

SÉRGIO NASCIMENTO STAMPAR

CERIANTHARIA: A RETOMADA DE UM CLADO ESQUECIDO

Tese de doutorado apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade de São Paulo com
parte dos requisitos necessários para a
obtenção do título de Doutor em Ciências na
área Zoologia

Orientador. Prof. Dr. Fábio Lang da Silveira

São Paulo

2012

Stampar, Sérgio Nascimento

**CERIANTHARIA: A RETOMADA DE UM
CLADO ESQUECIDO**

249 páginas – 2012

Tese de doutorado – Instituto de Biociências
da Universidade de São Paulo, Departamento de
Zoologia

1. Anthozoa 2. Ceriantharia 3. Taxonomia

Comissão Julgadora

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof. Dr. Fábio Lang da Silveira

RESUMO

A sistemática de Cnidaria Anthozoa foi revisada inúmeras vezes e por vários autores, sendo que os Ceriantharia sempre foram avaliados através de dados clássicos e muito pretéritos. O clado Ceriantharia, uma ordem dentre Hexacorallia, apresenta muitos caracteres dúbios e que poderiam colocar os animais em várias posições sistemáticas dentre Cnidaria. Ainda, as revisões de Ceriantharia são sempre derivadas de análises das mesmas espécies, principalmente do Mar Mediterrâneo. O presente trabalho tem como enfoque a discussão dos caracteres taxonômicos (morfológicos e moleculares) de Ceriantharia, sua posição sistemática, levantamento taxonômico de áreas no Oceano Atlântico praticamente inexploradas para o grupo e aspectos da biologia das espécies encontradas. Os resultados apontam para uma nova posição sistemática de Ceriantharia, levando o grupo à base de Anthozoa e como um ramo independente. A utilização de dados moleculares evidenciou o vigor do emprego de *DNA barcoding* na zoologia comparada de Ceriantharia. Aspectos de especiação e de revisão sistemática resultaram pelas análises moleculares. Ao mesmo tempo, os dados morfológicos são extremamente confusos e muito do que foi utilizado como caractere de delimitação de espécies pela tradição de se assumir homologias com Actiniaria é, aparentemente, inconsistente. O ciclo de vida de *Isarachnanthus noturnus* foi verificado, sendo que o seu estágio jovem, planctônico, e de dispersão é de longa duração. Dados sobre regeneração em pólipos também foi verificada e com a constatação de mecanismos divergentes entre as espécies.

ABSTRACT

The Cnidaria Anthozoa systematics was revised several times by a number of authors, and the Ceriantharia always evaluated using very classical and ancient data. The Ceriantharia clade, an Hexacorallia order, has many dubious characters that could place the animals in various systematic positions within Cnidaria. Also, the Ceriantharia reviews are always derived from analysis of the same species, mainly from the Mediterranean Sea. This work focuses on the discussion of taxonomic characters (morphological and molecular) of Ceriantharia, the systematic position, taxonomic survey of virtually unexplored Atlantic Ocean areas for the group and the biology of the observed species. The results suggest a new systematic position of Ceriantharia placing the group at the basis of Anthozoa and as an independent branch. The molecular data comparison showed the force of DNA barcoding use in Ceriantharia comparative zoology. The molecular data allowed the discussion of several aspects of speciation and systematics. At the same time, the morphological data are extremely confusing and much of it was used as delimiting species character by the tradition of assuming homologies with Actiniaria is, apparently, inconsistent. The life cycle of *Isarachnanthus noturnus* was observed, and the young, planktonic and dispersal stage is long-lived. Data on regeneration of polyps was also verified with the observation that mechanisms differ between species.

1. INTRODUÇÃO

1.1 HISTÓRICO SOBRE ANTHOZOA

O clado Anthozoa é atualmente aceito como um grupo natural (monofilético) formado por dois outros clados monofiléticos, Hexacorallia e Octocorallia (Daly, et al., 2007). Os fósseis de Anthozoa, principalmente dentre os Hexacorallia, permitem estimar o surgimento do grupo para, no mínimo, o período entre o Cambriano inferior no Paleozóico (~540 milhões de anos atrás) (Han et al., 2010) e o Ediacarano no Pré-Cambriano (~600 milhões de anos atrás) (Scrutton, 1999).

As primeiras descrições de Anthozoa remontam aos manuscritos de Aristóteles (384-322 a.C.). Nestes textos o autor descreveu dois octocorais (pneumōn – posteriormente *Alcyonium palmatum* Pallas, 1766 e holothourion – posteriormente *Veretillum cynomorium* (Pallas, 1766) e duas anêmonas do mar (acalēphē sklērē – posteriormente *Actinia equina* (Linnaeus, 1758) e acalēphē edōdimos – posteriormente *Anemonia viridis* (Forskål, 1775) (McMurrich, 1910b). Os trabalhos taxonômicos iniciados com as publicações de Linnaeus, 1758 e Pallas, 1766 resultaram em aproximadamente 7500 espécies atualmente viventes (Daly et al., 2007).

O clado Anthozoa é definido por três caracteres morfológicos básicos; a presença de actinofaringe, região de sifonóglife e mesentérios com filamentos trilobados (Won et al., 2001). A actinofaringe é uma região formada por tecido epidérmico e ondulada na região exposta à cavidade gastrovascular (Daly et al., 2007). A sifonóglife é uma área muito ciliada dentro da actinofaringe e que pode ter vários formatos dependendo do grupo (Hyman, 1940; Manuel, 1981). Os mesentérios com filamentos especializados na borda é uma característica única para todos os antozoários (Won et al., 2001).

1.2 HISTÓRICO DE HEXACORALLIA

Ao contrário da aceitação geral do monofiletismo de Anthozoa, a naturalidade do clado Hexacorallia é muito controversa (Chen et al., 1995). Esse clado agrupa atualmente 4300 espécies viventes (Grassé, 1987). Os hexacorais compreendem as ordens Actiniaria, Antipatharia, Ceriantharia, Corallimorpharia, Scleractinia e

Zoanthidea. Muitos autores tentaram definir sinapomorfias para este clado, sendo a quantidade de mesentérios perfeitos, a posição e formação dos mesentérios, a forma dos filamentos mesentéricos e a presença de espírocistos (um tipo especial de cnidas) os mais utilizados (Won et al., 2001). A simetria também é discutida como uma possível sinapomorfia do clado, entretanto a grande variação observada, principalmente em relação à ordem Ceriantharia, restringe a sua utilização (Manuel, 1981; Daly et al., 2007). Os autores que sugerem a utilização deste caractere como uma sinapomorfia se baseiam no desenvolvimento larval. O desenvolvimento larval de uma espécie de Ceriantharia; Archnactidae é muito assemelhado aos pólipos adultos de Antipatharia. Com este plano morfológico em mente van Beneden (1897) criou o clado Cerianthipatharia. Essa união perdurou por muitas décadas até que Chen et al. (1995) verificaram por marcadores moleculares que realmente Ceriantharia e Anthipatharia não se juntam em um clado monofilético. Posteriormente, outros autores também atestaram essa mesma observação (France et al., 1996; Berntson et al., 1999 e Brugler & France, 2007). Outra questão importante dentre os hexacorais é a posição de Corallimorpharia em relação à Scleractinia (Won et al., 2001; Daly et al., 2007). As análises moleculares são muito divergentes, sendo que marcadores moleculares nucleares e mitocondriais remontam histórias diferentes (Won et al., 2001; Medina et al., 2006).

1.3 HISTÓRICO SOBRE CERIANTHARIA

O nome genérico “ceriantos” significa “Flor de Cera” e é proveniente do nome do gênero mais famoso dentre a Ordem Ceriantharia, *Cerianthus*. Este nome é utilizado como nome popular para todos os ceriantários (representantes da Ordem Ceriantharia). Os ceriantos têm um corpo cilíndrico, geralmente vermiforme. Seu corpo termina no lado aboral por uma extremidade oca e obtusa, aberta por um poro. A coluna, o disco oral e os tentáculos são lisos e seus tecidos não contêm células especializadas. Os tentáculos são divididos em tentáculos marginais, que são periféricos, e em tentáculos labiais, que ficam ao redor da boca (Tiffon, 1987). O conhecimento sobre os ceriantos data desde o final de 1700, com a descrição de Spallanzani (1784), para um hidróide aberrante (pois, apresentava um tubo membranoso em volta de seu corpo) e tubular, *Tubularia membranosa*. Renier (1804) descreveu uma anêmona-do-mar, *Actinia cylindrica*, também com um tubo membranoso, em 1828 (apud McMurrich, 1910b), redescobriu *A. cylindrica* como *Moscata rhododattila*, outra anêmona. Esta

identificação foi mantida, ou seja, os ceriantos foram mantidos em Actiniaria até que Delle Chiaje (1841) inferiu que a *T. membranosa* merecia estar em outro agrupamento, diferente das anêmonas. Contudo, este autor ainda deixou os ceriantos junto com as anêmonas (Actiniaria) e como gênero *Cerianthus*. O mesmo autor definiu este gênero para as anêmonas que possuíam dois ciclos de tentáculos, “...Corpo cilindrado com abertura conica anterior, cinta da duplice serie di tentacoli lunghi gli esterni o marginali...” Em 1851, Milne-Edwards & Haime (pg. 13), observaram que os ceriantos apresentam características muito distintas dos actiniários, assim os autores descreveram uma nova família, Cerianthidae, inferindo que talvez deveriam ser postos em uma nova ordem.

Alguns anos depois foram iniciadas algumas discussões sobre a posição filogenética dentre as ordens de Anthozoa (Hertwig, 1882). Neste momento começaram a se definir os caracteres para comparação entre espécies e a elaboração de níveis superiores. A partir disto houve uma guinada na forma de trabalhos dentro de Ceriantharia, determinada principalmente por Beneden (1897) e McMurrich, (1910). Estes autores começaram a descrever morfotipos larvais como espécies. Estes trabalhos foram baseados em Sars (1846) que havia descrito um “pólipo natante” chamado *Arachnactis*. Esta linha de trabalho resultou na descrição de 85 espécies em 32 gêneros, baseadas apenas em larvas (Molodtsova, 2004; Fautin, 2009). Ainda em 1910, McMurrich abordou os ceriantos bentônicos com o intuito de obter a primeira classificação sistemática do grupo. Este autor dividiu os ceriantos em duas subordens; Acontiferae (Famílias Cerianthidae e Arachnactidae) e Botrucnidiferae (Família Botrucnidiferidae). Esta divisão foi baseada apenas na posição relativa do par de mesentérios mais longos. Esta delimitação foi logo desacreditada pelo mais importante trabalho sobre Ceriantharia até os dias atuais, Carlgren (1912b). Neste trabalho o autor tentou agrupar todos os caracteres utilizáveis para a taxonomia de Ceriantharia. Ainda assim, os caracteres mais importantes para a taxonomia de Ceriantharia continuaram sendo os relacionados com a forma e arranjo dos mesentérios e o cnidoma (Carlgren, 1912b). Ainda neste mesmo trabalho, Carlgren, compilou todos os gêneros bentônicos de Ceriantharia até então conhecidos (*Arachnanthus*, *Botrucnidifer*, *Botruanthus*, *Ceriantheopsis*, *Cerianthus* e *Pachycerianthus*). O mesmo autor ainda tentou sinonimizar alguns morfotipos larvais (*Calpanthula*, *Cerianthula* e *Hesenthula*) com o gênero *Botruanthus*, entretanto tal sinonímia nunca mais foi utilizada. Neste trabalho, Carlgren ainda designou três famílias para Ceriantharia; Acontiferidae (posteriormente

substituída por Arachnactidae Hartog, 1977) (*Arachnanthus* e mais tarde *Isarachnanthus*), Botrucnidiferidae (*Botruanthus* e *Botrucnidifer*) e Cerianthidae (*Cerianthus*, *Ceriantheopsis*, *Pachycerianthus* e depois *Ceriantheomorpha*).

Desde o trabalho de Carlgren (1912b), poucos estudos foram conduzidos com algum enfoque sistemático. Apenas taxonomia com descrição de novas espécies bentônicas (poucas) e planctônicas (muitas). Dentre estes devemos citar os trabalhos de Calabresi (1927) e, principalmente, Leloup (1931; 1932; 1942; 1960; 1962 e 1964). Nestes trabalhos o autor discorreu sobre as larvas de ceriantos que ocorrem no plâncton de várias regiões do mundo, descrevendo boa parte das “espécies larvais”. Estas espécies, baseadas apenas nos morfotipos larvais e muitas vezes em apenas um exemplar, ainda são válidas (Molodtsova, 2004).

Schmidt (1972; 1974) utilizando características do cnidoma corroborou as famílias propostas previamente por Carlgren (1912b). Hartog (1977) também verificou a consistência dessa característica em espécimes do Mar do Caribe. Este mesmo autor fez uma síntese de características que corroborariam as delimitações de Carlgren. Ainda sim, além do cnidoma, apontou diferenças marcantes em relação à disposição/forma dos mesentérios e tamanho relativo da boca. Desta maneira, concluiu que os ceriantos deveriam ser divididos em duas subordens, Spirularia (Cerianthidae e Botrucnidiferidae) e Penicillaria (Arachnactidae).

Os estudos de Ceriantharia bentônicos apresentam uma grande limitação pela dificuldade de coleta dos exemplares. Em regiões rasas, muitas vezes, é necessário muito tempo de retirada de sedimento para a coleta de um exemplar (Rosa, 1973). Desta maneira, a quantidade de trabalhos feitos sobre o grupo é incipiente em relação aos demais grupos de Anthozoa.

1.4 CARACTERES DIAGNÓSTICOS/TAXONÔMICOS EM CERIANTHARIA

Os caracteres diagnósticos para a taxonomia de Ceriantharia pouco foram abordados sistematicamente no histórico da ciência do grupo. Os trabalhos de van Beneden (1897) e McMurrich (1910b) formaram a base dos estudos em Ceriantharia. Entretanto em ambos os trabalhos os autores apenas apresentaram descrições dos materiais, sem qualquer abordagem comparativa dos caracteres. O único trabalho que abordou de forma concisa e comparativa os caracteres foi Carlgren (1912b). Nesta

revisão o autor apontou detalhadamente todas as características conhecidas até o momento e as discutiu com base nas espécies descritas até então. Contudo, poucas espécies analisadas foram representadas por mais do que um exemplar. Arai (1965) apresentou alguns caracteres morfológicos que foram utilizados na taxonomia de Cerianthidae, entretanto a autora não discutiu a verdadeira utilidade dos caracteres expostos. Ainda neste mesmo trabalho a autora apresentou uma listagem de termos utilizados até então, contudo ela apenas copiou as definições apresentadas pelos autores. Hartog (1977) apresentou uma grande discussão sobre a variação do Cnidoma em Ceriantharia, mas não abordou comparativamente outras características.

1.4.1 DELIMITAÇÃO DE ESPÉCIES BASEADO EM DADOS MOLECULARES

Em vários grupos de Cnidaria a delimitação de espécies ainda são casos com muitas discórdias, mesmo que os trabalhos com o grupo já tenham mais do que 300 anos de história (Daly et al., 2007). Em Ceriantharia esse panorama não é diferente. Os escassos trabalhos recentes sobre taxonomia de Ceriantharia tentaram esmiuçar ao máximo a morfologia. Sendo que assim fosse possível a delimitação mais confiável das espécies. Entretanto, como Molodtsova (2001b) apresentou, a maioria das espécies já descritas não permitem grandes elucubrações e a maioria dos materiais não estão depositados em coleções.

Para vários grupos dentro de Cnidaria os taxonomistas estão cada vez mais recorrendo às análises moleculares em busca de padrões (delimitações de clados monofiléticos) que permitam a identificação das espécies com mais coesão entre os materiais (ex. Holland et al., 2004). Estes padrões vêm sendo reconhecidos em diversos grupos de Medusozoa, Cubozoa (Bentlage et al., 2010); Hydrozoa (Miglietta et al., 2007); Scyphozoa (Holland et al., 2004; Bayha & Graham, 2011) e Staurozoa (Miranda et al., 2010). Contudo, os padrões em Anthozoa não são tão triviais como os constatados em Medusozoa (Daly et al., 2011). Os possíveis padrões já foram testados em alguns grupos de Anthozoa; Octocorallia (Concepcion et al., 2008) e em Hexacorallia, Actiniaria (Daly et al., 2011), Antipatharia (Brugler, 2011), Corallimorpharia (Torres-Pratts et al., 2011), Scleractinia (van Oppen et al., 2000) e Zoanthidae (Reimer et al., 2006). O único grupo, dentre os atualmente reconhecidos, que nunca recebeu um estudo molecular exclusivo é Ceriantharia. O único estudo com mais do que uma espécie de

Ceriantharia para marcadores com taxa de variação estimável para definição de espécies foi o trabalho de France et al. (1996) (ver mais em Cruickshank, 2002). Neste artigo duas espécies de Ceriantharia foram comparadas em relação ao marcadores 16S. Os autores concluíram que a variação entre as espécies é “muito baixa”.

As espécies da família Arachnactidae apresentam enormes similaridades morfológicas, sendo que as espécies destes dois gêneros são definidas, até os dias atuais, apenas pelas localidades de observações (Fautin et al., 2009). Muitos autores buscaram informações que pudessem levar a correta identificação destas, mas falharam em todas estas tentativas. Desta maneira, algumas espécies começaram a ser sinonimizadas, pelo simples entendimento de que a ausência de diferenças morfológicas indica ser a mesma espécie nas diferentes regiões de ocorrência (ex. Molodtsova, 2003). Assim, as espécies desta família se mostram um campo interessante para busca de espécies crípticas.

1.5 POSIÇÃO SISTEMÁTICA DE CERIANTHARIA

Desde o trabalho de Andres (1884) existe uma forte tendência em agrupar o clado Ceriantharia dentre Hexacorallia, mais especificamente dentre a ordem Actinaria. Posteriormente, van Beneden (1897) apontou que Andres não estava correto em suas afirmações e criou um novo clado que agrupava Ceriantharia e Antipatharia, Cerianthipatharia. Esse clado perdurou por aproximadamente 100 anos, sendo apenas contestado inicialmente por Chen et al., 1995. Neste século que este clado foi mantido alguns autores contrapuseram as definições de van Beneden (1897). McMurrich (1910b) apresentou uma classificação alternativa onde Ceriantharia seria um ramo independente dentre Anthozoa. Entretanto publicações de grande difusão como Hyman (1940) e Manuel (1981) continuaram a utilizar o clado Ceriantipatharia. O grande apelo deste clado, para que fosse mantido, é a ontogenia de parte dos dois cladros. As larvas de alguns antipatários apresentam muita semelhança com larvas de algumas espécies de ceriantários. Essa semelhança, discutida por van Beneden (1897), acarretou na delimitação deste clado. O clado só foi desmitificado com a utilização de análises moleculares (Berntson et al., 1999). Ainda sim, Berntson et al. (1999) inferiram que Ceriantharia perfaz dentre Hexacorallia. Entretanto alguns outros autores já haviam inferido que isso não é verdadeiro (Chen et al., 1995; Song & Won, 1997). Desta

maneira, a posição sistemática de Ceriantharia ainda é uma incógnita, bem como a sua relação com Hexacorallia.

1.6 ANÁLISES MOLECULARES EM CERIANTHARIA

Os dados moleculares de Ceriantharia são muito incipientes, as poucas sequências já trabalhadas foram utilizadas de formas individuais e nunca comparadas dentro do clado (ex. Chen et al., 1995, Berntson et al., 1999). Desta maneira a possibilidade de um modelo comparativo entre as espécies Ceriantharia ainda carece de verificação. Os resultados das análises moleculares são esperados em não apresentar padrões consistentes, prioritariamente em análises oriundas de setores do genoma mitocondrial (ver mais em Daly et al., 2011). Contudo, nenhum destes padrões foi testado para este clado.

1.7 BIOLOGIA DAS ESPÉCIES DE CERIANTHARIA NO BRASIL

O conhecimento do ciclo de vida e comportamento das espécies de Cnidaria pode, por muitas vezes, ser fundamental para a identificação de espécies/populações (Jarms, 1991). Infelizmente para Ceriantharia esse tipo de trabalho ainda é extremamente rudimentar (Tiffon, 1987).

1.7.1 CICLO DE VIDA DAS ESPÉCIES DE CERIANTHARIA

De acordo com van Beneden (1897) e McMurrich (1910a) todos os ceriantos passariam por um estágio larval de longa duração durante seu desenvolvimento, as chamadas cerínulas ou ceriântulas. Entretanto, isso já foi desmistificado, pois ao menos para algumas espécies de um dos gêneros (*Pachycerianthus*) o desenvolvimento segue o padrão básico de Anthozoa (Uchida, 1979).

Bem como as informações de taxonomia, os dados sobre a biologia das espécies do Brasil são praticamente inexistentes. O único trabalho que aborda indiretamente é Leloup, 1942, onde o autor comenta sobre as larvas encontradas na costa nordeste do

Brasil. Os demais artigos publicados sobre as espécies do Brasil apenas relatam a ocorrência das espécies.

Entretanto, essa ausência de informações sobre o ciclo de vida de Ceriantharia não é exclusividade da zona costeira do Brasil. Atualmente só existem três espécies com o ciclo de vida devidamente descrito, sendo todas da família Cerianthidae. Haime (1854) foi a primeira descrição de um ciclo de vida de Ceriantharia. A espécie abordada, *Cerianthus membranaceus*, apresentou vários dados interessantes. Segundo o autor a espécie apresenta incubação das larvas, estas são de longa duração e ainda, possivelmente, não passam pelo estágio de plânula. van Beneden (1924) descreveu detalhadamente o ciclo de vida de Ceriantharia para a espécie *Cerianthus lloydii*. O autor verificou que várias larvas coletadas no Mar do Norte eram muito semelhantes e que as maiores eram extremamente correlacionadas com os indivíduos bentônicos que ocorrem na região. Desta maneira o autor concluiu que aquela série de larvas são estágios do desenvolvimento da referida espécie. Assim, foi inferido que Ceriantharia pode apresentar um ciclo de vida com uma larva de muito longa duração (van Beneden, 1924). Posteriormente, (Nyholm, 1943), acompanhou vários indivíduos de *Pachycerianthus multiplicatus* em aquários e conseguiu observar a liberação dos gametas. A partir deste material o autor acompanhou o ciclo de vida completo até a formação de um novo pólipio (Fig. 1). O ciclo de vida desta espécie é muito simples, sendo o esquema básico de Anthozoa. Em seguida Uchida (1979) também acompanhou em aquários alguns indivíduos de *Pachycerianthus magnus* e verificou o mesmo padrão simples observado em *P. multiplicatus*.

Os demais trabalhos que abordam algo sobre o ciclo de vida apenas descrevem algum estágio do desenvolvimento. Contudo, poucos autores (ex. Carlgren, 1912) tentaram interpretar os materiais como simples estágios do ciclo de vida, sendo que a maioria preferiu descrever estes materiais como espécies diferentes (ex. Leloup, 1942). O desenvolvimento das espécies nas outras famílias é praticamente desconhecido, sendo apenas observada a existência de larvas planctônicas em diversas regiões do mundo (Molodtsova, 2001). Após as observações de Uchida (1979) apenas Molodtsova & Malakhov (1995) discutiram sobre o ciclo de vida de Ceriantharia, só que apenas repetiram as observações efetuadas por van Beneden (1924) para *Cerianthus lloydii*.

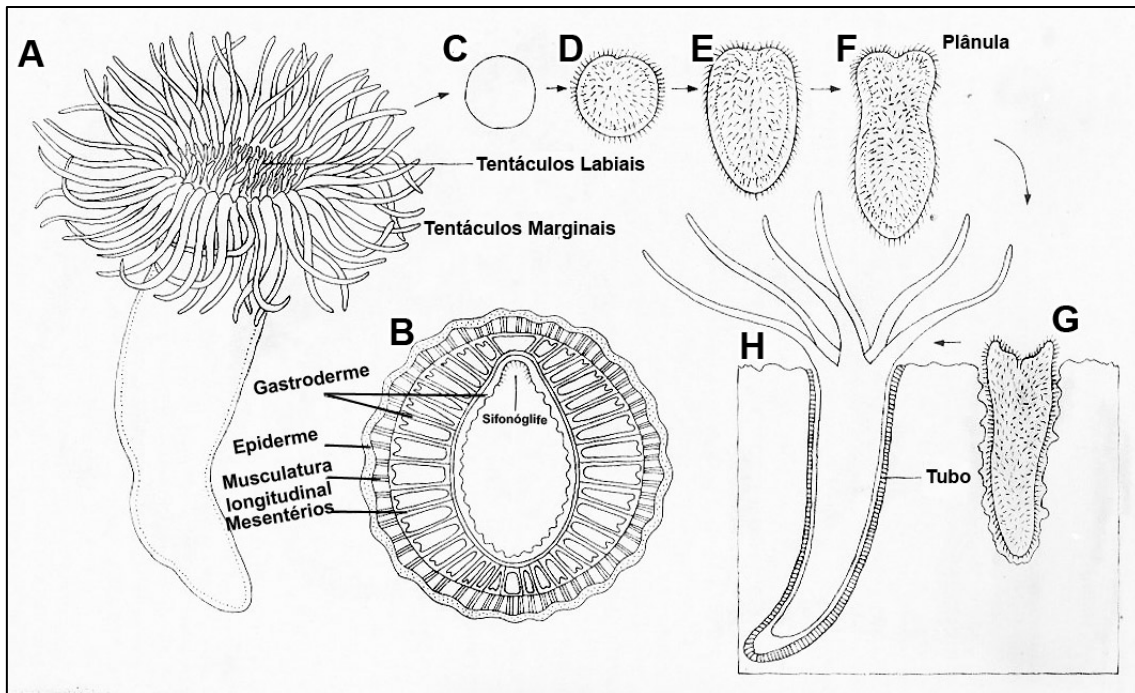


Figura 1. Ciclo de vida de *Pachycerianthus multiplicatus* sendo: A – Indivíduo adulto; B – Corte transversal no nível do estomodeu; C – Ovócito recém liberado; D e E – Estágios do desenvolvimento da larva; F – Plânula; G – Plânula durante o assentamento e H – Indivíduo jovem já com a produção do tubo (Adaptado de Nyholm, 1943).

1.7.2 REGENERAÇÃO EM CERIANTHARIA

Uma série de trabalhos no início do século passado (Child, 1903a, b; 1904a, b, c, d, e; 1905a e b) abordou a regeneração em uma espécie de Cerianthidae, *Pachycerianthus solitarius*. A autora, baseada em uma série de experimentos, observou um padrão de regeneração completamente diferente do que era esperado. O padrão esperado era o mesmo que já havia sido observado para Actiniaria (ver mais em Shick, 1991). Infelizmente a autora não quantificou o número de indivíduos utilizados e nem a quantidade de secções que não concluíram a regeneração.

1.7.3 ASSOCIAÇÕES AOS TUBOS DE CERIANTHARIA NO BRASIL

Os tubos dos ceriantos podem representar um “oasis” para o grande deserto que as vezes o fundo dos oceanos se transformam. Desta maneira algumas espécies poderiam se adaptaram a ocupar esse nicho específico (Emig et al., 1972). Entretanto,

até os dias atuais as únicas associações relatadas para os tubos de Ceriantharia são com indivíduos do filo Phoronida (Stampar et al., 2010).

6. CONCLUSÕES & CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente trabalho teve como principal motivação a retomada dos estudos comparativos em Ceriantharia. Estes trabalhos foram interrompidos no início do século XX. Os resultados obtidos demonstram que muitas informações e dados utilizados por muitos anos não são tão confiáveis e outras abordagens merecem reconhecimento. As definições feitas para o grupo, principalmente àquelas efetuadas com base em Actiniaria (Hexacorallia), não são válidas. O agrupamento com Hexacorallia, que deveria ser a decisão mais natural devido à suposta convergência morfológica, não é válida.

Os caracteres morfológicos foram revisitados e constatados alguns problemas em suas utilizações. Infelizmente não foi possível fazer uma comparação da consistência dos caracteres dentro de algumas espécies pela indisponibilidade de materiais. Acreditamos que esse tópico seja importante no futuro para novas pesquisas. A efetividade da utilização de ferramentas moleculares dentro de Anthozoa é uma novidade que apresenta um panorama completamente novo ao grupo. As observações sobre a biologia das espécies apresentaram dados muito curiosos que podem se desdobrar em novos campos de pesquisa para novos trabalhos. Desta maneira, o atual trabalho teve como definições gerais sobre a taxonomia de Ceriantharia:

- 1- Alguns dos caracteres morfológicos utilizados na taxonomia tradicional de Ceriantharia apresentam problemas na utilização. Muitos dos caracteres utilizados não são consistentes ou não se tem certeza da consistência em sua aplicação.
- 2- Os caracteres moleculares são de grande valia na taxonomia. Isso é um contraponto a grande maioria dos antozoários e os assemelha ao padrão observado em Medusozoa.
- 3- Dentre os caracteres moleculares, existem muitas alternativas de utilização (ex. estruturas secundárias) que podem ser empregadas na taxonomia de Ceriantharia.

- 4- A posição sistemática de Ceriantharia foi contestada a partir da revisão de dados morfológicos e, principalmente, por dados moleculares. Ficou evidente que Ceriantharia não perfaz dentre os Hexacorallia. A posição definitiva ainda não é clara, sendo possível que o clado estudado tenha origem basal dentre todos os cnidários, posição basal dentre os antozoários ou ainda seja grupo irmão de Octocorallia.

O presente trabalho também abordou as espécies de Ceriantharia que ocorrem em uma grande área da costa oeste do Oceano Atlântico. Nesta área os materiais foram estudados em relação à distribuição e dados biológicos foram observados (quando possível). Com os dados obtidos foi possível definir que:

- 1 – O cenário de quatro espécies definidas para a região estudada era em decorrência da falta de estudos e este se modificou para a existência de, ao menos, onze espécies/morfotipos de águas rasas na área estudada.
- 2 – Existem duas espécies do gênero *Ceriantheomorpha* na área estudada. A definição da ocorrência de *Ceriantheomorpha brasiliensis* em regiões ao norte de 19°S não é verdadeira. Os materiais que ocorrem no Golfo do México apresentam muitas modificações em relação aos materiais do Brasil/Uruguai.
- 3 – A sinonímia feita por Molodtsova, 2003 para *Isarachnanthus nocturnus* e *Isarachnanthus maderensis* não é válida. As duas espécies coabitam a região do Mar do Caribe.
- 4 – As espécies de *Isarachnanthus* que ocorrem no Oceano Atlântico só formam um clado monofilético com a inserção da espécie *Isarachnanthus bandanensis*. Com este resultado foi possível estimar as datas dos eventos de especiação.
- 5 – Os eventos de especiação em *Isarachnanthus* acarretaram na possibilidade de elucubração sobre a existência da via marinha interna ao continente Sul-americano durante o Mioceno médio.
- 6 – Os ciclos de vida de três espécies foram estudados. Contudo, foi possível definir apenas o ciclo da espécie *Isarachnanthus nocturnus*. Esta apresenta uma larva de longa duração e esperada grande possibilidade de dispersão.

- 7 – Os padrões de regeneração foram estudados superficialmente e carecem de mais observações. Contudo, os resultados apresentados suscitam questões sobre uma possível incapacidade de regeneração das espécies em determinadas condições.
- 8 – As associações biológicas apresentam dados muito interessantes, principalmente no caso de relações espécie-específicas. Os materiais estudados apresentaram poucas associações, mas em todos os casos foram, aparentemente, espécies que nunca foram encontrados em outros substratos.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguilar, C. & Reimer, J. D. (2010) Molecular phylogenetic hypotheses of *Zoanthus* species (Anthozoa:Hexacorallia) using RNA secondary structure of the internal transcribed spacer 2 (ITS2). *Marine Biodiversity*, 40, 195–204.
- Altuna, A., Sinniger, F. & Aldrey, J. M. (2010) Occurrence of *Savalia savaglia* (Anthozoa: Zoantharia) in the Ria de Arousa (Galicia, north-western Spain, north-eastern Atlantic). *Marine Biodiversity Records*, 3, e110.
- Andres, A. (1884) *Le Attinie (Monografia)* (Vol. 1). Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann.
- Anisimova, M. & Gascuel, O. (2006) Approximate Likelihood-Ratio Test for Branches: A Fast, Accurate, and Powerful Alternative. *Systematic Biology*, 55, 539-552.
- Anisimova, M., Gil, M., Dufayard, J.-F., Dessimoz, C. & Gascuel, O. (2011) Survey of Branch Support Methods Demonstrates Accuracy, Power, and Robustness of Fast Likelihood-based Approximation Schemes. *Systematic Biology*, 60, 685–699.
- Arai, M. N. (1965) A New species of *Pachycerianthus*, with a Discussison of the genus and an Appended Glossary. *Pacific Science*, 19, 205-218.
- Aristóteles (384-322 a.c.) *Historia Animalium*. Nova York: Harvard University Press.
- Arnault, S. (1987) Tropical Atlantic geostrophic currents and ship drifts. *Journal of Geophysical Research*, 92, 5076-5088.
- Barnes, D. K. A. & Clarke, A. (1998) The Ecology of an Assemblage Dominant: The Encrusting Bryozoan *Fenestrulina rugula*. *Invertebrate Biology*, 117, 331-340.
- Bayha, K. M. & Dawson, M. N. (2010) New family of allomorphic jellyfishes, Drymonematidae (Scyphozoa, Discomedusae), emphasizes evolution in the functional morphology and trophic ecology of gelatinous zooplankton. *The Biological Bulletin*, 219, 249–267.
- Bayha, K. M., Dawson, M. N., Collins, A. G., Barbeitos, M. S. & Haddock, S. H. (2010) Evolutionary relationships among scyphozoan jellyfish families based on complete taxon sampling and phylogenetic analyses of 18S and 28S ribosomal DNA. *Integrative and Comparative Biology*, 50, 436-455.
- Bayha, K. M. & Graham, W. M. (2011) First confirmed reports of the rhizostome jellyfish *Mastigias* (Cnidaria: Rhizostomeae) in the Atlantic basin. *Aquatic Invasions*, 6, 361-366.

- Belda-Baillie, C. A., Baillie, B. K. & Maruyama, T. (2002) Specificity of a model cnidarian-dinoflagellate symbiosis. *Biological Bulletin*, 202, 74-85.
- Bentlage, B., Cartwright, P., Yanagihara, A. A., Lewis, C., Richards, G. S. & Collins, A. G. (2010) Evolution of box jellyfish (Cnidaria: Cubozoa), a group of highly toxic invertebrates. *Proceedings of the Royal Society B - Biological Sciences*, 277, 493-501.
- Berntson, E. A., France, S. C. & Mullineaux, L. S. (1999) Phylogenetic relationships within the class Anthozoa (phylum Cnidaria) based on nuclear 18S rDNA sequences. *Molecular Phylogenetic and Evolution*, 13, 417-433.
- Boero, F. (1990) Life cycles, life histories and recruitment. *TREE*, 5, 200.
- Bourles, B., Molinari, R. L., Johns, E., Wilson, W. D. & Leaman, K. D. (1999) Upper layer currents in the western tropical North Atlantic (1989-1991). *Journal of Geophysical Research*, 104, 1361-1375.
- Brugler, M. R. (2011) Molecular evolution in Black Corals (Cnidaria, Anthozoa, Hexacorallia) implications for Antipatharian Systematics *In: Tese de Doutorado*. University of Louisiana at Lafayette, Lafayette, p. 217.
- Brugler, M. R. & France, S. C. (2007) The complete mitochondrial genome of the black coral *Chrysopathes formosa* (Cnidaria : Anthozoa : Antipatharia) supports classification of antipatharians within the subclass Hexacorallia. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 42, 776-788.
- Bruun, P. (2005) *Port and Coastal Engineering: Developments in Science and Technology* Royal Palm Beach: Coastal Education and Research Foundation.
- Cairns, S., den Hartog, J. C. & Arneson, C. A. (1986) Class Anthozoa (Corals, anemones). *In: W. S. a. C. Schoepfer-Sterrer (Ed), Marine Fauna and Flora of Bermuda. A Systematic Guide to the Identification of Marine Organisms*. John Wiley & Sons, New York, p. 742.
- Calabresi, E. (1927) Nuove larve di Ceriantarii. *Monitore Zoologico Italiano*, 38, 93-110.
- Carlgren, O. (1895) Jahresberichte für 1889, 1890, und 1891 über die Anthozoen. *Archiv für Naturgeschichte*, 61, 235-298.
- Carlgren, O. (1900) Ostafrikanische Actinien. *Mitteilungen aus dem Naturhistorischen Museum in Hamburg*, 17, 21-144 (Ceriantharia Part).

- Carlgren, O. (1912a) Über Ceriantharien des Mittelmeers. *Mitteilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel*, 20, 356-391.
- Carlgren, O. (1912b) Ceriantharia. *The Danish Ingolf-Expedition*, 5, 1-78 + 75 plates.
- Carlgren, O. (1924) Papers from Dr. Th. Mortensen's Pacific Expedition 1914-16 XVI. Ceriantharia. *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening*, 75, 169-195.
- Carlgren, O. (1931) On some Ceriantharia. *Arkiv För Zoologi*, 23A, 1-10.
- Carlgren, O. (1937) Ceriantharia and Zoantharia. *Scientific Reports of the Great Barrier Reef Expedition 1928-29*, 5, 177-207.
- Carlgren, O. (1940) A contribution to the knowledge of the structure and distribution of the cnidae in the Anthozoa. *Kunglia Fysiografiska Sällskapets Handlingar*, 36, 1-62.
- Carlgren, O. (1942) Actiniaria Part II. *Danish Ingolf-Expedition*, 5, 1-92.
- Carlgren, O. (1951) The Actinian Fauna of the Gulf of California. *Proceedings of the United States National Museum*, 101, 415-448.
- Carlgren, O. & Hedgpeth, J. W. (1952) Actiniaria, Zoantharia and Ceriantharia from Shallow Water in the Northwestern Gulf of Mexico. *Publications of the Institute of Marine Science*, 2, 143-172.
- Carter, S. (1995) *Pachycerianthus* (Anthozoa: Cerianthidea), two newly described species from Port Jackson, Australia. *Records of the Australian Museum (Sydney)*, 47, 1-6.
- Cartwright, P., Evans, N. M., Dunn, C. W., Marques, A. C., Miglietta, M. P., Schuchert, P., et al. (2008) Phylogenetics of Hydroidolina (Hydrozoa: Cnidaria). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 88, 1663-1672.
- Cartwright, P. & Nawrocki, A. M. (2010) Character Evolution in Hydrozoa (phylum Cnidaria) *Integrative and Comparative Biology*, 50, 456-472
- Cary, L. R. (1906) A contribution to the fauna of the coast of Louisiana. *Gulf Biologic Station Bulletin*, 6, 50-59.
- Cavalier-Smith, T., Allsopp, M. T. E. P., Chao, E. E., Boury-Esnault, N. & Vacelet, J. (1996) Sponge phylogeny, animal monophyly, and the origin of the nervous system: 18S rRNA evidence. *Canadian Journal of Zoology*, 74, 2031-2045.

- Cerchio, S. & Tucker, P. (1998) Influence of alignment on the mtDNA phylogeny of Cetacea: questionable support for a Mysticeti/Physeteroidea clade. *Systematic Biology*, 47, 336-344.
- Cerfontaine, P. (1891) Notes préliminaires sur l'organisation et le développement de différentes formes d'Anthozoaires. IV. Sur un nouveau cerianthe du golfe de Naples, *Cerianthus oligopodus* (n.sp.). *Bulletin de l'Académie Royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique*, 21, 32-39.
- Cerfontaine, P. (1909) Contribution à l'études des "Cerianthides". *Archives de Biologie*, 24, 653-707.
- Chen, C. A., Odorico, D. M., ten Lohuis, M., Veron, J. E. N. & Miller, D. J. (1995) Systematic relationships within the Anthozoa (Cnidaria: Anthozoa) using the 5'-end of the 28S rDNA. *Molecular Phylogenetic and Evolution*, 4, 175-183.
- Chen, J., Li, Q., Kong, L. & Yu, H. (2011) How DNA Barcodes Complement Taxonomy and Explore Species Diversity: The Case Study of a Poorly Understood Marine Fauna. *Plos One*, 6, e21326.
- Child, C. M. (1903a) Form regulations in *Cerianthus*. I. The typical course of regeneration. *Biological Bulletin*, 5, 239-260.
- Child, C. M. (1903b) Form regulations in *Cerianthus*. II. The effect of position, size and other factors upon regeneration. *Biological Bulletin*, 6, 1-11.
- Child, C. M. (1904a) Form regulations in *Cerianthus*. III. The initiation of regeneration. *Biological Bulletin*, 6, 55-74.
- Child, C. M. (1904b) IV. The role of water pressure in regeneration. *Biological Bulletin*, 6, 266-286.
- Child, C. M. (1904c) V. The role of water pressure in regeneration: Further experiments *Biological Bulletin*, 7, 127-153.
- Child, C. M. (1904d) VI. Certain Special cases of regulation and their relation to internal pressure. *Biological Bulletin*, 7, 193-214.
- Child, C. M. (1904e) VII. Tentacle-reduction and other experiments. *Biological Bulletin*, 7, 263-279.
- Child, C. M. (1905a) VIII. Supplementary partial discs and heteromorphic tentacles. *Biological Bulletin*, 8, 93-122.
- Child, C. M. (1905b) IX. Regulation, form and Proportion. *Biological Bulletin*, 8, 271-289.

- Child, C. M. (1908) Form regulation in *Cerianthus aestuarii*. *Biological Bulletin*, 15, 27-53.
- Coleman, A. W. (2003) ITS2 is a double-edged tool for eukaryote evolutionary comparisons. *Trends in Genetics*, 19, 370-375.
- Collins, A. G. (2000) Towards understanding the phylogenetic history of Hydrozoa: Hypothesis testing with 18S gene sequence data*. *Scientia Marina*, 64, 5-22.
- Collins, A. G. (2002) Phylogeny of medusozoa and the evolution of cnidarian life cycles. *J. Evol. Biology*, 15, 418-432.
- Collins, A. G., Bentlage, B., Gillan, W., Lynn, T. H., Morandini, A. C. & Marques, A. C. (2011) Naming the Bonaire banded box jelly, *Tamoya ohboya*, n. sp. (Cnidaria: Cubozoa: Carybdeida: Tamoyidae). *Zootaxa*, 2753, 53-68.
- Collins, A. G., Bentlage, B., Lindner, A., Lindsay, D., Haddock, S. H. D., Jarms, G., et al. (2008) Phylogenetics of Trachylina (Cnidaria: Hydrozoa) with new insights on the evolution of some problematical taxa. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 88, 1673-1685.
- Collins, A. G., Schuchert, P., Marques, A. C., Jankowski, T., Medina, M. & Schierwater, B. (2006) Medusozoan phylogeny and character evolution clarified by new large and small subunit rDNA data and an assessment of the utility of phylogenetic mixture models. *Systematic Biology*, 55, 97-115.
- Concepcion, G., Crepeau, M., Wagner, D., Kahng, S. & Toonen, R. (2008) An alternative to ITS, a hypervariable, single-copy nuclear intron in corals, and its use in detecting cryptic species within the octocoral genus *Carijoa*. *Coral Reefs*, 27, 323-336.
- Cruickshank, R. H. (2002) Molecular markers for the phylogenetics of mites and ticks. *Systematic & Applied Acarology*, 7, 3-14.
- Cutress, C. E. (1977) Corallimorpharia, Actiniaria, Ceriantharia. In: D. M. D. L. G. Eldredge (Ed), *Reef and Shore Fauna of Hawaii*. Bishop Museum Press, Honolulu, pp. 130-147.
- Cutress, C. E. & Arneson, C. A. (1987) Sea anemones of Enewetak Atoll. In: E. S. R. Dennis M. Devaney, Beatrice L. Burch & Philip Helfrich (Ed), *The Natural History of Enewetak Atoll*. Office of Scientific and Technical Information, US Department of Energy, New York, pp. 53-62.

- Daly, M. (2004) Phylogeny and biogeography of *Anthopleura* in the North Atlantic Ocean. *Hydrobiologia*, 530/531, 241-248.
- Daly, M., Brugler, M. R., Cartwright, P., Collins, A. G., Dawson, M. N., Fautin, D. G., et al. (2007) The phylum Cnidaria: A review of phylogenetic patterns and diversity 300 years after Linnaeus. *Zootaxa*, 127-182.
- Daly, M., Fautin, D.G. & Cappola, V. A. (2003) Systematics of the Hexacorallia (Cnidaria: Anthozoa). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 139, 419-437.
- Daly, M., Gusmao, L. C., Reft, A. J. & Rodriguez, E. (2010) Phylogenetic Signal in Mitochondrial and Nuclear Markers in Sea Anemones (Cnidaria, Actiniaria). *Integrative and Comparative Biology*, 50, 371-388.
- Daly, M., Lipscomb, D. L. & Allard, M. W. (2002) A simple test: evaluating explanations for the relative simplicity of the Edwardsiidae (Cnidaria: Anthozoa). *Evolution*, 56, 502-510.
- Dawson, M. N., Raskoff, K. A. & Jacobs, D. K. (1998) Field preservation of marine invertebrate tissue for DNA analyses. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 7, 145-152.
- Delage, Y. & Hérouard, E. (1901) Les Coelentérés. In: *Traité de Zoologie concrète*, Paris.
- Delle Chiaje, S. (1841) *Descrizione e notomia degli animali invertebrati della Sicilia Citeriore osservati vivi negli anni 1822-1830* (Vol. 5): C. Batelli e Comp.
- Demicheli, M. & Scarabino, F. (2006) Invertebrados bentónicos de La Paloma (Rocha, Uruguay). In: R. Menafra, L. Rodríguez-Gallego, F. Scarabino & D. Conde (Eds), *Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya*. VIDA SILVESTRE (Sociedad Uruguaya para la Conservación de la Naturaleza), Montevideo, pp. 523-534.
- den Hartog, J. C. (1977) Descriptions of two new ceriantharia from Caribbean Region, *Pachycerianthus curacaoensis* n. sp. and *Arachnanthus nocturnus* n.sp., with a discussion of the cnidom and of the classification of the Ceriantharia. *Zoologische Mededelingen*, 51, 211-248.
- den Hartog, J. C. (1997) The sea anemone fauna of Indonesian coral reefs. In: A. J. M. Tomas Tomascik, Anugerah Nontji, and Mohammad Kasim Moosa (Ed), *The Ecology of the Indonesian Seas, Part I*. Periplus Editions, Singapore, pp. 351-370.

- Dominguez, J. M. L., Bittencourt, A. C. S. P. & Martin, L. (1983) O papel da deriva litorânea de sedimentos arenosos na construção de planícies costeiras associadas às desembocaduras dos rios São Francisco (SE-AL), Jequitinhonha (BA), Doce (ES) e Paraíba do Sul (RJ). *Revista Brasileira de Geologia*, 13, 98-105.
- Drummond, A. J., Nicholls, G. K., Rodrigo, A. G. & Solomon, W. (2002) Estimating mutation parameters, population history and genealogy simultaneously from temporally spaced sequence data. *Genetics*, 161, 1307-1320.
- Duerden, J. E. (1902a) On the actinian *Bunodeopsis globulifera*, Verrill. *Transactions of the Linnean Society (London)*, 8, 297-317.
- Duerden, J. E. (1902b) Report on the actinians of Porto Rico [Investigations of the aquatic resources and fisheries of Porto Rico by the U.S. Fish Commission Steamer Fish Hawk in 1899]. *Bulletin of the U.S. Fisheries Commission*, 20, 323-374.
- Edgar, R. C. (2004) MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research*, 32, 1792-1797.
- Egan, M. G. (2006) Support versus corroboration. *Journal of Biomedical Informatics*, 39, 72-85.
- Emig, C. C. (1979) British and other Phoronids. In: D. M. Kermack & R. S. K. Barnes (Eds), *Synopses of the British fauna*. Academic Press, Londres, pp. 1- 57.
- Emig, C. C., Herberts, C. & Thomassin, B. A. (1972) Sur l'association de *Phoronis australis* (Phoronida) avec *Cerianthus maua* (Ceriantharia) dans les zones récifales de Madagascar. *Marine Biology*, 15, 304-315.
- Evans, N. M., Lindner, A., Raikova, E. V., Collins, A. G. & Cartwright, P. (2008) Phylogenetic placement of the enigmatic parasite, *Polypodium hydriforme*, within the Phylum Cnidaria. *BMC Evolutionary Biology*, 8, 139.
- Faurot, L. (1891) Sur le *Cerianthus membranaceus*. *Memoires de la Societe Zoologique de France*, 4, 66-74.
- Fautin, D. G. (2009) Structural diversity, systematics, and evolution of cnidae. *Toxicon*, 54, 1054-1064.
- Fautin, D. G. (2011) Hexacorallians of the World In.
- Fautin, D. G., Hickman, C. P., Daly, M. & Molodtsova, T. (2007) Shallow-Water Sea Anemones (Cnidaria: Anthozoa: Actiniaria) and Tube Anemones (Cnidaria: Anthozoa: Ceriantharia) of the Galápagos Islands. *Pacific Science*, 61, 549-573.

- Field, L. R. (1949) *Sea Anemones and Corals of Beaufort, North Carolina*. Durham: Duke University Press.
- Fischer, P. (1889) Sur la disposition des tentacules chez les Cérianthes. *Bulletin de la Societe Zoologique de France*, 14, 24-27.
- Forsman, Z. H., Concepcion, G. T., Haverkort, R. D., Shaw, R. W., Maragos, J. E. & Toonen, R. J. (2010) Ecomorph or endangered coral? DNA and microstructure reveal hawaiian species complexes: *Montipora*. *Plos One*, 5, E15021.
- France, S. C., Rosel, P. E., Agenbroad, J. E., Mullineaux, L. S. & Kocher, T. D. (1996) DNA sequence variation of mitochondrial large-subunit rRNA provides support for a two-subclass organization of the Anthozoa (Cnidaria). *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 5, 15-28.
- Frey, R. W. (1970) The Lebensspuren of some common marine invertebrates near Beaufort, North Carolina. II. Anemone burrows. *Journal of Paleontology*, 44, 308-311.
- Goloboff, P. A. (1999) Analyzing large data sets in reasonable times: solutions for composite optima. *Cladistics*, 15, 415-428.
- Gosse, P. H. (1858) Synopsis of the families, genera, and species of the British *Actiniae*. *Annals and Magazine of Natural History*, 1, 414-419.
- Gosse, P. H. (1859) Characters and descriptions of some new British sea-anemones. *Annals and Magazine of Natural History*, 3, 46-60.
- Gosse, P. H. (1860) *A History of the British Sea-Anemones and Corals*. Londres: Van Voorst, Paternoster Row.
- Govindarajan, A. F., Boero, F. & Halanych, K. M. (2006) Phylogenetic analysis with multiple markers indicates repeated loss of the adult medusa stage in Campanulariidae (Hydrozoa, Cnidaria). *Molecular Phylogenetic and Evolution*, 38, 820-834.
- Grant, T. & Kluge, A. G. (2008) Clade support measures and their adequacy. *Cladistics*, 24, 1051–1064.
- Grassé, P. P. (1987) Cnidaires-Anthozoaires. In: P. P. Grassé (Ed), *Traité de Zoologie (Anatomie, Systématique, Biologie)*. Masson, Paris, p. 859.
- Gravier, C. (1904) Recherches sur un cérianthere pélagique du Golfe de Californie (*Dactilactis benedeni*, n.sp.). *Annales des Sciences Naturelles*, 20, 253-294.

- Gruber, A. R., Lorenz, R., Bernhart, S. H., Neuboock, R. & Hofacker, I. L. (2008) The Vienna RNA Websuite. *Nucleic Acids Research*, 36, W70-W74.
- Guindon, S., Dufayard, J. F., Lefort, V., Anisimova, M., Hordijk, W. & Gascuel, O. (2010) New Algorithms and Methods to Estimate Maximum-Likelihood Phylogenies: Assessing the Performance of PhyML 3.0. *Systematic Biology*, 59, 307-321.
- Gusmão, L. & Daly, M. (2010) Evolution of sea anemones (Cnidaria: Actiniaria: Hormathiidae) symbiotic with hermit crabs. *Molecular Phylogenetic and Evolution*, 56, 868-877.
- Haime, J. (1854) Memoire sur le cérianthe *Cerianthus membranaceus*. *Annales des Sciences Naturelles*, 1, 341-389.
- Hall, T. A. (1999) BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, 41, 95-98.
- Han, J., Kubota, S., Uchida, H., Stanley Jr., G. D., Yao, X., Shu, D., et al. (2010) Tiny Sea Anemone from the Lower Cambrian of China. *Plos One*, 5, e13276.
- Hargitt, C. W. (1912) The Anthozoa of the Woods Hole region. *Bulletin of the Bureau of Fisheries*, 32, 221-254.
- Hedgpeth, J. W. (1954) Anthozoa: The anemones. *Fisheries Bulletin of the Fish and Wildlife Service*, 55 (*Gulf of Mexico: Its Origin, Waters, and Marine Life*), 285-290.
- Heider, A. v. (1879) *Cerianthus membranaceus* Haime. Ein Beitrag zur Anatomie der Actinien. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien, Mathematisch-Naturwissenschaftliche*, 79, 204-254.
- Hellberg, M. E. (2006) No variation and low synonymous substitution rates in coral mtDNA despite high nuclear variation. *BMC Evolutionary Biology*, 6, <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/1476/1424>.
- Hellberg, M. E. (2007) Footprints on water: the genetic wake of dispersal among reefs. *Coral Reefs*, 26, 463–473.
- Hendriks, L., Van de Peer, Y., Van Herck, M. & Neefs, J. M. (1990) The 18S ribosomal RNA sequence of the sea anemone *Ammonia sulcata* and its evolutionary position among other eukaryotes. *FEBS Letters*, 269, 445-449

- Hertwig, R. (1882) Report on the Actiniaria dredged by H.M.S. Challenger during the years 1873-1876. *Report on the Scientific Results of the Voyage of the H.M.S. Challenger during the years 1873-76 (Zoology)*, 6, 1-136.
- Higgins, D. & Lemey, P. (2009) Multiple sequence alignment. *In*: P. Lemey, M. Salemi & A.-M. Vandamme (Eds), *The Phylogenetic Handbook*. Cambridge University Press, New York, pp. 68-108.
- Hodell, D. A., Elmsstrom, K. M. & Kennett, J. P. (1986) Latest Miocene benthic $\delta^{18}\text{O}$ changes, global ice volume, sea level and the 'Messinian salinity crisis'. *Nature*, 320, 411-414.
- Holland, B. S., Dawson, M. N., Crow, G. L. & Hofmann, D. K. (2004) Global phylogeography of *Cassiopea* (Scyphozoa: Rhizostomeae): molecular evidence for cryptic species and multiple invasions of the Hawaiian Islands. *Marine Biology*, 145, 1119-1128.
- Holoan, B. A., Klos, E. G. & Oviatt, C. A. (1998) Population density, prey selection, and predator avoidance of the burrowing anemone *Ceriantheopsis americanus* in Narragansett Bay, Rhode Island. *Estuaries*, 21, 466-469.
- Huang, D., Meier, R., Todd, P. A. & Chou, L. M. (2008) Slow Mitochondrial COI Sequence Evolution at the Base of the Metazoan Tree and Its Implications for DNA Barcoding. *Journal of Molecular Evolution*, 66, 167-174.
- Hyman, L. H. (1940) *The Invertebrates: Protozoa through Ctenophora*. New York: McGraw-Hill Book Co.
- Jarms, G. (1991) Taxonomic characters from the polyps tubes of coronate medusae (Scyphozoa, Coronatae). *Hydrobiologia*, 216/217, 463-470.
- Jarms, G., Morandini, A. C. & Silveira, F. L. d. (2002) Cultivation of polyps and medusae of Coronatae (Cnidaria, Scyphozoa) with a brief review of important characters. *Helgoland Marine Research*, 56, 203-210.
- Johnson, J. Y. (1861) Notes on the sea-anemones of Madeira, with descriptions of new species. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1861, 298-306.
- Jonhson, J. Y. (1861) Notes on the sea-anemones of Madeira, with descriptions of new species. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1861, 286-306.
- Kikuchi, R. K. P. (2002) Atol das Rocas, Litoral do Nordeste do Brasil - Único atol do Atlântico Sul Equatorial Ocidental. *In*: C. Schobbenhaus, D. A. Campos, E. T.

- Queiroz, M. Winge & M. L. C. Berbert-Born (Eds), *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil*. DNPM/CPRM, Brasília, DF, pp. 379-390.
- Kim, J., Kim, W. & Cunningham, C. W. (1999) A new perspective on lower metazoan relationships from 18S rDNA sequences. *Molecular Biology and Evolution*, 16, 423-427.
- Kimura, M. (1980) A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution*, 16, 111-120.
- Knudsen, B. H. J. (2003) Pfold: RNA secondary structure prediction using stochastic context-free grammars. *Nucleic Acids Research*, 31, 3423-3428.
- Koch, G. (1880) Notizen iiber Korallen. *Morphologisches Jahrbuch*, 6, 355-361.
- Kück, P. (2009) ALICUT: a Perlscript which cuts ALISCOPE identified RSS. In: Department of Bioinformatics, Zoologisches Forschungsmuseum A. Koenig (ZFMK), Bonn, Alemanha.
- Kwietniewski, C. R. (1898) Actiniaria von Ambon und Thursday Island. In: *Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel von Richard Semon*. Gustav Fischer, Jena, pp. 385-430.
- Leloup, E. (1931) Contribution a la repartition des Cerianthaires dans le sud de la Mer du Nord. *Bulletin du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique*, 7, 1-10.
- Leloup, E. (1932) Cerianthaires de L'Océan Atlantique. *Bulletin du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique*, 8, 1-19.
- Leloup, E. (1942) Larves de Cérianthaires appartenant a trois espèces nouvelles. *Bulletin du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique*, 18, 1-16.
- Leloup, E. (1960) Larves de Cérianthaires de Monaco et de Villefranche-sur-Mer. *Bulletin de l'Institut Oceanographique (Monaco)*, 57, 1-19.
- Leloup, E. (1962) Sheet 83 - Anthozoa: Ceriantharia: Larvae. In: *ICES Identification Leaflets for Plankton*. ICES, pp. 1-7.
- Leloup, E. (1964) Larves de Cerianthaires. *Discovery Reports*, 33, 251-307 (230 text-figs).
- Lemey, P., Rambaut, A., Welch, J. J. & Suchard, M. A. (2010) Phylogeography Takes a Relaxed Random Walk in Continuous Space and Time. *Molecular Biology and Evolution*, 27, 1877-1885.

- Linnaeus, C. (1758) *Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. (Vol. 1). Stockholm: Laurentius Salvius.
- Lunt, D. J., Valdes, P. J., Haywood, A. & Rutt, I. C. (2008) Closure of the Panama Seaway during the Pliocene: implications for climate and Northern Hemisphere glaciation. *Climate Dynamics*, 30, 1-18.
- Manuel, R. L. (1981) British Anthozoa. In: D. M. Kermack & R. S. K. Barnes (Eds), *Synopses of the British Fauna (New Series)*. Academic Press, London, p. 241.
- Mariscal, R. N., Conklin, E. J. & Bigger, C. H. (1977) The Ptychocyst, a major new category of cnida used in tube construction by a cerianthid anemone. *Biological Bulletin*, 152, 392-405.
- Marshall, L. G. & Lundberg, J. G. (1996) Miocene Deposits in the Amazonian Foreland Basin. *Science*, 273, 123-124.
- Martins, L. R. & Coutinho, P. N. (1981) The Brazilian continental margin. *Earth-Science Reviews*, 17, 87-107.
- Mathews, D. H., Sabina, J., Zucker, M. & Turner, H. (1999) Expanded Sequence Dependence of Thermodynamic Parameters Provides Robust Prediction of RNA Secondary Structure. *Journal of Molecular Biology*, 288, 911-944.
- McMurrich, J. P. (1887) Notes on the fauna of Beaufort, North Carolina. *Studies at the Biological Laboratory of the Johns Hopkins University*, 4, 55-63.
- McMurrich, J. P. (1893) Report on the Actiniae collected by the United States Fish Commission Steamer Albatross during the winter of 1887-1888. *Proceedings of the United States National Museum*, 16, 119-216.
- McMurrich, J. P. (1901) Report on the Hexactiniae of the Columbia University Expedition to Puget Sound during the summer of 1896. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 14, 1-52.
- McMurrich, J. P. (1904) The Actiniae of the Plate collection. *Zoologische Jahrbücher*, 6 suppl., 215-306.
- McMurrich, J. P. (1910a) The genus *Arachnactis*. *Journal of Experimental Zoology*, 9, 159-168.
- McMurrich, J. P. (1910b) Actiniaria of the Siboga expedition, Part I. Ceriantharia. *Siboga-Expeditie Monographes*, 10, 1-48.

- Medina, M., Collins, A. G., Silberman, J. D. & Sogin, M. L. (2001) Evaluating hypotheses of basal animal phylogeny using complete sequences of large and small subunit rRNA. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*, 98, 9707-9712.
- Medina, M., Collins, A. G., Takaoka, T. L., Kuehl, J. V. & Boore, J. L. (2006) Naked corals: skeleton loss in Scleractinia. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*, 103, 9096-9100.
- Mello-Leitão, C. F. (1919) *Cerianthus brasiliensis* - Um novo Cerianthoide Americano. *Archivos da Escola Superior de Agricultura e Medicina Veterinaria*, 3, 35-39.
- Miglietta, M. P., Piraino, S., Kubota, S. & Schuchert, P. (2007) Species in the genus *Turritopsis* (Cnidaria, Hydrozoa): a molecular evaluation Indagine molecolare delle specie del genere *Turritopsis* (Cnidaria, Hydrozoa). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 45, 11-19.
- Milne-Edwards, H. (1857) *Histoire Naturelle des Coralliaires ou Polypes Proprement Dits, vol. 1*. Paris: Librairie Encyclopédique de Roret.
- Milne-Edwards, H. & Haime, J. (1851) 5: *Monographie des polypiers fossiles des terrains palfozoiques, pricidie d'un tableau gineral de la classification des polypes*. Paris: Gide et J. Baudry.
- Milstein, A., Juanicó, M. & Olazarri, J. (1976) Algunas asociaciones bentónicas frente a las costas de Rocha, Uruguay. Resultados de la campaña del R/V "Hero", viaje 72-3^a. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay*, 4, 143-164.
- Miranda, L. S., Collins, A. G. & Marques, A. C. (2010) Molecules Clarify a Cnidarian Life Cycle - The "Hydrozoan" *Microhydrula limopsicola* Is an Early Life Stage of the Staurozoan *Haliclystus antarcticus*. *Plos One*, 5, e10182. doi:10.118110.11371/journal.pone.0010182.
- Molnar, P. (2008) Closing of the Central American Seaway and the Ice Age: A critical review. *Paleoceanography*, 23, PA2201.
- Molodtsova, T. (2000) *Fauna ceriantariy atlanticheskogo okeana I sostav roda Cerianthus mirovoy fauny. Aftoreferat na soiskanie uchenoy stepeni kandidata biologicheskikh nauk*. Moscow: Dialog-MGU.
- Molodtsova, T. (2001a) Cerianthids (Anthozoa, Cnidaria) from Bengual upwelling region. 1. *Ceriantheopsis nikitai*. *Zoologicheskii Zhurnal*, 80, 773-780.

- Molodtsova, T. (2001b) Cerianthids (Anthozoa, Cnidaria) from Bengual upwelling region. 2. *Cerianthus malakhovi* and composition of the genus *Cerianthus*. *Zoologicheskii Zhurnal*, 80, 909-920.
- Molodtsova, T. (2001c) Cerianthids (Anthozoa, Cnidaria) from Bengual upwelling region. 3. *Botrucnidifer shtockmani*. *Zoologicheskii Zhurnal*, 80, 1027-1037 Em Russo.
- Molodtsova, T. N. (2003) On *Isarachnanthus* from Central Atlantic and Caribbean region with notes on *Isarachnaectis lobiancoi* (Carlgren, 1912). *Zoologische Verhandelingen*, 345, 249-255.
- Molodtsova, T. N. (2004) On the taxonomy and presumable evolutionary pathways of planktonic larvae of Ceriantharia (Anthozoa, Cnidaria). *Hydrobiologia*, 530/531, 261-266.
- Molodtsova, T. N. & Malakhov, V. V. (1995a) *Cerianthus lloydii* (Anthozoa, Ceriantharia) from a volcanic ecosystem of Kraternaya Bay. I. Morphology and anatomy of adult polyps, geographic distribution. *Zoological Zhurnal*, 74, 5-17.
- Molodtsova, T. N. & Malakhov, V. V. (1995b) *Cerianthus lloydii* (Anthozoa, Ceriantharia) from a volcanic ecosystem of Kraternaya Bay. II. Larval development. *Zoological Zhurnal*, 74, 4-11.
- Morandini, A. C. (1999) Gametogênese e desenvolvimento embrionário de *Nausithoe aurea* (Scyphozoa, Coronatae) do Canal de São Sebastião - SP. In: *Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências*. Universidade de São Paulo, São Paulo, p. 136.
- Morandini, A. C., da Silveira, F. L. & Jarms, G. (2004) The life cycle of *Chrysaora lactea* Eschscholtz, 1829 (Cnidaria, Scyphozoa) with notes on the scyphistoma stage of three other species. *Hydrobiologia*, 530/531, 347-354.
- Moseley, H. N. (1877) On new forms of Actiniaria dredged in the deep sea; with a description of certain pelagic surface-swimming species. *Transactions of the Linnean Society (London)*, 1, 295-305.
- Moura, C. J., Cunha, M. R., Porteiro, F. M. & Rogers, A. D. (2011) The use of the DNA barcode gene 16S mRNA for the clarification of taxonomic problems within the family Sertulariidae (Cnidaria, Hydrozoa). *Zoologica Scripta*, 40, 520-537.
- Nagy, Z. T. (2010) A hands-on overview of tissue preservation methods for molecular genetic analyses. *Organisms Diversity & Evolution*, 10, 91-105.

- Nair, R. V. (1949) On two new ceriantharian larvae from the Madras plankton. *Records of the Indian Museum*, 47, 239-251 pl.III-V.
- Nei, M. & Kumar, S. (2000) *Molecular Evolution and Phylogenetics*. New York: Oxford University Press.
- Nisancioglu, K. H., Raymo, M. E. & Stone, P. H. (2003) Reorganization of Miocene deep water circulation in response to the shoaling of the Central American Seaway. *Paleoceanography*, 18, 6-1 - 6- 12.
- Nishiguchi, M. K., Doukakis, P., Egan, M., Kizirian, D., Phillips, A. & Prendini, L. (2002) DNA isolation procedures. In: R. DeSalle, G. Giribet & W. Wheeler (Eds), *Methods and tools in biosciences and medicine*. Birkhäuser Basel, Berlin.
- Nixon, K. C. (1999) The parsimony ratchet, a new method for rapid parsimony analysis. *Cladistics*, 15, 407-414.
- Nussinov, R. & Jacobson, A. B. (1980) Fast algorithm for predicting the secondary structure of single-stranded RNA. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*, 77, 6309-6313.
- Nyholm, K.-G. (1943) Zur Entwicklung und Entwicklungsbiologie der Ceriantharien und Aktinien. *Zoologiska Bidrag från Uppsala*, 22, 87-248.
- Ocaña, M. A., Tocino, L. S., López González, S. & Viciano Martín, J. F. (2000) *Guía submarina de invertebrados no artrópodos*. (2ª ed.). Granada: Albolote.
- Pallas, P. S. (1766) *Elenchus Zoophytorum Sistens Generum Adumbrationes Generaliores et Specierum Cognitarum Succinctas Descriptiones cum Selectis Auctorum Synonymis*. Hagae-Comitum [The Hague].
- Panikkar, N. K. (1947) Observations on the structure and developmental stages of a new species of *Arachnactis* from the Madras plankton. *Annales des Sciences Naturelles*, 9, 227-250.
- Pante, E. & France, S. C. (2010) *Pseudochrysogorgia bellona* n. gen., n. sp.: a new genus and species of chrysogorgiid octocoral (Coelenterata, Anthozoa) from the Coral Sea. *Zoosystema*, 32, 595-612.
- Park, E., Hwang, D.-S., Lee, J.-S., Song, J.-I., Seo, T.-K. & Won, Y.-J. (2012) Estimation of divergence times in cnidarian evolution based on mitochondrial protein-coding genes and the fossil record. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 62, 329-345.

- Parker, G. H. (1900) Synopses of North-American invertebrates. XIII. The Actiniaria. *American Naturalist*, 34, 747-758.
- Pax, F. (1908) Anthozoa. Die Aktinienfauna Westafrikas. *Denkschriften der Medizinisch-Naturwissenschaftlichen Gesellschaft*, 13, 463-504 [261-302].
- Pax, F. (1910) Studien an westindischen Actinien. *Zoologische Jahrbücher, Supplement* 11, 157-330.
- Pax, F. (1910) Studien an westindischen Actinien. *Zoologische Jahrbücher, 11 Suppl.*, 157-330.
- Pérez, L. M., Iturrería, S. F. G. & Griffin, M. (2010) Paleoecological and paleobiogeographic significance of two new species of bivalves in the Paraná Formation (Late Miocene) of Entre Ríos Province, Argentina. *Malacologia*, 53, 61-76.
- Peterson, R. G. & Stramma, L. (1991) Upper-level circulation in the South Atlantic Ocean. *Progress in Oceanography*, 26, 1-73.
- Pianka, E. R. (1999) *Evolutionary Ecology* (6th ed.). São Francisco: Benjamin/Cummings.
- Picton, B. E. (1985) Anthozoans (Coelenterata: Anthozoa) new to Ireland and new records of some rarely recorded species. *Irish Naturalists' Journal*, 21, 484-488.
- Picton, B. E. & Manuel, R. L. (1985) *Arachnanthus sarsi* Carlgren, 1912 - a Redescription of a Cerianthid Anemone New to the British-Isles. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 83, 343-349.
- Pires, D. d. O. (1995) Cnidoma da ordem Scleractinia (Cnidaria, Anthozoa). In: *Departamento de Zoologia*. Universidade de São Paulo, São Paulo, p. 227.
- Podar, M., Haddock, S. H., Sogin, M. L. & Harbison, G. R. (2001) A molecular phylogenetic framework for the phylum Ctenophora using 18S rRNA genes. *Molecular Phylogenetic and Evolution*, 21, 218-230.
- Prendini, L., Hanner, R. & DeSalle, R. (2002) Obtaining, storing and archiving specimens and tissue samples for use in molecular studies. In: R. DeSalle, G. Giribet & W. Wheeler (Eds), *Techniques in Molecular Systematics and Evolution*. Oxford, London, pp. 176-248.
- Räsänen, M. E., Linna, A. M., Santos, J. C. R. & Negri, F. R. (1995) Late Miocene Tidal Deposits in the Amazonian Foreland Basin. *Science*, 269, 386-389.

- Ratnasingham, S. & Hebert, P. D. N. (2007) BOLD : The Barcode of Life Data System (www.barcodinglife.org). *Molecular Ecology Notes*, 7, 355-364.
- Reimer, J. D., Hirose, M., Irei, Y., Obuchi, M. & Sinniger, F. (2011) The sands of time: rediscovery of the genus *Neozoanthus* (Cnidaria: Hexacorallia) and evolutionary aspects of sand incrustation in brachycnemic zoanths. *Marine Biology*, 158, 983-993.
- Reimer, J. D., Hirose, M. & Wirtz, P. (2010) Zoanths of the Cape Verde Islands and their symbionts: previously unexamined diversity in the Northeastern Atlantic. *Contributions to Zoology*, 79, 147-163.
- Reimer, J. D., Ono, S., Takishita, K., Tsukahara, J. & Maruyama, T. (2006) Molecular Evidence Suggesting Species in the Zoanthid Genera *Palythoa* and *Protospalythoa* (Anthozoa: Hexacorallia) Are Congeneric. *Zoological Science*, 23, 87-94.
- Reimer, J. D. & Sinniger, F. (2010) Discovery and description of a new species of *Abyssoanthus* (Zoantharia: Hexacorallia) at the Japan Trench: the world's deepest known zoanthid. *Cahiers De Biologie Marine*, 51, 451-457.
- Renier, S. A. (1807) Prospetto della Classe dei Vermi. In: *Prodromus observacion - 1804 -1807*, Venezia, pp. 15-27.
- Rodriguez, E. & Daly, M. (2010) Phylogenetic relationships among deep-sea and chemosynthetic sea anemones: actinoscyphiidae and actinostolidae (Actiniaria: Mesomyaria). *Plos One*, 5, E10958.
- Romano, S. & Palumbi, S. R. (1996) Evolution of scleractinian corals inferred from molecular systematics. *Science*, 271, 640-642.
- Ronquist, F. & Huelsenbeck, J. (2003) MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19, 1572-1574.
- Rosa, C. N. (1973) *Os animais de nossas praias* (2 ed.). São Paulo: Edart.
- Roule, L. (1904) Sur un Cérianthaire nouveau. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences - Paris*, 138, 708-710.
- Roule, L. (1905) Description des antipathaires et cerianthaires recueillis par S.A.S. le Prince de Monaco dans l'Atlantique nord (1886-1902). *Résultats des Campagnes Scientifiques Accomplies sur son Yacht par Albert I Prince Souverain de Monaco*, 30, 1-96.

- Ryland, J. S., Brasseur, M. M. & Lancaster, J. E. (2004) Use of cnidae in taxonomy: implications from a study of *Acrozoanthus australiae* (Hexacorallia, Zoanthidea). *Journal of Natural History*, 38, 1193-1223.
- Sampaio, R. F. & Mancini, M. C. (2007) Estudos de revisão sistemática: Um guia para síntese criteriosa da evidência científica. *Revista Brasileira de Fisioterapia*, 11, 83-89.
- Sars, M. (1846) Ueber *Archnactis albida*, einen schwimmenden Polypen. In: M. Sars (Ed), *Fauna littoralis Norvegiae oder Beschreibung und Abbildungen neuer oder wenig bekannten Seethiere, nebst Beobachtungen uber die Organisation, Lebensweise und Entwicklung derselben*. Druck und Veblag von Johann Dahl, Christiana, pp. 28-30.
- Scarabino, F. (2006) Faunística y taxonomía de invertebrados bentónicos marinos y estuarinos de la costa uruguaya. In: R. Menafra, L. Rodríguez-Gallego, F. Scarabino & D. Conde (Eds), *Bases para la conservación y el manejo y de la costa uruguaya*. VIDA SILVESTRE (Sociedad Uruguay para la Conservación de la Naturaleza), Montevideo, pp. 113-142. .
- Schmidt, H. (1972) Die Nesselkapseln der Anthozoen un ihre Bedeutung für die phylogenetische Systematik. *Helgoländer wiss. Meeresuntersuchungen*, 23, 422-458.
- Schmidt, H. (1974) On the evolution in the Anthozoa. In: *Proceedings of the Second International Coral Reef Symposium*, Brisbane, pp. 533-559.
- Schultz, J., Maisel, S., Gerlach, D., Müller, T. & Wolf, M. (2005) A common core of secondary structure of the internal transcribed spacer 2 (ITS2) throughout the Eukaryota. *RNA*, 11, 361-364.
- Scrutton, C. (1999) Palaeozoic corals: their evolution and palaeoecology. *Geology Today*, 15, 184-193.
- Shepard, A. N., Theroux, R. B., Cooper, R. A. & Uzmann, J. R. (1986) Ecology of Ceriantharia (Coelenterata, Anthozoa) of the Northwest Atlantic from Cape-Hatteras to Nova-Scotia. *Fishery Bulletin*, 84, 625-646.
- Shick, J. M. (1991) *A functional biology of sea anemones* (Vol. 1). New York: Chapman & Hall.

- Shimodaira, H. & Hasegawa, M. (1999) Multiple Comparisons of Log-Likelihoods with Applications to Phylogenetic Inference. *Molecular Biology and Evolution*, 16, 1114-1116.
- Soares, M. O., Paiva, C. C. d., Godoy, T. d. & Silva, M. d. B. (2011) Atol das Rocas (Atlântico Sul Equatorial): Um caso de Lixo Marinho em Áreas Remotas. *Revista da Gestão Costeira Integrada*, 11, 149-152.
- Song, J. I. (1998) Taxonomy of *Cerianthus filiformis* (Ceriantharia, Anthozoa) and its phoronid associate, *Phoronis australis* in Korea. *Korean Journal of Biological Sciences*, 2, 195 - 201.
- Song, J.-I. & Won, J. H. (1997) Systematics Relationship of the Anthozoan Orders Based on the Partial Nuclear 18S rDNA Sequences. *Korean Journal Biological Science*, 1, 43-52.
- Spalding, M. D., Fox, H. E., Halpern, B. S., McManus, M. A., Molnar, J., Allen, G. R., et al. (2007) Marine ecoregions of the world: A bioregionalization of coastal and shelf areas. *Bioscience*, 57, 573-583.
- Spallanzani, L. (1784) Diversi animali nuovi. *Memorie della Società Italiana di Verona*, 2, 627-629.
- Stamatakis, A., Hoover, P. & Rougemont, J. (2008) A rapid bootstrap algorithm for the raxml web servers. *Systematic Biology*, 57, 758-771.
- Stamatakis, A., Ludwig, T. & Meier, H. (2005) Raxml-III: a fast program for maximum likelihood-based inference of large phylogenetic trees. *Bioinformatics*, 21.
- Stampar, S. N., Emig, C. C., Morandini, A., Kodja, G., Balboni, A. P. & Silveira, F. L. (2010) Is there any risk in a symbiotic species associating with an endangered one? A case of a phoronid worm growing on a Ceriantheomorpha tube. *Cahiers De Biologie Marine*, 51, 205-211.
- Stampar, S. N., Tronolone, V. B. & Morandini, A. C. (2006) Description and life cycle of the hydrozoan *Hydractinia uniformis*, sp nov (Cnidaria : Hydrozoa : Hydractiniidae), from the coast of southeastern Brazil. *Zootaxa*, 43-60.
- Stocsits, R. R., Letsch, H., Hertel, J., Misof, B. & Stadler, P. F. (2009) Accurate and efficient reconstruction of deep phylogenies from structured RNAs. *Nucleic Acids Research*, 37, 6184–6193.

- Swofford, D. L. (1991) When are phylogeny estimates from molecular and morphological data incongruent? In: M. M. M. J. Cracraft (Ed), *Phylogenetic analysis of DNA sequences*. Oxford University Press, Londres, p. 358.
- Tamura, K., Nei, M. & Kumar, S. (2004) Prospects for inferring very large phylogenies by using the neighbor-joining method. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*, *101*, 11030-11035.
- Tamura, K., Peterson, D., Peterson, N., Stecher, G., Nei, M. & Kumar, S. (2011) MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Molecular Biology and Evolution*, *28*, 2731-2739.
- Tiffon, Y. (1987) Ordre des Cérianthaires. In: P. Grassé (Ed), *Traité de Zoologie: Anatomie, Systematique, Biologie - Cnidaires / Anthozoaires*. Masson, Paris, pp. 210-256.
- Tiffon, Y., Bouillon, J. & Compte, P. (1969) Etude histoquimique et biochimique des sécrétions ectodermiques des Cérianthes. *Marine Biology*, *3*.
- Tokuda, Y., Ikeno, T., Goto, S. G., Numata, H. & Ezaki, Y. (2010) Influence of different substrates on the evolution of morphology and life-history traits of azooxanthellate solitary corals (Scleractinia: Flabellidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, *101*, 184-192.
- Torelli, B. (1932) Nuova specie di *Cerianthus* del Golfo di napoli (*Cerianthus viridis*). *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli*, *12*, 1-17.
- Torelli, B. (1938) Istologia e senescenza in *Cerianthus*. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli*, *17*, 1-19.
- Torelli, B. (1961) Un *Cerianthus* del Golfo di Napoli: *C. bicyclus* n. sp. (Anthozoa). *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli*, *32*, 17-28.
- Torres-Pratts, H., Lado-Insua, T., Rhyne, A., Rodríguez-Matos, L. & Schizas, N. (2011) Two distinct, geographically overlapping lineages of the corallimorpharian <i>Ricordea florida</i> (Cnidaria: Hexacorallia: Ricordeidae). *Coral Reefs*, *30*, 391-396.
- Torrey, H. B. & Kleeberger, F. L. (1909) Contributions from the laboratory of the Marine Biological Association of San Diego. XXVII. Three species of *Cerianthus* from southern California. *University of California Publications in Zoology*, *6*, 115-125.

- Uchida, H. o. (1979) Cerianthids (Anthozoa, Coelenterata) from Kii Region, Middle Japan. *Memoirs of the National Science Museum (Tokyo)*, 12, 185-199.
- Uchida, H. o. & Soyama, I. (2001) *Sea Anemones in Japanese Waters*. Tokyo: TBS.
- Vafidis, D. & Koukouras, A. (1998) Antipatharia, Ceriantharia, and Zoantharia (Hexacorallia, Anthozoa) of the Aegean Sea with a check list of the Mediterranean and Black Sea species. *Annales de l'Institute Oceanographique*, 74, 115-126.
- van Beneden, E. (1897) Les Anthozoaires de la "Plankton-Expedition". *Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humbolt-Stiftung*, 2, 1-222.
- van Beneden, E. (1924) Travaux posthumes d' Edouard van Beneden sur les cérianthaires collationnés par Paul Cerfontaine. *Archives de Biologie, hors serie*, 242.
- van Oppen, M. J. H., Wörheide, G. & Takabayashi, M. (2000) Nuclear markers in evolutionary and population genetic studies of scleractinian corals and sponges. In: M. K. Moosa, S. Soemodihardjo, A. Soegiarto, K. Romimohtarto, A. Nontji, Soekarno & Suharsono (Ed), *Proceedings 9th International Coral Reef Symposium*. International Coral Reef Symposium, Bali, pp. 131-138.
- Vandamme, A. M. (2009) Basic concepts of molecular evolution. In: P. Lemey, M. Salemi & A.-M. Vandamme (Eds), *The Phylogenetic Handbook*. Cambridge University Press, New York, pp. 3-32.
- Verrill, A. E. (1864) List of the polyps and corals sent by the Museum of Comparative Zoölogy to other institutions in exchange, with annotations. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 1, 29-60.
- Verrill, A. E. (1873) Explorations of Casco Bay by the U.S. Fish Commission, in 1873. *Proceedings of the American Association for the Advancement of Science*, 22, 340-395.
- Verrill, A. E. (1901) Additions to the fauna of the Bermudas from the Yale Expeditions of 1901 with notes on other species. *Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences*, 11, 15-62.
- Vieira, L. M., Gordon, D. P., Souza, F. B. C. & Haddad, M. A. (2010) New and little-known cheilostomatous Bryozoa from the south and southeastern Brazilian continental shelf and slope. *Zootaxa*, 2722, 1-53.

- Webb, S. D. (1995) Biological Implications of the Middle Miocene Amazon Seaway. *Science*, 269, 361-362.
- Weill, R. (1934) *Contribution a l'étude des Cnidaires et de leurs Nématocystes* (Vol. 2). Paris: Les Presses Universitaires de France.
- Wesselingh, F. P., Hoorn, C., Kroonenberg, S. B., Antonelli, A., Lundberg, J. G., Vonhof, H. B., et al. (2010) On the origin of Amazonian landscapes and biodiversity: a synthesis. In: C. Hoorn & F. Wesselingh (Eds), *Amazonia: Landscape species evolution - A look into the past*. Wiley-Blackwell, West Sussex, pp. 421-432.
- Wesselingh, F. P. & Salo, J. A. (2006) A Miocene perspective on the evolution of the Amazonian biota. *Scripta Geologica*, 133, 439-458.
- Widersten, B. (1976) Ceriantharia, Zoanthidea, Corallimorpharia, and Actiniaria from Continental-Shelf and Slope Off Eastern Coast of United-States. *Fishery Bulletin*, 74, 857-878.
- Wiens, J. (2004) The Role of Morphological Data in Phylogeny Reconstruction. *Systematic Biology*, 53, 653-661.
- Williams, R. B. (1996) Measurements of cnidae from sea anemones (Cnidaria: Actiniaria): Statistical parameters and taxonomic relevance. *Scientia Marina*, 60, 339-351.
- Williams, R. B. (1998) Measurements of cnidae from sea anemones (Cnidaria : Actiniaria), II: further studies of differences amongst sample means and their taxonomic relevance. *Scientia Marina*, 62, 361-372.
- Williams, R. B. (2000) Measurements of cnidae from sea anemones (Cnidaria : Actiniaria), III: ranges and other measures of statistical dispersion, their interrelations and taxonomic relevance. *Scientia Marina*, 64, 49-68.
- Wirtz, P. (1995) *Unterwasserführer Madeira Kanarien/Azoren*. Stuttgart.: Niedere Tiere.
- Wirtz, P., Ocaña, O. & Molodtsova, T. N. (2003) Actiniaria and Ceriantharia of the Azores (Cnidaria Anthozoa). *Helgoländer Marine Research*, 57, 114-117.
- Won, J. H., Rho, B. J. & Song, J. I. (2001) A phylogenetic study of the Anthozoa (phylum Cnidaria) based on morphological and molecular characters. *Coral Reefs*, 20, 39-50.

Zuker, M., Mathews, D. H. & Turner, D. H. (1999) Algorithms and thermodynamics for RNA secondary structure prediction: A practical guide. *In*: J. Barciszewski & B. F. C. Clark (Eds), *RNA Biochemistry and Biotechnology*. Kluwer Academic Publishers, Boston, pp. 11-43.