	2	4	31	11	1	3	5	5	34	65

Anexo II. Número total de indivíduos (por táxon) coletados por área e profundidade durante a segunda campanha. S = Sul, N = Norte

Táxon	Área - Profundidade	S-750	S-1050	S-1350	S-1650	S-1950	S-total	N-750	N-1050	N-1350	N-1650	N-1950	N-total	OP 2 - total
<i>Cerviniopsinae</i>							1				1		1	1
<i>Cerviniopsis</i>							1						1	1
<i>Cerviniac</i>			1											
<i>Cervinielle</i>		1							1				1	2
<i>Expansicervini</i>														2
<i>Paracervinielle</i>								1	1				2	2
<i>Marsteina</i> sp. 1				1			2		1				3	1
<i>Marsteina simil.</i>					1				1		1		2	7
<i>Marsteina typic.</i>								1					1	1
<i>Pseudotachidiidae</i>		1					1						1	2
<i>Pseudotachidius</i> sp. 1								1					1	1
<i>Pseudotachidius abyssae</i>			1				1			1			2	2
<i>Pseudotachidius simi.</i>								1					1	1
<i>Paruananopinac</i>			1						1				1	2
<i>Bathypsamm</i>						1	1						1	1
<i>Carolinicola</i>														1
<i>Cvllndronannopus</i> sp. 1												1	1	1
<i>Cvllndronannopus</i> sp. 2				2	1		3			1		2	5	2
<i>Danielsseni</i>		1					1					1	2	4
<i>Mucroseni</i>								1	1	1			3	2
<i>Paradantelssenia kathleer.</i>														3
<i>Paranannopus</i> sp. 1			1				1						1	1
<i>Paranannopus echinip</i>			2				3					1	4	5
<i>Pseudomesochiriac</i>			1				1						1	2
<i>Pseudomesoch</i>								1	1				2	1
<i>Pseudomesochra beck</i>				1			1						1	1
<i>Dactylopodops</i>								1	1				2	2
<i>Diosaccinac</i>			1				3						3	4
<i>Amphiascl.</i>								1	1				2	2
<i>Amphiascus longarficulat</i>			1				1						1	1
<i>Bulbamphiascl</i>										1			1	1
<i>Haloschizopere</i>								1			1		2	2
<i>Haloschizopera tenuip</i>														1
<i>Diosaccu</i>														1
<i>Paramphiascel</i> sp. 1				1			1						1	3
<i>Paramphiascel</i> sp. 2				1			2			1		1	4	5
<i>Paramphiascelta hvoerbor</i>										1			1	1
<i>Paramphiascoops</i>								2	1			1	4	4
<i>Paramphiascopsis lonairost.</i>									1				1	1
<i>Paramphiascopsis</i> sp. 1								2	2				4	4
<i>Paramphiascopsis waiho</i>		1		1			2						2	2
<i>Robertturnevi</i>									2				2	2
<i>Thalestridae</i>			1				1			1	1	1	3	4

continua

Anexo II. Número total de indivíduos (por táxon) coletados por área e profundidade durante a segunda campanha. S = Sul, N = Norte (continuação)

Táxon	Área - Profundidade	S-750	S-1050	S-1350	S-1650	S-1950	S-total	N-750	N-1050	N-1350	N-1650	N-1950	N-total	OP 2 - total
Ameiridae		1					1							1
Subfamily Ameirinae								2					2	2
<i>Ameiropsvillu</i>						1	1							1
<i>Ameiropsvillu</i> sp. 1					1					1			1	2
<i>Leptomesochoi</i>			1	1			2							2
<i>Parameiropsi</i>		1					1							1
<i>Parameiropsi</i> sp. 1			1				1				1		2	2
<i>Parapseudoleptomesochoi</i>								1		1			2	2
<i>Proameira</i>						1	1							1
<i>Pseudameira</i>										1				1
<i>Pseudameira brevifur</i>				1			1							2
<i>Pseudoateiropsi</i>								1						1
<i>Siccoopinac</i> gen. nov. 1										1				1
<i>Anoplosoman</i> sp. 1			1		1		3							3
<i>Anoplosoman</i> sp. 2										1				1
<i>Malacopsyllus fragilis</i>										1	1		2	3
<i>Malacopsyllu</i> sp.			1				1			1			2	3
Argestidae		2					13							14
<i>Argeste</i> sp. 1				1			1							1
<i>Argeste</i> sp. 2							1							1
<i>Argeste</i> sp. 3		1				1	2							2
<i>Argeste</i> sp. 4			1				1							2
<i>Argeste</i> sp. 5							1							1
<i>Argestidae</i> gen. nov. 1		1					2							3
<i>Argestidae</i> gen. nov. 2							1							1
<i>Argestidae</i> gen. nov. 3		1			1		2							3
<i>Argestidae</i> gen. nov. 4		1					1			1				3
<i>Argestidae</i> gen. nov. 5		1					1							2
<i>Argesteoides</i> sp. 2		1					1							2
<i>Bodiniæ</i>														1
<i>Dizahaviæ</i>			1				1							1
<i>Dizahaviæ</i> sp. 2														1
<i>Eurycletoles</i> (<i>Eurycletoles</i>) sp. 1														1
<i>Eurycletoles</i> (<i>Eurycletoles</i>) sp. 4								1			1			2
<i>Eurycletoles</i> (<i>Oligocletoles</i>) sp. 1		1			2		3							5
<i>Eurycletoles</i> (<i>Oligocletoles</i>) sp. 2			1				1			1				3
<i>Eurycletoles</i> (<i>Oligocletoles</i>) sp. 3				1			2							2
<i>Eurycletoles</i> (<i>Oligocletoles</i>) sp. 5							1							1
<i>Fladeniæ</i>														1
<i>Fultonia</i> sp. 2					1		1							1
<i>Hypalocletoles</i>								1						1
<i>Mesocletoles</i> grupo <i>abvssicolæ</i> " sp. 1					1		1							2
<i>Mesocletoles</i> grupo <i>abvssicolæ</i> " sp. 3		1					2							2
<i>Mesocletoles</i> " grupo <i>abvssicolæ</i> " sp. 4				2			2							3

continua

Anexo II. Número total de indivíduos (por táxon) coletados por área e profundidade durante a segunda campanha. S = Sul, N = Norte (continuação)

Táxon /	Área - Profundidade	S-750	S-1050	S-1350	S-1650	S-1950	S-total	N-750	N-1050	N-1350	N-1650	N-1950	N-total	OP 2 - total
<i>Mesocletodes kur</i>							1							1
<i>Mesocletodes robusti</i>				1		2	2							2
<i>Mesocletodes variabilis</i>						1	1	1					1	2
<i>Mesocletodes opoter</i>			2				2							2
<i>Mesocletodes</i> sp. 1						3	3		1				1	4
<i>Mesocletodes</i> sp. 2						1	1							1
<i>Mesocletodes</i> sp. 3						1	1							1
<i>Mesocletodes</i> sp. 4						1	1							1
<i>Mesocletodes</i> sp. 5						1	1							1
<i>Mesocletodes</i> sp. 6						2	2							2
<i>Mesocletodes</i> sp. 7						1	1		1				1	2
<i>Mesocletodes</i> sp. 8						1	1							2
<i>Mesocletodes</i> sp. 9						1	1							1
<i>Mesocletodes</i> sp. 11						1	1							1
<i>Neoragastis</i> sp. 1							1		1				1	1
<i>Neoragastis</i> sp. 2						1	2							2
Cylindronyctidae							1		1			1	2	2
<i>Selenosyllus</i> sp.						2	3							3
<i>Steiocropsis</i>						1	1							2
Cletodidae						1	1							1
<i>Metahurtemann</i> sp. 2						1	1							1
<i>Talpa</i> sp. 1						1	2							3
Laophontidae						1	2							2
Laophontinae						1	1							1
<i>Laophont</i>						1	1							1
<i>Normanelli</i>						1	1							1
<i>Saamilea</i> sp. 1						1	1							1
Ancorabolidae						1	1							1
Subfamily Ancorabolinae						1	1							1
Cletosyllidae gen nov 1						1	1					1	2	2
Ectinosomatidae						1	1							2
<i>Bradva (Bradva)</i>						1	1							1
<i>Pseudobrady</i>						1	2							2
Idyanthidae						1	1							1
Idyanthidae gen nov 1						1	1		1				2	3
Idyanthidae gen nov 2						1	1							2
<i>Idvellopsis</i>						1	1							1
Zosimidae						1	1							1
<i>Zosim</i>						1	2							2
<i>Leptoosyllus leptoosyllus</i>						1	3							3
<i>Leptoosyllus leptoosyllus punctatus</i>						1	1							1
		26	31	27	4	15	139	44	23	28	9	12	116	255

Anexo III. Número total de indivíduos (por táxon) coletados por área e profundidade durante a segunda campanha (BIG). S = Sul, N = Norte

Área - Profundidade	N-750	N-1050	N-1350	N-1650	N-1950	N-total	S-750	S-1050	S-1350	S-1650	S-1950	S-total	total
Família Aegisthidae	1					1							1
Subfamília Cerviniopsinac						1					1	1	1
<i>Cerviniopsi</i>				1		1					1	1	2
Subfamília Cerviniac	1				1	2	2		1		3	3	4
<i>Cervinella</i>		1				2						2	2
<i>Expansicervini</i>							1				1	1	1
<i>Paracervinella</i>							2				2	2	2
Família Neobradvidae	1					1			1		1	1	2
<i>Marsteini</i> sp1			1			1						1	1
<i>Marsteinia similis</i>		1				1			1			1	2
<i>Marsteinia typic</i>		1			1	2					17	17	19
Família Pseudotachidiidae						1		1				1	1
Subfamília Pseudotachidiinae					1	1						1	1
<i>Pseudotachidi</i> sp1	2	1		1		4	2	2	1			5	9
<i>Pseudotachidi</i> sp2			1			1						1	1
<i>Pseudotachidius abyssae</i>		3	4	1		8		1	3			4	12
<i>Pseudotachidius similis</i>		1	2			3		1				1	4
Subfamília Paranannopinac		2		4		6			1			2	8
<i>Bathypsamm</i>					1	1						1	2
<i>Carolinicola</i>		1				1			1			1	2
<i>Cylindronannopu</i> sp1		1				2			1			1	2
<i>Cylindronannopu</i> sp2		1	1			2			1	3		4	6
<i>Danielsseni</i>						2			2			2	2
<i>Mucroseni</i>				2		2						2	2
<i>Paradanielsseni</i>	1				1	2						2	2
<i>Paradanielssenia kathleer</i>		1				1						1	1
<i>Paranannopu</i> sp1	3	2	1			6		3	1	1	3	8	14
<i>Paranannopu atlantic</i>		1		1		2						2	2
<i>Paranannopu echinip</i>						4		2	1		1	6	10
<i>Paranannopu</i> sp2		1	1	2		4	2	2	1			3	9
Subfamília Pseudomesochrinae		2	3	1		6			1		2	3	9
<i>Pseudomesoch</i>						6						1	1
<i>Pseudomesochra beck</i>						1			1			1	1
Família Dactylopusidae	1					1						1	1
<i>Dactylopusids</i>		1	1	1		3		1				1	3

continua

Anexo III. Número total de indivíduos (por táxon) coletados por área e profundidade durante a segunda campanha (BIG). S = Sul, N = Norte (continuação)

Área - Profundidade	N-750	N-1050	N-1350	N-1650	N-1950	N-total	S-750	S-1050	S-1350	S-1650	S-1950	S-total	total
Família Miracilidae	1					1							1
Subfamília Diosaccinae			3			3							3
<i>Amphiascell</i>	1	1				2	4	1	1			6	9
<i>Amphiascl</i>	2		1			3	1	6	1			7	10
<i>Amphiascus longarticulat</i>	1					1	1	2				2	2
<i>Bulbomphiasc</i>	1					1	1					1	2
<i>Haloschizopora</i>	1					1			1			1	2
<i>Haloschizopora tenuip</i>													1
<i>Diosaccu</i>			2			2						1	2
<i>Paramphiascell</i> sp1		2	5	1		8		20	6		1	27	35
<i>Paramphiascell</i> sp2								20	1			21	21
<i>Paramphiascella hyperbor</i>								15				15	15
<i>Paramphiascops</i>		1	1		3	5		1	2		1	3	8
<i>Paramphiascopsis ekmi</i>		1				1			4			5	6
<i>Paramphiascopsis loncirost</i>					1	1							1
<i>Paramphiascopsis</i> sp1			1	1		2		1	1			3	2
<i>Paramphiascopsis waiho</i>				1		1	1	1		1		3	3
<i>Pseudamphiascop</i>			1	1		2	1					1	3
<i>Roberturney</i>	2					2	1					1	3
Subfamília Stenheiliinae													
<i>Stenheili</i>		1	1			2							2
Família Thalestridae			2			2	2					3	5
Família Ameiridae									3			3	3
Subfamília Ameirinae		2	3		1	6		1		1		2	8
<i>Ameir</i>								1				1	1
<i>Ameiropsvillu</i>		1		1		2		1		1		2	4
<i>Ameiropsvillu</i> sp1				1		1		1				2	2
<i>Leptomeseochi</i>								5	1		1	5	7
<i>Parameiropsi</i>		1	1			2		1				2	5
<i>Parameiropsi</i> sp1		2	1			3		1				2	5
<i>Paraapseudoleptomeseoci</i>		1	1			2				1		2	2
<i>Proameira</i>	1		2	1		4	1	1				2	8
<i>Proameira siana</i>		3	3			6						6	7
<i>Pseudameir</i>						7		1				1	1
<i>Pseudameira brevivfur</i>		1		1		2		1				2	2
<i>Pseudoameirops</i>				1		1		1				1	2
<i>Sarsameir</i>								3	4			5	6
Subfamília Stenocoininae					2	2					1	1	3
<i>Anoplosom</i> sp1				1		1						1	2
<i>Anoplosom</i> sp2				1		1	1		1			1	1
<i>Malacopsvillus fraalii</i>			1			1	1					1	2
<i>Malacopsvillus</i> sp1								1	1			2	2
Gênero novo				2		2					1	2	3

continua

Anexo III. Número total de indivíduos (por táxon) coletados por área e profundidade durante a segunda campanha (B/G). S = Sul, N = Norte (continuação)

Área - Profundidade	N-750	N-1050	N-1350	N-1650	N-1950	N-total	S-750	S-1050	S-1350	S-1650	S-1950	S-total	total
Família Arcestdidae						12						14	26
<i>Arceste</i> sp1	2	1	4	4	1	12		9	3		2	14	6
<i>Arceste</i> sp2		1	2	2		4		1	1	1		3	6
<i>Arceste</i> sp3		1	1	1		3		1	1			2	2
<i>Arceste</i> sp4		1				1		1	1			2	2
<i>Arceste</i> sp5	1		1	2		4			1		1	2	6
<i>Arcestdae</i> gen nov 1		1				1		5		1		7	8
<i>Arcestdae</i> gen nov 2		1			1	2				1		2	2
<i>Arcestdae</i> gen nov 3		1				1		6	1			7	8
<i>Arcestdae</i> gen nov 4		1	1		1	2						2	2
<i>Arcestdae</i> gen nov 5							1	2				3	2
<i>Arcestdae</i> sp1										1	1	2	2
<i>Arcestdae</i> sp2						1				2		3	4
<i>Arcestdae</i> sp3												1	1
<i>Arcestdae</i> sp4	2	1				3				1		4	4
<i>Arcestdae</i> sp5												1	1
<i>Bodinié</i>												1	1
<i>Dizahavié</i>												1	1
<i>Dizahavié</i> sp1			2			2		1	4			5	5
<i>Dizahavié</i> sp2			1			1		1	2			3	3
<i>Eurcletodes</i> (<i>Eurcletodes</i>) sp1	2					2			1			3	3
<i>Eurcletodes</i> (<i>Eurcletodes</i>) sp2	1		1		1	2		1	1			3	4
<i>Eurcletodes</i> (<i>Eurcletodes</i>) sp3												1	1
<i>Eurcletodes</i> (<i>Eurcletodes</i>) sp4	1					1				1		2	3
<i>Eurcletodes</i> (<i>Oliacletodes</i>) sp1	4	1			1	6		3	1		1	5	11
<i>Eurcletodes</i> (<i>Oliacletodes</i>) sp2				1		1		2				3	4
<i>Eurcletodes</i> (<i>Oliacletodes</i>) sp3	1					1						1	1
<i>Eurcletodes</i> (<i>Oliacletodes</i>) sp4	1					1				1		2	3
<i>Eurcletodes</i> (<i>Oliacletodes</i>) sp5	1					1						1	1
<i>Fladenié</i>												1	1
<i>Fultonia</i> sp1	1		1		1	3		1			1	2	5
<i>Fultonia</i> sp2	1					1		1	2			3	3
<i>Leptocletode</i>	1			1	1	2		5				5	6
<i>Hyalocletode</i>	1					1		1				2	2
<i>Mesocletodes</i> <i>grunno abyssicol?</i> sp1												1	1
<i>Mesocletodes</i> <i>grunno abyssicol?</i> sp2												2	2
<i>Mesocletodes</i> <i>grunno abyssicol?</i> sp3												1	1
<i>Mesocletodes</i> <i>grunno abyssicol?</i> sp4												2	3
<i>Mesocletodes</i> <i>fladen</i>												1	1
<i>Mesocletodes</i> <i>inert</i>												1	1
<i>Mesocletodes</i> <i>katharin</i>	1					1					1	2	2
<i>Mesocletodes</i> <i>kui</i>					1	1						1	1
<i>Mesocletodes</i> <i>robust</i>	1					1	2					4	5
<i>Mesocletodes</i> <i>variabil</i>												1	1
<i>Mesocletodes</i> <i>opater</i>												1	2

continua

Anexo III. Número total de indivíduos (por táxon) coletados por área e profundidade durante a segunda campanha (BIG). S = Sul, N = Norte (continuação)

Área - Profundidade	N-750	N-1050	N-1350	N-1650	N-1950	N-total	S-750	S-1050	S-1350	S-1650	S-1950	S-total	total
Mesocletodes si	1		2			3	1	5	1	1	2	9	12
Mesocletodes si			1		1	2		2	1	1	1	2	2
Mesocletodes si			1	1		2			2		1	4	6
Mesocletodes si			1					10	1	1		2	4
Mesocletodes si			1			1		2	3	1	1	6	12
Mesocletodes .7								2	1	1	1	6	7
Mesocletodes si			1		1	1		5	1	1		6	2
Mesocletodes si			1			1	1	1	2	1		4	7
Mesocletodes sG			1	1		1		1	1	1		2	5
Mesocletodes sp			1			1		1	1	1	1	4	3
Necoraestes si			1			1			1	1		4	5
Necoraestes si			1	2		2							1
Necoraestes si			1			1							2
Subfamily Canthocamptidae													1
Canthocamptidae	1					1	1	5				1	1
Ophtirid													1
Perucampatus sp1													5
C.	1					1				1	1	1	1
Selenopsylli sp		1				1				1	1	2	3
Stenocarops	1					1							1
gen. nov 1			1			1							1
Cletud'	1					1							1
Cletode													1
Stiviclefode													1
H		1				1							1
M													1
Talbiniæ sp 1	1					1							1
L.	1			1		2	2		1	1		4	2
L.	1		1	1		3	1	1	2			4	4
Laophont.		1				1							2
N	2				2	4	1		2	1		4	7
Normanelli													1
Sadamieili				1		1	1	1	6	1		7	5
Sadamieilla latirostrat				1		1		1	4		2	2	6
Sadamieilla sp 1								1				1	2
A													1
S	1	1				2			1			1	3
Echinopsyllus brasiliensis sp 1	1					1							1
Echinopsyllus grohmannæ sp 1								1					1
Echinopsyllus noaqueiræ sp 1								1	1	1		2	2
C			1			1							2

continua

Anexo III. Número total de indivíduos (por táxon) coletados por área e profundidade durante a segunda campanha (BIG). S = Sul, N = Norte (continuação)

Área - Profundidade	N-750	N-1050	N-1350	N-1650	N-1950	N-total	S-750	S-1050	S-1350	S-1650	S-1950	S-total	OP 2 - total
Ectinosomatidae				1		1	1					1	2
<i>Bradya (Bradye</i>						3							3
<i>Ectinosom.</i>	1	1	2	1		2						2	2
<i>Halectinosom</i>		2				2	2					2	4
<i>Pseudobrady</i>		1				1	2				2	4	5
<i>Sigmatidiur.</i>							1					1	1
Idyanthidae			1			1							1
<i>Idyellopsi</i>			1			1				1		1	1
gen nov 1	1					1				1		1	2
gen nov2										1		1	1
Zosimidae										1		1	1
<i>Zosima</i>	1					1		2				2	3
<i>Zosime incrassa</i>		1				1	1					1	2
Paramesochridae													
Subfamily Paramesochrinae		1	1		1	3				1		1	4
<i>Leptopsyllus (Leptopsyllu</i>		2				2			1			1	1
<i>Leptopsyllus (Leptopsyllus) puntactus</i>		2			1	3							2
<i>Scotopsyllus (Scotopsyll.</i>	1					1							3
<i>Scotopsyllus (Wellisopsylli</i>	2					2							1
totais	55	69	78	47	28	277	37	184	94	35	55	405	682

CAPÍTULO II

First record of the taxon *Echinopsyllus* (Copepoda, Harpacticoida, Ancorabolidae) from the deep sea of Campos Basin, Brazil, with the description of three new species and their contribution to phylogenetic analysis

First record of the taxon *Echinopsyllus* (Copepoda, Harpacticoida, Ancorabolidae) from the deep sea of Campos Basin, Brazil, with the description of three new species and their contribution to phylogenetic analysis

ADRIANE P. WANDENESS^{1*}, KAI H. GEORGE² and PAULO J. P. SANTOS¹

¹Department of Zoology, UFPE, Av. Prof. Moraes Rego, Recife, Pernambuco, 50670-901, Brazil

²Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg, Abt. DZMB, Sundstrand 44, Wilhelmshaven, D-26382, Germany

Received 19 March 2008; accepted for publication 21 May 2008

New species assignable to the formerly monotypic genus *Echinopsyllus* (Copepoda, Harpacticoida, Ancorabolidae) are described from the continental slope of Campos Basin off Brazil in the south-western Atlantic. *Echinopsyllus brasiliensis* sp. nov., *Echinopsyllus nogueirae* sp. nov., and *Echinopsyllus grohmannae* sp. nov. differ from *Echinopsyllus normani* Sars, 1909 in the cephalothorax having two instead of three pairs of lateral processes, first pair of dorsal cephalothoracic processes being smaller than second pair, second pair of dorsal cephalothoracic processes branched, and segmentation and setation of the swimming legs. The discovery of new species of *Echinopsyllus* extends the distributional range of the genus to the southern hemisphere and is further evidence for the formerly unexpected wide genus-level distribution of Ancorabolidae in the world's oceans. The phylogenetic position of *Echinopsyllus* within Ancorabolinae is discussed. © 2009 The Linnean Society of London, *Zoological Journal of the Linnean Society*, 2009, 156, 52–78.

ADDITIONAL KEYWORDS: Ancorabolinae – *Ceratonus* group – Crustacea – South Atlantic – taxonomy.

INTRODUCTION

Samples from the continental slope of Campos Basin off south-eastern Brazil recently provided important results that increased our knowledge of the biodiversity of meiofauna along the Brazilian coast, which is currently the object of intensive taxonomic and faunistic research (e.g. Botelho *et al.*, 2007). The present report is part of a multidisciplinary environmental research project sponsored by PETROBRAS, 'Campos Basin Deep-sea Environmental Program', in the deep-water oil exploration and production area of the basin.

In this area, nematodes are the most abundant meiofaunal organisms, followed by harpacticoid copepods (Netto, Gallucci & Fonseca, 2005; Botelho *et al.*, 2007). Preliminary examination of meiofauna from

the continental slope of the Campos Basin revealed a large number of new species, including animals of the family Ancorabolidae Sars, 1909.

The family Ancorabolidae was established by Sars (1909) to encompass four monotypic genera: *Ancorabolutus* Norman, 1903; *Arthropopsyllus* Sars, 1909; *Ceratonotus* Sars, 1909; and *Echinopsyllus* Sars, 1909. Lang (1944) introduced the subfamilies Ancorabolinae Sars, 1909 and Laophontodinae Lang, 1944. The small taxon Ancorabolidae has grown considerably since that work, and the number of species has almost quadrupled since Lang's (1948) review of the family. Several new ancorabolid taxa were described, revealing an unexpectedly wide distribution in both the northern and southern hemispheres (Conroy-Dalton & Huys, 2000). Recently, several attempts have been made to elucidate systematic questions within this taxon (George, 1998, 2001, 2006a, b, c; George & Schminke, 1998; Conroy-Dalton & Huys, 2000; Conroy-Dalton, 2001, 2003a,b).

*Corresponding author. E-mail: wandenes@ig.com.br

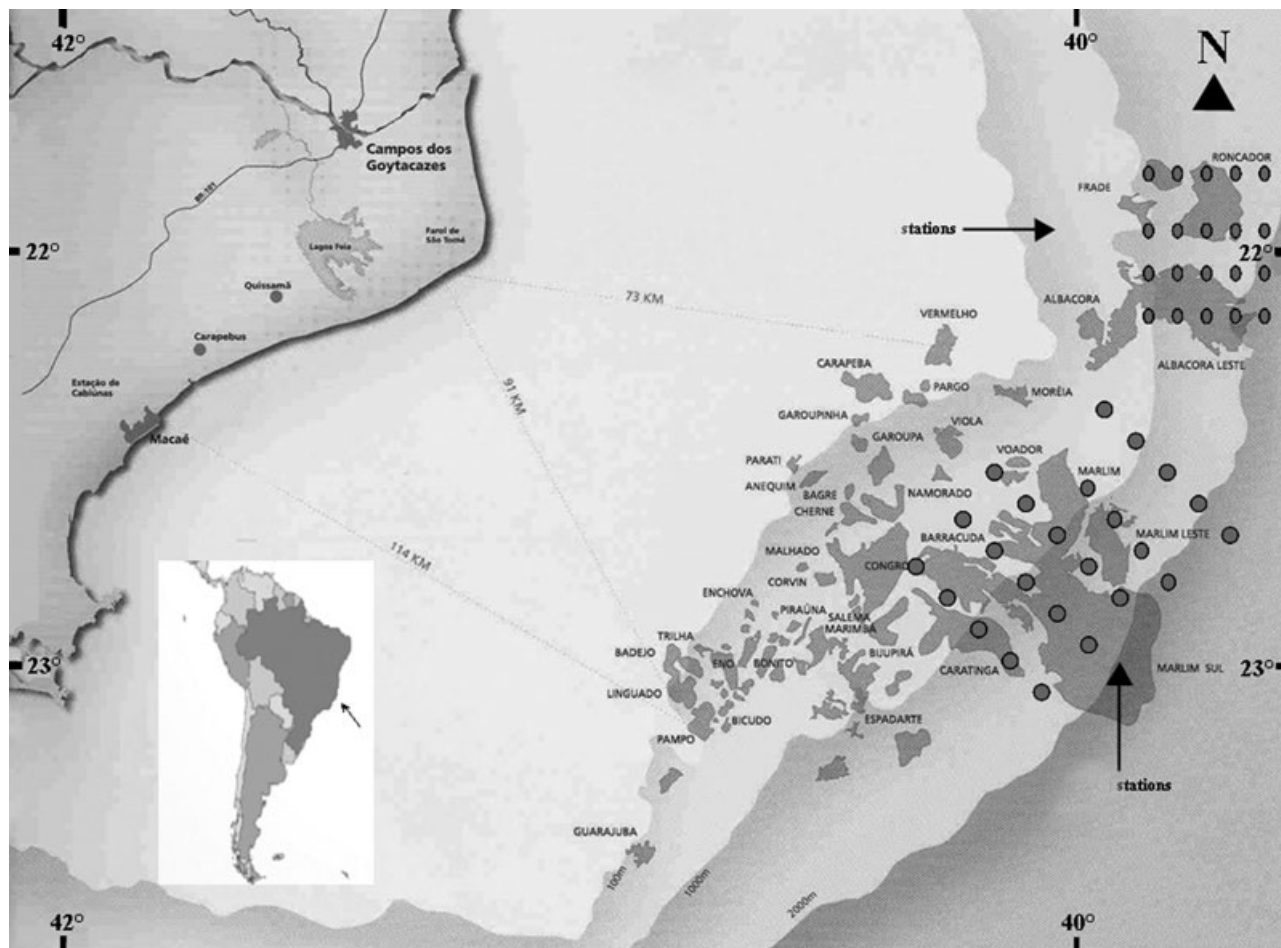


Figure 1. Map of Campos Basin showing the sampling stations (modified from Botelho *et al.* 2007).

The discovery and description of new members of Ancorabolinae is of great taxonomic value, because specimens are generally collected in very small numbers (George, 2006a), with males being scarcer than females (Conroy-Dalton, 2001). The relatively high number of descriptions based on single specimens (George, 2006a) means that only one sex is described for most species. Moreover, the large number of monotypic genera found in members of Ancorabolinae reflects the inadequate taxonomic knowledge; as research on the group continues, more related species will eventually be found. The present study adds three new species to the formerly monotypic genus *Echinopsyllus*.

MATERIAL AND METHODS

The Campos Basin is located on the south-western margin of the South Atlantic, between latitudes 21°30' and 23°30' S. The continental slope of Campos Basin is 40 km wide, with depths up to

3000 m. It is covered by fine continental sediment and a sandy fraction that is composed mainly of foraminiferan tests (Soares-Gomes *et al.*, 1999). The Campos Basin is the region of highest petroleum production in Brazil; the platforms scattered over the area account for 84% of the offshore oil production of the country.

Sampling was carried out during the cruises OCEANPROF I (November/December 2002) and OCEANPROF II (June/July 2003) on board R/V Astro Garoupa. A total of 44 stations arranged in nine transects along the 750, 1050, 1350, 1650, and 1950-m isobaths were sampled (Fig. 1) using an Usnel spade corer modified to collect 0.25 m² of sediment subdivided into 25 subsamples. From each drop, three subsamples were used for meiofauna, stratifying the subsamples into 0–2 and 2–5 cm layers. In each layer, meiofauna subsamples were taken with a plastic syringe of 2 cm internal diameter. Each sample was transferred to a 100 ml plastic flask and fixed in 10% formalin buffered with borax.

The harpacticoid copepods found in the samples were picked out and preserved in alcohol for later identification to species level. Dissected specimens were mounted on several slides with glycerine. The preparations were sealed with transparent nail varnish.

All drawings were made using a camera lucida on a Leica DMR microscope equipped with differential interference contrast.

Phylogenetic analysis was carried out according to Henning (1982) and Ax (1984).

Descriptive terminology for body and appendage morphology was adopted from Lang (1948), Schminke (1976), and Huys & Boxshall (1991). Abbreviations used in the text and figures are: cpth, cephalothorax; R, rostrum; A1, antennule; A2, antenna; aes, aesthetasc; md, mandible; mxl, maxillule; mx, maxilla; mxp, maxilliped; exp (enp) -1(2, 3) to denote the proximal (middle, distal) segment of a ramus; FR, furcal ramus/rami; P1–P6, swimming legs 1–6; benp, baseopod; GF, genital field; LI, first pair of lateral cephalothoracic processes; LII, second pair of lateral cephalothoracic processes; LIII, third pair of lateral cephalothoracic processes; DI, first pair of dorsal cephalothoracic processes; DII, second pair of dorsal cephalothoracic processes. The type specimens are deposited in the Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), Brazil. Scale bars in the figures are indicated in μm .

RESULTS

SYSTEMATICS

HARPACTICOIDA SARS, 1903

ANCORABOLIDAE SARS, 1909

ANCORABOLINAE SARS, 1909

ECHINOPSYLLUS SARS, 1909

Diagnosis: Body cylindrical, tapering slightly posteriorly, without clear demarcation between prosome and urosome; body ornate with series of produced conical processes, each bearing unmodified sensilla apically. Cephalothorax with two to three pairs of lateral and two pairs of dorsal conical processes. Second pair of dorsal cephalothoracic processes branched. Thoracic somites bearing P2–P5 each with paired dorsal conical processes; P6-bearing somite (genital half of double-somite in female) without produced processes. First abdominal somite (abdominal half of double-somite in female) and second abdominal somite with basally fused pair of divergent, conical processes. Remaining integumental sensilla modified, branched. Somatic hyaline frills weakly developed and smooth. Body somites,

swimming legs, P5 and furcal rami with conspicuous tube-pores. Anal operculum rounded with fine setules. Furcal rami elongate and divergent, with seven setae; setae I and II inserted in median third of ramus, seta III sub-distal; seta IV reduced, fused basally to seta V; seta V well developed, pinnate; seta VI reduced; seta VII inserted in median third of ramus, triarticulate at base. Sexual dimorphism in body size, degree of development of cephalothoracic posterodorsal processes and dorsal processes of P2–P3 bearing somites, rostrum size, antennule, P3 endopod, P5, P6, genital segmentation and abdominal ornamentation.

Rostrum moderate in size, discernible in dorsal aspect; fused to cephalic shield; with paired bulbous membranous projections proximal to sensilla; with long distinctive midventral tube-pore subdistally. Antennule four-segmented in female, eight-segmented and subchirocer in male (with three segments distal to geniculation); aesthetasc arising from segments 3 and 4 in female, segments 5 and 8 in male; segment 2 (both sexes) with one subapical anterior seta arising from distinctive spinous projection. Antenna with allobasis showing partial suture along exopodal margin, abexopodal margin with two setae of which endopodal one reduced; exopod entirely absent; endopod with three lateral and six distal elements (two spines and three geniculate setae, longest one fused basally to tiny naked seta). Mandible with robust coxa bearing short pinnate dorsal seta; palp one-segmented, uniramous with two to four setae. Maxillule with one element on coxal endite; basis with three elements on proximal endite; exopod and endopod completely incorporated into basis, each represented by one seta. Maxillary syncoxa with two well-developed endites, each with one to two elements; allobasis drawn out into claw with three accessory elements; endopod minute with two setae. Maxilliped subchelate, slender; syncoxa without armature; endopod drawn out into long narrow, curved claw with one reduced accessory seta.

P1–P4. Intercoxal sclerites wide and narrow; praecoxae moderately developed; coxa small, quadrangular, bases extremely transversely elongate. P1 exopod three-segmented; exp 3 with three to five geniculate setae; endopod absent, original position indicated by slightly membranous area. P2–P4 exopods three-segmented; endopods absent (P2), one to two-segmented (P3 female and P4 male); P2–P4 exp 2 with or without inner seta. P3 endopod male three-segmented; exp 2 elongate, dorsal surface produced distally into recurved apophysis; exp 3 with two apical setae. Armature formula (based on *Echinopsyllus normani*):

	Exopod 1	Exopod 2	Exopod 3	Endopod 1	Endopod 2	Endopod 3
P1	I:0	I:0	II:2:0	–	–	–
P2	I;0	I:1	II:2:0	–	–	–
P3	I:0	I;1	II:2:0	0	Apophysis	2 (male)
	I:0	I:1	II:2:0	0	2 (female)	
P4	I:0	I:1	II:2:0	1	–	–

P5 biramous in both sexes; basal setophore elongate; endopodal lobe of variable shape and ornamentation, with enp being fused or not to basis. Female genital field located dorsally; gonopores covered by common, unarmed genital operculum derived from medially fused P6, with one seta on either side. Male P6 asymmetrical; without armature; functional member represented by small membranous flap.

Type species: Echinopsyllus normani Sars, 1909.

Locus typicus: Korshaven, Norway (Conroy-Dalton, 2003a).

Additional species: Echinopsyllus brasiliensis sp. nov., *Echinopsyllus nogueirae* sp. nov., *Echinopsyllus grohmannae* sp. nov.

ECHINOPSYLLUS BRASILIENSIS SP. NOV.

Type locality: Station 49K, 22°04'33.9"S 39°52'04.9"W, depth 750 m, layer 0–2 cm, 9.4 °C, 34.6 psu, Campos Basin (Rio de Janeiro, Brazil) in silt-clay sediments.

Type material: one male (holotype), dissected on 15 slides, MZUSP collection no. 18827.

Etymology: The specific name refers to the country where the species was collected.

Description: Male: Habitus (Fig. 2A) long and slender, without clear demarcation between prosome and urosome. Body length measured from tip of R to posterior margin of FR approximately 720 µm. Integument moderately chitinized and ornate, with series of conical processes bearing unmodified sensilla arrowed in Figure 2A. All remaining sensilla on body somites branched. Cephalothorax (Fig. 2A) with two pairs of lateral and two pairs of dorsal processes. All processes apically with sensilla, each lateral process with one long tube-pore subdistally. Dorsal processes backwardly directed and armed with long spinules. Second pair of dorsal processes longer than first pair, each process protruded at its base and bearing additional sensilla proximally. Rostrum (Fig. 2A) small, rectangular, fused to cphth, with very long tube-pore at its tip, two sensilla, and with membranous bulbs laterally. Body somites bearing P3–P5 dorsally with tube-pores. All somites except for free abdominal somites third and fourth bearing dorsal cuticular processes, accompanied by sensilla apically. First and second abdominal somites dorsally with basally fused pair of divergent processes. Telson (Fig. 3A) smaller

than preceding body somites, broader than long, anal operculum with small teeth.

FR (Fig. 3A) long and slender, about 11 times as long as broad, with seven setae: I and II of nearly same length, inserted close together in the middle of FR. III as long as I and II, inserted in distal quarter of FR. IV, V and VI inserted distally; seta V longest, seta IV much smaller, VI shorter than IV. Seta VII articulated at its base, inserted dorsally in the middle of FR, close to setae I and II.

A1 (Fig. 4A and A') eight-segmented, subchirocer. First segment longest, with several long spinules, and with one bipinnate distal seta. Second segment smaller than first one, with six bare setae and several long spinules posteriorly. Third segment much smaller than preceding segments, with five bare setae. Fourth segment smallest, with two bare setae. Fifth segment slightly swollen, covered with long hairy spinules, and bearing seven very small spiniform setae, one longer seta proximally, three long setae distally, and one seta plus one aes arising subterminally from long protrusion. Sixth segment slender, with three modified spines, arrowed in Figure 4A', on its dorsal margin. Seventh segment small, with one bare seta; eighth segment enlarged, distally acute, with eight bare setae and one aes fused with one additional seta. Setal formula: I-1; II-6; III-5; IV-2; V-12 + aes; VI-3; VII-1; VIII-9 + aes.

A2 (Fig. 4B) with allobasis covered with spinules, with two abexopodal setae (the distal one bare and smaller than the first, bipinnate seta). Without exp. Enp with several spinules, medially with two (one unipinnate and one bare) spines and one bare seta smaller than preceding spines. Terminally with six setae, three of which long, dentate, and geniculate, two unipinnate setae, and one small bare seta. Subterminally on anterior margin there is a strong cuticular dentate frill.

Md (Fig. 2B and B') gnathobase badly damaged. Mandibular palp one-segmented, long and slender, covered with spinules, with two apical setae.

Mxl (Fig. 2C) praecoxal arthrite apically with seven strong spines, subapically with two surface setae. Additionally with surface row of long spinules. Coxa with one single bare seta. Basis, enp, and exp fused, bearing four setae.

Mx (Fig. 2D) badly damaged, proximal endite with one seta.

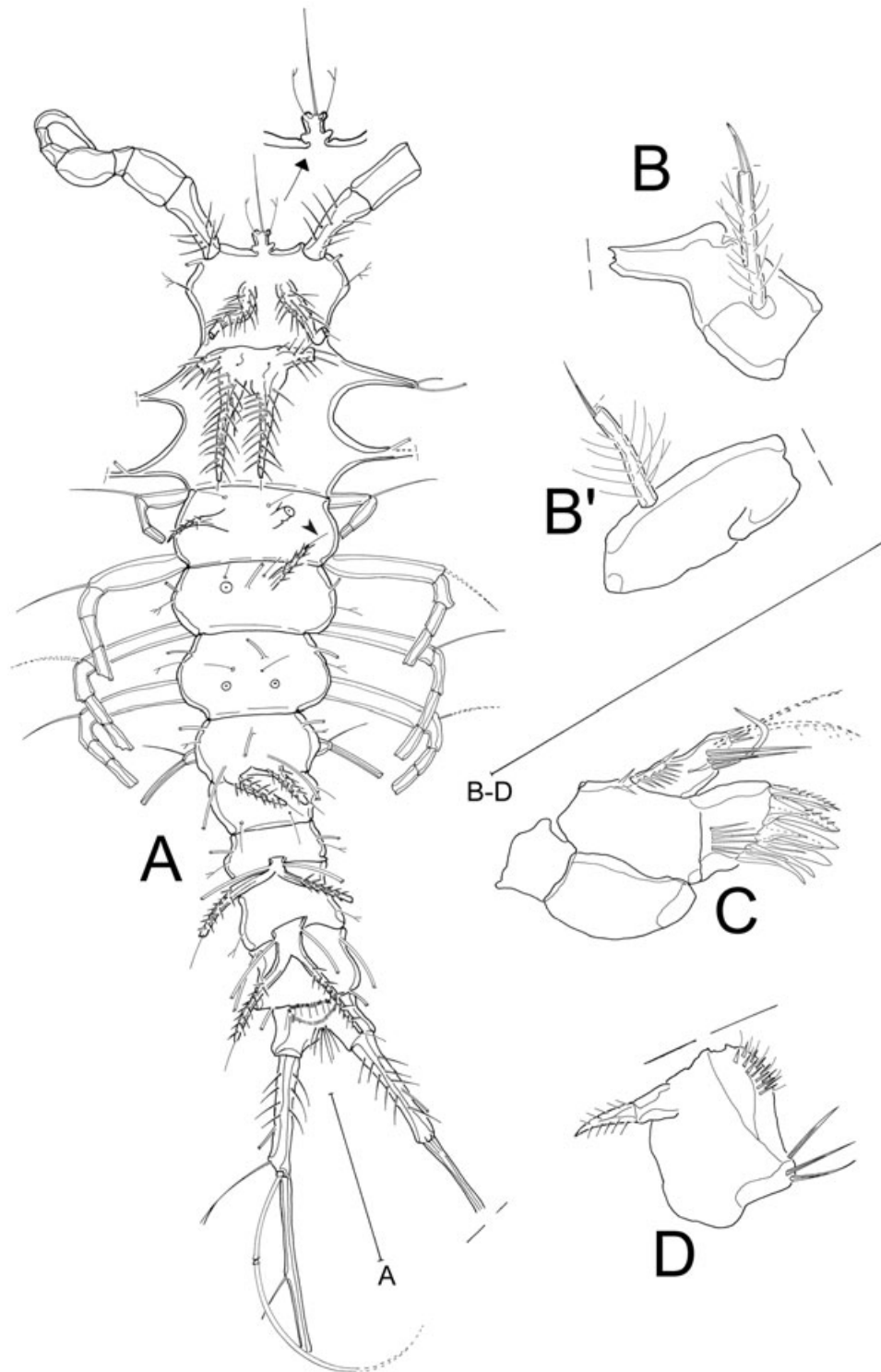


Figure 2. *Echinopsyllus brasiliensis* sp. nov., male. A, habitus dorsal view (unmodified sensillum arrowed); B, B', md; C, mxl; D, mx. Scale bars = 100 μ m.

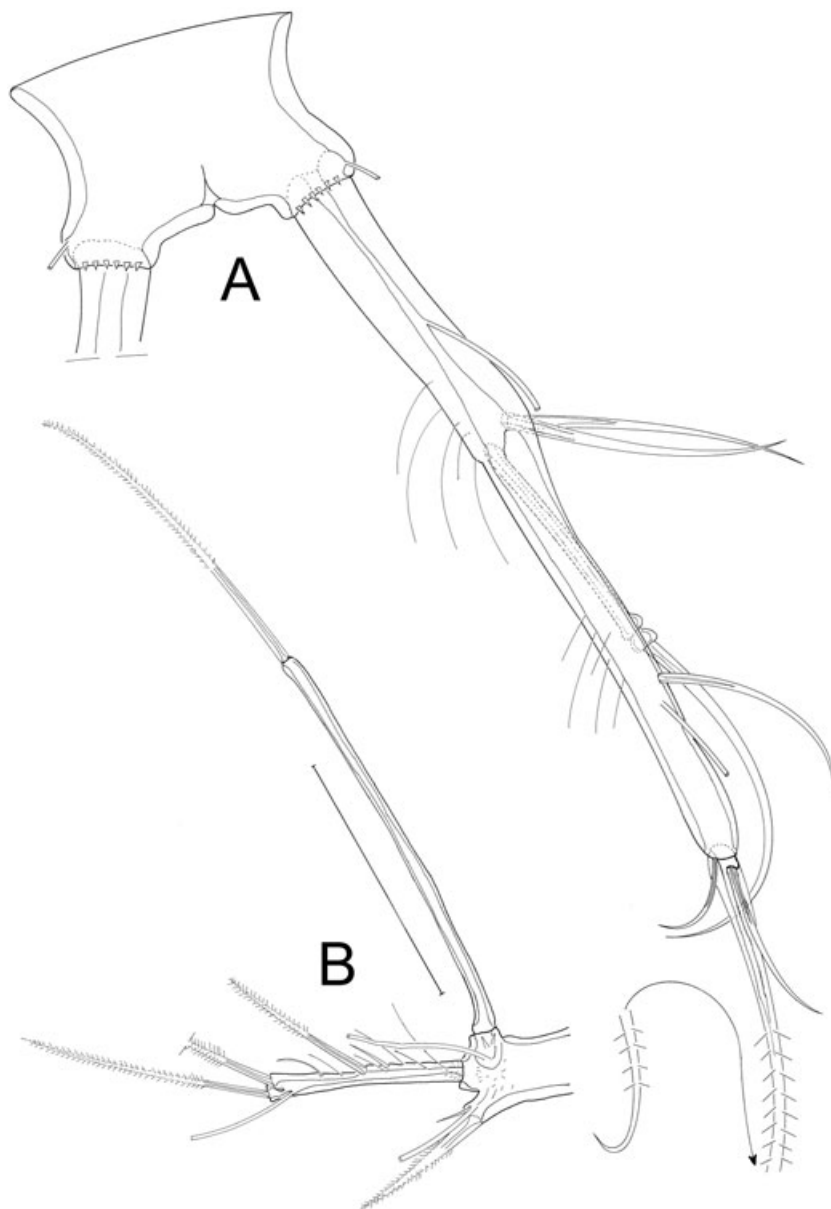


Figure 3. *Echinopsyllus brasiliensis* sp. nov., male. A, telson and FR, dorsal view; B, P5. Scale bar = 50 μ m.

Mxp broken, not described.

P1 (Fig. 5A) with three-segmented exp, without enp. Basis transversely prolonged, with bare inner and bipinnate outer seta. Exp1 with outer spine, exp2 with one outer geniculate seta. Exp3 with two outer and two apical geniculate setae.

P2–P4 (Figs 5B, 6A, B) with transversely prolonged bases ornamented with long spinules and one tubepore at their dorsal margins (arrowed in Figs 5B, 6A).

Exps three-segmented, exp2 without inner seta. P2 without enp. P3 with three-segmented enp, enp1 small, without setae; enp2 longest, with a strongly and outwardly curved apophysis; enp3 as long as enp1, with two small bare apical setae. Enp P4 two-segmented, segments small, of nearly the same size. Enp1 without armature, enp2 with two small and bare apical setae and one longer bipinnate seta. Armature formula as follows:

	Exopod 1	Exopod 2	Exopod 3	Endopod 1	Endopod 2	Endopod 3
P2	I;0	I;0	II;2;0	–	–	–
P3	I;0	I;0	II;2;0	0	Apophysis	2
P4	I;0	I;0	II;2;0	0	3	–

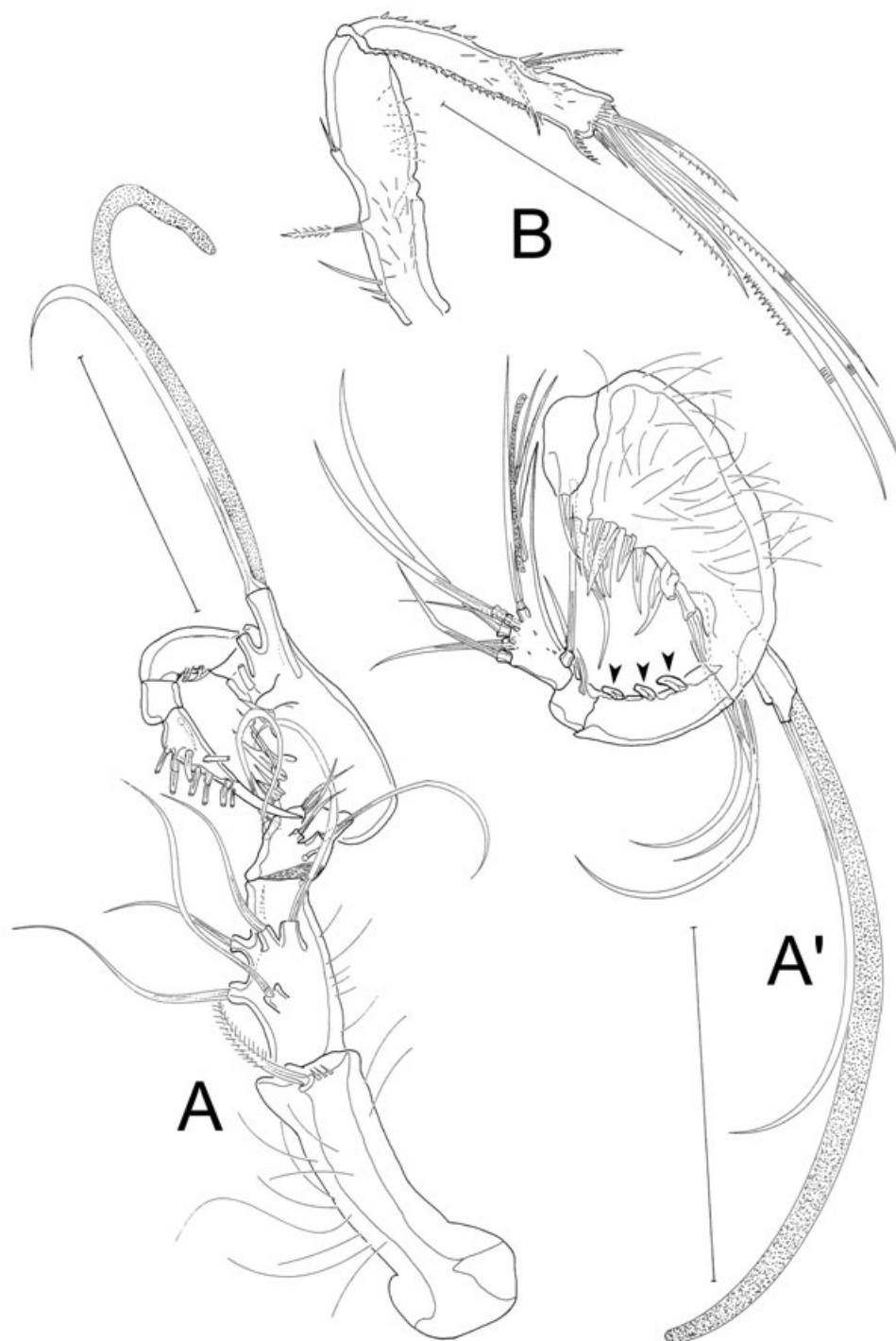


Figure 4. *Echinopsyllus brasiliensis* sp. nov., male. A, A1 ventral view; A', A1 segments 4–8 (modified spines arrowed); B, A2. Scale bar = 50 μ m.

P5 (Fig. 3B) baseoendopod with one bipinnate seta accompanied by one tube-pore and one spinule. One additional very long tube-pore inserts on the outer margin close to the setophore. Setophore very long,

much longer than terminally arising bipinnate seta. Exp distinct, with three bipinnate setae, several long spinules, and one subapical tube-pore.

Female unknown.

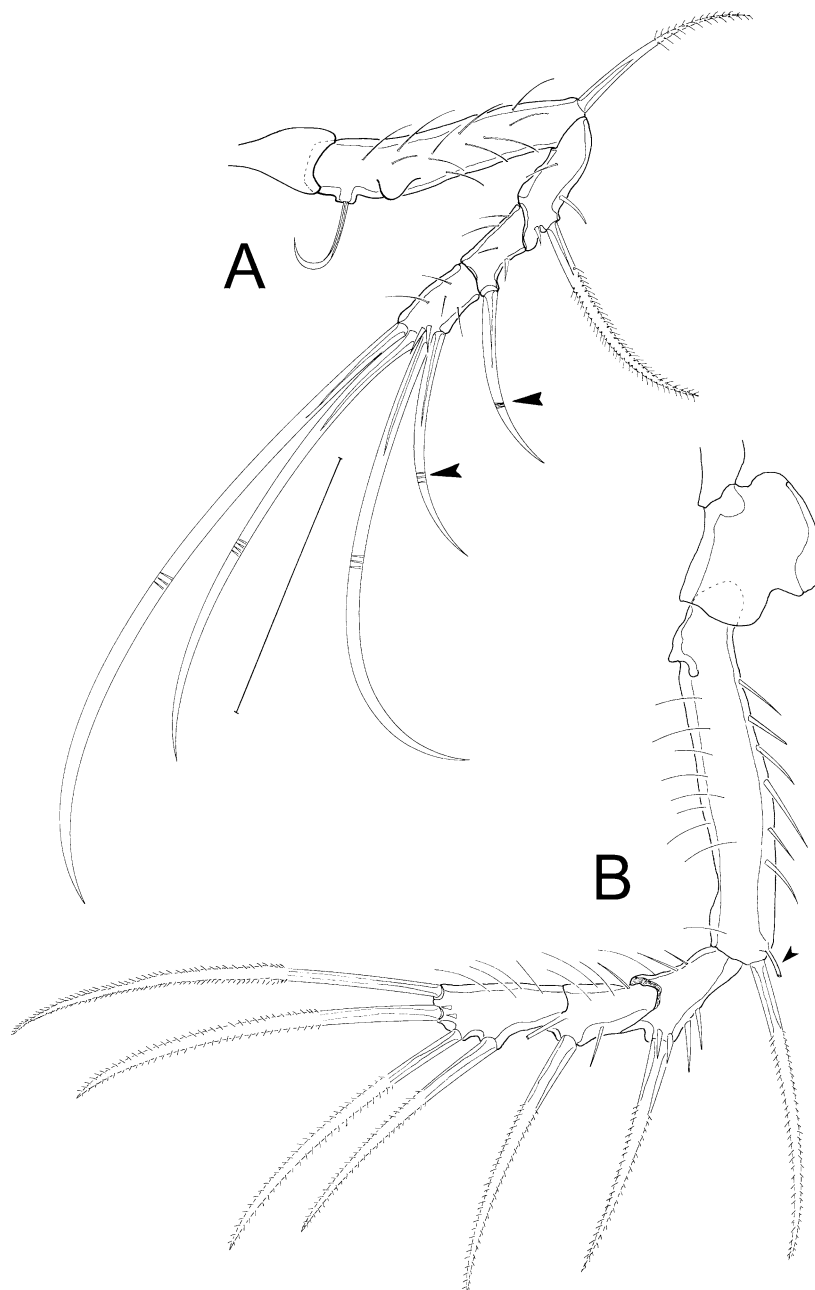


Figure 5. *Echinopsyllus brasiliensis* sp. nov., male. A, P1 (geniculate outer setae arrowed); B, P2 (tube-pore arrowed). Scale bar = 50 μ m.

***ECHINOPSYLLUS NOGUEIRAE* SP. NOV.**

Type locality: Station 75P, 22°31'28.3"S 40°03'50.4"W, depth 1050 m, layer 0–2 cm, 4 °C, 34.3 psu, Campos Basin (Rio de Janeiro, Brazil) in silt-clay sediments.

Type material: one female (holotype), dissected on 12 slides, MZUSP collection no. 18828.

Etymology: the species is dedicated in fond appreciation of the late Professor Catarina R. Nogueira, who

introduced the first author to the taxonomic study of copepods.

Description: Female. Habitus (Fig. 7A) body length measured from tip of R to posterior margin of FR of approximately 673 μ m. Pattern of body processes and sensilla as in *E. brasiliensis* sp. nov. Telson (Fig. 10A) smaller than preceding body somites, broader than long, anal operculum with small teeth. FR (Fig. 10A) long and slender, about 11 times as long as broad,

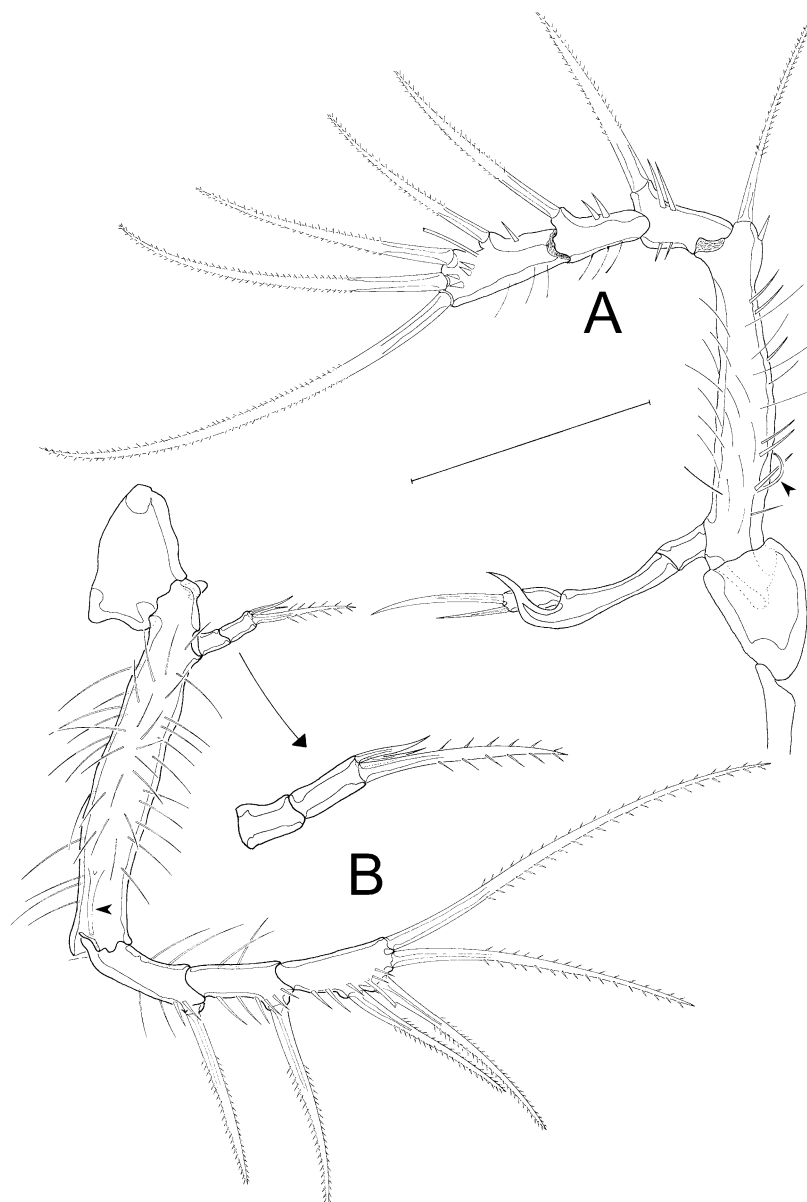


Figure 6. *Echinopsyllus brasiliensis* sp. nov., male. A, P3 (tube-pore arrowed); B, P4. Scale bar = 50 μ m.

with seven setae. Setae I and II of different length, seta I smaller and bare, seta II bipinnate, close to proximal quarter of FR. Seta III bare, inserted in distal quarter of FR. Setae IV, V, and VI inserting distally. Setae IV and V lost during processing, seta VI bare. Seta VII articulated at its base, inserted dorsally in the middle of FR.

A1 (Fig. 8A) four-segmented. Segments 1, 3, and 4 elongate. First segment with several long spinules, with one bipinnate seta. Second segment shortest, with five setae. Third segment with seven setae and apical acrothek consisting of aesthetasc and one bare seta. Fourth segment with nine bare setae (one broken) and apical acrothek enclosing two setae

and aes. Setal formula: I-1; II-5; III-8 + aes; IV-11 + aes.

A2 (Fig. 9A). Allobasis ornamented with spinules with two abexopodal setae (distal one bare and smaller than the proximal, pinnate seta), without exp. Enp with several spinules, medially with two (one unipinnate and one bare) spines and one bare seta smaller than preceding spines. Apically with six setae, four of which geniculate and one small bare seta.

Md (Fig. 7B). Mandibular palp one-segmented, long and slender; covered with spinules, with one inner and three apical setae.

Mxl (Fig. 7D). Praecoxal arthrite with two surface setae subapically and seven distal spines. Coxa with

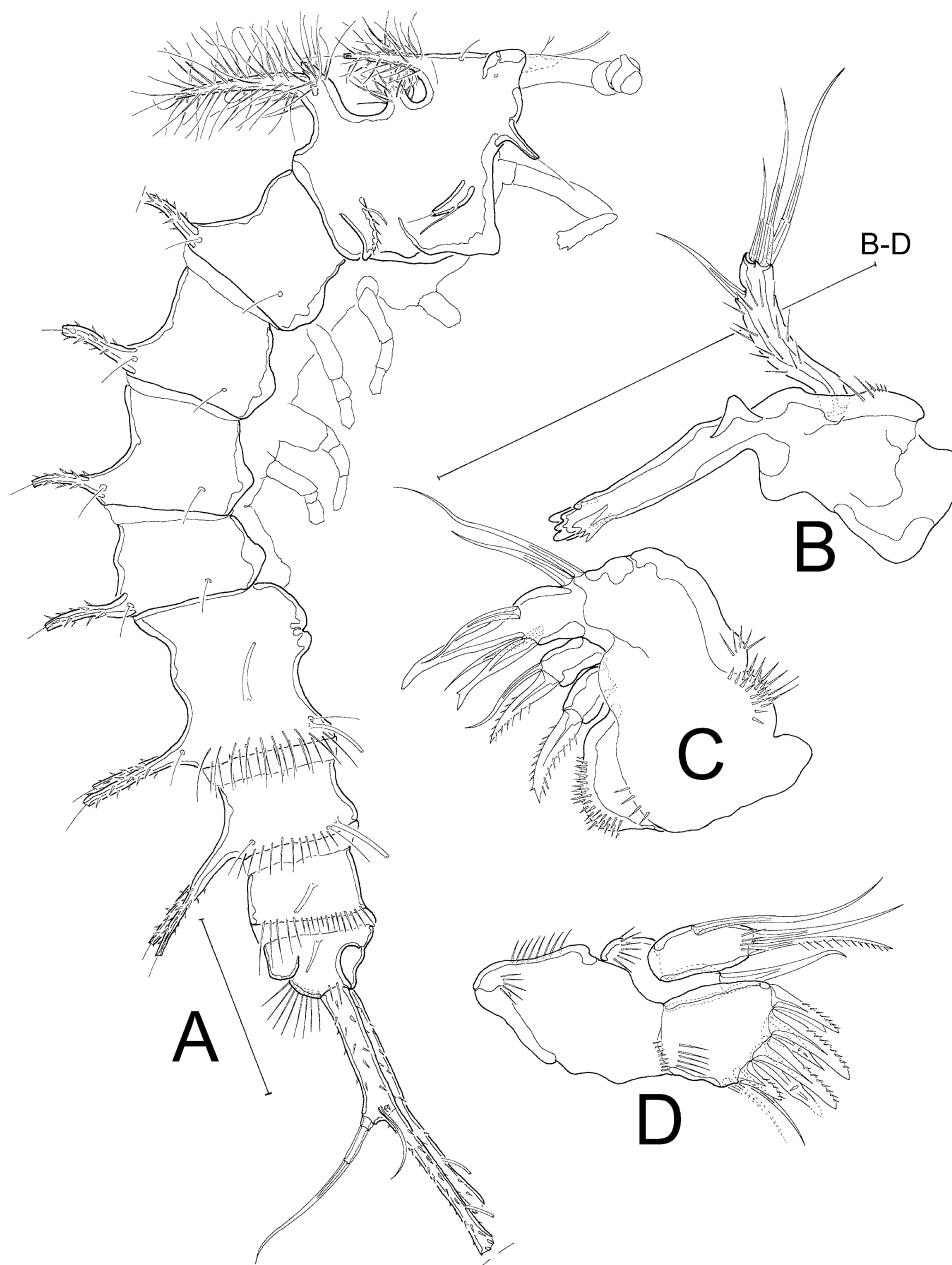


Figure 7. *Echinopsyllus nogueirae* sp. nov., female. A, habitus, lateral view; B, md; C, mx; D, mxl. Scale bars: A = 100 μm , B–D = 50 μm .

one single bare seta. Basis, enp, and exp fused, bearing three setae (two bare and one unipinnate).

Mx (Fig. 7C). Syncoxa with spinule patches. With two coxal endites; proximal endite with one bipinnate spine and second endite with one bipinnate spine and one bare seta. Allobasal endite with one fused spine and an accessory armature consisting of three bare setae, one apically bifid spine, and one spine. Enp represented by two bare setae.

Mxp (Fig. 8B) Subchelate and slender. Syncoxa with spinule patches. Enp with curved claw bearing one accessory seta.

P1 (Fig. 10B) with three-segmented exp, without enp. Basis transversely prolonged, with bare inner and outer bipinnate seta. Exps 1 and 2 with outer bipinnate spine, exp3 with one bipinnate spine and one geniculate seta on outer margin and two geniculate setae on distal margin.

P2 as in *E. brasiliensis* sp. nov.

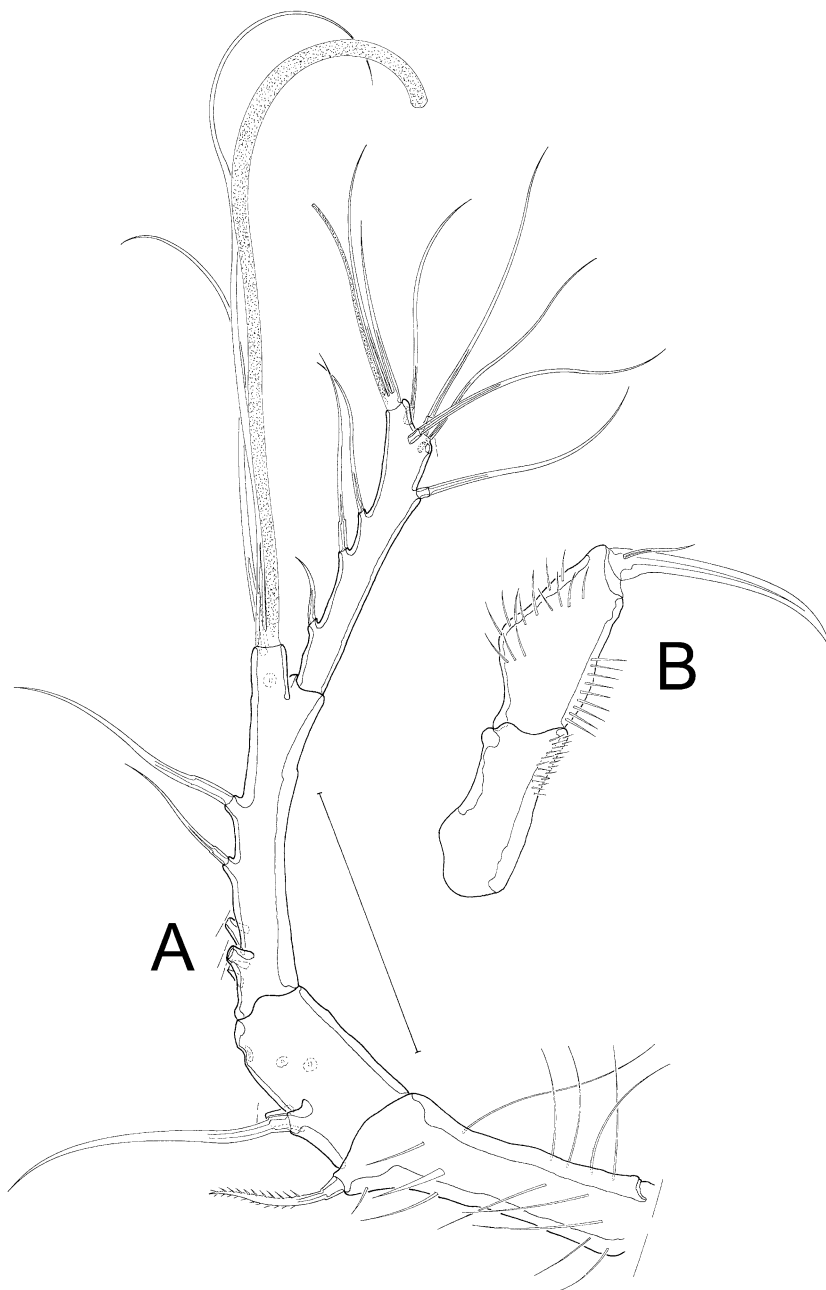


Figure 8. *Echinopsyllus nogeirae* sp. nov., female. A, A1, ventral view; B, mxp. Scale bar = 50 μ m.

P3–P4 (Fig. 11A, B) with transversely prolonged bases ornamented with long spinules and one tube-pore on their dorsal margins. Exps three-segmented, exp2 without inner seta. P3

with one-segmented enp armed with one small and one long bipinnate seta. Enp P4 one-segmented, with one bipinnate seta. Armature formula as follows:

	Exopod 1	Exopod 2	Exopod 3	Endopod 1	Endopod 2	Endopod 3
P2	I;0	I;0	II;2;0	–	–	–
P3	I;0	I;0	II;2;0	2	–	–
P4	I;0	I;0	II;2;0	1	–	–

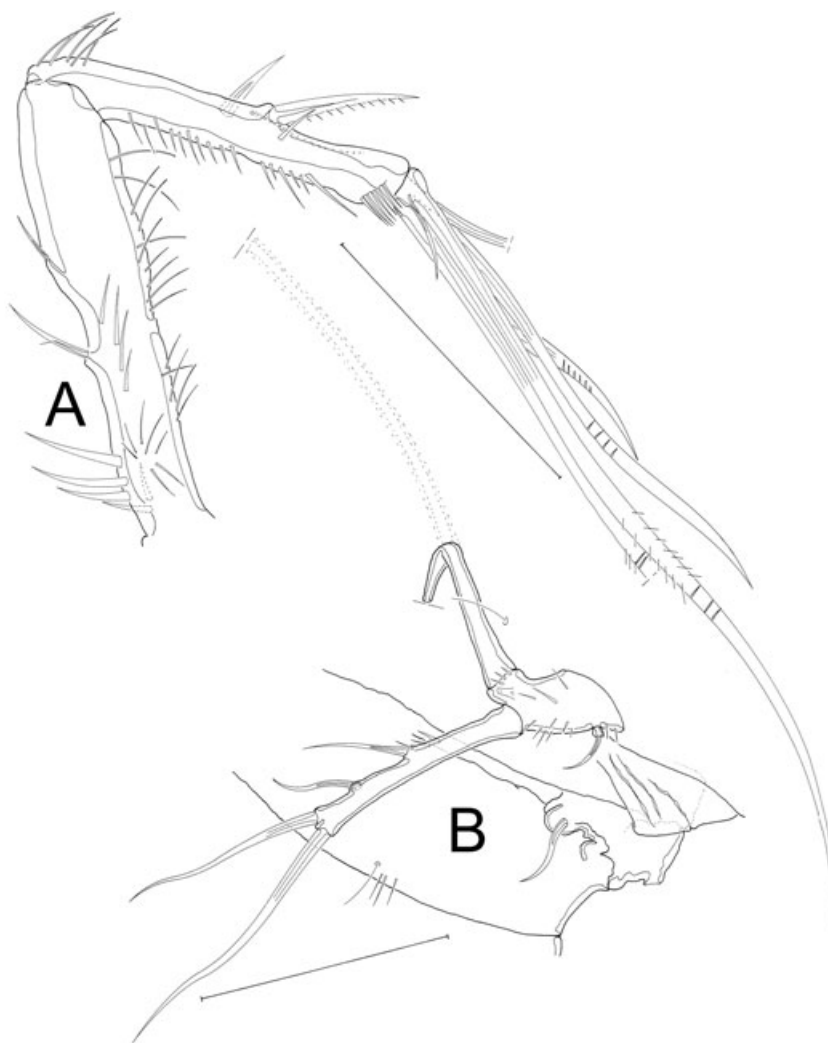


Figure 9. *Echinopsyllus nogueirae* sp. nov., female. A, A2; B, P5 with P6. Scale bar = 50 μ m.

P5 (Fig. 9B). Baseoendopodal lobe represented by one small bare seta; with tube-pore at base of setophore. Exp distinct, with four bare setae.

GF (Fig. 9B) gonopores covered by P6 with one bare seta.

Male unknown.

***ECHINOPSYLLUS GROHMANNAE* SP. NOV.**

Type locality: Station 75F, 22°31'28.3"S 40°03'50.4"W, depth 1050 m, layer 0–2 cm, 4 °C, 34.3 psu, Campos Basin (Rio de Janeiro, Brazil) in silt-clay sediments.

Type material: two females, dissected on 14 slides, MZUSP collection no. 18829.

Etymology: the species name is given in grateful dedication to Dr. Priscila A. Grohmann (Universidade Federal do Rio de Janeiro, Brazil), in recognition of

her contribution to the scientific formation of the first author.

Description: Female: Habitus (Fig. 12A) body length measured from tip of R to posterior margin of FR of approximately 670 μ m. Pattern of body processes and sensilla as in *E. brasiliensis* sp. nov. Telson (Fig. 12A) smaller than preceding body somites, broader than long, anal operculum with small teeth. FR (Fig. 13A) long and slender, about 11 times as long as broad, with seven setae: I and II bipinnate of nearly same length, inserted close together in the middle of FR. Seta III bipinnate as long as I and II, inserted in distal quarter of FR. Setae IV, V, and VI inserted distally; seta V longest, seta IV much smaller, seta VI shorter than seta IV. Seta VII inserted dorsally in the middle of FR, close to setae I and II.

A1 (Fig. 14A) four-segmented. Segments 1, 3, and 4 elongate. First segment with several long spinules

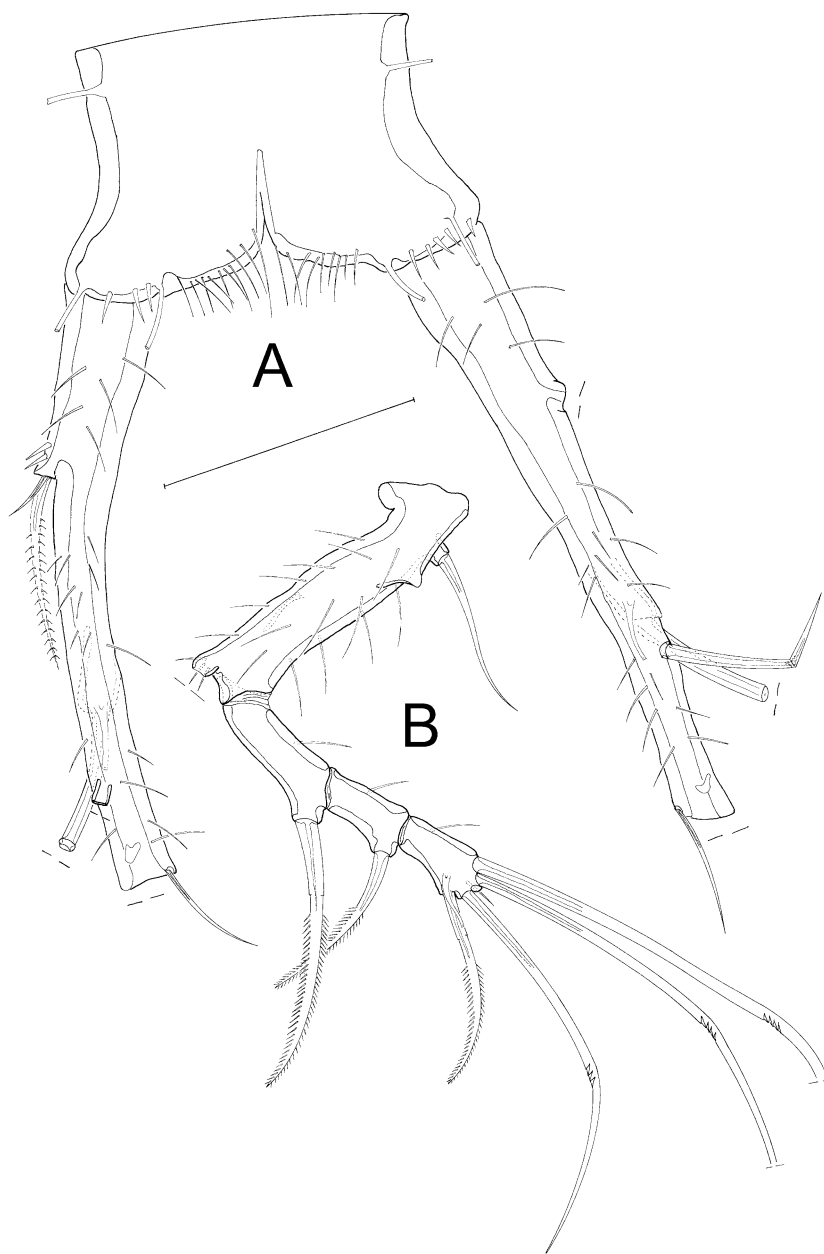


Figure 10. *Echinopsyllus nogueirae* sp. nov., female. A, telson and FR, dorsal view; B, P1. Scale bar = 50 μ m.

and distally with one seta. Second segment shortest, with five setae. Third segment with seven setae and apical acrothek consisting of aesthetasc and one bare seta. Fourth segment with nine setae and apical acrothek consisting of two setae and aes. Setal formula: I-1; II-5; III-8 + aes; IV-11 + aes.

A2 (Fig. 14B) with allobasis ornamented with spinules, with two abexopodal setae (distal one bare, arrowed in Fig. 14B, and smaller than the proximal, pinnate seta), without exp. Enp with several spinules, medially with two (one unipinnate and one bare) spines and one bare seta smaller than preceding spines. Terminally with six setae, three of which

geniculate, two unipinnate, and one small bare seta.

Md (Fig. 13B and B'). Mandibular palp one-segmented, long and slender; covered with spinules, with two bare terminal setae.

Mxl (Fig. 12B). Praecoxal arthrite with two surface setae subapically and seven distal spines. Coxa with one single pinnate seta. Basis, enp, and exp fused, bearing four setae (three bare and one unipinnate).

Mx (Fig. 13C). Syncoxa with spinular patches, with two coxal endites; proximal endite with one bipinnate, apically bifid spine, and distal endite with one bipinnate, apically bifid spine and one bare seta. Allobasal

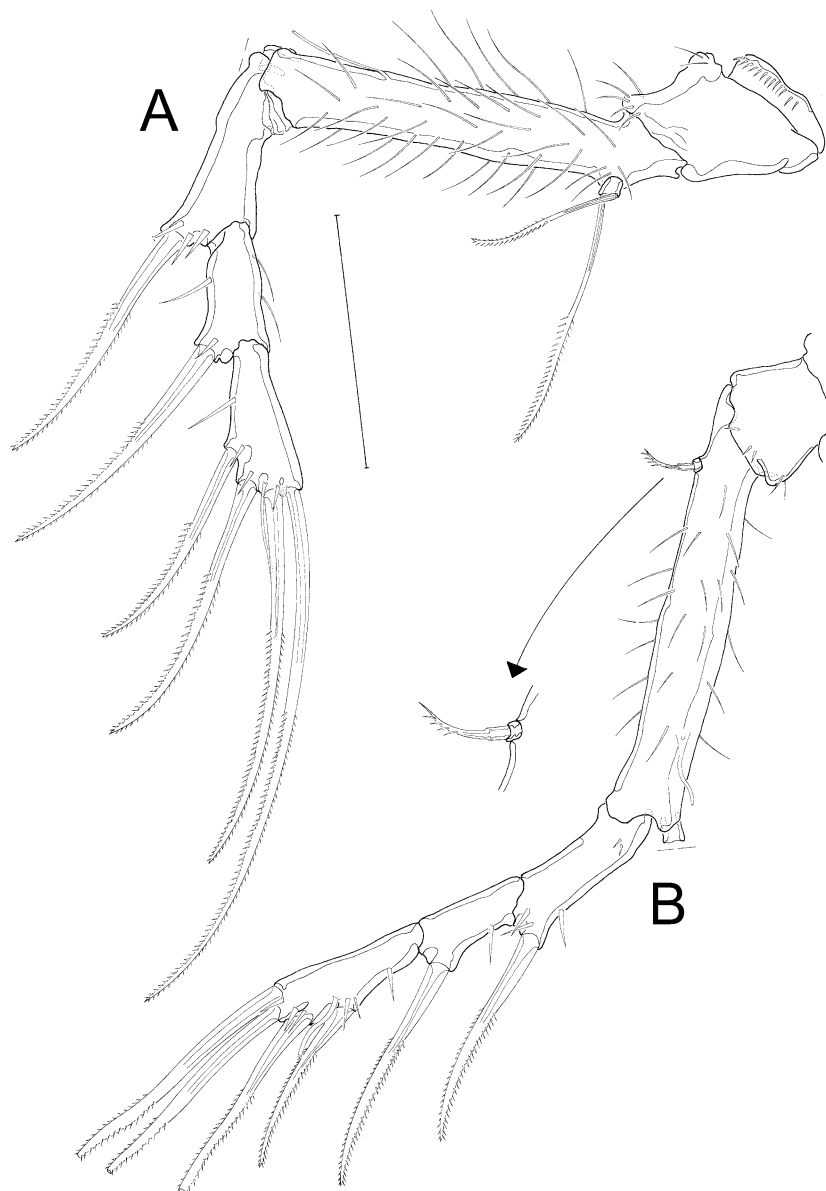


Figure 11. *Echinopsyllus nogueirae* sp. nov., female. A, P3; B, P4. Scale bar = 50 μ m.

endite with one fused spine and an accessory armature consisting of two bare setae, one apically bifid spine, and one spine. Enp with two bare setae.

Mxp (Fig. 12C). Subchelate and slender. Syncoxa with spinule patches. Enp with curved claw bearing one accessory seta.

P1 (Fig. 15A) with three-segmented exp, without enp. Basis transversely prolonged, with bare inner and outer bipinnate seta. Exps 1 and 2 with outer

bipinnate spine, exp3 with two outer and two apical geniculate setae.

P2 as in *E. brasiliensis* sp. nov.

P3–P4 (Figs 15B, B' and 16A, A') with transversely prolonged bases, with long spinules on their dorsal margins. Exp three-segmented, exp2 without inner seta. P3 with one-segmented enp, with two small bare setae. Enp P4 one-segmented, with one small bare seta and one longer bipinnate seta. Armature formula as follows:

	Exopod 1	Exopod 2	Exopod 3	Endopod 1	Endopod 2	Endopod 3
P2	I;0	I;0	II;2;0	–	–	–
P3	I;0	I;0	II;2;0	2	–	–
P4	I;0	I;0	II;2;0	2	–	–

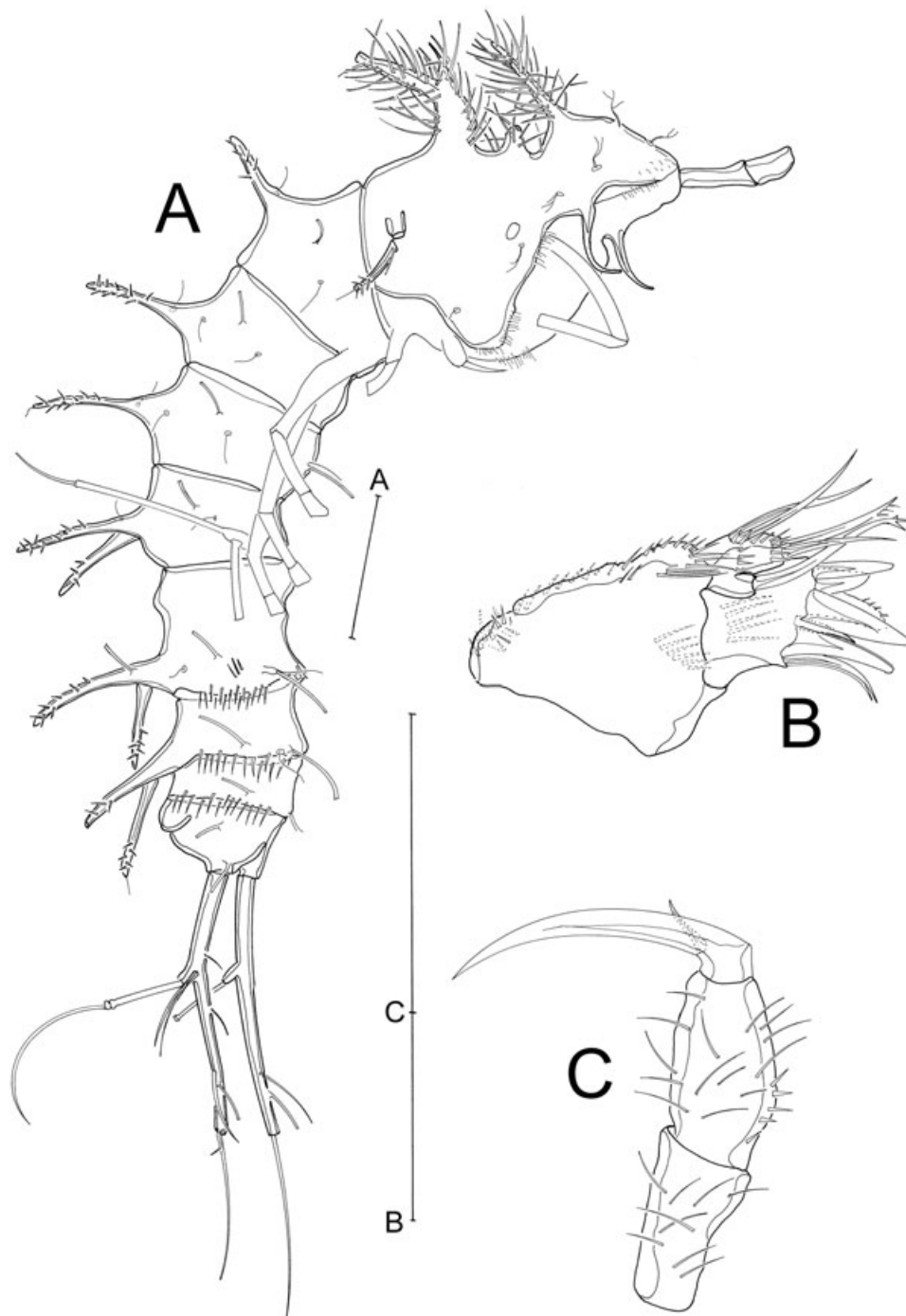


Figure 12. *Echinopsyllus grohmannae* sp. nov., female. A, habitus, lateral view; B, mxl; C, mxp. Scale bars: A = 100 μ m, B, C = 50 μ m.

P5 (Fig. 16B) baseoendopod bearing two small bare setae accompanied by one tube-pore. Setophore long, articulated. One additional very long tube-pore present on the outer margin near the setophore. Exp distinct, with four setae and one long tube-pore.

GF (Fig. 16C) gonopores covered by fused P6 bearing one pair of bare setae.

Male unknown.

With the addition of three new species to the genus *Echinopsyllus*, a key to the species is presented.

- | | |
|---|---------------------------------|
| 1. Cephalothorax with pair of anterolateral conical processes; P2–P4 exp2 with inner seta..... | <i>E. normani</i> Sars, 1909 |
| Cephalothorax without pair of anterolateral conical processes; P2 exp2 without inner seta..... | 2 |
| 2. P4 enp two-segmented..... | <i>E. brasiliensis</i> sp. nov. |
| P4 enp one-segmented..... | 3 |
| 3. P4 enp with one unipinnate seta; P5 benp minute and distinct, with one small bare seta, exp with four bare setae..... | <i>E. nogueirae</i> sp. nov. |
| P4 enp with two setae; P5 baseoendopodal lobe elongate with two small bare setae and one tube-pore, exp with four bare setae and one tube-pore..... | <i>E. grohmannae</i> sp. nov. |

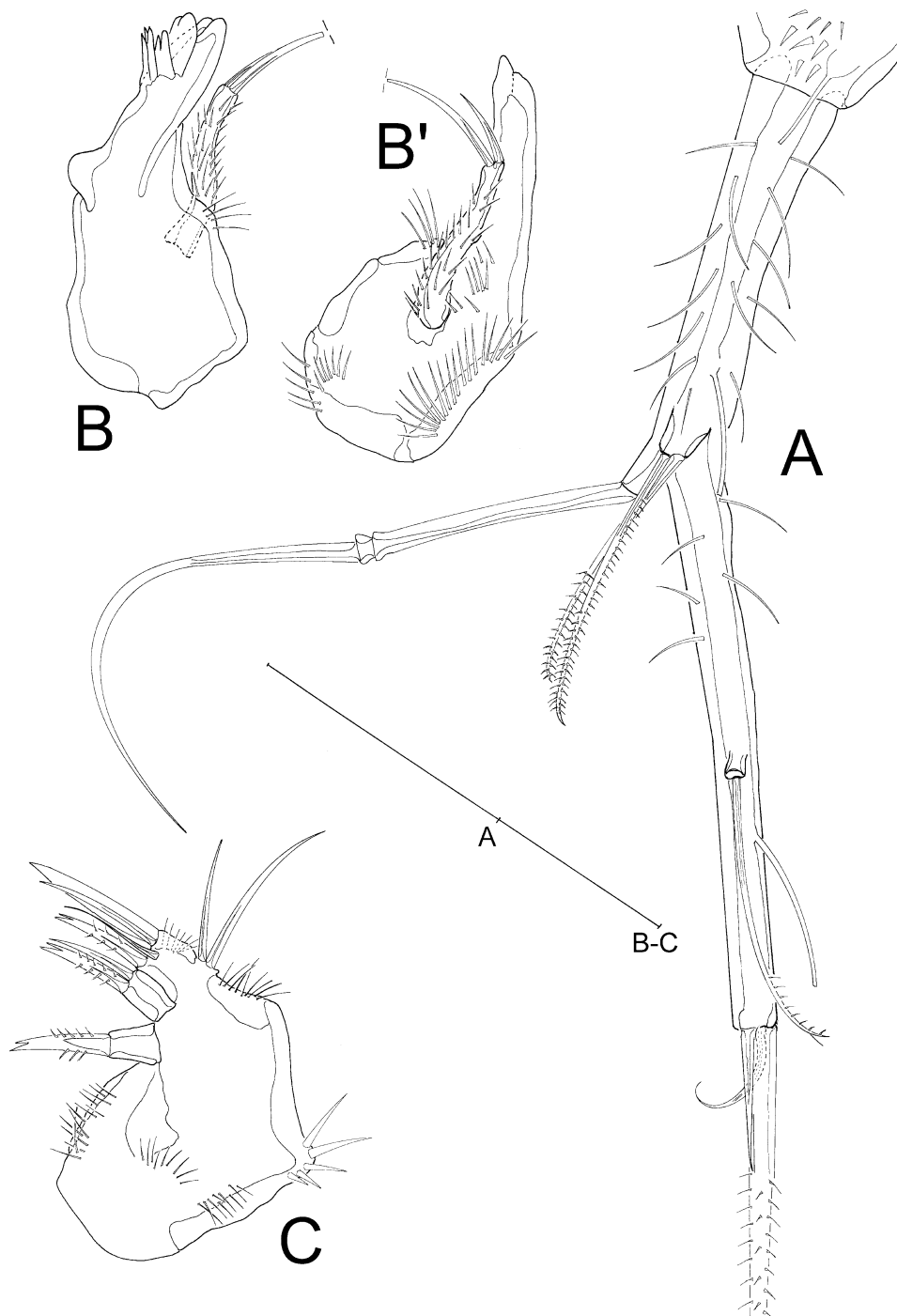


Figure 13. *Echinopsyllus grohmannae* sp. nov., female. A, FR, lateral view; B, B', md; C, mx. Scale bar = 50 μ m.

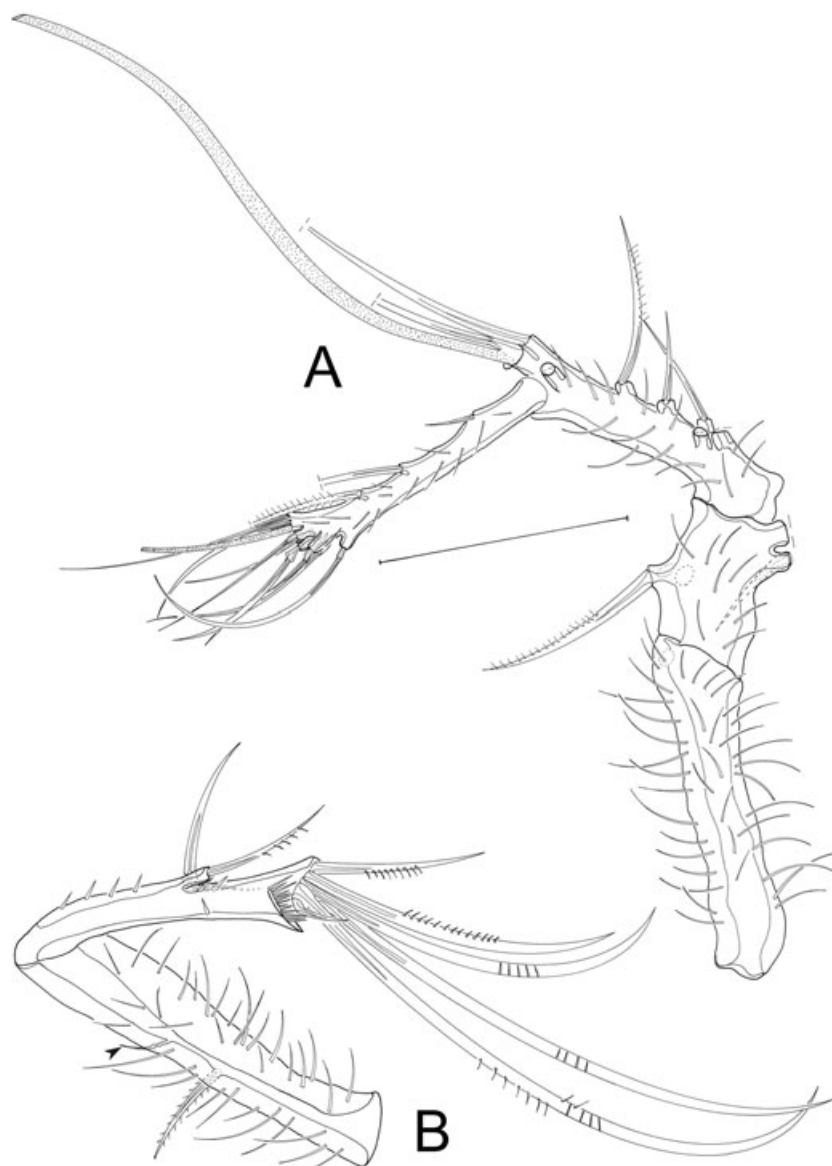


Figure 14. *Echinopsyllus grohmannae* sp. nov., female. A, A1; B, A2 (distal minute seta on the allobasis arrowed). Scale bar = 50 μ m.

DISCUSSION

The diagnosis of monotypic genera is inevitably the same as that of the single species they enclose. Therefore, the detailed diagnosis of *Echinopsyllus* given by Conroy-Dalton (2003a) is identical to the specific diagnosis of *E. normani*. This may lead, however, to certain problems when new species are found to be closely related to a species of a monotypic genus. Are the differences between a new species and a known species merely specific differences, or these would be enough to justify the erection of another new (and probably) monotypic genus? We had to face this

problem when describing the species collected in Campos Basin, which share many derived characters with *E. normani*, but at the same time present several unique features. We had also to face that problem when analysing the phylogenetic status of *Echinopsyllus*, particularly with its supposed sister-taxon, the monotypic genus *Pseudechinopsyllus* George, 2006a. Providing the reasons for our actions below, we allocate the newly described species *E. brasiliensis* sp. nov., *E. nogueirae* sp. nov., and *E. grohmannae* sp. nov. into the formerly monotypic genus *Echinopsyllus*. They share a series of strong synapomorphies with *E. normani*, justifying their

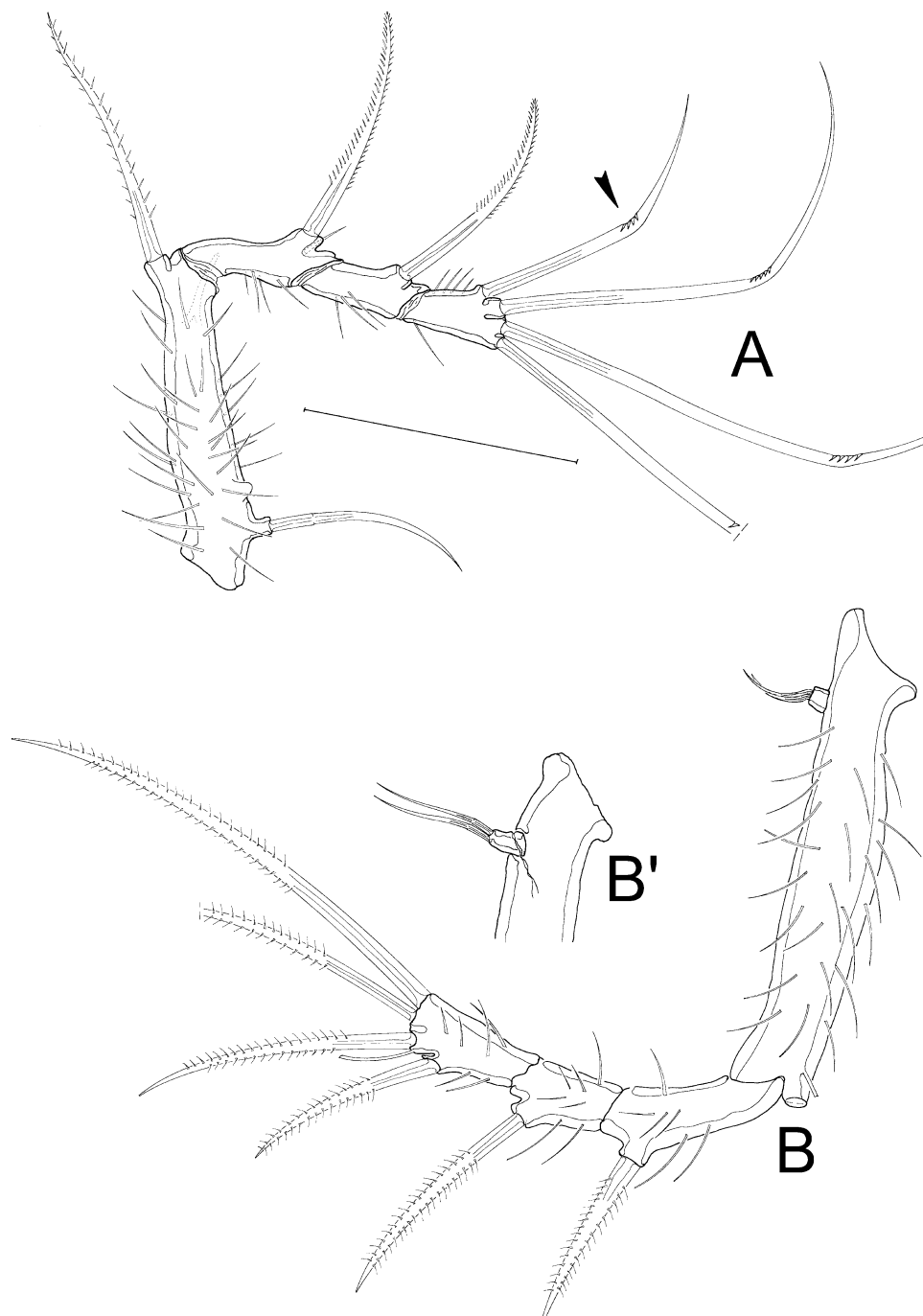


Figure 15. *Echinopsyllus grohmannae* sp. nov., female. A, P1 (geniculate outer setae arrowed); B, P4; B', P4, enp. Scale bar = 50 μ m.

assignment to *Echinopsyllus*. This genus shows several peculiar features, which are unique within Ancorabolinae. Conroy-Dalton (2003a: 167) even stated that '*Echinopsyllus* occupies an isolated position in the Ancorabolinae', and she felt unable to allocate *E. normani* either to the *Ancorabolus*- or to the *Ceratonotus*-group (Conroy-Dalton, 2003a). Thus,

to clarify the systematic position of *Echinopsyllus* within Ancorabolinae, discoveries of new species were necessary. While George (2006a) was able to allocate *E. normani* to the *Ceratonotus*-group, based on new information obtained by description of and comparison with *Pseudechinopsyllus sindemarkae* George, 2006a, the new Brazilian *Echinopsyllus* species

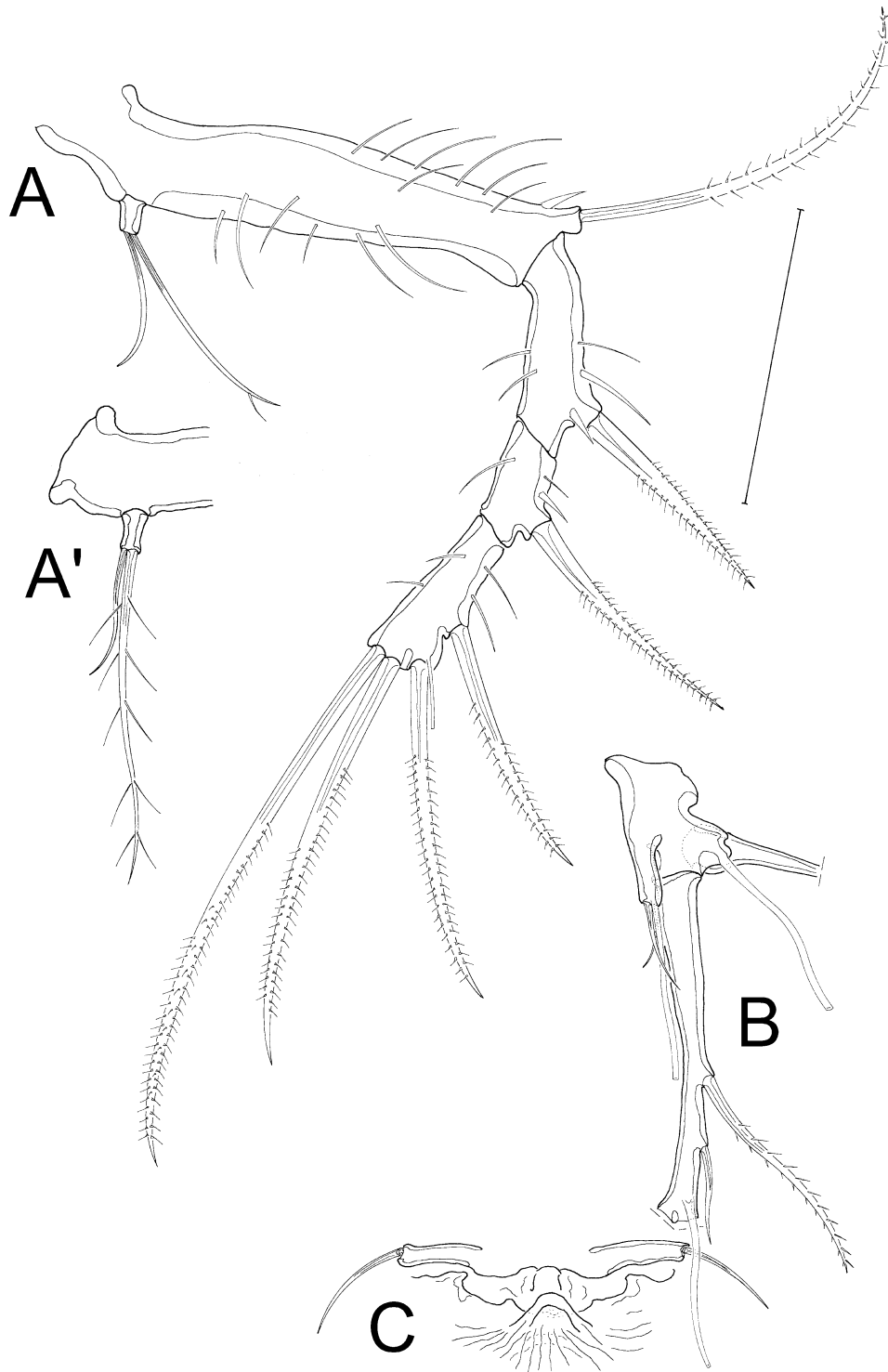


Figure 16. *Echinopsyllus grohmannae* sp. nov., female. A, P4; A', P4 enp; B, P5; C, GF with P6. Scale bar = 50 µm.

enable us to sharpen the characteristics of the taxon *Echinopsyllus*, which is no longer monotypic but becomes a monophylum.

The 46 characters used for the phylogenetic analysis are listed below. Their phylogenetic states

(Plesiomorphic/apomorphic) are presented in the Appendix. Characters 41–46 remain incongruent (Appendix).

Echinopsyllus shows eight autapomorphies, compared not only with the remaining members of the

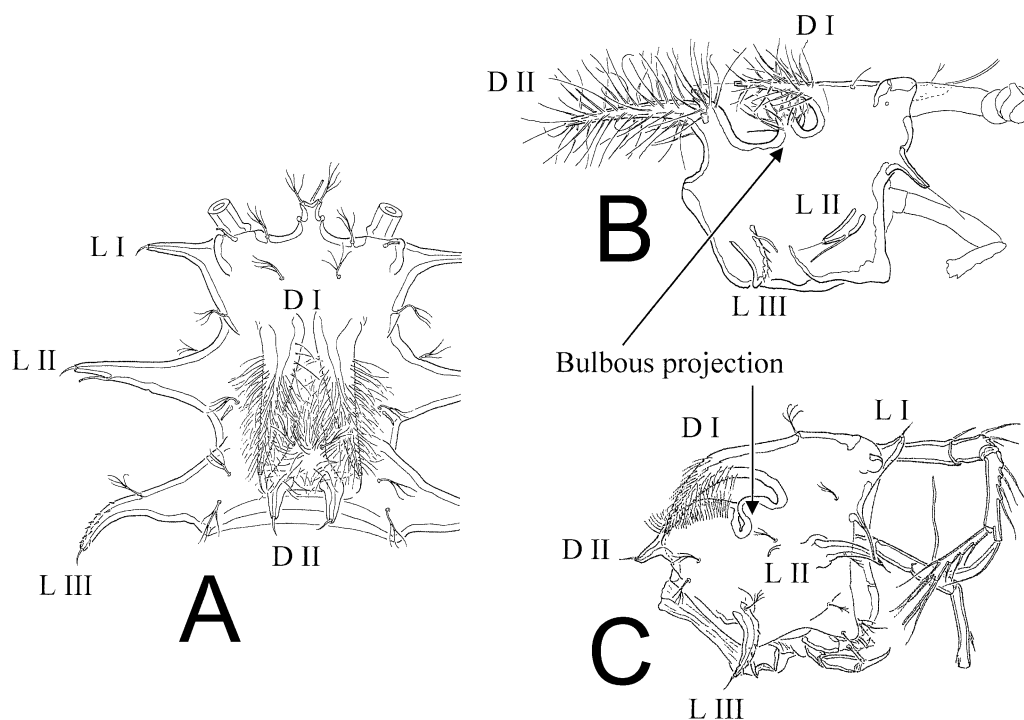


Figure 17. Cephalothorax with dorsal (D I, D II, and D III) and lateral (L I, L II, and L III) processes. A, C, *E. normani* (after Conroy-Dalton, 2003a); B, *E. nogueirae* sp. nov.

Ceratonotus-group, but also with most Ancorabolidae [plesiomorphies in square brackets]:

1. Cphth with dorsal process DI [process not developed]
2. Cphth with dorsal bulbous projection between D I and D II [without bulbous projection]
3. Cphth DI and DII with long hair-like spinules [hair-like spinules not developed]
4. Sensilla on body branched [sensilla not branched]
5. P5 exp inner seta lost [P5 exp with inner seta]
6. First abdominal somite dorsally with fused, V-like processes [such processes absent]
7. Second abdominal somite dorsally with fused, V-like processes [such processes absent]
8. FR elongate between setae III and VII [not elongate]

Character 1: Cphth with dorsal processes D I: Although distal processes (D II; cf. Fig. 17) are common in the *Ceratonotus*-group, no other species of this taxon shows proximal processes (D I, Fig. 17). Their development is regarded as derived and therefore as apomorphic for *Echinopsyllus*.

Character 2: Cphth with bulbous projection between D I and D II: Like the D I, the bulbous projection on the cphth (Fig. 17B, C) is also unique to *Echinopsyllus*. Thus, it is considered as apomorphic for the genus.

Character 3: Cephalothoracic D I and D II covered with long hair-like spinules: The same applies for this character (Fig. 17B, C) as for characters 1 and 2: it is an exclusive and derived feature in *Echinopsyllus* and therefore interpreted as an apomorphy.

Character 4: Sensilla on body branched: Although not discernible in all body parts of the new *Echinopsyllus* species, mainly because of the extensive coverage of the body with detritus, branched sensilla were detected in all three species. They are absent in all remaining Ancorabolinae and therefore considered as apomorphic for *Echinopsyllus*.

Character 5: Inner seta of Exp P5 lost: All remaining members of the *Ceratonotus*-group show an inner seta on P5 exp. Its reduction in *Echinopsyllus* is regarded as apomorphic.

Characters 6 and 7: First and second abdominal somites dorsally with pair of V-shaped processes fused at their bases: This kind of cuticular process is again unique within the entire family Ancorabolidae and apomorphic for the genus.

Character 8: Elongation of FR between seta III and seta VII: Seta VII is commonly located at the distal margin of the FR, set close to ventrolateral seta III, which is located subterminally. In all *Echinopsyllus*

species, seta VII is located dorsally in the median half of the FR, whereas seta III still inserts subterminally at the outer lateral margin. This is in our opinion because of an elongation of the FR between setae VII and III. Such an elongation occurs exclusively in *Echinopsyllus* and is therefore regarded as apomorphic.

Together with *E. normani*, *E. brasiliensis* sp. nov., *E. nogueirae* sp. nov., and *E. grohmannae* sp. nov. present the set of characters 1–8, which are therefore considered as synapomorphies for these species, confirming their monophyletic status. However, all *Echinopsyllus* species obviously show unique apomorphies confirming their status as distinct species. *Echinopsyllus normani* is characterized by the following apomorphies (9–11) [plesiomorphies in square brackets]:

9. Cphth DII with swollen base [base not swollen]
10. A2 enp with third lateral seta very small [seta of moderate length]
11. P4 endopodal seta minute [seta of moderate length]

Character 9: Cphth D II with swollen base: As shown in Figure 17C, the base of D II is remarkably thickened in *E. normani*, which is not the case in any other Ancorabolinae. This character is considered to be an apomorphy for *E. normani*.

Character 10: A2 enp with third lateral seta very small: Comparison with the Brazilian *Echinopsyllus* species reveals that the latter shows a remarkably longer third seta. Because the reduction in size of a usually long seta is generally considered as derived (rather than its elongation), the small seta in *E. normani* is regarded as apomorphic. This assumption is supported by the fact that other and perhaps more basal members of the *Ceratonotus*-group, i.e. *Dorsiceratus* Drzycimski, 1967 and *Pseudechinopsyllus* also have a long third seta.

Character 11: P4 endopodal seta minute: *Echinopsyllus normani* and *E. nogueirae* sp. nov. bear a vestigial P4 enp carrying only a single seta. That seta is of moderate length in *E. nogueirae* sp. nov., but strongly reduced in size in *E. normani*, and is considered therefore as apomorphic for this species.

As expected, the three Brazilian species have characters in common, the derived states confirming a closer phylogenetic relationship to each other than to *E. normani*, which has so far been collected only from northern boreal and subpolar localities. Six synapomorphies (12–17) support the monophyletic status of *E. brasiliensis* sp. nov., *E. nogueirae* sp. nov. and *E. grohmannae* sp. nov. [plesiomorphies in square brackets]:

12. Cphth DII with lateral projection at its base [lateral projection not developed]
13. P2 exp2 without inner seta [inner seta present]
14. P3 exp2 without inner seta [inner seta present]
15. P4 exp2 without inner seta [inner seta present]
16. Mx proximal endite with one seta [with two setae]
17. Cphth LI secondarily lost [present]

Character 12: Cephalothoracic processes D II with lateral projection at their bases: All Brazilian species bear basally branched processes D II (cf. Figs 2A, 7A, 12A, 17B), whereas *E. normani* lacks such branched processes. This is interpreted as a synapomorphy for a 'Brazilian *Echinopsyllus*-group'.

Characters 13–15: P2–P4 exp2 inner seta lost: Whereas *E. normani* bears an inner seta on P2–P4 exp2, the Brazilian species do not. Although we are aware of a certain weakness of the quality of such characters – loss of setae may occur often and independently – in our opinion, the combination of the loss on all three natatory legs 2–4 in the Brazilian species does support their close phylogenetic relationship.

Character 16: Maxillar proximal endite with only one seta: Members of the *Ceratonotus*-group commonly bear three setae on the proximal maxillar endite. Exceptions are observed in *Ceratonotus vareschii* George, 2006a, *Pseudechinopsyllus sindemarkae*, and *E. normani*, which possess only two setae (cf. character 36). Although a closer relation to *C. vareschii* appears to be rather implausible – *Ceratonotus* Sars, 1909 is a well-founded monophyletic taxon with clear autapomorphies (George, 2006b) – the loss of one seta in both *E. normani* and *P. sindemarkae* may indicate a closer relationship between these taxa, as previously suggested by George (2006a). The Brazilian species present a second loss on the maxillar proximal endite, retaining only one bipinnate seta. This is considered as a synapomorphy for *E. brasiliensis* sp. nov., *E. nogueirae* sp. nov., and *E. grohmannae* sp. nov.

Character 17: Cephalothoracic first lateral process L I secondarily lost: Members of Ancorabolinae often show frontolateral processes on cphth (*Ancorabolutus*, *Arthuricornua* Conroy-Dalton, 2001, *Ceratonotus*, *Dendropsyllus* Conroy-Dalton, 2001, *Echinopsyllus normani*, *Pseudechinopsyllus*, *Polyascophorus* George, 1998). Such processes are missing only in *Dorsiceratus* and *Touphapleura*. Whether the lack of these 'frontolateral horns' (L I) occurs secondarily in certain taxa of the *Ceratonotus*-group is the object of recent discussion (Conroy-Dalton, 2001; George, 2006a). For

both *Touphapleura* and *Dorsiceratus*, George (2006a) assumed that the lack of L I would be the ancestral condition. Nevertheless, this may perhaps not apply to *Echinopsyllus*. As mentioned above, L I are common within the *Ceratonotus*-group. To explain the lack of L I in *E. brasiliensis* sp. nov., *E. nogueirae* sp. nov., and *E. grohmannae* sp. nov., two possibilities exist: (1) their absence represents the ancestral state as assumed by George (2006a) for *Touphapleura* and *Dorsiceratus*. That would, however, mean that *E. normani* shared the development of L I as a synapomorphy with quite different taxa such as *Arthricornua*, *Ceratonotus*, and *Polyascophorus*, ignoring at the same time its here-demonstrated close affiliation to the Brazilian species and considering characters 1–8 as homoplastic instead of synapomorphic; (2) the absence of L I in the Brazilian species is the result of a secondary loss. Then, their presence in *E. normani* would have to be regarded as the plesiomorphic state, shared with other members of the *Ceratonotus*-group, whereas their loss would be synapomorphic for *E. brasiliensis* sp. nov., *E. nogueirae* sp. nov., and *E. grohmannae* sp. nov. We follow the second alternative.

The Brazilian species show perhaps even more synapomorphies [plesiomorphies in square brackets]:

18. Cphth anterolateral tube pore arising from long projection [projection moderate]
19. Cphth bulbous projection with long hairy spinules [projection bare]
20. Mx enp incorporated into basis [enp distinct]
21. Female P3 enp one-segmented [enp two-segmented]

However, the phylogenetic meaningfulness of these characters cannot yet be confirmed. Description of *E. brasiliensis* sp. nov., *E. nogueirae* sp. nov., and *E. grohmannae* sp. nov. is based on single specimens only, which are partly damaged and of different sexes (*E. brasiliensis* sp. nov., male; *E. nogueirae* sp. nov. and *E. grohmannae* sp. nov., females only). Future re-examination of these characters in additional material will reveal if they are sexually dimorphic or specific. In the latter case, they would support a close relationship between *E. nogueirae* sp. nov. and *E. grohmannae* sp. nov. In the present discussion, characters 18–21 are not taken into account.

PHYLOGENETIC CHARACTERIZATION OF THE BRAZILIAN SPECIES

Echinopsyllus brasiliensis sp. nov.

Only one collected male specimen represents this species. It differs from the remaining Brazilian species in the plesiomorphic retention of a two-segmented P4 enp, but at the same time shows one unique apomorphy:

22. P1 exp2 outer seta geniculate [outer spine]

All remaining *Echinopsyllus* species show as ancestral condition an outer spine on P1 exp2. Thus, its transformation into a geniculate seta is considered as autapomorphic for this species.

Echinopsyllus nogueirae sp. nov.

This species shows the highest number of autapomorphies among the Brazilian species:

23. P5 endopodal lobe without tube pore [tube pore present]
24. FR seta I minute [seta I long]
25. FR elongate between seta III and terminal setae IV–VI [not elongate]
26. A2 enp with four geniculate terminal setae [with three geniculate setae]
27. Abdominal somites laterally with long spinules [spinules of moderate size]

The tube pore is present in almost all Ancorabolinae, so its absence (character 23) is regarded to be a secondary loss. In the remaining *Echinopsyllus* species, furcal setae II and I are of the same considerable length. Reduction in size of seta I (character 24) is therefore considered to be apomorphic. It must be noted that *Pseudechinopsyllus sindemarkae* also shows a reduced furcal seta I. However, as demonstrated below, these species do not show a close relationship to each other, so the presence of this character in both species is regarded as convergent. Additionally to the furcal elongation between setae VII and III (cf. character 8), in *E. nogueirae* sp. nov. the FR are elongate also between seta III and the terminal setae IV–VI (character 25), which is interpreted as apomorphic. Similar reasoning applies to character 26: all remaining *Echinopsyllus* species show three geniculate terminal setae on A2 enp only. The derived presence of a fourth geniculate seta in *E. nogueirae* sp. nov. is therefore regarded as an apomorphy. Additionally, this species shows as a unique and derived feature, long and slender spinules laterally on the abdominal somites (character 27), which does not occur in any other *Echinopsyllus* species and is therefore considered as an apomorphic character.

Echinopsyllus grohmannae sp. nov. seems to be closer to *E. brasiliensis* sp. nov. than to *E. nogueirae* sp. nov. This assumption is based on one derived character shared with *E. brasiliensis*:

28. Md palp with two setae [with four setae]

All remaining *Echinopsyllus* species possess four setae on the mandibular palp, consisting of one basal and three endopodal setae (Conroy-Dalton, 2003a). In both *E. grohmannae* sp. nov. and *E. brasiliensis* sp. nov., the basal seta and one endopodal seta are also

lost (cf. Figs 2B, B', 13B, B'). This is considered to be synapomorphic for both species (but cf. discussion of characters 18–21).

Systematic position of Echinopsyllus within the Ceratonotus-group

Within the *Ceratonotus*-group, *Echinopsyllus* seems to be closely related to *Pseudechinopsyllus*. George (2006a) observed some similarities without analysing their phylogenetic significance. Some features show a derived condition and are re-evaluated here. Thus, nine characters arose (30–38), supporting a close phylogenetic relationship of both *Echinopsyllus* and *Pseudechinopsyllus* [plesiomorphies in square brackets]:

29. Cphth lateral process L II present [process not developed]
30. Cphth L II subterminally with tube pore [tube pore absent]
31. Cphth lateral process L III present [process not developed]
32. Rostrum elongate in its proximal half [rostrum small, constricted]
33. Loss of exopodal seta on Md palp [exopodal seta present]
34. Mxl coxa with one seta [two setae]
35. Mx proximal endite with at most two setae [endite with three setae]
36. P1 enp lost [P1 enp at least one-segmented]
37. P2 enp lost [P2 enp at least one-segmented]

Character 29: Cphth laterally with process L II: Within the *Ceratonotus*-group and apart from *Echinopsyllus* and *Pseudechinopsyllus*, only *Ceratonotus* and *Dendropsyllus* possess lateral projections on cphth. However, as observable in the corresponding species descriptions (George & Schminke, 1998; Conroy-Dalton, 2001; George, 2006b), the shape of L II differs considerably, being less chitinized and lacking a tube pore (cf. character 30) in *Ceratonotus* and *Dendropsyllus*. Therefore, the development of L II in *Echinopsyllus* and *Pseudechinopsyllus* is regarded as synapomorphic for both. Future investigations may reveal whether this synapomorphy extends to more taxa.

Character 30: L II subterminally with tube pore: Only *Echinopsyllus* and *Pseudechinopsyllus* bear a subterminal tube pore on L II. It is considered as synapomorphic.

Character 31: Cphth laterally with process L III: A laterodistal process on cphth is observable in several ancoraboline taxa (*Ancorabolina* George, 2006a, *Ancorabolus*, *Juxtaramia* Conroy-Dalton & Huys,

2000, *Uptionyx* Conroy-Dalton & Huys, 2000, *Echinopsyllus*, *Polyascophorus*, *Pseudechinopsyllus*). For both the *Ancorabolus*- and the *Ceratonotus*-groups, convergent development of L III can be concluded, as each group can doubtlessly be distinguished by several autapomorphies (Conroy-Dalton & Huys, 2000; Conroy-Dalton, 2001; George, 2006a), and because both groups enclose species lacking L III, which indicates their independent evolution in each group. Nevertheless, the phylogenetic status of L III remains uncertain, as even *Ancorabolina chimaera* George, 2006a, which cannot be placed either into the *Ancorabolus*- or the *Ceratonotus*-group, and even some species in 'Laophontodinae' also possess such L III. The reason for using this uncertain character is that the L III of both *Echinopsyllus* and *Pseudechinopsyllus* are of similar derived shape, being strongly chitinized and covered with spinules. Thus, L III is regarded as a synapomorphic structure for both taxa.

Character 32: Rostrum enlarged in its proximal half: Within the *Ceratonotus*-group, at least two different lineages may exist concerning the rostral shape and size. *Arthuricornua*, *Dorsiceratus*, *Polyascophorus*, and *Touphapleura* have a small and constricted rostrum, becoming virtually absent in *Ceratonotus* and *Dendropsyllus*, but enlarged in its proximal half in *Echinopsyllus* and *Pseudechinopsyllus*. George (2006a) felt unable to decide which of the conditions might be ancestral or derived. However, the record of *Ancorabolina chimaera* George, 2006a may provide more information. This species, which is considered a basal taxon within Ancorabolinae (George, 2006c), shows a small and constricted rostrum, generally resembling that of the corresponding species named above. Thus, a small rostrum as present in *Ancorabolina* George, 2006a, *Arthuricornua*, *Dorsiceratus*, *Polyascophorus*, and *Touphapleura* may represent the ancestral state. This leads to the conclusion that within the *Ceratonotus*-group in fact two lineages evolved: in *Ceratonotus* and *Dendropsyllus* the former small rostrum reduced even more until it nearly disappeared. However, in both *Echinopsyllus* and *Pseudechinopsyllus* the originally small rostrum began to enlarge in its proximal part, which is regarded as a synapomorphy for both taxa.

Character 33: Loss of exopodal seta on mandibular palp: Most members of the *Ceratonotus*-group bear five setae on the mandibular palp (*Arthuricornua*, *Ceratonotus*, *Dendropsyllus*, *Dorsiceratus*, *Polyascophorus*, *Touphapleura*), consisting of one basal and one exopodal seta, and three endopodal setae. In *Echinopsyllus* and *Pseudechinopsyllus* the exopodal seta is lost, which is considered to be a synapomorphy for both taxa.

Character 34: Maxillular coxa with one seta: Most members of the *Ceratonotus*-group possess two elements on the maxillular coxa, with the exception of *Echinopsyllus* and *Pseudechinopsyllus*, which bear one seta only. This reduction is regarded as synapomorphic for both genera.

Character 35: Maxillar proximal endite with at most two setae: Similar condition as in character 26: most species of the *Ceratonotus*-group show three elements on the maxillar proximal endite, but in *Echinopsyllus* and *Pseudechinopsyllus* one seta is lost, which is interpreted as a synapomorphy.

Characters 36–37: P1 and P2 enps lost: Although the loss of single setae may be a relatively common and convergent derivation, the loss of a whole natatory ramus is probably not. Although Ancorabolinae show several peculiar modifications in their natatory endopods, the complete loss of the latter is a rather uncommon event. In fact, it has been observed only in the *Ceratonotus*-group (cf. Conroy-Dalton & Huys, 2000; Conroy-Dalton, 2001; George, 2006a,b). Within this taxon the loss of P1 and/or P2 endopods appears, however, to be quite disjunctive. Loss of P2 enp occurs in *Arthuricornua*, *Dendropsyllus*, *Ceratonotus steingeri* George, 2006a, *Echinopsyllus*, and *Pseudechinopsyllus*; whereas the loss of P1 enp is observed in *Arthuricornua*, *Echinopsyllus*, and *Pseudechinopsyllus* only. At this time it is unclear if the shared derived characters have to be interpreted as a synapomorphy of all corresponding taxa, or if reduction of P1 and/or P2 enps occurred several times within the *Ceratonotus*-group. Future studies on Ancorabolinae will clarify this question. In the meantime and in combination with the other listed synapomorphies, both characters are also considered as synapomorphic (at least) for *Echinopsyllus* and *Pseudechinopsyllus*, supporting their monophyletic status.

Despite the synapomorphies 29–37 confirming the monophyly of *Echinopsyllus* and *Pseudechinopsyllus*, both genera show several differences. Although *Echinopsyllus* is well characterized by autapomorphies 1–8 (see above), *Pseudechinopsyllus* also presents a set of unique characters [plesiomorphies in square brackets]:

- 38. Rostrum remarkably elongate [rostrum moderately elongate]
- 39. Cphth laterally with additional extremely long tube pore [tube pore absent]
- 40. FR seta II reduced in size [seta II long]

Character 38: Rostrum remarkably elongate: Although retaining a moderate length in *Echinopsyllus*, the rostrum continued its elongation in

Pseudechinopsyllus until reaching its recent considerable length. This is considered to be an autapomorphy for *Pseudechinopsyllus*.

Character 39: Cphth laterally with additional extremely long tube pore: Apart from *Pseudechinopsyllus* no other Ancorabolinae species presents such a pronounced lateral tube pores on cphth, which therefore can clearly be considered as an autapomorphy.

Character 40: FR setae II (and I) reduced in size: The strong reduction of furcal seta II occurs in no Ancorabolinae except for *Pseudechinopsyllus*. Together with the reduction of seta I (cf. discussion of character 24), it is regarded as an autapomorphy of that taxon.

Incongruent characters 41–46: As is common in phylogenetic analyses, some characters do not support the here presented phylogenetic relationships [plesiomorphies in square brackets]:

- 41. P5 basis and enp fused to benp [P5 enp distinct]
- 42. P1 exp3 first outer element transformed into geniculate seta [remaining as outer spine]
- 43. P5 endopodal lobe with one seta [with two setae]
- 44. P4 enp one-segmented [enp two-segmented]
- 45. P4 enp with one seta [with two setae]
- 46. P5 benp with minute seta [seta of moderate length]

In most Ancorabolinae, P5 shows a fusion of its basis and the enp, forming a baseendopod (character 41). The retention of a distinct enp in *E. nogueirae* sp. nov. is problematic. As only one female specimen was available for examination, future comparison of other individuals of that species may clarify whether this is a specific character or a malformation. Both *E. normani* and *E. nogueirae* sp. nov. retain a spine as the first outer element on P1 exp3, whereas the remaining *Echinopsyllus* species show its transformation into a geniculate seta (character 42). They share this character with other Ancorabolinae such as *Dorsiceratus* and *Pseudechinopsyllus*, being an indication for convergent evolution of this character. Similar reasoning may apply to characters 43 and 45–46: as discussed above, the loss of homologue setae is of relatively weak phylogenetic value, as it is observed several times within harpacticoid taxa that show no closer phylogenetic relationship, indicating that such reduction has a certain homoplastic property. Thus, the loss of single setae in P5 (character 43), shared by *E. normani*, *E. nogueirae* sp. nov., and *E. brasiliensis* sp. nov. is an indication for rather convergent reduction than for any close relationship, which would contradict the above argument. Character 45 would even place *E. normani* close to *P. sindemarkae*, ignoring the synapomorphies

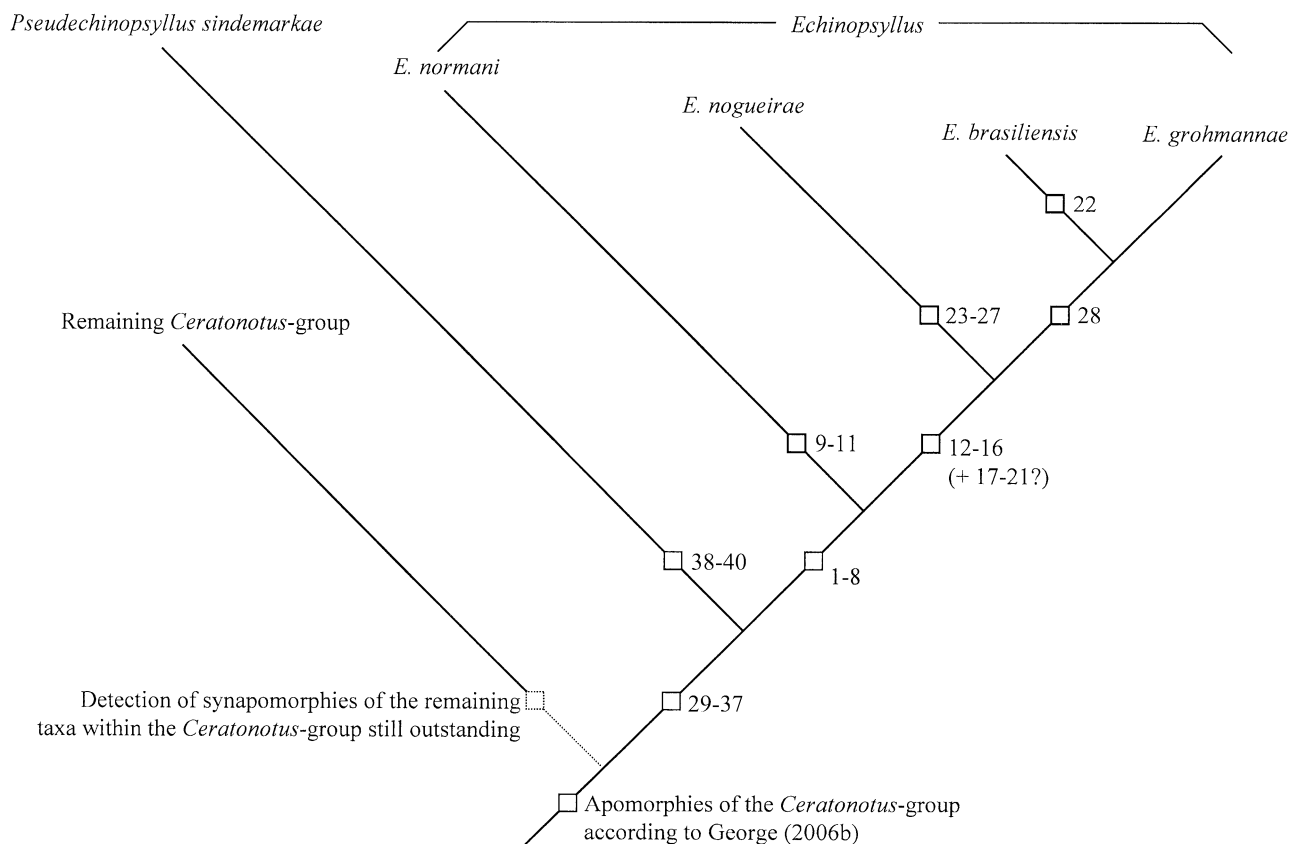


Figure 18. The proposed phylogeny of *Echinopsyllus* based on morphological characters listed in the text.

of the first with the Brazilian species completely. Character 44 suggests a closer relationship of *E. normani*, *E. nogueirae* sp. nov. and *E. grohmannae* sp. nov., with *Pseudechinopsyllus sindemarkae* than it does with *E. brasiliensis*, whereas character 46 excludes Brazilian species *E. grohmannae* sp. nov. and *E. brasiliensis* sp. nov. from that genus. All of these suggestions are based on single incongruent characters and are unable to compete with the argumentation presented above and well founded by characters 1–40.

The discussed phylogenetic relationships concerning *Echinopsyllus* and *Pseudechinopsyllus* within the *Ceratonotus*-group are presented in Figure 18. As a result of the large number of autapomorphies present in *Echinopsyllus*, and because of autapomorphies 38–40 manifested in *Pseudechinopsyllus*, the maintenance of both generic categories appears well justified so far. We are aware, however, that *Pseudechinopsyllus* is a monotypic genus (so far), whose 'generic autapomorphies' may readily turn into specific ones if new species are recorded. Nevertheless, we state that the maintenance of *Pseudechinopsyllus* as a separate genus is at the moment justified because of the large number of strong apomorphies characterizing *Echinopsyllus*, which are not shared by *P. sindemarkae*. At

first sight this may contradict our decision to include the Brazilian species in *Echinopsyllus* instead of assigning them to a new genus. But here, the circumstances are quite different. Whereas *P. sindemarkae* does not fit any of *Echinopsyllus*' autapomorphies, *E. brasiliensis* sp. nov., *E. nogueirae* sp. nov., and *E. grohmannae* sp. nov. do fit them all. Furthermore, erection of a new 'Brazilian' genus would mean that the remaining monotypic genus *Echinopsyllus* would be characterized by just three autapomorphies, which are here regarded as being specific ones of *E. normani*, whereas both genera (*Echinopsyllus* and the 'Brazilian' one) showed the closest phylogenetic relationship based on synapomorphies 1–8. Moreover, erecting a new genus for the Brazilian species would mean that any subsequently detected new species had to show exactly the same three apomorphies of *E. normani* to be assigned to *Echinopsyllus*, which would be senseless, because in that case it would be the same species. Alternatively, if a new species presented a mixture of characters of both *E. normani* and the 'Brazilian genus', it would be impossible to allocate that new species into one of the two genera, and the author would be forced to erect another new genus. The same applies for a new species fitting not all apomorphies of

Echinopsyllus. The result would be an increased number of monotypic genera, all of them showing close relationships to each other, but being separated by several quite narrow 'generic' characters, as recently occurred with groups of taxa such as *Ancorabulus/Juxtaramia* and *Ceratonotus/Dendropsyllus*. Thus, we prefer instead to assign the Brazilian species to *Echinopsyllus*, expecting that future research may clarify its phylogenetic relationship to the so-far monotypic taxon *Pseudechinopsyllus*.

ACKNOWLEDGEMENTS

This research is part of the Campos Basin Deep-sea Environmental Program. We are grateful to the Brazilian Petroleum Company (PETROBRAS) for granting access to these deep-sea samples. The research was conducted at the Laboratory of Population Dynamics of Benthic Marine Invertebrates, UFPE and the Forschungsinstitut Senckenberg (DZMB). This study was supported by PETROBRAS, CNPq (Research Fellowship 305609/04-1 to PJPS and Post-Graduate Studentship to APW) and Forschungsinstitut Senckenberg (DZMB). We are grateful to the two anonymous reviewers whose valuable comments led to the improvement of this manuscript. The first author is very grateful to Prof. Verônica Genevois (Dept. Zoology- UFPE) for all arrangements to obtain this scientific material and, especially, for her great incentive and friendship. The authors are grateful to Mrs Gisela Moura (Forschungsinstitut Senckenberg) for discussion of some important aspects of this paper. Finally, we would like to express our acknowledgement to the journal editor for his attention and quick and efficient management of submission and evaluation procedures.

REFERENCES

- Ax P. 1984.** *Das Phylogenetische System*. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.
- Botelho AP, Silva MC, Esteves AM, Fonseca-Genevois VG. 2007.** Four new species of *Sabatieria* Rouville, 1903 (Nematoda, Comesomatidae) from the Continental Slope of Atlantic Southeast. *Zootaxa* **1402**: 39–57.
- Conroy-Dalton S. 2001.** Systematics and phylogeny of the Ancorabolidae (Copepoda: Harpacticoida). II. Polyphyly of *Polyascophorus* and description of *Arthuricornua*, new genus. *Journal of Crustacean Biology* **21**: 170–191.
- Conroy-Dalton S. 2003a.** Systematics and phylogeny of the Ancorabolidae (Copepoda: Harpacticoida). IV. Redescription, ontogeny and position of *Echinopsyllus normani*. *Cahiers de Biologie Marine* **44**: 153–169.
- Conroy-Dalton S. 2003b.** Systematics and phylogeny of the Ancorabolidae (Copepoda: Harpacticoida). III. Description of two new species of *Ceratonotus* Sars and *Dendropsyllus*, new genus. *Journal of Crustacean Biology* **23**: 69–93.
- Conroy-Dalton S, Huys R. 2000.** Systematics and phylogeny of the Ancorabolidae (Copepoda: Harpacticoida). I. The *Ancorabulus*-lineage, with the description of three new genera. *Cahiers de Biologie Marine* **41**: 343–397.
- Drzycimski I. 1967.** Zwei neue Harpacticoida (Copepoda) aus dem westnorwegischen Küstengebiet. *Sarsia*. **30**: 75–82.
- George KH. 1998.** *Polyascophorus*, a new genus of Ancorabolidae (Crustacea, Copepoda), including the description of two new species and the re-allocation of *Ceratonotus gorbunovi*. *Vie et Milieu* **48**: 141–155.
- George KH. 2001.** First record of the 'genus' *Ancorabulus* Norman, 1903 from the Southern Hemisphere, including analyses of copepodid development (Crustacea, Copepoda, Harpacticoida, Ancorabolidae). *Senckenbergiana Biologica* **81**: 23–36.
- George KH. 2006a.** New Ancorabolinae Sars, 1909 (Copepoda: Harpacticoida: Ancorabolidae) of the Atlantic Ocean. Description of *Pseudechinopsyllus sindemarkae* gen. et sp. nov. and *Dorsiceratus ursulae* sp. nov. from the Great Meteor Seamount, and redescription of *D. octocornis* Drzycimski, 1967, and *D. triarticulatus* Coull, 1973. *Meiofauna Marina* **15**: 123–156.
- George KH. 2006b.** New Ancorabolinae Sars, 1909 (Copepoda: Harpacticoida: Ancorabolidae) of the Atlantic and the Pacific Ocean. The taxa *Ceratonotus* Sars, and *Dendropsyllus* Conroy-Dalton. *Meiofauna Marina* **15**: 87–122.
- George KH. 2006c.** Ancorabolinae Sars (Copepoda: Harpacticoida: Ancorabolidae) of the deep Atlantic Ocean. *Ancorabolina chimaera* gen. et sp. nov. including remarks to ancorabolid phylogeny and to the evolution of the first natatorial leg in comparison with Laophontoidea. T. Scott. *Meiofauna Marina* **15**: 157–176.
- George KH, Schminke HK. 1998.** First records of the genus *Ceratonotus* G. O. Sars, 1909 (Copepoda, Ancorabolidae) from Southern Hemisphere, with the description of two new species. *Crustaceana* **71**: 801–817.
- Henning W. 1982.** *Phylogenetische Systematik*. Berlin: Paul Parey Verlag.
- Huys R, Boxshall GA. 1991.** *Copepod evolution*. London: The Ray Society.
- Lang K. 1944.** *Monographie der Harpacticiden (vorläufige Mitteilungen)*. Uppsala: Almqvist & Wiksells Boktryckeri AB.
- Lang K. 1948.** *Monographie der Harpacticiden VOL I II*. Lund: Håkan Ohlsson.
- Netto SA, Gallucci F, Fonseca GFC. 2005.** Meiofauna communities of continental slope and deep-sea sites off SE Brazil. *Deep-Sea Research I* **52**: 845–859.
- Norman AM. 1903.** Notes on the natural history of East Finmark. I. *Annals and Magazine of Natural History* **7**: 1–32.
- Sars GO. 1903.** An account of the Crustacea of Norway with short descriptions and figures of all the species. *Copepoda Harpacticoida*. **5**: 1–28, pls 1–16.
- Sars GO. 1909.** Copepoda Harpacticoida. Parts XXVII & XXVIII. Cletodidae (concluded), Ancorabolidae, Cyliindropsyllidae, Tachidiidae (part). *An Account of the Crustacea of*

Norway, with short descriptions and figures of all the species
5: 303–336, pls. 209–224.

Schminke HK. 1976. The ubiquitous telson and the deceptive furca. *Crustaceana* **30:** 292–300.

Soares-Gomes A, Abreu CMRC, Absher TM, Figueiredo AG. 1999. Abiotic features and the abundance of macrozoobenthos of continental margin sediments of East Brazil. *Marine Ecology Progress Series* **127:** 113–119.

APPENDIX

Data matrix showing characters 1–46 (0 = plesiomorphic state; 1 = apomorphic state; ? = unknown state)

Taxon/ character	<i>Echinopsyllus</i> <i>normani</i>	<i>Echinopsyllus</i> <i>nogueirae</i>	<i>Echinopsyllus</i> <i>grohmannae</i>	<i>Echinopsyllus</i> <i>brasiliensis</i>	<i>Pseudechinopsyllus</i> <i>sindemarkae</i>	<i>Ceratonotus</i> -group
1	1	1	1	1	0	0
2	1	1	1	1	0	0
3	1	1	1	1	0	0
4	1	1	1	1	0	0
5	1	1	1	1	0	0
6	1	1	1	1	0	0
7	1	1	1	1	0	0
8	1	1	1	1	0	0
9	1	0	0	0	0	0
10	1	0	0	0	0	0
11	1	0	0	0	0	0
12	0	1	1	1	0	0
13	0	1	1	1	0	0
14	0	1	1	1	0	0
15	0	1	1	1	0	0
16	0	1	1	1	0	0
17	0	1	1	1	0	0
18	0	1	1	?	0	0
19	0	1	1	?	0	0
20	0	1	1	?	0	0
21	0	1	1	?	0	0
22	0	0	0	1	0	0
23	0	1	0	0	0	0
24	0	1	0	0	0	0
25	0	1	0	0	0	0
26	0	1	0	0	0	0
27	0	1	0	0	0	0
28	0	0	1	1	0	0
29	1	1	1	1	1	0
30	1	1	1	1	1	0
31	1	1	1	1	1	0
32	1	1	1	1	1	0
33	1	1	1	1	1	0
34	1	1	1	1	1	0
35	1	1	1	1	1	0
36	1	1	1	1	1	0
37	1	1	1	1	1	0
38	0	0	0	0	1	0
39	0	0	0	0	1	0
40	0	0	0	0	1	0
41	1	0	1	1	1	1
42	0	0	1	1	1	1
43	1	1	0	1	0	0
44	1	1	1	0	1	0
45	1	0	1	0	1	0
46	1	1	0	0	0	0

CAPÍTULO III

NEW INSIGHTS ON THE EVOLUTIONARY HISTORY OF ANCORABOLIDAE (COPEPODA, HARPACTICOIDA)

Introduction

Harpacticoid copepods extend their distribution into deep-sea environments where they have been shown to have morphological adaptations (Montagna, 1982), increased abundance compared to macrobenthos (Thistle, 2001), and high diversity (Coull, 1972; Thistle, 1978).

According to Noodt (1971), morphological differences in harpacticoids may indicate distinct habitat preferences. Por (1964) observed that the fauna in the Levantine bathyal showed extreme adaptations to life in the deep-sea muds and Montagna (1982) listed several morphological changes associated with increased depth, e.g., decreased body length, and elongation of both the caudal rami and the basis of the swimming legs. “An animal would gain a "spider effect", with increased surface area it would be able to browse the very surface of the bottom” (Montagna, 1982: p. 41).

The small taxon Ancorabolidae has grown considerably since Lang's (1948) revision of the family, and the number of species has almost quadrupled. Recently, new ancorabolid taxa were described revealing an unexpectedly wide distribution in both the Northern and Southern hemispheres (Conroy-Dalton and Huys, 2000) and several attempts have been made to elucidate systematic questions within this taxon (George, 1998a,b; George and Schminke, 1998; Conroy-Dalton and Huys, 2000; Conroy-Dalton, 2001; George, 2001; George, 2006a, b, c).

An evaluation of Ancorabolidae bathymetric and latitudinal distribution pattern suggests that it is constrained by temperature and clearly related to this taxon morphological variation. For purposes of this paper, we analyzed of the evolutionary history of Ancorabolidae using the methods of phylogenetic systematics. Following George (2006c), we

agree that the family Laophontidae, the majority of which inhabit the intertidal zone or shallow subtidal localities (Lee & Huys, 1999), is the ancestral group of the members of Ancorabolidae that range from the littoral to abyssal depths. Starting from these assumptions, we will explore the hypothesis that the Ancorabolidae phylogeny reflects the tendency to occupy deeper areas along their evolutionary radiation into the deep sea.

Material and Methods

We utilized records of distribution of Ancorabolidae available in the literature. Data for each site temperature and sampling depth were also gathered from the literature. When the temperature was not available, we used the present temperature data from the NOAA website (<http://www.nodc.noaa.gov>). The phylogenetic software package PAUP 4b.10 was used to analyze phylogenetic relationships within Ancorabolidae. Characters used in this analysis and their states are listed at Appendix.

The present paper compares deep sea faunas to those of shallow water. Thus, it is important to define the upper limit of the deep sea. According to Gage & Tyler (1991), we recognize this boundary at 200 m.

Results & Discussion

The systematics of Ancorabolidae has become of increasing interest in the past decade, thanks to several recent findings, primarily in the Atlantic deep sea (Senckenberg, 2008).

Table 1 presents a list of all species so far recorded in the Ancorabolidae, including data on geographic, bathymetric and temperature distribution. The group occurs worldwide, ranging from the littoral to abyssal depths, which allows us to follow its morphological trends along its evolutionary history. According to the literature (Lang, 1948; Hicks and Coull, 1983; Huys and Boxshall, 1991), this family inhabits mainly deep-sea muddy bottoms. However, George (1998a, b) demonstrated that members of this group can be found in several littoral and sublittoral habitats, including muddy as well as sandy substrates.

Comparison of the corresponding depths reveals that the taxa tend to be present in shallow water in high latitudes; however, in low latitudes they are only known from deep water. In high latitudes, the shallow waters have similar environmental temperatures as the deep sea elsewhere (Table 2). Latitudinal gradients in taxonomic diversity are of particular interest, because they are complex phenomena that have almost certainly arisen over long periods of time (Ricklefs, 1987). Their nature and form may yield important clues as to evolutionary processes in high-latitude and Polar Regions (Crame, 1999).

The physical similarities (such as stability and temperature) of the shelf and upper slope in high latitudes and the deep sea worldwide may provide explanations for the invasion of deep-water species. It seems that the decisive factor in the establishment of the bathyal fauna is the more or less constant temperature at these depths, rather than the absolute temperatures (Por, 1964). Sanders & Hessler (1969) suggested that the great stability of the physical environment has permitted extreme resource specialization among potentially competing species, to the extent that competition was alleviated and high diversity could be maintained.

Table 1. Distribution records for species of Ancorabolidae. n.a. = not available

Species	Reference	Locality	Depth(m)	T (°C)
<i>Algeniella boitani</i>	Cottarelli & Baldari, 1987	Macquarie Island, South Pacific Ocean	n.a.	n.a.
<i>Algeniella laurenceae</i>	Bodiu & Colonnines, 1988	Crozet Islands	<10	n.a.
<i>Ancorabolina chimara</i>	George, 2006a	Angola Basin, South Atlantic	544.7	2.50
		Fanaifjord, Norway	100	7.
	Drzycimski, 1969	Husnesfjord, Norway	65	7.0
<i>Ancorabolus confusus</i>		Raunefjord, Norway	145	7.0
	Conroy-Dalton and Huys, 2000	Frierfjord/Langesundfjord, Norway	99	7.
		Gullmarfjord, Sweden	60	7.0
		Norwegian coast	29-55	5.0
<i>Ancorabolus hendrickxi</i>	Gómez and Conroy-Dalton, 2002	Northwestern Mexico	1970-1985	2.3
<i>Ancorabolus ibvae</i> (copepodite)	George, 2001	Southwestern Paso Ancho, Magellan Straits, Chile	440-550	4.5
		Norwegian coast	29-55	7.0
<i>Ancorabolus inermis</i>	Conroy-Dalton and Huys, 2000	Frierfjord/Langesundfjord, Norway	99	1.0
		Gullmarfjord, Sweden	60	7.
<i>Ancorabolus mirabilis</i>	Norman, 1911	Off mouth of River Tyne, England	72	8.0
	Sars, 1909	Little Cumbrae island, Scotland	36.6	6.0
	Lang, 1948	Norwegian coast	29-55	5.0
<i>Ancorabolus</i> sp. indet.	Por, 1965	Gullmarfjord, Sweden	30-70	7.
		Maseskar, Sweden	145	7.0
		Kosterfjord, Skagerak, Norway	72	7.
		North Koster, Skagerak, Norway	215	6.0
	Wells, 1965	Loch Nevis, Scotland	101	6.0
	Moore <i>et al.</i> , 1987	Southwest of Shetland Isles, Scotland	115	6.0
	Sars, 1909	Trondheim Fjord, Norway	22-55	5.0
	Norman, 1911	East Finnmark, Norway	12-30	8.0
<i>Arthropysyllus serratus</i>	Kunz, 1935	Little Cumbrae island, Scotland	36.6	7.0
	Chislenko, 1967	Kiel Bay, Germany	n.a.	n.a.
	Becker, 1970	White Sea, Russia	n.a.	n.a.
	Arlt, 1983	Kiel Bay, Germany	18-24	7.0
	Conroy-Dalton and Huys, 2000	Baltic Sea	45	8.0
	Conroy-Dalton, 2001	Frierfjord/Langesundfjord, Norway	99	7.
<i>Arthricornua anendopodia</i>	Conroy-Dalton and Huys, 2000	San Diego Trough, North Pacific	1220	3.6
<i>Breviconia australis</i>	Conroy-Dalton and Huys, 2000	Beagle Channel, Chile	100	8.0
<i>Breviconia echinata</i>	Conroy-Dalton and Huys, 2000	Antarctica, Australian Territory	82	12.0

Table 1. Distribution records for species of Ancorabolidae. n.a. = not available (continuation)

Species	Reference	Locality	Depth(m)	T (°C)
<i>Ceratonotus coineaui</i>	Soyer, 1964	Eastern Mediterranean Sea	390	14.5
<i>Ceratonotus concavus</i>	Conroy-Dalton, 2003a	Eastern Mediterranean Sea	1416	12.8
<i>Ceratonotus magellanicus</i>	George and Schminke, 1998	Northern Straits of Magellan, Chile	200	8.0
<i>Ceratonotus pectinatus</i>	Conroy-Dalton, 2003a	South coast of Norway	99	8.0
<i>Ceratonotus steiningeri</i>	George, 2006b	Flekkerø, Norway; Sweden	40-60	8.0
<i>Ceratonotus tauroides</i>	George, 2006b	Angola Basin, South Atlantic	5389-5390	3.0
<i>Ceratonotus thistlei</i>	Conroy-Dalton, 2003b	Arctic Laptev Sea	3429	0.7
<i>Ceratonotus vareschii</i>	George, 2006b	San Diego Trough, North Pacific	1220	3.6
<i>Dendropsyllus antarcticus</i>	George & Schminke, 1998	Angola Basin, South Atlantic	5389	3.0
<i>Dendropsyllus magellanicus</i>	George, 2006b	Eastern Weddell Sea, Antarctica	502	8.0
<i>Dendropsyllus thomasi</i>	Conroy-Dalton, 2003b	Chilean Pacific continental slope off Chiloé Island	296	5.0
<i>Dorsiceratus octocornis</i>	Drzyckiński, 1967	San Diego Trough, North Pacific	1220	3.0
<i>Dorsiceratus triarticulatus</i>	Coull, 1973	Korsfjord, Norway	680	7.
<i>Echinocletodes armatus</i>	T. Scott, 1902	North Carolina, USA, North Atlantic	500	13.0
<i>Echinocletodes bodini</i>	Dinet, 1974	Faro Canal, North Atlantic	n.a.	n.a.
<i>Echinocletodes wahvi</i>	Dinet, 1974	Angola Basin, South Atlantic	1440	4.0
<i>Echinopsyllus normani</i>	Sars, 1909	Walvis Ridge	1198	4.0
	Lang, 1936, 1948	Farsund and Korshaven, Norway	37	9.0
	Wells, 1965	Gullmarfjord, Sweden	30-110	7.0
	Conroy-Dalton, 2003a	Fladen Bank, Scotland	146	7.
	Present study	Frierfjord/Langesundfjord, Norway	99	8.0
<i>Echinopsyllus brasiliensis</i>	Present study	Campos Basin, South Atlantic	750	9.4
<i>Echinopsyllus nogueirae</i>	Present study	Campos Basin, South Atlantic	1050	4.0
<i>Echinopsyllus grohmannae</i>	Present study	Campos Basin, South Atlantic	1050	4.0
<i>Echinopsyllus</i> sp.	Coull, 1973	North Carolina, USA, North Atlantic	3000	1.6
<i>Juxtaramia polaris</i>	Conroy-Dalton & Huys, 2000	Varanger Fjord, Norway	n.a.	n.a.
<i>Laophontodes armatus</i>	Lang, 1936	Bermuda, Falklands	22	9-11
<i>Laophontodes bicornis</i>	T. Scott & A. Scott, 1896	Europe and North Africa	20-60	13
<i>Laophontodes echinatus</i>	Brady, 1918		n.a.	n.a.
<i>Laophontodes gracilipes</i>	Lang, 1936	Gullmar Fjord	50-100	10
<i>Laophontodes hedgethi</i>	Lang, 1965	California, USA, North Pacific	n.a.	n.a.
<i>Laophontodes hamatus</i>	Lang, 1948	Norway	40	9
<i>Laophontodes latissimus</i>	Brady, 1918		n.a.	n.a.
<i>Laophontodes antarcticus</i>	Brady, 1918		n.a.	n.a.
<i>Laophontodes macclintocki</i>	Schizas & Shirley, 1994	Antarctic Sea	27	-1,6

Table 1. Distribution records for species of Ancorabolidae. n.a. = not available (continuation)

Species	Reference	Locality	Depth(m)	T (OC)
<i>Laophontodes macropodia</i>	Gee & Fleeget, 1986	Antarctic Sea	15	0
<i>Laophontodes mourois</i>	Arroyo <i>et al.</i> , 2003	Island of Mouro, Cantabrian Sea	12.1	15
<i>Laophontodes ornatus</i>	Krishnaswamy, 1957	India	n.a.	n.a.
<i>Laophontodes propinquus</i>	Brady, 1910	?	n.a.	n.a.
<i>Laophontodes psammophilus</i>	Soyer, 1975	Kerguelen	n.a.	n.a.
<i>Laophontodes spongiosus</i>	Schizas & Shirley, 1994	Antarctic Sea	27	-1,6
<i>Laophontodes typticus</i>	T. Scott, 1894	Northern Europe	30	11
<i>Laophontodes whitsoni</i>	T. Scott, 1912	Europe	40	9
<i>Lobopleura anbiducti</i>	Conroy-Dalton, 2004	Isle of Iona, Scotland	Sandy beach	8
<i>Lobopleura expansa</i>	(Sars, 1908)	Norway	n.a.	n.a.
<i>Patagoniella verwoorri</i>	Pallares, 1968	Santa Cruz, Argentina	0,2	8
<i>Paralaophontodes echinatus</i>	Willey, 1930; Fiers, 1986	Yucatan, Mexico	3	20
<i>Paralaophontodes elegans</i>	Baldari & Cottarelli, 1986	Philippines	<10	8
<i>Paralaophontodes exopoditus</i>	Mielke, 1981	Santa Cruz, Argentina	<10	9
<i>Paralaophontodes robustus</i>	Bozic, 1964	Marseilles, France	n.a.	n.a.
<i>Polyascopephorus marinezii</i>	George, 1998b	Weddell Sea, Antarctica	286-1016	1.5-1.2
<i>Polyascopephorus gorbunovi</i>	Smitnov, 1946		n.a.	n.a.
<i>Probosciphontodes ptenopostica</i>	Fiers, 1988	Papua, New Guinea (tidepool)	Coral and sand from shallow tidal pools	23
<i>Probosciphontodes stellata</i>	Fiers, 1988	Comoro Island, Grand Comoro	14	20
<i>Pseudoechinopsyllus sindemarkae</i>	George, 2006c	Great Meteor Seamount, southern North Atlantic	403-597	7.0
<i>Tapholaophontodes remous</i>	Cottarelli & Baldari, 1987	Macquarie Islands, South Pacific	<10	=2
<i>Tapholaophontodes rollandi</i>	Soyer, 1975	Crozet Islands	<10	=2
<i>Touphopleura schminkei</i>	George, 1998a	Weddell Sea, Antarctica	211-241	1.0
<i>Uptonix vereneae</i>	Conroy-Dalton and Huys, 2000	Juan de Fuca Ridge, northeastern Pacific	2417	1.8

Table 2. Depth distribution of Ancorabolidae genera arranged according to phylogenetic results

code	Genera	Intervals (depths in meters)												
		<10 m	10-100 m	100-200 m	200-300 m	300-500 m	500-750 m	750-1100 m	1100-1500 m	1500-2500 m				
(1)	<i>Tapholaophontodes</i>	X												
(2)	<i>Algesiella</i>	X												
(3)	<i>Patagoniella</i>	X												
(4)	<i>Lobopleura</i>	X												
(5)	<i>Probosciphontodes</i>	X												
(6)	<i>Laophontodes</i>		X											
(7)	<i>Paralaophontodes</i>	X												
(8)	<i>Ancorabolina</i>													X
(9)	<i>Arthropstylus</i>		X											
(10)	<i>Breviconia</i>		X											
(12)	<i>Uptonix</i>													X
(13)	<i>Juxtaramia</i>	X								X				
(14)	<i>Ancorabolus</i>		X	X	X									
(15)	<i>Touphapleura</i>				X									
(16)	<i>Dorsiceratus</i>					X	X							
(17)	<i>Polyascophorus</i>				X					X				
(18)	<i>Ceratnotus</i>		X	X		X						X	X	X
(19)	<i>Arthuricornia</i>												X	X
(20)	<i>Echinocletodes</i>												X	X
(21)	<i>Pseudoechinopsyllus</i>					X				X				
(22)	<i>Echinopsyllus</i>		X	X						X	X			

This is not to say that all or even most incursions into the deep sea must have come from shallow regions of similar climate. Adaptation to low rates of food supply (Gage & Tyler 1991) by means of appropriate physiology, morphology, behavior, and population dynamics may be equally important. Similarly, predisposition to similar sediment types must play a part. The boundary of the deep sea is long, and many factors must influence what organisms can cross it (Hessler & Thistle, 1975).

Thistle (1973) hypothesized the probable ascendance of the deep-sea fauna from the Antarctic in the period of increasing cold, as early as the Late Cretaceous period. This process was promoted by glaciation in the Antarctic Ocean, and its gradual isostasis dipping together with the shelf. The generally higher degree of eurybathy among Antarctic invertebrates was attributed to glacial–interglacial cycles of shelf ice advance and retreat, which periodically eliminated shelf faunas, pushing species into deeper water or causing their extinction (Brandt *et al.*, 2007).

The colonization of the abyssal zone by animals has extended over a very long geological time. The Recent deep-sea fauna contains species that immigrated into the abyssal zone at different periods (Zenkevitch & Birstein, 1960). It is unknown to what extent species have migrated up and down the Antarctic continental shelf and slope following ice extensions and retreats during glacial maxima and minima. As a potential consequence of past climate changes, eurybathy can be observed within many taxa today (Brey *et al.*, 1996) as observed for the ancorabolids that are found at all depths.

In general, the meiofaunal community composition in the central deep Weddell Sea is highly comparable to similar deep-sea areas elsewhere in the world, at both higher taxonomic and the generic levels (Sebastian *et al.*, 2007; Willen & Schulz, 2007). The mechanisms suggested for this broad geographic similarity of meiofauna (nematodes in particular) include

(1) vertical transport of sediments down the shelf to greater depths and (2) accompanying horizontal movement by bottom currents (Sebastian *et al.*, 2007). The Weddell Sea feeds the newly formed cold deep water, the so-called Antarctic Bottom Water, into the Antarctic Circumpolar Current, from where it spreads as part of the global thermohaline circulation into the basins of all three world oceans. The more-or-less isothermal water column of the Weddell Sea and other Southern Ocean areas provides a perfect conduit for the migration of shallow-water species into the deeper waters (Brandt *et al.* 2007). Because of a lack of planktonic development stages, dispersal of most harpacticoids depends on suspension and transport by current flow (Baguley *et al.*, 2006).

Combining our knowledge of the phylogeny of the Ancorabolidae (Figure 1) with its present distribution (Figure 2) we attempt to provide sufficient data to illustrate their evolutionary history. The data analysis clearly indicates that Ancorabolidae evolved in shallow waters, specifically in subantarctic areas and that the subfamily Ancorabolinae originated in deep areas.

The more primitive taxa of Ancorabolidae, *Tapholaophontodes*, *Algeniella* and *Patagoniella*, are found exclusively near the polar zones bounded by the Antarctic Circumpolar Current (ACC).

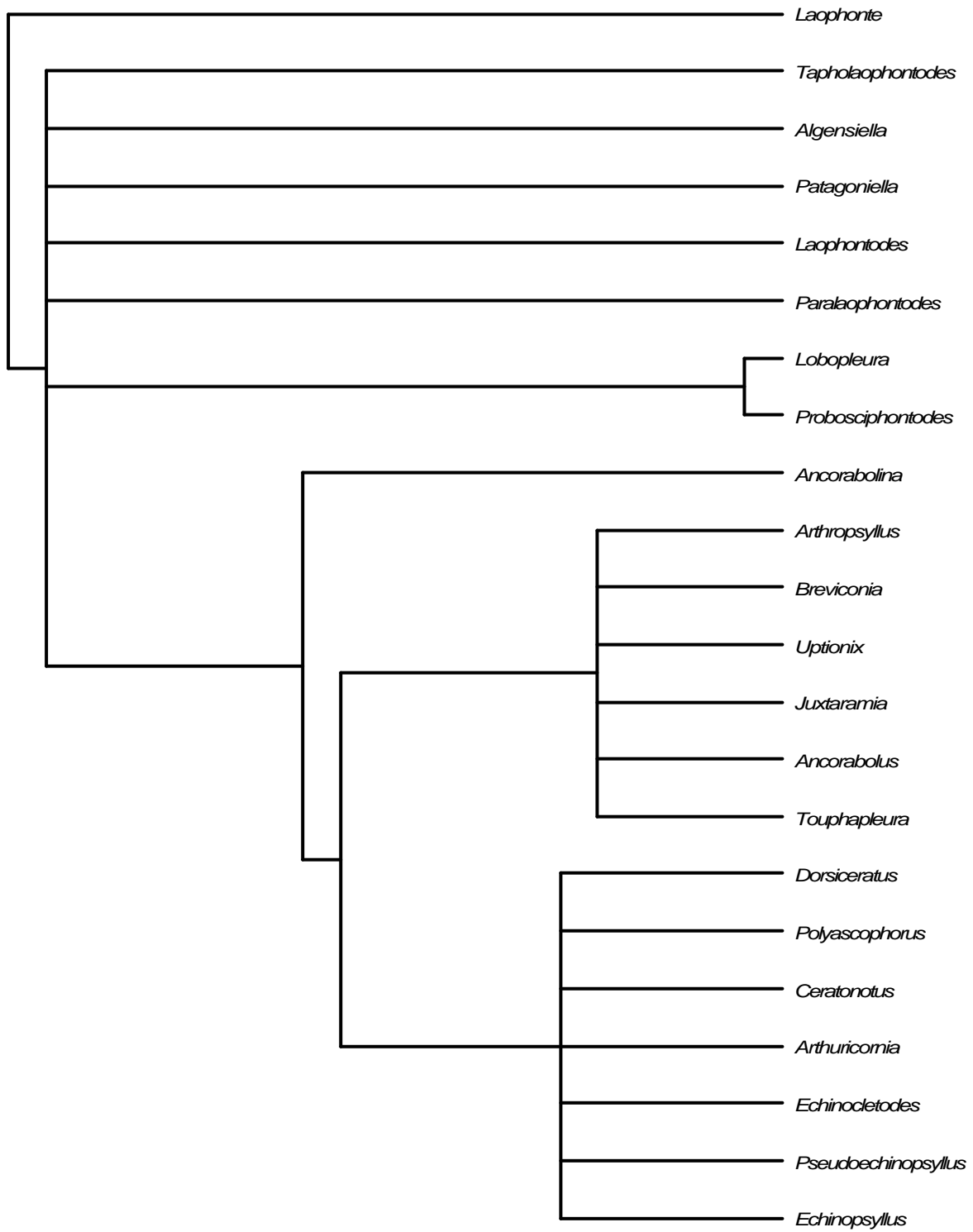


Figure 1. Ancorabolidae phylogenetic relationships

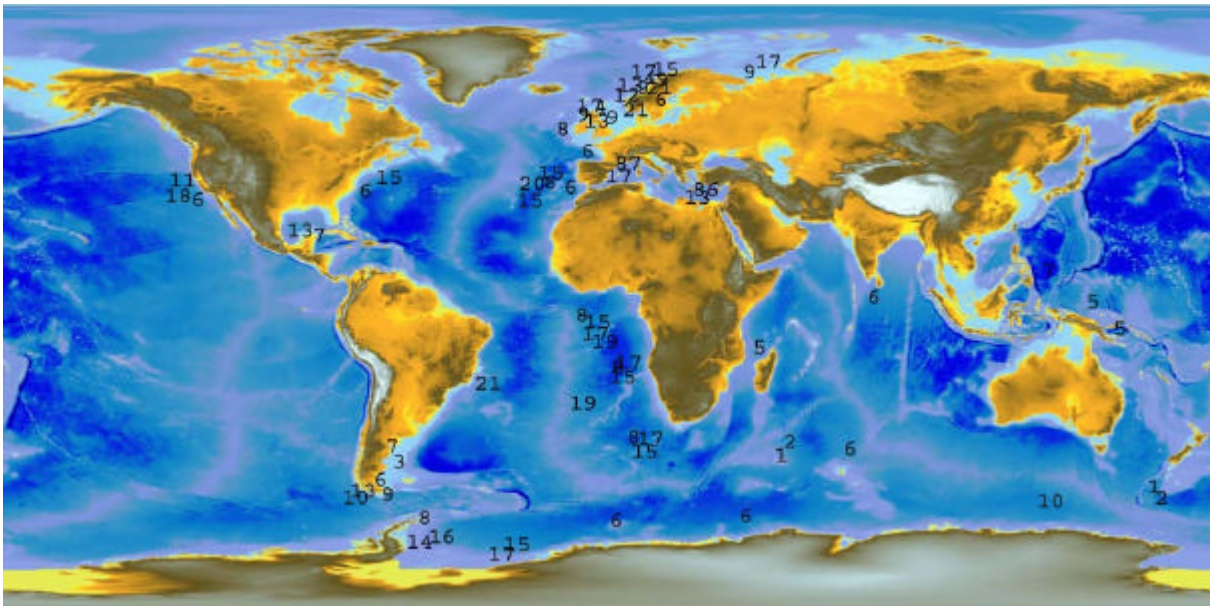


Figure 2. World-wide distribution of genera of Ancorabolidae (numbers-codes according to Table 2)

On the other hand, the most highly specialized genera *Pseudoechinopsyllus* and *Echinopsyllus* are present throughout the Atlantic Ocean. The sub-family Laophontodinae is supposedly the most primitive of the family (George, 2006c), and the discovery of *Ancorabolina* (Angola Basin) evidenced the transition from Laophontodinae to Ancorabolinae. Species of ancorabolids have a widespread distribution in the shelf zones of the Antarctic Ocean, Argentina, Patagonia, and penetrate via deep waters into the South Atlantic Ocean, where they show a typically deep-sea distribution, inhabiting depths down to 6000 m. At higher latitudes, mainly, they seem to emerge onto continental shelves. Because of the relatively late separation of the South America and Antarctic continents and the short distance between them, it is expected that faunal exchanges between the two have been more extensive and longer-lasting than between the Antarctic and other southern continents (George & Schminke, 1999).

The ACC connects the Atlantic, Pacific and Indian Ocean basins, and as such serves as a principal pathway of exchange between these basins. The ACC was formed during the disintegration of the last Gondwanian fragments. The Drake Passage opened and the ACC became established, which led to a significant isolation of the Antarctic continent (Arntz, 1996). However, it is important to stress that the intensification of circumpolar circulation also promoted at least some dispersal between various Subantarctic and Antarctic sites. In all probability, the establishment of ACC occurred as late as the Late Miocene (some 10-112 m.y. ago) before an intense pattern of thermal zonation (in both horizontal and vertical senses) was established in the world ocean. This historical background may explain the adaptive radiation events observed in many benthic or benthopelagic taxa (Brandt et al. 2004). The key to evolutionary success in cold polar waters may not be so much the resistance to low temperatures, but the ability to exploit novel habitats and trophic regimes (Crame, 1999).

Biogeography is closely linked to biodiversity. It is concerned with the geographic distribution of species and taxa in our biosphere, tries to explain patterns of distribution, and can help to identify the origin of species on the basis of their phylogenetic relationships (Brandt *et al.*, 2004). Within the family Ancorabolidae, the morphology coincides to a certain degree with the bathymetric pattern: the copepods that are primarily found in shallow water (Laophontodinae) are most basal, and the copepods of the deep sea are more advanced (Ancorabolinae) (Figure 1; table 2).

The family Ancorabolidae was established by Sars (1909) to encompass four monotypic genera: *Ancorabolutus* Norman, 1903; *Arthropsyllus* Sars, 1909; *Ceratonotus* Sars, 1909; and *Echinopsyllus* Sars, 1909. In 1944, Lang introduced the subfamilies Ancorabolinae Sars, 1909 and Laophontodinae Lang, 1944. The Ancorabolinae present certain derived characters (basis of P1 transversely elongate; P1 not prehensile, enp reduced in size; exp3 of

P2-P4 with 2 outer spines only). The Laophontodinae are characterized by relatively primitive conditions (basis of P1 transversely not elongate; P1 prehensile, enp1 elongate (laophontid-like); exp3 of P2-P4 with 3 outer spines).

George (2006c) demonstrated a closer relationship of Laophontidae and Ancorabolidae, which appear to share some characters, in particular the first natatory. Lang (1948) supposed the Laophontodinae to be a more primitive ancorabolid subfamily, and the ancorabolid ancestor certainly possessed an elongate and “laophontid-like” P1. The P1 retained more or less its original shape in the Laophontodinae, modifying within the different modern genera and species (Figure 1). In Ancorabolinae the P1 basis began to enlarge (George, 2006c).

The P1 of *Ancorabolina chimaera* is of particular interest. It shows a transversely elongated basis (ancoraboline autapomorphy), with the endopod enlarged and prehensile, reminiscent of the Laophontodinae.

The variation of P1 morphology in the Ancorabolidae is striking, being expressed in the transverse elongation of the basis, exopod segmentation and the prehensile nature of the endopod. Lang (1948) defined “prehensility” as any leg or ramus that is modified for grasping. According to Conroy-Dalton & Huys (2000), this modification is a character complex involving any combination of secondary elongation of one or more segments, specialization of articulations and associated muscles transformation of armature elements. In Ancorabolidae there are obvious trends towards progressive elongation of the endopod and transverse expansion of the basis associated to phylogeny and exploitation of deeper areas (Figure 1). The elongation of the furca and the endopodites of the “spider-like animals” are also common in the Ancorabolinae, the sub-family with more representatives in great depths and muddy bottoms. Most deep-sea communities are reliant upon sinking organic material

particulate (POM) derived from surface-water production (Baguley *et al.*, 2006), epibenthic life in the deep sea may be associated with food as well as with the sedimentary environment.

According to Coull (1972), several of the harpacticoid species have distinct morphological adaptations for the deep-sea environment. The eye spot is missing, and the swimming legs are either spade-shaped for digging into the soft oozes (some *Cerviniidae*, *Metahuntemannia*), heavily spinulose for digging (*Paranannopus*, *Hemimesochra*), or elongated and finely setose for walking over the surface of this almost fluid mud (*Eurycletodes*, *Mesocletodes*, *Pontostratiostes*).

Montagna (1982) observed a bathymetric cline in four cerviniid species from the Beaufort Sea, Alaska, and attributed the distribution pattern to adaptations correlated with the sedimentary environment: the shelf species were adapted to burrowing into coarse sediments and had larger antennae than antennules. The deeper species were adapted to epibenthic habitats, with long caudal rami that prevent their bodies from sinking into the fine sediments. Recently, Gollner *et al.* (2008) found a new deep-sea species of Tegastidae with caudal rami that are three times longer than wide.

Ancorabolids have the endopod basis enlarged, which facilitates walking on the sediment. The furcal rami remained more or less long in the Laophontodinae and began to elongate further in the Ancorabolinae, suggesting an epibenthic life. These adaptations must be correlated with the sedimentary environment (deeper sediments with little or no sand) and also to the scarcity of food in the deep sea.

Food is thought to arrive as a constant "rain of detrital particles" (Menzies *et al.* 1973) or carcasses; in either case, food is assumed to be evenly dispersed (Dayton & Hessler, 1972). Hinga *et al.* (1979) found that little or no organic matter is incorporated into deep-sea sediments, and that food is consumed at the sea-floor surface. Thus, the epibenthic lifestyle in

the deep sea confers an advantage in gathering the sparse food distributed on the sediment surface.

According to Montagna (1982), the advantages of a surface dweller under food limitation might also explain the observation by Jumars & Fauchald (1977) that the proportion of polychaete burrowers probably decreases in the deep sea. They predicted that sessile species in food-limiting environments would possess elongated or extensible feeding appendages, along a depth gradient. Harpacticoids are mobile, thus, the elongation of appendages is a response to a browsing existence above the sediment surface.

Conclusions

The observations on the latitudinal, depth and temperature-range records of ancorabolids evidenced a clear distributional trend: the shallow- and deep-water records derive from high-latitude localities, and records from lower latitudes come only from deep waters. This pattern enabled us to hypothesize that the latitudinal depth-range distribution of ancorabolid species may be controlled/restrained by temperature. The basal phylogenetic position of the subfamily Laophontodinae suggests that the Ancorabolidae was originally a family from shallow waters and cold continental shelves from subantarctic waters that radiated into the deep sea. This evolutionary radiation is clearly evidenced by their morphological variations.

References

- Arlt, G. 1983. Taxonomy and ecology of some Harpacticoida (Crustacea, Copepoda) in the Baltic Sea and Kattegat. *Zoologische Jahrbucher fur Systematik* **110**: 46-48, 80-81.
- Arntz, W.E. 1996. Introduction. *Berichte zur Polarforschung* **190**: 10-15.
- Arroyo, N.L.; George, K.H.; Benito, J. & Moldonado, M. 2003. A new species of Ancorabolidae (Copepoda, Harpacticoida) from the northern coast of Spain: *Laophontes mourois* sp. n. *Hydrobiologia* **498**: 169-176.
- Baguley, J.G.; Montagna, P.A.; Lee, W.; Hyde, L. J. & Rowe, G. T. 2006. Spatial and bathymetric trends in Harpacticoida (Copepoda) community structure in the Northern Gulf of Mexico deep-sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **330**: 327–341.
- Baldari, F. & V. Cottarelli. 1986. A new species of the genus *Paralaophontodes* (Crustacea, Copepoda, Harpacticoida) from interstitial waters of Mindoro Island (The Philippines). *Publications of Seto marine biology Laboratory* **31**(3-6): 163-168.
- Becker, K.H. 1970. Beitrag zur Kenntnis der Copepoda Harpacticoida sublittoraler Weichböden in der Kieler Bucht. *Kieler Meeresforschungen* **28**: 56-73.
- Bodiou, J.Y. & Colomines, J.C. 1988. Harpacticoïdes (Copépodes) des îles Crozetl' II. Description d'une espèce nouvelle du genre *Tapholaophontodes* Soyer, 1974. *Crustaceana* **55**: 104-110.
- Bozic, B. 1964. Copépodes Harpacticoïdes et Cyclopoïdes de la Réunion. II. Plage St. Pierre. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris* **36**(4):481-499.
- Brady, G.S. 1910. Die marinen Copepoden der Deutschen Südpolar Expedition 1901-1903. I. Ueber die Copepoden der Stämme Harpacticoida, Cyclopoida, Notodelphyoida und Caligoida. *Deutsche Südpolar-Expedition 1901-1903* **11**: 497-594.
- Brady, G.S. 1918. Copepoda. Scientific Reports. *Australasian Antarctic Expedition: 1911-1914 (C)* **5**: 1-48.
- Brandt, A., De Broyer, C., Gooday, A. J., Hilbig, B. & Thomson, M. R. A. 2004. Introduction to ANDEEP (ANtarctic benthic DEEP-sea biodiversity: colonization history and recent community patterns)—tribute to Howard L. Sanders. *Deep-Sea Research II* **51**: 1457–1465.
- Brandt, A.; De Broyer, C.; De Mesel, I.; Ellingsen, K.E.; Gooday, A.J., Hilbig, B.; Linse, K.; Thomson, M.R.A. & Tyler, P. A. 2007. The biodiversity of the deep Southern Ocean benthos. *Philosophical Transactions of Royal Society B* **362**: 39–66.
- Brey, T., Dahm, C., Gorny, M., Klages, M., Stiller, M. & Arntz, W.E 1996 Do Antarctic benthic invertebrates show an extended level of eurybathy? *Antarctic Science* **8**: 3–6.

- Chislenko, L.L. 1967. Copepoda Harpacticoida of the Karelian coast of the White Sea. Garpaktitsidy (Copepoda Harpacticoida) Karelskogo poberezh'ya Belogo morya. In: *Gidrobiol. Issled. na Karel'skom poberezh'e Belogo morya. Issledovaniya Fauny Morei* 7(15): 48-196.
- Conroy-Dalton, S. 2001. Systematics and phylogeny of the Ancorabolidae (Copepoda: Harpacticoida). II. Polyphyly of *Polyascopephorus* and description of *Arthuricornua*, new genus. *Journal of Crustacean Biology* 21: 170-191.
- Conroy-Dalton S. 2003a. Systematics and phylogeny of the Ancorabolidae (Copepoda: Harpacticoida). IV. Redescription, ontogeny and position of *Echinopsyllus normani*. *Cahiers de Biologie Marine* 44: 153-169.
- Conroy-Dalton S. 2003b. Systematics and phylogeny of the Ancorabolidae (Copepoda: Harpacticoida). III. Description of two new species of *Ceratonotus* Sars and *Dendropsyllus*, new genus. *Journal of Crustacean Biology* 23: 69-93.
- Conroy-Dalton S. 2004. Systematics and phylogeny of the Ancorabolidae (Copepoda: Harpacticoida). V. Description of *Lobopleura*, new genus, with notes on *Probosciphontodes*. *Journal of Crustacean Biology* 24: 17-36.
- Conroy-Dalton, S. & Huys, R. 2000. Systematics and phylogeny of the Ancorabolidae (Copepoda: Harpacticoida). I. The *Ancorabolus*-lineage, with the description of three new genera. *Cahiers de Biologie Marine* 41: 343-397.
- Coull, B. C., 1972. Species diversity and faunal affinities of meiobenthic Copepoda in the deep sea. *Marine Biology* 14: 48-51.
- Coull, B. C., 1973. Meiobenthic Harpacticoida (Crustacea, Copepoda) from deep sea off North Carolina. IV. The families Cletodidae T. Scott and Ancorabolidae Sars. *Transactions of the American Microscopical Society* 92: 604-629.
- Cotarelli, V. & Baldari, F. 1987. Interstitial Ancorabolidae (Copepoda, Harpacticoida) from Macquarie Island: *Tapholaophontodes remotus* n. sp. and *Algeniella boitanii* n. gen. n. sp. *Crustaceana* 53: 67-77.
- Crame, J.A. 1999. An evolutionary perspective on marine faunal connections between southernmost South America and Antarctica. *Scientia Marina* 63(Suppl. 1): 1-14.
- Dayton, P.K. & Hessler, R.R., 1972. Role of biological disturbance in maintaining diversity in the deep sea. *Deep-Sea Research* 19: 199-208.
- Dinet, A. 1974. *Espèces nouvelles de Copépodes Harpacticoides (Crustacea) des sédiments profonds de la dorsale de Walvis. Archives de Zoologie Expérimentale et Générale* 115(4): 549-577.
- Drzycimski, I. 1967. Zwei neue Harpacticoida (Copepoda) aus dem westnorwegischen Küstengebiet. *Sarsia* 30 : 75-82.

- Drzycimski, I. 1969. Harpactoida (Copepoda) of sea waters in Bergen region (west coast of Norway) and their ecology. Harpacticoida (Copepoda) wod morskich okolic Bergen (zachodnie wybrzeze Norwegii) i ich ekologia. *Wyzsza Szkola Rolnicza v Szczecinie* **17**: 1-72.
- Fiers, F. 1986. A new record and redescription of *Paralaophontodes echinata* (Willey) (Copepoda, Harpacticoida, Ancorabolidae). *Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique* **116**(2):137-144.
- Fiers, F. 1988. Probosciphontodes n. gen., a new genus of the family Ancorabolidae, with the description of two new species (Copepoda, Harpacticoida). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie* **58**:75-83.
- Gage, J. D. & P. A. Tyler, 1991. *Deep-Sea Biology*. Cambridge University Press, Cambridge: 504 pp.
- Gee, J.M. & J.W. Fleeger. 1986. Two new species of harpacticoid copepod from the South Orkney Islands, Antarctica, and a redescription of *Idyellopsis typica* Lang (Tisbidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, London **88**:143-165.
- George, K.H. 1998a. A new species of Ancorabolidae (Copepoda, Harpacticoida) from the Beagle channel (Chile). *Hydrobiologia* **379**: 23-32.
- George, K.H. 1998b. *Polyascophorus*, a new genus of Ancorabolidae (Crustacea, Copepoda), including the description of two new species and the re-allocation of *Ceratonotus gorbunovi*. *Vie Milieu* **48**:141-155.
- George, K.H. 2001. First record of the "genus" *Ancorabolus* Norman, 1903 from the Southern Hemisphere, including analyses of copepodid development (Crustacea, Copepoda, Harpacticoida, Ancorabolidae). *Senckenbergiana biologica* **81**: 23-36.
- George, K.H. 2006a. New Ancorabolidae Sars, 1909 (Copepoda: Harpacticoida: Ancorabolidae) of the Atlantic and the Pacific Ocean. The taxa *Ceratonotus* Sars, and *Dendropsyllus* Conroy-Dalton. *Meiofauna Marina* **15**: 87-122.
- George, K.H. 2006b. New Ancorabolinae Sars, 1909 (Copepoda: Harpacticoida: Ancorabolidae) of the Atlantic Ocean. Description of *Pseudechinopsyllus sindemarkae* gen. et sp. nov. and *Dorsiceratus ursulae* sp. nov. from the Great Meteor Seamount, and redescription of *D. octocornis* Drzycimski, 1967, and *D. triarticulatus* Coull, 1973. *Meiofauna Marina* **15**: 123-156.
- George, K.H. 2006c. Ancorabolinae Sars (Copepoda: Harpacticoida: Ancorabolidae) of the deep Atlantic Ocean. *Ancorabolina chimaera* gen. et sp. nov. including remarks to ancorabolid phylogeny and to the evolution of the first natatorial leg in comparison with Laophontoidea T. Scott. *Meiofauna Marina* **15**: 157-176.

- George, K.H. & Schminke, H.K. 1998. First records of the genus *Ceratonotus* G. O. Sars, 1909 (Copepoda, Ancorabolidae) from the Southern Hemisphere, with the description of two new species. *Crustaceana* **71**: 801-817.
- George, K.H. & Schminke, H. K. 1999. Sublittoral Harpacticoida (Crustacea, Copepoda) from the Magellan Straits and the Beagle Channel (Chile). Preliminary results on abundances and generic diversity. *Scientia Marina* **63** (Supl. 1): 133-137.
- Gollner, S.; Ivanenko, V. N. & Martinez Arbizu, P. 2008. A new species of deep-sea Tegastidae (Crustacea: Copepoda: Harpacticoida) from 9°50'N on the East Pacific Rise, with remarks on its ecology. *Zootaxa* **1866**: 323–326.
- Gómez, S. & Conroy-Dalton S. 2002. Description of *Ancorabolus hendrickxi* sp. nov. (Copepoda: Harpacticoida: Ancorabolidae) from neotropics and notes on caudal ramus development within oligarthran harpacticoids. *Cahiers de Biologie Marine* **43**: 111-129.
- Hessler, R.R.& Thistle, D., 1975. On the place of origin of deepsea isopods. *Marine Biology* **32**: 155–165.
- Hicks, G.R.F.& Coull, B.C. 1983. The ecology of marine meiobenthic harpacticoid copepods. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* **21**: 67–175
- Hinga, K. R., Sieburth, J. McN., and Heath, G. R., 1979. The supply and use of organic material at the deep-sea floor. *Journal of Marine Research* **37**: 557-579.
- Huys, R. and Boxshall, G.A. 1991. *Copepod Evolution*. The Ray Society, London. 468 pp.
- Jumars P A & Fauchald K. 1977. Between-community contrasts in successful polychaete feeding strategies. (Coull B C, ed.) *Ecology of marine benthos*. p. 1-15. Columbia. SC: University of South Carolina Press.
- Krishnaswamy,S.1957. Studies on the Copepoda of Madras. *Thesis, University of Madras* Volume:1-168,figs.1-40.
- Kunz, H. 1935. Zur Ökologie der Copepoden Schleswig-Holsteins und der Kieler Bucht. *Schriften des Naturwissenschaftlichen Vereins für Schleswig-Holstein* **21**: 84-88
- Lang, K. 1936. Beiträge zur Kenntnis der Harpacticiden. 7. Die Familie Ancorabolidae Sars, nebst Beschreibung einer neuen *Laophontodes*. *Zoologischer Anzeiger* **115**: 152-146.
- Lang, K. 1944. *Monographie der Harpacticiden* (vorläufige Mitteilungen). Almqvist & Wiksells boktryckeri AB, Uppsala.
- Lang, K. 1948. *Monographie der Harpacticiden*. Ed. Nordiska Bokhandeln, Stockholm, 1682 pp.

- Lang, K. 1965. *Copepoda Harpacticoida from the Californian Pacific coast*. Kungliga Svenska Vetensk-Akademiens Handlingar, Fjarde Serien. Almquist & Wiksell, Stockholm, 560 pp.
- Lee, W. & Huys, R. 1999. *Bathylaophonte* gen. nov. from deep-sea hydrothermal vents and the polyphyly of *Paronychocamptus* (Copepoda:Harpacticoida). *Cahiers de Biologie Marine* **40**: 293-328.
- Mielke, W. 1981. Interstitielle Fauna von Galapagos. XXVIII. Laophontinae (Laophontidae), Ancorabolidae (Harpacticoida). *Mikrofauna Meeresbodens* **84**: 1-106.
- Menzies, R. J., George, R. Y. & Rowe, G.T. 1973. *Abyssal environment and ecology of the world oceans*. Wiley-Interscience, New York and London. 488 pp.
- Montagna, P. A. 1982. Morphological adaptation in the deep-sea benthic Harpacticoid Copepod family Cerviniidae. *Crustaceana* **42**(1): 37-43.
- Moore, C.G.; Murison, D.J.; Mohd Long, S. & Mills, D.J.L. 1987. The impact of oily discharges on the meiobenthos of the North Sea. *Philosophical Transactions of Royal Society B* **316**: 525-544.
- Noodt, W. 1971. Ecology of the Copepoda. *Smithsonian Contributions to Zoology* **76**: 97-102.
- Norman, A.M. 1911. Three species of harpacticoid copepods. *Transactions of Linnean Society of London* **11**: 137-143.
- Pallares, R.E. 1968. *Patagoniella*, nuevo género de la familia Ancorabolidae Sars, 1909 (Copepoda Harpacticoida). *Physis* **27**: 461-469.
- Por, F. D. 1964. A study of Levantine and Pontic Harpacticoida (Crustacea: Copepoda). *Zoologische verhandelungen, Leiden* **64**: 1-22.
- Por, F. D. 1965. Harpacticoida (Crustacea, Copepoda) from muddy bottoms near Bergen. *Sarsia* **21**: 1-16.
- Ricklefs, R.E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, **235**: 167-171.
- Sars, G. O. 1908. Copepoda Harpacticoida. Parts XXIII and XXIV. Laophontidae (continued). *An Account of the Crustacea of Norway, with short descriptions and figures of all the species* **5**: 257-276.
- Sars G.O. 1909. Copepoda Harpacticoida. Parts XXVII & XXVIII. Cletodidae (concluded), Ancorabolidae, Cylindropsyllidae, Tachidiidae (part). *An Account of the Crustacea of Norway, with short descriptions and figures of all the species* **5**: 303-336.

- Schizas, N.V. & T.C. Shirley. 1994. Two new species of Laophontodes (Copepoda, Harpacticoida, Ancorabolidae) from McMurdo Sound, Antarctica. *Zoologica Scripta* **23**(3): 205-216.
- Scott, T. 1912. The Entomostraca of the Scottish National Antarctic Expedition, 1902 – 1904. Edinburgh, **48**: 566-567.
- Senckenberg, 2008. Phylogeny and biogeography of selected Harpacticoida Disponível em http://www.senckenberg.de/root/index.php?page_id=2754. Acesso em 22/12/2008.
- Scott, T. 1894. Additions to the fauna of the Firth of Forth. Part VI. *Annual Report of the Fishery Board for Scotland, Edinburgh* **12**: 231-271.
- Smirnov, S. S. 1946. Novye vidy Copepoda Harpacticoida iz severnogo ledovitogo okeana. (New species of Copepoda Harpacticoida from the northern Arctic Ocean). *Trudy Dreifuyuschei Ekspeditsii Glavsevmorputi na Ledokol'nom Parokhode "G. Sedov" 1937-1940 gg* **3**: 231-263.
- Soyer, J. 1964. Copépodes harpacticoides (Crustacees) de l'étage bathyal de la région de Banyuls-Sur-Mer IV. La sous-famille Ancorabolinae. *Vie et Milieu* **15**: 329–340.
- Soyer, J. 1975. Harpacticoides (Crustacees, Copépodes) de l'archipel de Kerguelen. 1. Quelques formes mesopsammiques. *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle, Paris, Série A, Zoologie* **168**: 1169–1223.
- Scott, T. & A. Scott. 1896. *On some new and rare Copepoda from the Clyde. Annals of Scottish Natural History* Volume: 1896:224-230, pl. 4. (x-1896).
- Wells, J.B.J. 1965. Copepoda (Crustacea) from the meiobenthos of some Scottish marine sublittoral muds. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, Section B, Biological Sciences* **69**(1): 1-33.
- Willey, A. 1930. Harpacticoid Copepoda from Bermuda. Part I. *Annals and Magazine of Natural History* **6**: 81-114.

1. Enp. P1 not prehensile (Enp. P1 prehensile or developed from prehensile type)
2. P1 enp2 bears 3 elements (2 elements)
3. Female A1 at most 4-segmented (1 female A1 at least 5-segmented; 0 A1 6 segmented)
4. Basis of P2-P4 transversely elongated (basis not elongated)
5. P5 exp elongated (exp not elongated)
6. A2 without exp (A2 exp present)
7. Basis of P1 transversely elongate (1 elongation basis more pronounced; 0 less pronounced)
8. Exp3 of P2-P4 with 2 outer spines only (with 3 outer spines)
9. Cuticular processes on cphth and body somites (cphth without cuticular processes)
10. Cphth presents 1 pair of lateral processes at its distal margin (Cphth without lateral processes)
11. Cphth with small and constricted rostrum, resembling that of *Dorsiceratus*, *Polyascophorus* and *Touphapleura* (rostrum triangular, of normal shape and size):
12. Frontal part of cphth forming a "peak " (cphth without "peak")
13. Thoracic somites carry 1 single long tube pore dorsally (dorsal tube pore absent)
14. A1 first segment elongate, with long spinules on anterior margin (first segment not elongate)
15. Telson shorter than broad, trapezoid in shape, as in *Ceratonotus*-group (telson rectangular)
16. FR long and diverging, inserting at outer corners from telson and directed upwardly, as in *Ceratonotus*-group (FR not diverging, not directed upwardly):
17. Complete loss of P1 enp (Not complete loss)
18. Complete loss of P2 enp (Not complete loss)
19. Sensilla on body branched (sensilla not branched)
20. Mx proximal endite with at most two seta (with three seta)
21. Loss of exopodal seta on Md palp [exopodal seta present]
22. Body somites virtually cylindrical (not virtually cylindrical)
23. Somites P2-P4 with paired backwardly produced (latero) dorsal processes (somites P2-P4 without)
24. P1-P4 endopods reduced, with armature elements always arranged around apex of terminal segments (enp not reduced)
25. P3 male with 3-segmented enp; apophysis arising from middle segment (male P3 enp with 2 segmented; apophysis arising from apical segment):
26. P1 enp2 with 1 apical seta (with 2 apical setae)