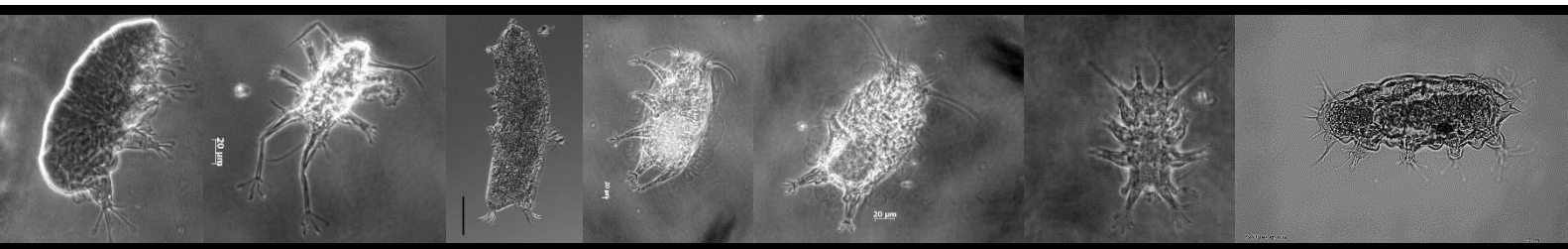




UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

EDIVALDO LIMA GOMES JÚNIOR

**TARDIGRADA EM ÁREA DE PLATAFORMA E TALUDE CONTINENTAL SOB
INFLUÊNCIA DOS FUNDOS DE RODOLITOS NO NORDESTE BRASILEIRO**



Recife

2020

EDIVALDO LIMA GOMES JÚNIOR

**TARDIGRADA EM ÁREA DE PLATAFORMA E TALUDE CONTINENTAL SOB
INFLUÊNCIA DOS FUNDOS DE RODOLITOS NO NORDESTE BRASILEIRO**

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia Animal da Universidade Federal de Pernambuco, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Biologia Animal.

Orientador: Prof. Dr. Paulo Jorge Parreira dos Santos

Coorientador: Prof. Dr. António Paulo F. P. de Magalhães

Recife

2020

Catálogo na Fonte:
Bibliotecário Bruno Márcio Gouveia, CRB-4/1788

Gomes Júnior, Edivaldo Lima

Tardigrada em área de plataforma e talude continental sob influência dos fundos de rodolitos no Nordeste brasileiro / Edivaldo Lima Gomes Júnior. - 2020.

179 f. : il.

Orientador: Prof. Dr. Paulo Jorge Parreira dos Santos.

Coorientador: Prof. Dr. António Paulo F. P. de Magalhães

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Programa de Pós-graduação em Biologia Animal, Recife, 2020.

Inclui referências, apêndices e anexos.

1. Zoologia. 2. Organismos aquáticos. 3. Animais marinhos. I. Santos, Paulo Jorge Parreira dos (orientador). II. Magalhães, António Paulo F. P. de (coorientador). III. Título.

579

CDD (22.ed.)

UFPE/CB-2020-158

EDIVALDO LIMA GOMES JÚNIOR

**TARDIGRADA EM ÁREA DE PLATAFORMA E TALUDE CONTINENTAL SOB
INFLUÊNCIA DOS FUNDOS DE RODOLITOS NO NORDESTE BRASILEIRO**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em
Biologia Animal, da Universidade Federal de
Pernambuco (UFPE), como requisito parcial para
obtenção do título de Doutor em Biologia Animal.

Aprovada em 01/06 /2020

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Paulo Jorge Parreira dos Santos
UFPE - Depto. Zoologia (Orientador)

Prof. Dr. André Morgado Esteves
UFPE - Depto. Zoologia (Membro Interno)

Prof. Dr. Ulisses dos Santos Pinheiro
UFPE - Depto. Zoologia (Membro Interno)

Prof.^a Dr.^a Adriane Pereira Wandenness
UFPE - Depto. Zoologia (Membro Externo)

Dr.^a Érika Cavalcante Leite dos Santos
UNICAMP – Depto. Biologia Animal (Membro Externo)

Prof. Dr. Jesser Fidelis de Sousa Filho
UFPE - Depto. Oceanografia (Membro Externo)

Suplentes

Prof. Dr. Alexandre de Oliveira Almeida
(Membro Interno)

Dr.^a Catarina de Lourdes Araújo Silva
(Membro Externo)

AGRADECIMENTOS

Nesse longo período no Labdin (2012-2020) muitos participaram dessa jornada e para sempre serão lembrados. O laboratório passou por ciclos, muitas pessoas foram e muitas outras chegaram, o Labdin foi trabalho, mas também foi lar e me sinto grato por aqueles que participaram da minha rotina e fizeram dos dias mais leves e alegres.

Portanto agradeço:

Ao Labdin (old): Ana Bolena, Adson, Ana Paula, Aliny, Cori, Fred, Helô, João, Júlia, Lays, Marina, Nayra, Raquel, Rodolfo, Thais, Tita, Visnu e Vivi. Amigos que permanecem mesmo sem a rotina de outrora, pessoas que trazem ótimas lembranças de coletas, disciplinas, congressos ou mesmo da boa conversa na hora do café.

Ao “novo” Labdin (Carol, Catarina, Michelly, Nídia, Ray, Rebeka, Elkênita, Bruna e Ícaro...), pelas conversas, distrações, ajudas e muitas risadas!

As amigas e colaboradores de longa data Clélia e Érika, pela amizade, franqueza e pela permanente disposição em ajudar. E aos demais colegas de laboratório da “rural”, Edpo (*In memorian*), Eduarda, Luiz, Keitz e Sueven.

Pela amizade “terapêutica” e eventualmente exploradas “braçalmente” de Adri, Aliny, Carol e Catarina que sempre renderam boas conversas em dias bons e em dias difíceis. E em especial a Adri pelo convívio, amizade serei sempre grato.

A minha família, pela compreensão, pelo incentivo e por acreditar no meu potencial. Aos meus pais (Marisa e Edivaldo), minhas irmãs (Michelle e Milenna), meus sobrinhos (Marisa e Artur) e a minha esposa (Sylvia), eu não poderia desejar ter mais sorte do que tenho por tê-los em minha vida.

Agradeço aos meus orientadores Paulo Santos e Paulo Fontoura, pelos ensinamentos, pela confiança e por me guiar neste projeto.

Aos membros da Banca pela disponibilidade e contribuição para este trabalho.

Aos avaliadores durante os seminários (os profs. Ulisses, André, Luciana e Leandro), cujas contribuições foram bastante úteis no desenvolvimento da tese.

Agradeço a todos do Programa de Pós-graduação em Biologia Animal, pela boa formação, pelo fácil acesso aos professores e pela atenção dedicada aos discentes, em especial para prof.^a Bruna, prof. Ulisses e o técnico administrativo Manuel.

A FACEPE (Fundação de Amparo à Ciência e tecnologia do estado de Pernambuco) pelo auxílio financeiro através da concessão de bolsa pesquisa.

A PETROBRAS (Petróleo brasileiro S/A), pelo material disponibilizado, pelas coletas e pelos dados abióticos utilizados neste estudo.

Por fim, agradeço a todos que participaram desta trajetória, que contribuíram de alguma forma pelo processo de aprendizado e na construção da tese, pelas conversas gentis de corredor e pelo convívio agradável que vivenciei ao longo desses anos.

É mais frequente que a confiança seja gerada pela ignorância do que pelo conhecimento: são os que conhecem pouco, e não os que conhecem muito, os que afirmam tão positivamente que este ou aquele problema nunca será solucionado pela ciência (Darwin; Charles, 1871, p.10).

RESUMO

Esta tese apresenta dados sobre a distribuição de Tardigrada na Bacia Potiguar - Rio Grande do Norte, Brasil, nos ambientes de plataforma e talude continental. Cinco transectos foram estabelecidos cobrindo diferentes fácies sedimentares. Cada transecto percorreu as isóbatas de: 5, 10, 20, 50, 150, 400, 1000 e 2500 metros de profundidade. Amostras bio-sedimentológicas foram obtidas durante os períodos seco (Outubro) e chuvoso (Maio) (2009-2011), para investigar a composição da comunidade Tardigrada durante esses períodos. Amostras também foram coletadas para analisar granulometria e carbonato de cálcio no ambiente, a fim de investigar possíveis relações entre a comunidade de Tardigrada e variáveis ambientais. Trinta e quatro espécies foram encontradas em 8 famílias (Archechiniscidae, Batillipedidae, Coronarctidae, Halechiniscidae, Stygarctidae, Styraconyxidae, Tanarctidae e fam. nov.), com quase 2/3 das espécies novas. As espécies *Ligiarctus alatus*, *Coronarctus disparilis*, *Coronarctus neptunus* e *Coronarctus yutupari* foram descritas, além de uma nova família. Foi possível identificar diferenças na estrutura da comunidade de Tardigrada para os períodos seco e chuvoso, bem como entre as isóbatas avaliadas. A abundância e diversidade de Tardigrada diminuíram com o aumento da profundidade. Durante a estação chuvosa, observou-se uma maior densidade do filo. Variáveis ambientais, como tamanho de partícula e proporção de carbonato de cálcio, afetam a estrutura da comunidade. Este trabalho, baseado em um amplo esforço amostral, contribui para a compreensão da diversidade e distribuição do filo Tardigrada em um ambiente oligotrófico tropical.

Palavras-chave: Meiofauna. Plataforma continental. Talude continental. Halechiniscidae. Coronarctidae. Florarctinae.

ABSTRACT

The thesis presents data about the distribution of Tardigrada in the Potiguar Basin - Rio Grande do Norte, Brazil in the continental shelf and slope environments. Five transects were established covering different sedimentary facies. Each transect traversed the isobaths of: 5, 10, 20, 50, 150, 400, 1000 and 2500 meters. Bio-sedimentological samples were obtained during the dry (October) and rainy periods (May) (2009-2011), to investigate the composition of the Tardigrada community over this period. Samples were collected also to analyze granulometry and calcium carbonate in the environment, in order to investigate possible relations between the Tardigrada community and environmental variables. Thirty-four species were found in 8 families (Archechiniscidae, Batillipedidae, Coronarctidae, Halechiniscidae, Stygarctidae, Styraconyxidae, Tanarctidae and fam. nov.), with almost 2/3 of the new species. The species *Ligiarctus alatus*, *Coronarctus disparilis*, *Coronarctus neptunus* and *Coronarctus yutupari* have been described, in addition to a new family. It was possible to identify differences in the structure of the Tardigrada community for the dry and rainy periods, as well as between the isobates. The abundance and diversity of Tardigrada decreases with the increase in depth. During the rainy season there is a higher density of the phylum. Environmental variables such as particle size and calcium carbonate proportion affect community structure. This work, based on a broad sampling effort, contributes to the understanding of the diversity and distribution of the phylum Tardigrada in a tropical oligotrophic environment.

Keywords: Meiofauna. Continental shelf. Continental slope. Halechiniscidae. Coronarctidae. Florarctinae.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1- Ilustração esquemática de um Tardigrada marinho generalizado modificado a partir de Pollock, 1976.....24
- Figura 2- Mapa batimétrico da Bacia Potiguar. Localização da Bacia Potiguar (4°47'0"-5°00'S e 36°10'0-37°00'W) nas adjacências das cidades de Porto Mangue, Macau, Guamaré e Galinhos – Rio Grande do Norte. Os pontos vermelhos (●) representam as estações de coleta as linhas de transversais o relevo submarino com marcações entre as isóbatas de 5-2500 metros de profundidade.....33
- Figura 3- Mapa sedimentológico da Bacia Potiguar (4°47'0" - 5°00'S; 36°10'0 - 37°00'W) nas adjacências as cidades de Porto Mangue, Macau, Guamaré e Galinhos nas batimetrias de 5 a 1000 metros.....34

ARTIGO I- Biodiversidade de tardígrados marinhos da Bacia Potiguar, Rio Grande do Norte, Brasil.

- Figura 1- Localização da Bacia Potiguar no litoral brasileiro com destaque para as estações de coleta da Plataforma Continental - MR (Círculo preto - ●) e Talude Continental - MT (triângulo preto - ▲), Brasil (4°47'0"-5°00'S e 36°10'0-37°00'W) nas isóbatas de 5, 10, 20, 10, 150, 1000 e 2.500 metros...49
- Figura 2- A) Curva de acumulação de espécies por área/período para Tardigrada da Bacia Potiguar - Período Seco na Plataforma Continental - ♦; Período Chuvoso na Plataforma Continental - x ; Período Seco no Talude - ▼; Período Chuvoso no Talude - □; B) Curva de dominância global de espécies por área/período para Tardigrada da Bacia Potiguar: Espécies observadas (Sobs - ○), Estimativa de riqueza de espécies (Chao1 - ▲), (Jackknife 1 - □),(Bootstrap - x) da plataforma continental no período seco.....55

ARTIGO II - A new tardigrade, *Zioarctus jaciae* gen. nov., sp. nov. (Heterotardigrada: Arthrotardigrada), from the Northeast Brazilian coast with the establishment of *Zioarctidae* fam. nov.

- Figura 1- *Zioarctus jaciae* gen. nov., sp. nov. Schematic drawing of a female: A. dorsal view; B. ventral view. a, anus; BpI–III, body segmental plates I–III; cap,

	caudal plate; cE. cirrus <i>E</i> ; ec, external cirrus; fg, female gonopore; hp, head plate; ic, internal cirrus; IpI–III, intersegmental plates I–III; lc, lateral cirrus A; lp, leg projection; mc, median cirrus; mo = mouth, pc = primary clava; sc, secondary clava; Scp, subcephalic plate; SoI–IV, sensory organs I–IV; sp, sensory plate; VpI–III, ventral plates I–III. Scale bars = 10 μ m.....	70
Figura 2 -	<i>Zioarctus jaciae</i> gen. nov., sp. nov. holotype habitus: A. dorsal view; B. ventral view. Scale bars = 10 μ m.....	72
Figura 3 -	<i>Zioarctus jaciae</i> gen. nov., sp. nov. A. detail of dorsal plates, showing the divided intersegmental plates III (IpIIIa–b), body segmental plate III (BpIII) and caudal plate (cap) medially fused, and the Psi-shaped groove (arrow) on the caudal plate (holotype); B. Close-up of the head, showing the primary clava (pc) and the ventrolateral sharp process (arrow) (paratype, TARD-UFRPE-02-43); C. Ventral view of a paratype (TARD-UFRPE-02 41), leg projections (lp), sensory organ on leg IV (SoIV) and lateral projection between legs III–III (arrow) are visible; D. Detail of the medium cirrus (mc) of a paratype (TARD-UFRPE-02-42); E. Ventral view of the head of a paratype (TARD-UFRPE-02-41), evidencing bifid secondary clava (sc) and mouth (mo) cone; F. Ventral view of the head of paratype TARD-UFRPE-02-41, in a different focus position, showing sensory plates (sp). Scale bars = 10 μ m.....	73
Figura 4 -	<i>Zioarctus jaciae</i> gen. nov., sp. nov. A. sensory organs (SoI–III) on legs I–III (paratype, TARD-UFRPE-02-43); B. Detail of claws and digits on legs IV of a male (paratype TARD-UFRPE-02-41); C. male gonopore (mg) and anus (a) (paratype C.XI-71); D. female gonopore (fg) (TARD-UFRPE-02-42). Scale bars = 10 μ m.....	75

ARTIGO III - Distribuição da Comunidade de Tardigrada na plataforma e talude continental da Bacia Potiguar, Rio Grande do Norte –Brasil.

Figura 1-	Mapa o Brasil, destacado com círculo preto a área que corresponde a Bacia Potiguar, Rio Grande do Norte. A ampliação detalha a área de coleta, onde as linhas transversais representam as isóbatas. Os círculos em vermelho
-----------	---

	correspondem aos pontos de coleta na plataforma (5-50 metros) e os quadrado azul o talude (150-2500 metros).....	92
Figura 2-	Gráficos com os valores percentuais médios de Carbonato de Cálcio (CaCO_3) encontrados para as profundidades 5, 10, 20, 50, 150, 400, 1000 e 2500 metros durante o período seco (em cinza) e chuvoso (em preto), na Bacia Potiguar – Rio Grande do Norte, Brasil.....	95
Figura 3-	Percentuais das frações granulométricas para o Período Seco e chuvoso nas isóbatas avaliadas da plataforma (5, 10, 20 e 50 metros) e Talude continental (150, 400, 1000 e 2500 metros) da Bacia Potiguar – Rio Grande do Norte, Brasil.....	97
Figura 4-	Gráficos com as abundâncias relativas para a comunidade de Tardigrada da Bacia Potiguar, Rio Grande do Norte - Brasil. A) Abundância relativa por área; B) Abundância relativa por Área/período.....	97
Figura 5-	Densidade média de Tardigrada por 10 cm^2 para plataforma continental (5, 10, 20 e 50 metros) e Talude continental (150, 400, 1000 e 2500 metros) durante o período Seco e Chuvoso na Bacia Potiguar- Rio Grande do Norte Brasil.....	98
Figura 6-	Gráficos com a distribuição das famílias de Tardigrada na Bacia Potiguar, Rio Grande do Norte - Brasil. A) Número de gêneros por família encontrados na Bacia Potiguar - Rio Grande do Norte, Brasil; B) Abundância relativa das famílias de Tardigrada encontradas na Bacia Potiguar - Rio Grande do Norte, Brasil.....	100
Figura 7-	Abundância de Tardigrada por gênero nas isóbatas da plataforma (5, 10, 20 e 50 metros) e talude continental (150, 400, 1000 e 2500 metros) durante período seco (em cinza) e chuvoso (em preto) na Bacia Potiguar- Rio Grande do Norte.....	102
Figura 8-	Abundância relativa dos gêneros de Tardigrada por isóbata na plataforma (5, 10, 20 e 50 metros) e talude continental (150, 400, 1000 e 2500 metros de profundidade), durante o período Seco e Chuvoso da Bacia Potiguar- Rio Grande do Norte, Brasil.....	103

Figura 9-	Valores médios da: Riqueza de táxons (S), Equitabilidade de Pielou (J') e Diversidade de Shannon calculada com logaritmo na base 2 (H') dos gêneros de Tardigrada da Plataforma e Talude continental da Bacia Potiguar - Rio Grande do Norte – Brasil, durante o período seco e chuvoso.....	104
Figura 10-	Relação entre a abundância de Tardigrada e a profundidade. Amostras do período chuvoso destacadas como círculo preto; Amostras do período chuvoso como diamantes cinza. A equação de regressão das retas plotadas próximas ao período correspondente (seco e chuvoso). Retas de regressão ajustadas em escala logarítmica.....	106
Figura 11-	Análise de Ordenação Multidimensional (MDS), considerando as isóbatas (10, 20, 50, 150, 400 1000 metros e 2500 metros). Índice de Bray-Curtis. Fator: Isóbata.....	109
Figura 12-	Análise de Ordenação Multidimensional (MDS), considerando as áreas (Plataforma X Talude). Índice de Bray-Curtis. Fator: Período.....	109
Figura 13-	Análise de Ordenação Multidimensional (MDS), considerando as áreas (Plataforma X Talude). Índice de Bray-Curtis. Fator: Área.....	110
Figura 14-	Análise de redundância (RDA) feita a partir de um modelo de matriz de distância baseado nos dados de abundância dos táxons de Tardigrada e nas variáveis ambientais.....	110

LISTA DE TABELAS

ARTIGO I - Biodiversidade de tardígrados marinhos da Bacia Potiguar, Rio Grande do Norte, Brasil.

Tabela 1-	Lista das espécies de Tardigrada encontradas na Bacia Potiguar - Rio Grande do Norte, Brasil.....	51
Tabela 2-	Dados de diversidade de Tardigrada da plataforma e talude Continental da Bacia Potiguar - Rio grande do Norte durante o período seco e chuvoso. S= Riqueza; J'= Equitabilidade de Pielou; H'= Diversidade de Shanon - Wiener.....	52

ARTIGO II - A new tardigrade, *Zioarctus jaciae* gen. nov., sp. nov. (Heterotardigrada: Arthrotardigrada), from the Northeast Brazilian coast with the establishment of *Zioarctidae* fam. nov.

Tabela 1-	Measurements (μm) of selected morphological structures from males of <i>Zioarctus jaciae</i> gen. nov. sp. nov.....	71
Tabela 2-	Measurements (μm) of selected morphological structures from females and two specimens of undetermined gender of <i>Zioarctus jaciae</i> gen. nov., sp. nov.....	76

ARTIGO III: Distribuição da Comunidade de Tardigrada na plataforma e talude continental da Bacia Potiguar, Rio Grande do Norte –Brasil.

Tabela 1-	Resultados da análise da PERMANOVA para os dados abióticos (Carbonato de Cálcio e Granulometria) da Bacia Potiguar para os fatores “Isóbata” (5, 10, 20, 50, 150, 400, 1000 e 2500 metros de profundidade) e “Período” (Seco X Chuvoso.....	96
Tabela 2-	Resultados da análise da PERMANOVA para avaliar efeito dos fatores Isóbata (5, 10, 20, 50, 150, 400, 1000 e 2500 metros de profundidade) e Período (Seco X Chuvoso) sobre a densidade total de Tardigrada.....	98
Tabela 3-	Resultados do teste <i>t</i> para diferenças na estrutura da comunidade de tardígrados entre as isóbatas avaliadas.....	99

Tabela 4-	Resultados da análise da PERMANOVA para os dados Riqueza de Tardigrada da Bacia Potiguar para os fatores Isóbata (5, 10, 20, 50, 150, 400, 1000 e 2500 metros de profundidade) e Período (Seco X Chuvoso).....	105
Tabela 5-	Resultados do teste <i>t</i> para diferenças na Riqueza da comunidade de tardígrados entre as isóbatas avaliadas.....	105
Tabela 6-	Resultados da análise da PERMANOVA sobre a estrutura da Comunidade de Tardigrada da Bacia Potiguar para os fatores Isóbata (5, 10, 20, 50, 150, 400, 1000 e 2500 metros de profundidade) e Período (Seco X Chuvoso).....	107
Tabela 7-	Resultados do teste <i>t</i> para diferenças na estrutura da comunidade de tardígrados entre as isóbatas avaliadas.....	108

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL.....	17
1.1	TARDIGRADA.....	17
1.1.1	Aspectos Gerais	17
1.1.2	Descrições de espécies	19
1.1.3	Registros de ocorrência e ecologia.....	20
1.1.4	Morfologia geral.....	21
1.2	BACIA POTIGUAR.....	24
1.3	ESTUDOS DE MONITORAMENTO AMBIENTAL.....	25
1.4	ORGANIZAÇÃO DA TESE.....	26
1.5	OBJETIVOS.....	28
1.5.1	Objetivo geral.....	28
1.5.2	Objetivos específicos.....	28
1.6	HIPÓTESES.....	28
1.7	JUSTIFICATIVA.....	29
2	MATERIAL E MÉTODOS.....	31
2.1	DESCRIÇÃO DE ÁREA.....	31
2.2	AMOSTRAGEM.....	32
2.3	LABORATÓRIO.....	35
2.3.1	Meiofauna.....	35
2.3.2	Confecção de lâminas e identificação.....	35
	REFERÊNCIAS	37
3	RESULTADOS.....	45
3.1	ARTIGO I: BIODIVERSIDADE DE TARDÍGRADOS MARINHOS DA BACIA POTIGUAR, RIO GRANDE DO NORTE, BRASIL.....	45
3.2	ARTIGO II: A NEW TARDIGRADE, <i>ZIOARCTUS JACIAE</i> GEN. NOV., SP. NOV. (HETEROTARDIGRADA: ARTHROTARDIGRADA), FROM THE	

	NORTHEAST BRAZILIAN COAST WITH THE ESTABLISHMENT OF ZIOARCTIDAE FAM. NOV.....	64
3.3	ARTIGO III: DISTRIBUIÇÃO DA COMUNIDADE DE TARDIGRADA NA PLATAFORMA E TALUDE CONTINENTAL DA BACIA POTIGUAR, RIO GRANDE DO NORTE – BRASIL.....	87
4	CONCLUSÕES.....	124
	APÊNDICE A – Artigo publicado na revista Marine Biodiversity.....	125
	APÊNDICE B – Artigo publicado na revista Diversity.....	141
	ANEXO A – Material suplementar do artigo publicado na revista Diversity: Prancha taxonômica de <i>Coronarctus laubieri</i>.....	172
	ANEXO B – Material suplementar do artigo publicado na revista Diversity: Desenhos esquemáticos de <i>Coronarctus laubieri</i>.....	173
	ANEXO C – Material suplementar do artigo publicado na revista Diversity: Medidas dos espécimes de <i>Coronarctus dissimilis</i>.....	174
	ANEXO D – Material suplementar do artigo publicado na revista Diversity: Medidas dos espécimes de <i>Coronarctus neptunus</i>.....	176
	ANEXO E – Material suplementar do artigo publicado na revista Diversity: Medidas dos espécimes de <i>Coronarctus yurupari</i>.....	178

1 INTRODUÇÃO GERAL

1.1 TARDIGRADA

A descoberta do filo Tardigrada remonta às primeiras investigações com microscópios ópticos no século 18 (KINCHIN, 1994; RAMAZZOTTI & MAUCCI, 1983). Um sacerdote alemão, J.A.E Goeze, é o provável responsável pelo primeiro registro de ocorrência publicado sobre o filo em 1773, tendo-os denominado por “Kleine Wasser bar” (urso d’água diminuto), por ver similaridades na forma das garras e maneira de andar entre esses grupos tão distintos (KINCHIN, 1994; RAMAZZOTTI & MAUCCI, 1983).

Devido a imprecisões históricas, concorrem com Goeze pelo pioneirismo, J.C. Eichorn, que teria visualizado espécimes em algas em 1767 (relato publicado em 1775) e o professor e abade Bonaventura Corti, que confundiu Tardigrada com uma lagarta microscópica, publicando seu achado em: “Ossenuzioni microscopiche sula Tremella e sula circolazione del fluido in una pianta acquaiola” de 1774. Em 1776, outro abade, Lazzaro Spallanzani, observou pequenos organismos que retornavam “á vida” depois de hidratados. Provavelmente Spallanzani observava um organismo em anidrobiose, sendo este um mecanismo fisiológico pelo qual alguns rotíferos, nematódeos e tardígrados resistem ao estresse hídrico (NELSON & HIGGINS, 1990). Ele também foi o responsável por cunhar o nome utilizado até então: Tardigrada, onde *Tardus* em latim significa “lento” e *gradus* é “andar” (KINCHIN, 1994; RAMAZZOTTI & MAUCCI, 1983).

1.1.1 Aspectos Gerais

O filo Tardigrada embora amplamente distribuído nos ambientes limnoterrestres e marinhos, ainda é considerado pouco conhecido, provavelmente em consequência de seu pequeno tamanho e hábitos crípticos (KACZMAREK, MICHALCZYK, & MCINNES., 2015). No ambiente marinho, tardígrados são incluídos entre os filozoa da meiofauna, ou seja, metazoários bentônicos que se distinguem da macrofauna pelo tamanho (de 45 µm à 500 µm) (GIERE, 2009; HIGGINS, 1988). Sabe-se que o filo distribui-se de forma bastante irregular no sedimento, em manchas esparsas (GIERE, 2009), podendo estar associados a algas (ou detritos algais), na superfície ou dentro do sedimento, podendo ultrapassar 100 cm de profundidade (KRISTENSEN & HIGGINS, 1984; RENAUD-MORNANT & POLLOCK, 1971). Em alguns ambientes podem apresentar comunidades bastante expressivas ou até ser organismo mais abundante da meiofauna (DA ROCHA *et al.*, 2000; TILBERT *et al.*, 2019). Algumas espécies podem ser comensais de outros invertebrados, como holotúrias, cracas, isópodes, mexilhões e

briozoários (KACZMAREK *et al.*, 2015; RENAUD-MORNANT & POLLOCK, 1971). Estão presentes em quase todas zonas do ambiente bentônico, incluindo o supralitoral e podendo também ocorrer em profundezas abissais (ROMANO *et al.*, 2011; SCHULZ, 1953).

A interpretação acerca da posição sistemática de Tardigrada é bastante diversa ao longo da história, já foram considerados aracnídeos, insetos, crustáceos ou incluídos em grupos atualmente obsoletos, tais como Infusoria, Stelecopoda e Pseudoarachinida (KINCHIN, 1994; RAMAZZOTTI & MAUCCI, 1983), e só a partir de 1962 passou a ser considerado filo (Ramazzotti, 1962). Tardigrada é peça fundamental para as interpretações dos processos evolutivos que envolvem os ecdisozoários (ver: AGUINALDO *et al.*, 1997), atualmente estudos moleculares com 18S rRNA os aproxima de Arthropoda e Onychophora, formando com estes o Clado Panarthropoda (AGUINALDO *et al.*, 1997; NELSON, GUIDETTI & REBECCHI, 2016).

Por um tempo considerável, para organismos microscópicos a hipótese “Tudo em toda parte” foi bastante difundida, baseando-se na distribuição de bactérias e depois corroborada por protozoários e micrometazoários (animais menores que 2 mm) (FOISSNER, 2006; GUIL, 2011). Esta hipótese considera que microorganismos são capazes de serem dispersos em consequência de seu tamanho e capacidade de dormência, portanto, a restrição da ocupação do ambiente estaria mais relacionada a uma restrição adaptativa do que a uma limitação quanto à chegada do organismo em um novo ambiente. Então, haveria de se esperar alto fluxo gênico entre populações adaptadas em toda parte. No passado estimou-se que cerca de 30% de todas as espécies descritas de tardígrados até à década de 1970 seriam cosmopolitas (STERRER, 1973).

Tardígrados não possuem estágio larval pelágico, embora estejam presentes em ilhas isoladas, como o Havaí o que indicaria boa capacidade de dispersão, ao menos sob uma perspectiva evolutiva de tempo. A espécie *Echiniscoides sigismundii*, por bastante tempo, foi considerada cosmopolita (RENAUD-MORNANT, 1980b), mas hoje, a partir de dados moleculares, foi identificada uma forte subdivisão geográfica, com indícios que ocorreu especiação ecológica (espécies que vivem sobre algas diferem de outras que habitam cracas, por exemplo) e que o fator climático é preponderante (FAURBY *et al.*, 2012). Uma estimativa recente indica que apenas 11% das espécies conhecidas de Tardigrada seriam cosmopolitas (KACZMAREK *et al.*, 2015). Portanto, é provável que espécies registradas em vários oceanos possam ser crípticas, identificações erradas ou ocorrências ocasionais.

Recentemente pesquisas sobre a capacidade de sobrevivência a condições extremas têm impulsionado o interesse nos tardígrados (GUIDETTI *et al.*, 2012; REBECCHI *et al.*, 2009; RIZZO *et al.*, 2015). Os estudos têm escrutinado a partir de informações bioquímicas (REBECCHI, 2013), moleculares (GUIDETTI *et al.*, 2008) e fisiológicas (JÖNSSON & REBECCHI, 2002) os mecanismos relacionados à criptobiose e como os tardígrados se adaptam as variações do ambiente. Considerados animais extremófilos, foram utilizados em experimentos no espaço com intuito de entender os mecanismos fisiológicos envolvidos nesta capacidade, sendo atualmente utilizados como organismos modelo para exobiologia (GUIDETTI *et al.*, 2012; JÖNSSON, 2007; REBECCHI *et al.*, 2009). A criptobiose é um mecanismo pelo qual o animal reduz o metabolismo e a água corpórea, substituindo-a por trealose (um açúcar), as macromoléculas passam por um processo de “vitriificação”, reduzindo os danos fisiológicos causados pelas oscilações ambientais (HENGHERR *et al.*, 2008; SCHOKRAIE *et al.*, 2010). Durante o processo alguns tardígrados encolhem os membros e o corpo formando o “tonel”. Nesta condição podem sobreviver à escassez de oxigênio (anoxibiose), ao congelamento (criobiose) (GUIDETTI *et al.*, 2011) e desidratação (anidrobiose) (MØBJERG *et al.*, 2011). A criptobiose está mais bem descrita entre os tardígrados limnoterrestres (WELNICZ *et al.*, 2011), mas há indícios que respostas similares ocorrem também entre as espécies marinhas (HYGUM *et al.*, 2016; SØRENSEN *et al.*, 2018).

1.1.2 Descrições de espécies

Até ao momento foram descritas 237 espécies de tardígrados marinhos distribuídas em 11 famílias e 49 gêneros (DEGMA, BERTOLANI, & GUIDETTI, 2019) o que deve representar aproximadamente 20% da diversidade estimada para o grupo (BARTESL *et al.*, 2016). Embora a razão seja de algo em torno de 1 espécie de Tardigrada marinho para cada 4 espécies limnoterrestres descritas, a maior variabilidade morfológica e proporcionalmente de táxons superiores entre os primeiros indica uma provável maior diversidade (RENAUD-MORNANT, 1980a).

Nos últimos 5 anos houve um incremento de 15% no número de espécies de tardígrados marinhos descritas. Cinco grupos de pesquisa, com colaboração esporádica, assinaram quase todas as publicações durante este período, distribuídos entre Dinamarca (Dr. Reinhardt Kristensen), Portugal (Dr. Paulo Fontoura), Japão (Dr. Shinta Fujimoto), Estados Unidos (Dr. Paul Bartels) e Brasil (Dra. Clélia C. da Rocha). Durante este quinquênio, quase metade (43%) das descrições de tardígrados marinhos foram de espécies do Oceano Atlântico. Com espécimes obtidos na região entremarés (MENECHHELLA, BULNES, & CAZZANIGA 2015; 2018;

PERRY *et al.*, 2015; SANTOS *et al.*, 2017), infralitoral (GROSS, MILLER & HOCHBERG, 2014; SANTOS *et al.*, 2017), e zonas profundas (GOMES-JÚNIOR *et al.*, 2018; 2020; KRISTENSEN *et al.*, 2015; TCHESUNOV, 2018). Porém, esse panorama é uma tendência recente, com mais de 80 espécies de tardígrados descritas para o mar mediterrâneo, o grupo da Universidade de Bari (Dra. Maria Gallo D’Addabbo e Dra. Suzana de Zio Grimaldi) foi a principal referência por décadas, bem como a pesquisadora francesa Dra. Jeanne Renaud-Mornant com mais de 15 gêneros descritos contribuíram enormemente para os estudos dos tardígrados.

No Brasil os estudos com tardígrados marinhos iniciam na década de 1940 com Ernst Marcus, então professor do Departamento de Zoologia da Universidade de São Paulo, que descreveu *Batillipes pennaki* a partir de material coletado no litoral Norte de São Paulo (MARCUS, 1946). Eveline Dubois-Reymond, sua esposa, embora não fosse acadêmica (recebeu o título doutor *honoris causa* pela Universidade de São Paulo por contribuições para zoologia brasileira), participava ativamente em seus trabalhos (MENDES, 1994), sendo responsável pela descrição de *Orzeliscus belopus* em 1952, e pelo registro de ocorrência de *Echiniscoides sigismundii* no litoral de São Paulo (BOIS-REYMOND MARCUS, 1952). Depois destes há um longo período sem trabalhos taxonômicos. Apenas em 1980, Jeanne Reanud-Mornant, descreve *Tanarctus heterodactylus*, cuja localidade tipo é do Atlântico Norte, porém há neste trabalho o registro de espécimes encontrados também no Rio de Janeiro, embora não estejam incluídos na série tipo (RENAUD-MORNANT, 1980a). Em 1984, Mornant descreveu um novo gênero (*Chrysoarctus briandi*) para o litoral de Moçambique, e relata que também foram encontrados espécimes no litoral do Rio de Janeiro (Brasil) (RENAUD-MORNANT, 1984). Em 1989, passados 43 anos dos trabalhos pioneiros de Ernst Marcus, um novo gênero/espécie foi descrito para o Brasil, *Opydorcus fonsecae*, encontrado na plataforma continental do estado do Ceará (RENAUD-MORNANT, 1989), mantendo, desde então, status de gênero endêmico.

1.1.3 Registros de ocorrência e ecologia

Parcela importante da literatura de referência nos estudos ecológicos com Tardigrada têm mais de 20 anos de publicação (*ver*: POLLOCK, 1970; GRIMALDI DE ZIO *et al.*, 1983; 1984). Na última década (2009-2019), alguns pesquisadores têm contribuído com novas abordagens e informações a respeito da distribuição do filo. Rubal e colaboradores (2016) compararam as comunidades de Tardigrada de praias rochosas, arenosas e do infralitoral raso na península

ibérica. Para zonas profundas Romano e colaboradores (2011) no golfo do México, avaliaram a diversidade de tardígrados ao longo de faixas de batimetria e de longitude.

Para o país, os primeiros estudos com registros de ocorrência de Tardigrada ocorrem ainda nos 1970, onde Höfling Epiphanyo (1972), relatou a ocorrência de *Batillipes mirus* e *Batillipes tubernatis* no litoral paulista. Mais adiante, Victor-Castro e colaboradores em 1999 estudaram a influência da sedimentação e topografia sobre a distribuição de *Batillipes pennaki*. Da Rocha e colaboradores descreveram a distribuição espaço-temporal de *Batillipes pennaki* em 2000 no litoral de Pernambuco. Verçosa e colaboradores (2009) descreveram a distribuição espaço-temporal de *Stygarctus bradypus* também no litoral pernambucano. Assunção (1999) compilou as ocorrências de tardígrados para o litoral brasileiro, abordando principalmente, os registros do estado de São Paulo. Moura e colaboradores (2009) fizeram os registros de ocorrência de *Halechiniscus perfectus* e *Parastygarctus sterreri* para o arquipélago de São Pedro e São Paulo. Em 2009 foi publicado por Da Rocha e colaboradores o checklist de espécies de Tardigrada do Brasil e incluíram o primeiro para o estado de Pernambuco. A última atualização contabilizou 27 espécies, distribuídas nos estados de Pernambuco, São Paulo, Rio de Janeiro, Rio Grande do Norte e Ceará (DA ROCHA *et al.*, 2013).

Os trabalhos mais recentes no Brasil são de alfa-taxonomia (GOMES-JÚNIOR *et al.*, 2018; 2020; SANTOS *et al.*, 2017; 2018) e biogeografia (SANTOS *et al.*, 2019). O Catálogo taxonômico da Fauna brasileira (GOMES JÚNIOR, 2015) mantém uma lista editável com registros de ocorrência das espécies por estado, que pode ser atualizada a partir de novas informações publicadas em periódicos tanto para espécies continentais como marinhas.

1.1.4 Morfologia geral

Tardigrada possuem simetria bilateral, corpo achatado ventralmente e relativamente convexo na região dorsal. Podem alcançar 1200 µm de comprimento, mas a maioria dos representantes marinhos não supera os 500 µm (NELSON, GUIDETTI, & REBECCHI, 2016; RAMAZZOTTI & MAUCCI, 1983). O corpo é dividido em cinco segmentos, o primeiro cefálico, três segmentos no tronco e um caudal (FONTOURA, BARTELS, & HANSEN, 2017; NELSON GUIDETTI & REBECCHI, 2016). Possuem quatro pares de patas terminadas em dígitos, dígitos com garras ou apenas garras (patas numeradas de I a IV da região cefálica para a região caudal) (ver: Fig. 1). Existe grande variabilidade na forma do corpo entre os tardígrados marinhos e esta é relacionada ao modo de vida do animal. Por exemplo, tardígrados em zonas profundas frequentemente apresentam um corpo vermiforme (ver: *Coronarctus* e *Angursa* em FONTOURA, BARTELS, & HANSEN, 2017), espécies da região entremarés podem

apresentar placas dorsais e ventrais, características que podem estar relacionadas a exposição as ondas e ao atrito com sedimento (*ver: Parastygarcus e Renaudarctus* em FONTOURA, BARTELS, & HANSEN, 2017), alguns podem apresentar projeções cuticulares laterais (alas) facilitando o deslocamento na coluna d'água, ocorrendo em espécies do infralitoral (*ver: Florarctus e Wingstrandarcus* em FONTOURA, BARTELS & HANSEN, 2017) (*ver: Fig. 1*).

A cutícula dos tardígrados pode ser lisa, verrugosa, tuberosa ou apresentar estrias em toda superfície ou apenas em certas partes. Nos tardígrados com cutícula ornamentada, pode ocorrer granulação em diferentes níveis e/ou formar placas, sendo estas últimas divididas em cinco regiões (na região dorsal, no sentido craniocaudal: placa cefálica, três placas do corpo e uma placa caudal) (RAMAZZOTTI & MAUCCI, 1983), placas ventrais também podem estar presentes. A maioria dos tardígrados marinhos possuem estruturas na epicutícula denominadas por pilares, podendo ocorrer na região dorsal ou ventral (KRISTENSEN & NEUHAUS, 1999).

Na cabeça estão presentes diversos apêndices cefálicos de função quimio e mecanoreceptora (cirros, clavas e placas sensoriais). Com considerável variabilidade em comprimento, espessura e orientação, são importantes caracteres taxonômicos. Os cirros, a depender da posição, são classificados em Cirro internos (pares), Cirros externos (pares), Cirro mediano (apenas um, ou ausente), Cirro lateral (pares) (*ver: Fig. 1*). As clavas são denominadas por primárias, secundárias e terciárias, são estruturas sensoriais, podem ocorrer na forma filamentos alongados como os cirros, ou podem também ser estruturas aderiadas ao corpo, semelhantes a placas (*ver: clava secundária em Coronarctus*) (FONTOURA, BARTELS & HANSEN, 2017). Entre os tardígrados marinhos ocorre também órgãos sensoriais no tronco, “cirro E” presentes em praticamente todas as espécies conhecidas e Cirros B e C, que ocorrem apenas no gênero *Coronarctus* (*ver: FONTOURA, BARTELS & HANSEN, 2017*).

Os cirros podem ser divididos em três partes, sendo elas: a porção basal, denominada por cirróforo, a porção mediana, escapo e a porção terminal, flagelo (*ver: Fig. 1*). Não necessariamente os três elementos estão presentes, possuem também formato e espessura bastante variáveis. Estruturas sensoriais estão presentes nas patas, sendo chamadas de espinhos ou papilas. Com disposição mais ou menos dorsal, são numeradas de acordo com a pata em que estão inseridas (por exemplo, P1 ocorre na pata 1 e assim sucessivamente), podem ser semelhantes a um espinho, sem divisões evidentes, ou possuir divisões de forma similar aos apêndices cefálicos. Os órgãos sensoriais das três primeiras patas (P1, P2 e P3), são similares entre si, com diferenças, frequentemente, restritas ao tamanho. Os órgãos sensoriais da quarta

pata (P4) diferem dos demais, comumente ocorrem em forma de papila, sendo úteis a taxonomia para diferenciação interespecífica (RENAUD-MORNANT, 1980b).

A gônada da fêmea é ímpar, em forma de um saco fixado dorsalmente. Nos machos existem dois dutos deferentes, as fêmeas possuem receptáculo seminal para armazenamento de espermatozóides. O gonoporo é separado do ânus na maioria dos gêneros marinhos, havendo frequentemente dimorfismo na forma e localização. (RAMAZZOTTI & MAUCCI, 1983; FONTOURA, BARTELS & HANSEN, 2017).

O aparato bucal apresenta considerável variabilidade. A boca pode ser ventral ou subterminal. As partes rígidas do aparato bucal incluem um par de estiletos e um tubo bucal terminado em um bulbo com dois ou três placóides. Podem estar presentes suporte dos estiletos, comumente externos ao bulbo, embora suportes internos possam ocorrer (FONTOURA, BARTELS & HANSEN, 2017; RENAUD-MORNANT, 1980b).

As patas em Tardigrada podem ser simples, sem divisões conspícuas ou telescópicas, divididas em: coxa, fêmur, tíbia e tarso (utiliza-se nomenclatura similar aos artrópodes) (ver: Fig. 1). A estrutura dos pés é variável, podendo ocorrer dedos com estruturas aderentes (ver: *Batillipes* sp. em SANTOS *et al.*, 2017), ou garras, estas podem estar inseridas diretamente no tarso, ou inseridas no tarso por intermédio dos dedos. As garras são consideradas importantes caracteres taxonômicos para o filo. Podendo possuir esporões, filamentos e espinhos acessórios. Algumas são retráteis, abrigando-se em bainhas, possuem reentrâncias (calcar) ou porção articulada (avicularia) (ver: Fig. 1).

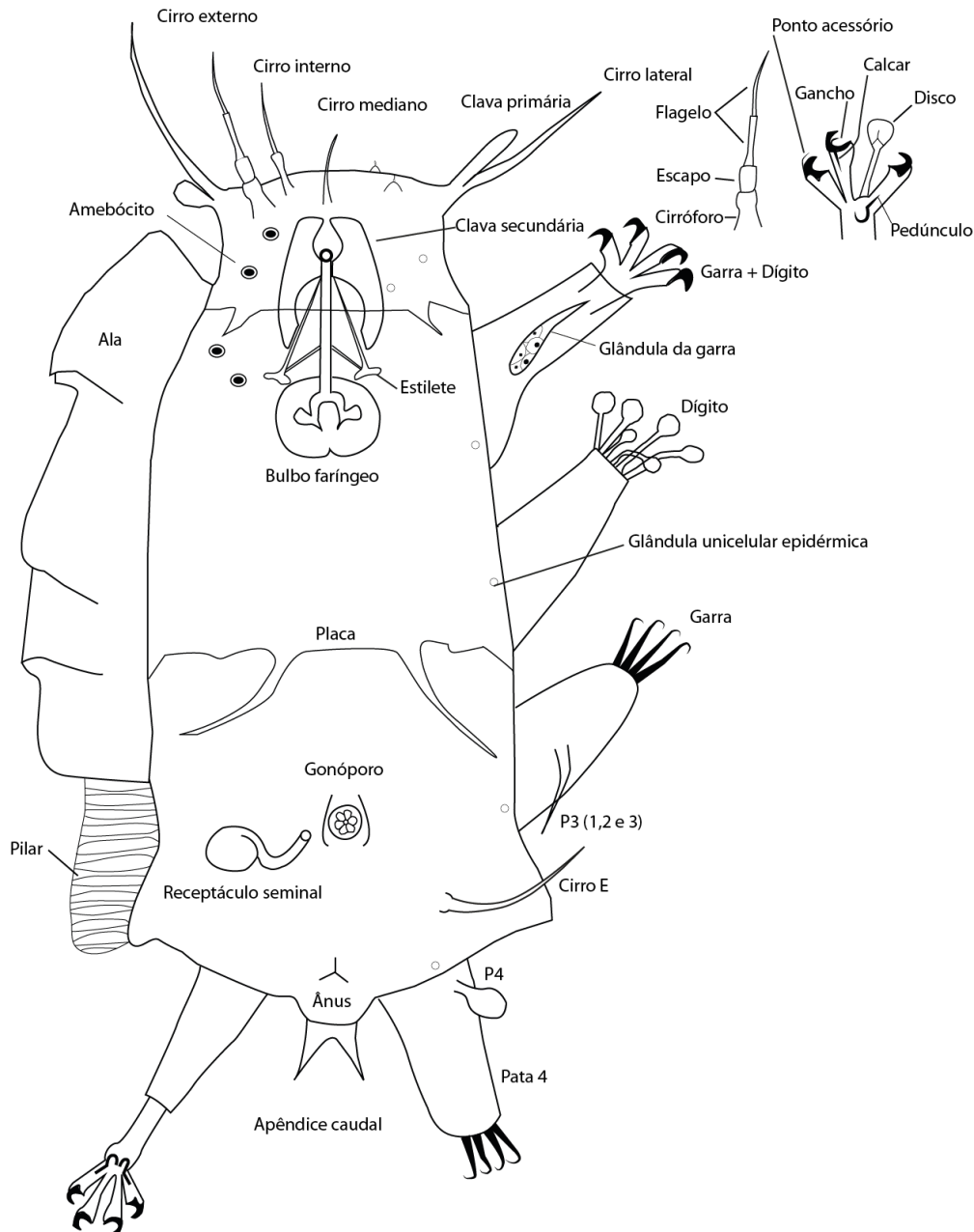


Figura 1. Ilustração esquemática de um Tardigrado marinho generalizado modificado a partir de Pollock, 1976.

1.2 BACIA POTIGUAR

A Bacia Potiguar faz parte do Sistema de Riftes Cretáceos do Nordeste, está localizada no extremo leste da margem continental, dividida entre os estados do Rio Grande do Norte e Ceará. É considerada uma plataforma mista com sedimentos de origem siliciclástica e carbonática, e dispõe de marcante diversidade de relevos submarinos (VITAL *et al.*, 2008; VITAL *et al.*, 2010). A plataforma continental da Bacia Potiguar, tem como característica a presença de algas calcárias como *Halimeda* J.V. Lamour e espécies da ordem Corallinales como *Lithothamnion* Heydr. e *Lithophyllum* Phil, que formam nódulos calcários que crescem

soltos no substrato e podem se acumular em determinadas áreas do assoalho oceânico. Os nódulos calcáreos, também denominados rodolitos, são componentes estruturadores do bentos marinho, sendo considerados, em publicação do Ministério do Meio Ambiente, item prioritário para proteção (MAURY, 2002).

O estado do Rio Grande do Norte é o quarto maior produtor de petróleo do país, (PORTELLA & FABIANOVICZ, 2017). As atividades petrolíferas ocorrem numa área de 48 mil km² em cerca 77 pontos de prospecção. Trata-se de um empreendimento de grande relevância para o Nordeste brasileiro, cuja infraestrutura básica de funcionamento (poços de extração, sondas de perfuração, oleodutos, gasodutos...) distribui-se por aproximadamente 16 cidades do estado (ALVES, 2012; HILARIO *et al.*, 2006).

1.3 ESTUDOS DE MONITORAMENTO AMBIENTAL

A PETROBRAS (Petróleo brasileiro S.A), monitora parâmetros biológicos e ambientais nas zonas de influência dos poços nas mais diversas localizações do território brasileiro. A partir da parceria entre universidades, empresas e instituições de pesquisa vem se elaborando a caracterização ambiental bem como o levantamento de dados biológicos que permitam identificar e acompanhar eventuais alterações decorrentes da exploração, refino e produção de hidrocarbonetos. Portanto, o risco de dano ao ambiente marinho e costeiro demanda a supervisão dos órgãos ambientais, seja pela exigência de estudos e relatórios de impacto ambiental (EIA/RIMA) ou por exercer a fiscalização dos aspectos técnicos e legais necessários a operação destes empreendimentos (ALMEIDA, VITAL & EICHLER, 2017; HILARIO *et al.*, 2006).

Por vezes, as análises dos parâmetros físico-químicos não são suficientemente sensíveis para identificar alterações ambientais de origem antrópica, portanto, dados como abundância, densidade, riqueza e produção primária obtidos a partir da investigação de comunidades biológicas podem trazer informações relevantes (KENNEDY & JACOBY 1999; WARWICK 1993). Ainda que com diferentes atributos e especificidades, todos os organismos podem ter utilidade em avaliações ambientais, pois apresentam faixas de tolerância distintas e limitadas pelas propriedades do meio em que vivem (HOLT & MILLER 2011). A meiofauna reúne um grupo de organismos cuja morfologia, fisiologia e ciclo de vida evoluiu para explorar os interstícios dos sedimentos em ambientes aquáticos (GIERE, 2009; HIGGINS, 1988). Com tamanho inferior aos 500 µm algumas propriedades inerentes a essa comunidade conferem

vantagem no seu uso para monitoramentos ambientais, tais como: a baixa mobilidade, pequeno volume necessário de amostras e ciclo de vida curto (WARWICK, 1993).

A maior parte das espécies em um ambiente natural são raras, mesmo com invertebrados aquáticos esse padrão parece ser mantido (CAO, LARSEN & THORNE, 2006). Dentre os grupos da meiofauna encontrados nas campanhas de monitoramento da plataforma continental e talude oceânico da Bacia Potiguar coordenadas pela PETROBRAS, Nematoda e Copepoda são os mais representativos, e são estudados na área desde 2002 (NERES, 2013). Porém, o produto obtido a partir de amostragens de sedimento é muito mais amplo, diversos táxons, entre eles grupos raros e pouco estudados, tais como Loricifera e Aplacophora também foram encontrados. Portanto, o efeito ocasional do monitoramento ambiental inclui o acesso a dados ecológicos de grupos não necessariamente utilizados como bioindicadores.

Estudos com Tardigrada ainda estão nos seus primeiros passos. Pouco se sabe a respeito dos padrões biogeográficos, de dispersão, relações tróficas e competição (SCHILL, 2018). Alguns aspectos são reconhecidamente difíceis de se conduzir em estudos com o filo, como por exemplo, encontrá-los em meio ao sedimento (devido ao pequeno tamanho), presença de detritos aderidos aos espécimes e a distribuição esparsa no ambiente, como já referido (GRIMALDI DE ZIO, D'ADDABBO & MORONE, 1983; POLLOCK, 1970). Por isso, mesmo no momento atual, ainda há demanda pela caracterização de aspectos básicos de sua biologia como a ocupação e uso do ambiente intersticial, interações ecológicas, descrições taxonômicas e os padrões comportamentais.

Portanto, o objetivo deste trabalho foi ampliar o conhecimento a respeito da distribuição e biodiversidade do filo Tardigrada, fazendo uso de um amplo suporte de coleta e monitoramento ambiental disponível, identificando padrões e avaliando as variações na comunidade de Tardigrada a luz do espectro de isóbatas, propriedades do sedimento e sazonalidade.

1.4 ORGANIZAÇÃO DA TESE

Esta tese compõe-se por uma “Introdução Geral”, que discorre sobre aspectos importantes da biologia e morfologia do filo Tardigrada, além de descrever os principais caracteres taxonômicos (incluindo esboço de uma tardígrado generalizado). Ainda na Introdução Geral uma parte é dedicada à Bacia Potiguar sendo apresentada uma visão geral sobre a meiofauna, área de coleta e aspectos locais. Em seguida são apresentados os pontos

referentes a justificativa, hipóteses, objetivos da tese, procedimentos básicos de coleta, análise e a caracterização da área nos aspectos climáticos, sedimentares, topográficos e biológicos. Após os aspectos metodológicos seguem os resultados na forma de artigos (a publicar) ou anexos (já publicados). O Artigo I “**Biodiversidade de tardígrados marinhos da Bacia Potiguar, Rio Grande do Norte, Brasil**” apresenta a lista de espécies do filo Tardigrada e traz informações sobre riqueza, equitabilidade e diversidade do grupo na Bacia Potiguar. O Artigo II: “**A new tardigrade, *Zioarctus jaciae* gen. nov., sp. nov. (Heterotardigrada: Arthrotardigrada), from the Northeast Brazilian coast with the establishment of *Zioarctidae* fam. nov.**” trata da descrição de uma nova família e gênero, encontrada desde a plataforma até o talude continental. O Artigo III: “**Distribuição da Comunidade de Tardigrada na plataforma e talude continental da Bacia Potiguar, Rio Grande do Norte – Brasil.**” discorre sobre a distribuição da comunidade de Tardigrada correlacionando com algumas variáveis ambientais (granulometria, profundidade e carbonatos) na plataforma e talude da Bacia Potiguar. Por fim, o Apêndice A: **A new species of *Ligiarctus* (Tardigrada, Arthrotardigrada) from the Brazilian continental shelf, Southwestern Atlantic Ocean.**” contém a descrição da espécie *Ligiarctus alatus*, encontrada no talude da Bacia Potiguar, que foi publicada na revista “Marine biodiversity” e o Apêndice B: “**The deep-sea gens *Coronarctus* (Tardigrada, Arthrotardigrada) in Brazil, South-Western Atlantic Ocean, with the description of three new species**” apresenta a descrição de três novas espécies da família Coronarctidae encontradas no talude continental da Bacia Potiguar, publicada na revista “Diversity”.

1.5 OBJETIVOS

1.5.1 Objetivo geral

- Caracterizar a composição taxonômica dos Tardigrada na Plataforma e Talude continental no litoral do Nordeste, assim como descrever os padrões ecológicos de distribuição entre as diferentes áreas, períodos (chuvoso e seco) e isóbatas.

1.5.2 Objetivos específicos

- Listar as espécies de Tardigrada presentes na Bacia Potiguar desde a plataforma continental até o Talude.
- Elaborar uma diagnose das espécies identificadas utilizando características morfológicas, ecológicas e biológicas (descrever espécies novas para ciência).
- Correlacionar os gêneros e as espécies de Tardigrada com as variáveis ambientais (Carbonato de cálcio e granulometria) do sedimento.

1.6 HIPÓTESES

- A profundidade atua sobre a estrutura da comunidade de Tardigrada, diminuindo a riqueza e a densidade com o aumento da batimetria.
- A comunidade de Tardigrada refletirá o gradiente costa-oceano condicionado à textura sedimentológica.
- Considerando ser a área oligotrófica, as diferenças entre campanhas serão estabelecidas pela variação dos fluxos/descargas continentais de nutrientes, apresentando a associação de Tardigrada maior densidade e diversidade na campanha efetuada no período chuvoso.

1.7 JUSTIFICATIVA

Crescendo a um ritmo de cerca de 90 milhões de indivíduos por ano, estima-se que facilmente a humanidade ultrapassará os 9 bilhões ainda neste século (COHEN, 2005). Esse processo pode produzir danos a biodiversidade, pela redução dos habitats disponíveis, alterações biogeoquímicas no ambiente e exploração dos recursos naturais (JEROEN, VAN DEN BERGH & VERBRUGGEN, 1999; VITOUSEK *et al.*, 1997). As interferências humanas nos ambientes naturais contribuem para o que tem sido denominado por “Crise da biodiversidade”, onde parte considerável dos organismos podem ser extintos antes mesmo de serem estudados (MAY, 1988).

O monitoramento ambiental é fundamental à preservação da biodiversidade, porém projetos com essa finalidade nem sempre são exequíveis devido aos altos custos relacionados à obtenção do material de estudo. A legislação brasileira exige a realização de estudos e relatórios de impacto como requisito para concessão de licenças de funcionamento para empreendimentos modificadores do meio ambiente, dentre eles a prospecção de petróleo (Resolução CONAMA Nº 001/86). Portanto, a partir da junção entre a necessidade de adequação legal (das empresas) e obtenção de dados de caracterização ambiental (grupos de pesquisa) é possível congregando informações de diferentes áreas e produzir uma base de dados com utilidade para ambos os setores. O “Projeto de Monitoramento Regional da Bacia Potiguar”, contribui com informações topográficas, sedimentares, climáticas e biológicas, proporcionando a caracterização de uma importante bacia petrolífera no nordeste brasileiro, explorando desde o infralitoral e alcançando as zonas profundas, contribuindo desta forma para o entendimento da biodiversidade da região tanto nos aspectos taxonômicos como ecológicos.

Estima-se que cerca de 1/5 das espécies de tardígrados marinhos foram descritas (BARTELS *et al.*, 2016). A escassez de dados também é evidente para informações ecológicas, principalmente para zonas profundas, onde os dois únicos estudos foram feitos no Atlântico Norte (HANSEN, JØRGENSEN & KRISTENSEN, 2001; ROMANO *et al.*, 2011). Boa parte das espécies de Tardigrada citadas para o Brasil possuem status de cosmopolitismo ou apresentam uma área de distribuição muito ampla (KACZMAREK, MICHALCZYK & MCINNES, 2015; KACZMAREK *et al.*, 2015; DA ROCHA *et al.*, 2013). Porém, estudos recentes têm demonstrado que muitas espécies tradicionalmente consideradas cosmopolitas, são na realidade “grupos de espécies” de difícil diferenciação (BLAXTER *et al.*, 2004; FAURBY *et al.*, 2012). Por exemplo, os tardígrados limnoterrestres, *Milnesium tardigradum*

Doyere, 1840 e *Macrobiotus hufelandi* Schultze, 1834 foram divididos em 12 e 25 espécies respectivamente (BERTOLANI *et al.*, 2011; MICHALCZYK *et al.*, 2012), entre os representantes marinhos do filo algumas espécies como *Batillipes pennaki* Marcus, 1946 e *Batillipes dicrocercus* Pollock, 1970 parecem caminhar para um processo semelhante de reavaliação quanto à distribuição e taxonomia (SANTOS *et al.*, 2018; ZAWIERUCHA *et al.*, 2013).

Existe uma evidente concentração de trabalhos produzidos com o filo Tardigrada na Europa, provavelmente isto decorre da maior proporção de especialistas no continente (NOEMÍ GUIL & CABRERO-SAÑUDO, 2007). Como consequência cerca 44% do que foi produzido em periódicos indexados até 2016 nas Américas foi conduzido ou coordenado por pesquisadores não nativos (MILLER & PERRY, 2016). Ainda que o nordeste brasileiro seja a região da América do Sul com maior base de dados para o grupo, tais informações foram obtidas a partir de apenas 4 estados e uma porção insular (MILLER & PERRY, 2016; DA ROCHA *et al.*, 2013). Atualmente há um esforço para difusão das pesquisas partir de outros núcleos, sendo para isso estabelecida uma rede de cooperação que busca ampliar os conhecimentos acerca do filo Tardigrada, contando com a participação de pesquisadores (docentes e discentes) de várias instituições de ensino e pesquisa como: Universidade Federal de Pernambuco (UFPE- Brasil), Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE- Brasil), Universidade do Porto, (UP- Portugal) e Warren Wilson College (WWC- Estados Unidos). Neste sentido, já foram produzidos uma série de trabalhos com abordagens taxonômicas (*e.g.*: Gomes-Júnior *et al.*, 2018; 2020; Santos *et al.*, 2017), ecológicas e biogeográficas (*e.g.*: DA ROCHA *et al.*, 2013; RUBAL *et al.*, 2016), além da contribuição na formação de recursos humanos e facilitação no acesso as coleções científicas.

Este é o maior esforço de amostragem com tardígrados marinhos no Brasil. Cerca de 43 estações de coleta distribuídas ao longo de 50 km em uma ampla variedade de batimetrias e sedimentos. Com mais de 900 espécimes das campanhas avaliadas preparados em lâminas e aproximadamente 9.000 disponíveis para consulta oriundos de outras campanhas de amostragem na mesma região, estes dados devem contribuir significativamente para a compreensão destes organismos a partir de registros de ocorrência, descrição de novos táxons e buscando entender sua distribuição com base nas variáveis ambientais.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 DESCRIÇÃO DE ÁREA

A plataforma continental apresenta amplitude média de 40 km no nordeste brasileiro. O relevo costeiro na região é caracterizado por uma planície que se estende até os ~50 metros de profundidade, em seguida, o talude continental inicia-se de forma relativamente abrupta por volta dos 60 metros com declividade média de ~15° (ALMEIDA *et al.*, 2017; KEMPF, 1980).

A Bacia Potiguar faz parte do grupo de bacias mesocenozóicas do nordeste brasileiro, compreende uma porção submersa oceânica e outra emersa continental, sendo a primeira distribuída ao longo de 35.000 km², atingindo profundidades que superam os 2.000 metros (MACHADO *et al.*, 2009; PORTELLA & FABIANOVICZ, 2017). Localizada entre os estados do Rio Grande do Norte e Ceará (4°47'0"-5°00'S e 36°10'0"-37°00'W), abrange uma área de 50 km no sentido norte-sul e 80 km no sentido leste-oeste. Especificamente na área litorânea adjacente aos pontos de amostragem há quatro aglomerações urbanas principais, sendo estas: Galinhos, Porto Mangue, Macau e Areia Branca, sendo todas situadas no estado do Rio Grande do Norte (MACHADO *et al.*, 2009; MOHRIAK, 2003).

A região está exposta a fortes ventos durante todo ano, vindos principalmente do sul, sudeste ou sudoeste (DINIZ & PEREIRA, 2015). Ocorre aí a formação de correntes paralelas à costa com velocidade em torno de 30-40 cm/s que ao interagir com outros fatores, tais como fluxos oceânicos, mantêm a água bem misturada e sem sinais de estratificação (KNOPPERS, EKAU & FIGUEIREDO 1999; VITAL *et al.*, 2010; VITAL *et al.*, 2008). A porção setentrional do estado do Rio Grande do Norte é a mais seca do litoral brasileiro, o clima é classificado entre tropical seco a semiárido. A média pluviométrica é inferior aos 600 mm/ano, o período chuvoso concentra-se nos meses de Março e Abril (~260 mm) e o auge do período seco ocorre entre Outubro e Novembro (< 20 mm). A maior parte dos rios que desaguam na área são curtos e não contribuem em grande medida com a sedimentação (DINIZ & PEREIRA, 2015; VITAL *et al.*, 2010).

A plataforma adjacente ao Rio Grande do Norte é considerada mista com presença de sedimentos siliciclásticos, carbonáticos e carbonato-siliciclásticos, com relevo variado e com a presença de recifes coralinos, rochas praias (*beachrocks*) e dunas submersas (ALMEIDA, 2014; LIMA & VITAL, 2006; TESTA & BOSENCE, 1998). Outra característica importante da Bacia Potiguar é a ocorrência de algas calcárias denominadas genericamente por rodolitos (AMADO-FILHO *et al.*, 2012; TESTA & BOSENCE, 1999). Estas são agregados de algas

vermelhas de vida-livre que formam nódulos não geniculados (Corallinales, Rhodophyta), com ampla distribuição, desde os trópicos até os polos (BAHIA *et al.*, 2010; FOSTER, 2001), no Brasil, ocorrem desde o litoral do Maranhão até Santa Catarina, podendo ser encontrados até 200 metros de profundidade (AMADO-FILHO *et al.*, 2012; FOSTER, 2001; KEMPF, 1970). Os rodolitos frequentemente estão expostos às diversas intempéries o que pode interferir em seus padrões de ramificação e densidade, condicionando desta forma sua morfologia, influenciando os processos relacionados a bioturbação, pastagem e na formação de abrigos para a biota (FOSTER *et al.*, 1997; FOSTER, 2001).

A formação de cânions submarinos remonta à história geológica dos fundos oceânicos na região, onde no passado o nível do mar estava mais baixo e os rios teriam maior capacidade erosiva e de transportar os sedimentos para a plataforma (ALMEIDA, 2014; SCHWARZER *et al.*, 2006). Na região de Macau está localizada a desembocadura do rio Açu, um dos maiores corpos d'água continentais da região, este rio é responsável pela formação de importante vale inciso (GOMES & VITAL, 2010). A depressão derivada do rio estende-se desde a foz, atingindo a plataforma e a partir de então sendo identificada por um paleocanal (do rio Açu) que chega a atingir profundidade de 32 metros, estendendo-se até ao talude (GOMES & VITAL, 2010). Portanto, a superfície do talude é coberta por sedimentos finos carregados a partir da plataforma.

2.2 AMOSTRAGEM

As áreas de estudo estendem-se da plataforma até o talude continental. O material avaliado foi obtido a partir de duas campanhas oceanográficas desenvolvidas pela PETROBRAS, sendo estas relativas ao “Projeto de Monitoramento Regional da Bacia Potiguar” em Outubro de 2009 (período seco) e Maio de 2010 (período chuvoso) e ao “Projeto de Caracterização Ambiental do Talude Continental na Bacia Potiguar” em Novembro de 2009 (período seco) e Abril de 2011 (período chuvoso). Uma embarcação de bandeira Americana (R.V Luke Thomas) foi utilizada na obtenção dos dados hidrológicos, sedimentares e biológicos dos projetos. Porém, nas batimetrias mais rasas, também foi utilizada uma embarcação de menor calado da empresa HABITEC.

Foram determinados 5 transects que distam entre si 20 km e estendem-se do infralitoral raso até o talude. Na plataforma continental foram determinadas 20 estações, sendo 4 em cada transect compreendendo as isóbatas de 5, 10, 20 e 50 metros. Devido às peculiaridades proporcionadas pela presença de cânions submarinos na região de amostragem, incluiu-se mais

três pontos dispostos no paleocânion do rio Açu, portanto totalizando 23 estações de coleta. As coletas no Talude utilizaram o mesmo padrão de distribuição dos transects que o da plataforma continental, porém compreendiam as isóbatas 150, 400, 1000 e 2500 metros de profundidade (Fig.2).

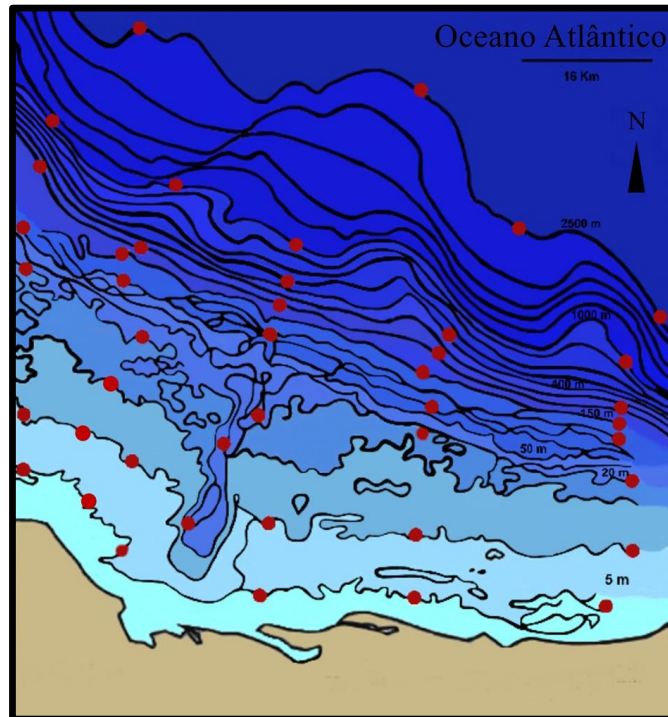


Figura 2. Mapa batimétrico da Bacia Potiguar. Localização da Bacia Potiguar ($4^{\circ}47'0''$ - $5^{\circ}00'S$ e $36^{\circ}10'0$ - $37^{\circ}00'W$) nas adjacências das cidades de Porto Mangue, Macau, Guamaré e Galinhos – Rio Grande do Norte. Os pontos vermelhos (●) representam as estações de coleta as linhas de transversais o relevo submarino com marcações entre as isóbatas de 5-2500 metros de profundidade.

Quanto à nomenclatura determinada para as áreas de amostragem foi estabelecida uma ordem numérica crescente de acordo com as isóbatas (1-8), onde “1” representa “5 metros” e assim sucessivamente até 8 que representa “2500 metros”. A sigla “MR” identifica as amostras provenientes da plataforma continental e “MT” as do talude continental. O segundo valor numérico na sigla se refere ao transect, seguindo a ordem decrescente de oeste para leste. Para cada isóbata foram determinadas duas estações controle nas extremidades leste e oeste. No caso das estações controle foram adicionadas as letras “CL” para as estações a leste dos transects principais e “CO”, quando posicionadas a oeste.

Portanto:

MR (plataforma) + Batimetria + Transect

Exemplo-1: MR23- Significa que é uma amostra de plataforma continental, na isóbata de 10 metros no terceiro transect. Exemplo-2: MT71- Significa que é uma amostra de Talude na isóbata de 1000 metros no primeiro transect.

Para a meiofauna, realizou-se as coletas em triplicata para cada estação e período avaliado. Ou seja, na plataforma continental no período seco (outubro de 2009) foram coletadas em 22 estações totalizando 66 réplicas, sendo uma estação e suas réplicas invalidadas devido dificuldades no momento de coleta (na estação MR35, rodolitos não permitiram o fechamento adequado do amostrador Van Veen). Em maio de 2010, foram obtidas 51 réplicas obtidas a partir de 17 estações, não houve coletas na isóbata 1 (5 metros). As amostras correspondentes ao transect 4, nas isóbatas 5, 10 e 20 metros estão dispostas sobre o paleocânion do rio Açu, uma vez que nestes ambientes correntes de turbidez e deposição de finos podem condicionar a ocupação de uma biota discrepante em relação às áreas adjacentes. Para o talude todas as estações foram amostradas com sucesso (20). Na determinação do posicionamento das estações de amostragem levou-se em consideração as diferentes fácies sedimentares existentes na área, o que proporcionou a cobertura de maior variabilidade de ambientes (Fig.3).

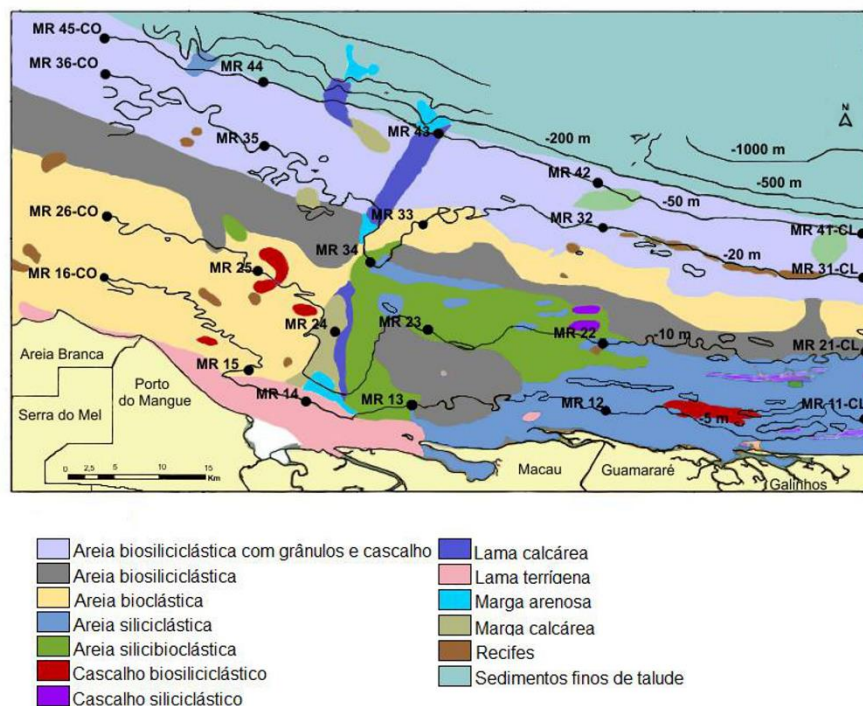


Figura 3. Mapa sedimentológico da Bacia Potiguar (4°47'0"-5°00'S e 36°10'0 -37°00'W) nas adjacências das cidades de Porto Mangue, Macau, Guamararé e Galinhos nas batimetrias de 5 a 1000 metros. Os círculos pretos representam as estações de coleta (●), linhas transversais o relevo submarino. "MR" código utilizado das amostras referentes a Malha regional (2009-2010).

A partir de investigações preliminares definiu-se o equipamento mais adequado às condições do local, informações como granulometria e profundidade foram fatores determinantes. As amostras de sedimento foram obtidas a partir de dragas do tipo Van Veen (230 litros de capacidade) na plataforma continental e Box Corer de 50 x 50 cm no talude. A partir então, cores (tubos de PVC com 3,7 x 10 cm) foram inseridos por 10 cm no sedimento para extração das amostras biosedimentológicas. Foram obtidas três réplicas para cada estação e período (chuvoso e seco).

Para análise da meiofauna, o material foi armazenado em potes plásticos (500 ml) e fixado em formol 4% tamponado com bórax. Para a granulometria, o material foi coletado com amostrador inox (10x10x10 cm), armazenado em potes plásticos e mantidos sob refrigeração. O material coletado para análise das variáveis ambientais foram obtidos com amostrador inox (10x10x10 cm), armazenados em sacos tipo ziplok e congelado para posterior análise. Os dados representativos das variáveis ambientais do sedimento (granulometria e carbonatos) foram fornecidos por equipe da Universidade Federal do Rio Grande do Norte coordenada pela Profa. Dra. Helenice Vital.

2.3 LABORATÓRIO

2.3.1 Meiofauna

As amostras foram fixadas ainda a bordo do navio e lavadas em laboratório com mangueiras de baixo fluxo de água sob peneiras geológicas de 500 μ m e 45 μ m para o material oriundo da plataforma continental e de 300 μ m / 30 μ m quando o material foi procedente do talude, para então, após lavagem o conteúdo retido na peneira de menor abertura ser analisado em microscópio estereoscópico (Leica EZ4). Os organismos da meiofauna foram triados, identificados em grandes grupos taxonômicos (Mollusca, Nematoda, Polychaeta, Tardigrada, etc) e acondicionados em microtubos para posterior avaliação por especialistas.

2.3.2 Confeção de lâminas e identificação

Foram preparadas lâminas permanentes de microscopia seguindo adaptação das técnicas descritas por Cobb (1917) e Renaud-Debyser & Salvat (1963), que consistem de diafanização dos animais através da utilização de solução de glicerina e formol (4%) com vedação por lamínulas e parafina em estufa a 65° C por 2 horas. A identificação baseou-se na chave pictórica de Fontoura *et al.* (2017) e em descrições originais das espécies. Medidas as estruturas corporais como apêndices cefálicos, garras e dígitos para comparação com as descrições taxonômicas

quando necessário, sendo estas efetuadas apenas quando propriamente orientadas e bem formadas. Foram também consultadas listas de espécies atualizadas (DEGMA, BERTOLANI, & GUIDETTI 2010; DEGMA *et al.*, 2019). Fotomicrografias foram realizadas em aumento de 40-100x, com óleo de imersão quando necessário, utilizando o Microscópio Zeiss Axioscope 40 com contraste de fase. Utilizou-se também o Zeiss Axioimager 2 e o Leica DM 2500 com contraste interferencial de fase (DIC), todos equipados com câmeras digitais associadas a softwares para efetuar as medições (Zen Imaging - Software para o microscópio Zeiss; e LAS V4.9 - para o equipamento da Leica). Para elaboração dos mapas, ilustrações e figuras taxonômicas utilizou-se o software Adobe Illustrator® CC (versão 2017).

REFERÊNCIAS

- AGUINALDO, A. M., TURBEVILLE, J. M., LINFORD, L. S., RIVERA, M. C., GAREY, J. R., RAFF, R. A., & LAKE, J. A. (1997). Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals. **Nature**, Vol. 387, Pp. 489–493. <https://doi.org/10.1038/387489a0>
- ALMEIDA, N. M. (2014). **Caracterização e análise do talude continental adjacente à bacia potiguar, NE Brasil**. 96. Disponível em: <http://www.Repositorio.Ufrn.br:8080/Jspui/Handle/123456789/18841>
- ALMEIDA, N. M., VITAL, H., & EICHLER, P. P. B. (2017). Aspectos sedimentológicos do talude continental setentrional do Rio Grande Do Norte, Ne Do Brasil. **Pesquisas em Geociências**, 44(3), 537–554.
- AMADO-FILHO, G. M., MOURA, R. L., BASTOS, A. C., SALGADO, L. T., SUMIDA, P. Y., GUTH, A. Z., ... THOMPSON, F. L. (2012). Rhodolith beds are major caco 3 bio-factories in the tropical South West Atlantic. **Plos ONE**, 7(4), 5–10. <https://doi.org/10.1371/Journal.Pone.0035171>
- ASSUNÇÃO, C. M. (1999). Tardígrados. **Biodiversidade do estado de são paulo, síntese do conhecimento ao final do século**, 4, 59–64.
- BAHIA, R. G., ABRANTES, D. P., BRASILEIRO, P. S., PEREIRA FILHO, G. H., & AMADO FILHO, G. M. (2010). Rhodolith bed structure along a depth gradient on the northern coast of Bahia State, Brazil. **Brazilian Journal of Oceanography**, 58(4), 323–337.
- BRASIL (1986) Resolução CONAMA Nº 001/86 de 23 de janeiro de 1986. Diretrizes gerais para uso e implementação da Avaliação de Impacto Ambiental como um dos instrumentos da Política Nacional do Meio Ambiente. Publicado no **Diário Oficial da União (D.O.U)**. Disponível em: <http://www2.mma.gov.br/port/conama/res/res86/res0186.html>
- BARTELS, P. J., APODACA, J. J., MORA, C., & NELSON, D. R. (2016). A global biodiversity estimate of a poorly known taxon: Phylum Tardigrada. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 178(4), 730–736. <https://doi.org/10.1111/Zoj.12441>
- BERTOLANI, R., REBECCHI, L., GIOVANNINI, I., CESARI, M. (2011). DNA Barcoding and integrative taxonomy of *Macrobiotus hufelandi* C.A.S. Schultze 1834, The first tardigrade species to be described, and some related species. **Zootaxa**, 2997, 19–36.
- BLAXTER, M., ELSWORTH, B., DAUB, J (2004). DNA taxonomy of a neglected animal phylum: an unexpected diversity of tardigrades. **Proceedings of The Royal Society**, 271. <https://doi.org/10.1098/Rsbl.2003.0130>
- BOIS-REYMOND MARCUS, E. (1952). **On South American Malacopoda**. Universidade de São Paulo.
- CAO, Y., LARSEN, D. P., & THORNE, R. S.-J. (2006). Rare species in multivariate analysis for bioassessment: some considerations. **Journal of the North American Benthological Society**, 20(1), 144–153. <https://doi.org/10.2307/1468195>
- COBB, N. A. (1917). Notes On Nemas. **Contrib. to a Science of Nematology**, 5, 117–128.
- COHEN, J. (2005). Human population grows up. **Scientific American**, 293, 48–55.
- DA ROCHA, C. M. C., FONSECA-GENEVOIS, V., & VICTOR-CASTRO, F. J. (2000). Distribuição espaço-temporal de *Batillipes Pennaki* Marcus, 1946 (Tardigrada, Heterotardigrada) na margem sul da ilha de Itamaracá (Pernambuco – Brasil). **Trabalhos Oceanográficos da Universidade Federal de Pernambuco**, 28(1), 35–46.

- DA ROCHA, C.M.C., VERÇOSA, M. M., DOS SANTOS, É. C. L., BARBOSA, D. F., DE OLIVEIRA, D. A. S., & DE SOUZA, J. R. B. (2009). Marine tardigrades from the coast of Pernambuco, Brazil. **Meiofauna Marina**, Vol. 17, Pp. 97–101.
- DA ROCHA, C.M.C., SANTOS, E. C., GOMES-JÚNIOR, E., SILVA, L. G. & BARBOSA, D. F. (2013). New records of marine tardigrades from Brazil. **Journal of Limnology**, 72(SUPPL 1), 102–107. <https://doi.org/10.4081/Jlimnol.2013.S1.E12>
- DEGMA, P., BERTOLANI, R., & GUIDETTI, R. (2010). Actual checklist of Tardigrada Species (2009-2010 , Ver .15: 09-11-2010). *Notes*, 09–11.
- DEGMA, P., BERTOLANI, R., & GUIDETTI, R. (2019). Actual checklist of Tardigrada species (2009-2019, Ver. 35: 31-07-2019). Disponível em: <https://iris.unimore.it/retrieve/handle/11380/1178608/226739/Actual%20checklist%20of%20Tardigrada%2035th%20Edition.pdf>
- DINIZ, T. M., & PEREIRA, V. H. C. (2015). Climatologia do estado do Rio Grande do Norte, Brasil: sistemas atmosféricos atuantes e mapeamento de tipos de clima. **Boletim Goiano de Geografia**, 35(3), 488–506.
- FAURBY, S., JØRGENSEN, A., KRISTENSEN, R. M., & FUNCH, P. (2012). Distribution and speciation in marine intertidal tardigrades: testing the roles of climatic and geographical isolation. **Journal of Biogeography**, 39(9), 1596–1607. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2699.2012.02720.X>
- FOISSNER, W. (2006). **Biogeography And Dispersal Of Micro-Organisms : A Review Emphasizing Protists**. 111–136.
- FONTOURA, P., BARTELS, P. J., & HANSEN, J. G. (2017). A Dichotomous Key to the genera of the marine heterotardigrades (Tardigrada). **Zootaxa**. 4294(1), 1–45.
- FOSTER, M.S., RIOSMENA-RODRÍGUEZ, R., STELLER, D., WOELKERLING, W. (1997). Living rhodolith beds in the gulf of california and their significance for paleoenvironmental interpretation. **Special Papers - Geological Society of America**, 127–139.
- FOSTER, M. S. (2001). Rhodoliths: Between rocks and soft places. **Journal of Phycology**, 37, 659–667.
- FUJIMOTO, S., & HANSEN, J. G. (2019). Revision of *Angursa* (Arthrotardigrada: Styraconyxidae) with the description of a new species from Japan. **European Journal of Taxonomy**, (510), 1–19. <https://doi.org/10.5852/Ejt.2019.510>
- GOMES-JÚNIOR, E.L. (2015) TARDIGRADA em: Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. Disponível em: <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/listaBrasil/ConsultaPublicaUC/ConsultaPublicaUC.do> Acesso em: 10/08/2019
- GOMES-JÚNIOR, E., SANTOS, É., DA ROCHA, C. M. C., SANTOS, P. J. P., & FONTOURA, P. (2018). A New Species of *Ligiartus* (Tardigrada, Arthrotardigrada) from the brazilian continental shelf, southwestern Atlantic ocean. **Marine Biodiversity**, 48(1), 5–12. <https://doi.org/10.1007/S12526-017-0709-0>
- GOMES-JÚNIOR, E., SANTOS, É., Da ROCHA, C., SANTOS, P. J.P, & FONTOURA, P. (2020). The deep-sea genus *Coronarctus* (Tardigrada, Arthrotardigrada) in Brazil, southwestern Atlantic Ocean, with the description of three new species. **Diversity**, 12(2), 63.
- GOMES, M.P; VITAL, H. (2010). Revisão Da Compartimentação Geomorfológica da

plataforma continental norte do Rio Grande do Norte, Brasil. **Revista Brasileira de Geociências**, 40(3), 321–329.

GRIMALDI DE ZIO, S., GALLO, M.D'ADDABBO; MORONE, M. (1983). Marine Tardigrades Ecology. **Oealia**, 9, 15–31.

GRIMALDI DE ZIO, S., MORONE DE LUCIA, M. R., & D'ADDABBO GALLO, M. (1984). Relazione Tra morfologia ed ecologia nei Tardigradi marini (Heterotardigrada-Arthrotardigrada). **Cahiers De Biologie Marine**, 25, 67–73.

GROSS, V., MILLER, W. R., & HOCHBERG, R. (2014). A New Tardigrade, *Mutaparadoxipus Duodigifinis* Gen. Nov., Sp. Nov. (Heterotardigrada: Arthrotardigrada), from the southeastern United States. **Zootaxa**, 3835(2), 263–272.
<https://doi.org/10.11646/Zootaxa.3835.2.6>

GUIDETTI, R., ALTIERO, T., BERTOLANI, R., & REBECCHI, L. (2008). Hsp levels and dna integrity in anhydrobiotic tardigrades. **Comparative Biochemistry And Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology**, 151(1), S32.
<https://doi.org/10.1016/J.Cbpa.2008.05.116>

GUIDETTI, ROBERTO, ALTIERO, T., BERTOLANI, R., GRAZIOSO, P., & REBECCHI, L. (2011). Survival of freezing by hydrated tardigrades inhabiting terrestrial and freshwater habitats. **Zoology**, 114(2), 123–128. <https://doi.org/10.1016/J.Zool.2010.11.005>

GUIDETTI, ROBERTO, RIZZO, A. M., ALTIERO, T., & REBECCHI, L. (2012). What Can We Learn From The Toughest Animals Of The Earth? Water Bears (Tardigrades) As Multicellular Model Organisms In Order To Perform Scientific Preparations For Lunar Exploration. **Planetary And Space Science**, 74(1), 97–102.
<https://doi.org/10.1016/J.Pss.2012.05.021>

GUIL, N. (2011). Molecular approach to micrometazoans. are they here, there and everywhere? **Biogeography of Microscopic Organisms**, 284–306.
<https://doi.org/10.1017/CBO9780511974878.015>

GUIL, N., & CABRERO-SAÑUDO, F. J. (2007). Analysis of the species description process for a little known invertebrate group: the limnoterrestrial tardigrades (Bilateria, Tardigrada). **Biodiversity and Conservation**, 16(4), 1063–1086. <https://doi.org/10.1007/S10531-006-9069-Y>

HANSEN, J. G., JØRGENSEN, A., & KRISTENSEN, R. M. (2001). Preliminary studies of the tardigrade fauna of the faroe bank. **Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology**, 240(3–4), 385–393. <https://doi.org/10.1078/0044-5231-00046>

HENGHER, S., HEYER, A. G., KÖHLER, H. R., & SCHILL, R. O. (2008). Trehalose and anhydrobiosis in tardigrades - evidence for divergence in responses to dehydration. **FEBS Journal**, 275(2), 281–288. <https://doi.org/10.1111/J.1742-4658.2007.06198.X>

HIGGINS, R & THIEL, H (1988). **Introduction to the Study of Meiofauna**. Smithsonian Institution Press.

HÖFLING-EPIPHANIO, E. (1972). Ocorrência de *Batillipes mirus* Richters, 1909 e *Batillipes Tubernatis* Pollock, 1971 (Tardigrada) no litoral brasileiro. **Ciência e Cultura**, 24, 358–359.

HOLT, E. A & MILLER, S.W. (2011). Bioindicators: Using organisms to measure environmental impacts. **Nature Education Knowledge**, 3(10), 8.

HYGUM, T. L., CLAUSEN, L. K., HALBERG, K. A., JØRGENSEN, A., & MØBJERG, N.

- (2016). Tun formation is not a prerequisite for desiccation tolerance in the marine tidal tardigrade *Echiniscoides sigismundi*. **Zoological Journal of The Linnean Society**, 178(4), 907–911. <https://doi.org/10.1111/Zoj.12444>
- JEROEN, C., VAN DEN BERGH, J.M., VERBRUGGEN, H. (1999). Spatial Suitability, trade and indicators: an evaluation of the "Ecological Footprint." **Ecological Economics**, 29(1), 61–62. [https://doi.org/10.1016/S0921-8009\(99\)00032-4](https://doi.org/10.1016/S0921-8009(99)00032-4)
- JÖNSSON, K. I & REBECCHI, L. (2002). Experimentally induced anhydrobiosis in the tardigrade *Richtersius coronifer*: phenotypic factors affecting survival. **Journal of Experimental Zoology**, 293(6), 578–584. <https://doi.org/10.1002/Jez.10186>
- JÖRGENSEN, A & KRISTENSEN, R. M. (2001). A new tanarctid arthrotardigrade with buoyant bodies. **Zoologischer Anzeiger**, 240(August 2000), 425–439. <https://doi.org/10.1078/0044-5231-00051>
- KACZMAREK, Ł., MICHALCZYK, Ł., & MCINNES, S. J. (2015). Annotated Zoogeography of non-marine Tardigrada. Part II: South America. **Zootaxa**, 3923(1), 001–107. <https://doi.org/10.11646/Zootaxa.3923.1.1>
- KACZMAREK, L., BARTELS, P. J., ROSZKOWSKA, M & NELSON, D. R. (2015). The Zoogeography of marine Tardigrada. In **Zootaxa** (Vol. 4037). <https://doi.org/10.11646/Zootaxa.4037.1.1>
- KEMPF, M. (1970). Notes on the benthic bionomy of the n-ne brazilian shelf marine biology. **Marine Biology**, 5(3), 213–224.
- KENNEDY, A & JACOBY, C. (1999). Biological indicators of marine environmental health. **Environmental Monitoring And Assessment**, 54, 47–68. <https://doi.org/10.1023/A:1005854731889>
- KINCHIN, I. M. (1994). **The Biology of Tardigrades**. London: Portland Press Ltd.
- KNOPPERS, B., EKAU, W & FIGUEIREDO, A. G. (1999). The coast and shelf of east and northeast Brazil and material transport. **Geo-Marine Letters**, 19(3), 171–178. <https://doi.org/10.1007/S003670050106>
- KRISTENSEN, R.M. & HIGGINS, R. P. (1984). A New family of Arthrotardigrada (Tardigrada: Heterotardigrada) from the Atlantic Coast of Florida , U.S.A . **Transactions of the American Microscopical Society**, p. 295–311
- KRISTENSEN, R. M & NEUHAUS, B. (1999). The ultrastructure of the tardigrade cuticle with special attention to marine species. **Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology**, 238, 261–281.
- KRISTENSEN, R. M., SØRENSEN, M. V., HANSEN, J. G. & ZEPELLI, D. (2015). A new species of *Neostygarctus* (Arthrotardigrada) from the Condor seamount in the Azores, Northeast Atlantic. **Marine Biodiversity**, 45(3), 453–467. <https://doi.org/10.1007/S12526-015-0323-Y>
- LIMA, S., VITAL, H. (2006). Geomorphological and paleogeographic characterization of continental shelf of the Apodi-Mossoró River. **Environmental Problems In Coastal Regions VI: Including Oil Spill Studies. Wessex Institut Of Technology**, 351–360. Cambridge Printing.
- MACHADO, M.F., AMARO, V.E., KAMPEL, M., FERREIRA, M. (2009). Monitoramento ambiental em área offshore da Bacia Potiguar (R) através de imagens do sensor MODIS integrado a dados in situ de temperatura da superfície do mar (TSM) E De Clorofila-A. **Anais**

XIV Simpósio Brasileiro De Sensoriamento Remoto, 6557–6562. Natal.

MAY, R. M. (1988). How many species are there on earth? *Science*, 241(4872), 1441–1449. <https://doi.org/10.1126/Science.241.4872.1441>

MAURY, C.M. (2002) **Biodiversidade brasileira- avaliação e identificação de áreas e ações prioritárias para conservação, utilização sustentável e repartição dos benefícios da biodiversidade nos biomas brasileiros**. Ministério do Meio Ambiente - MMA.

MENDES, E. G. (1994). Ernest Marcus. *Estudos Avançados*, 8(22), 209–213.

MENECHHELLA, A. G., BULNES, V. N., & CAZZANIGA, N. J. (2018). Two New species of *Batillipes* (Tardigrada, Arthrotardigrada, Batillipedidae) from the Argentinean Atlantic coast, and a key to all known species. *Marine Biodiversity*, 48(1), 239–247. <https://doi.org/10.1007/S12526-017-0640-4>

MICHALCZYK, Ł., WELNICZ, W., FROHME, M., KACZMAREK, Ł. (2012). Redescriptions of three *Milnesium* doyeri, 1840 taxa (tardigrada: eutardigrada: milnesiidae), including the nominal species for the genus. *Zootaxa*, 3154, 1–20.

MILLER, W. R., & PERRY, E. S. (2016). The coastal marine tardigrada of the Americas. *Zootaxa* 4126(3), 375–396.

Ministério Do Meio Ambiente- Resolução - CONAMA Nº 001/86 (1986).

MØBJERG, N., HALBERG, K. A., JØRGENSEN, A., PERSSON, D., BJØRN, M., RAMLØV, H., & KRISTENSEN, R. M. (2011). Survival in extreme environments - on the current knowledge of adaptations in tardigrades. *Acta Physiologica (Oxford, England)*, 202(3), 409–420. <https://doi.org/10.1111/J.1748-1716.2011.02252.X>

MOHRIAK, W. U. (2003). Bacias sedimentares da margem continental brasileira. *Geologia, Tectônica e Recursos Minerais do Brasil*, 143–165.

MOURA, J. R., VERÇOSA, M. M., SANTOS, E. C. L. DOS, SILVA, L. G. S., AMARAL, F. M. D., & ROCHA, C. M. C. DA. (2009). Ocorrência de *Parastygarcus Sterrerii* Renault-Mornant, 1970 e *Halechiniscus perfectus* Schulz, 1955 (Tardigrada, Heterotardigrada) No Arquipélago São Pedro e São Paulo, RN, Brasil. *Atlântica*, 31(2), 213–216. <https://doi.org/10.5088/Atl.2009.31.2.213>

NELSON, D.R. & HIGGINS, R. P. (1990). Tardigrada. In *Soil Biology Guide* (Pp. 393–419).

NELSON, D. R., GUIDETTI, R & REBECCHI, L. (2016). Phylum Tardigrada. In *Thorp And Covich's Freshwater Invertebrates* (Vol. 1, Pp. 277–290). <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-385028-7.00015-9>

NERES, P. F. (2013). **Oncholaimoidea (Nematoda, Enoplida) da Bacia Potiguar–Brasil**. Disponível em: <https://repositorio.ufpe.br/handle/123456789/11967>

PERRY, A. E. S., MILLER, W. R., PERRY, E. S. & MILLER, W. R. (2015). *Echiniscoides wyethi*, A New marine tardigrade from Maine, U. S. A. (Heterotardigrada: Echiniscoidea: Echiniscoididae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, v. 128, n. 1, p. 103–110. <https://doi.org/10.2988/0006-324X-128.1.103>

POLLOCK, L. W. (1970). Distribution and dynamics of interstitial Tardigrada at Woods Hole, Massachusetts, U.S.A. *Ophelia*, 7(2), 145–165. <https://doi.org/10.1080/00785236.1970.10419295>

PORTELLA, A.Y., FABIANOVICZ, R. (2017). Bacia Potiguar: Sumário geológico e setores em oferta- superintendência de definição de blocos. **14ª Rodada Licitações De Petróleo E**

Gás. Agência nacional de petróleo gás e biocombustíveis.

RAMAZZOTTI, G & MAUCCI, W. (1983). **The Phylum Tardigrada** (3rd Ed., Vol. 41). Italia: Memorie Dell Istituto Italiano Di Idrobiologia Dott.

REBECCHI, L. (2013). Dry up and survive: the role of antioxidant defences in anhydrobiotic organisms. **Journal of Limnology**, 72(SUPPL 1), 62–72.
<https://doi.org/10.4081/Jlimnol.2013.S1.E8>

REBECCHI, L., ALTIERO, T., GUIDETTI, R., CESARI, M., BERTOLANI, R., NEGRONI, M & RIZZO, A. M. (2009). Tardigrade resistance to space effects: first results of experiments on the LIFE-TARSE mission on FOTON-M3 (September 2007). **Astrobiology**, 9(6), 581–591. <https://doi.org/10.1089/Ast.2008.0305>

RENAUD-DEBYSER, J. & SALVAT, B. (1963). Recherches ecologiques sur la faune interstitielle des sables. bassin d'arcachon. Île De Bikini, Bahamas. **Vie et Milieu**, 14, 465–550.

RENAUD-MORNANT, J., POLLOCK, L.W. (1971). A Review of the systematics and ecology of marine Tardigrada. **Smithsonian Contributions To Zoology**, 76, 109–117.

RENAUD-MORNANT, J. (1974). Une Nouvelle famille de tardigrades marins abyssaux: les Coronarctidae Fam. Nov.(Heterotardigrada). **Comptes Rendus De l'Académie Des Sciences**, 278(D), 3087–3090.

RENAUD-MORNANT, J. (1975). Deep-Sea Tardigrada from the “Meteor” Indian Ocean expedition. **“Meteor” Foesch.-Ergebnisse**, 21(D), 54–61.

RENAUD-MORNANT, J. (1980a). Species diversity in marine Tardigrada. **Proceedings of The Third International Symposium On The Tardigrada**, 149–178.

RENAUD-MORNANT, J. (1980b). **Description de trois espèces nouvelles du genre *Tanarctus* renaud-debyser, 1959, et création de la sous-Famille des Tanarctidae Subfam. nov. (Tardigrada, Heterotardigrada).** 2a, 129–141.

RENAUD-MORNANT, J. (1984). Halechiniscidae (Heterotardigrada) de la campagne Benthedi, Canal du Mozambique. **Bulletin Du Muséum National D'histoire Naturelle**, 6(1), 67–88.

RENAUD-MORNANT, J. (1989). *Opydorscus*, Un Nouveau Genre D'Orzeliscinae Et Sa signification phylogénique (Tardigrada, Arthrotardigrada). **Bulletin Du Muséum National D'histoire Naturelle.**, 11(4), 763–771.

RIZZO, A. M., ALTIERO, T., CORSETTO, P. A., MONTORFANO, G., GUIDETTI, R. & REBECCHI, L. (2015). Space flight effects on antioxidant molecules in dry tardigrades: The TARDIKISS experiment. **Biomed Research International**, 2015(I).
<https://doi.org/10.1155/2015/167642>

ROMANO, F., GALLO, M., D'ADDABBO, R., ACCOGLI, G., BAGULEY, J., & MONTAGNA, P. (2011). Deep-Sea Tardigrades in the northern Gulf of Mexico With a description of a new species of Coronarctidae (Tardigrada: Arthrotardigrada), *Coronarctus mexicus*. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, 49(SUPPL.1), 48–52. <https://doi.org/10.1111/J.1439-0469.2010.00597.X>

RUBAL, M., VEIGA, P., FONTOURA, P., SANTOS, E. & SOUSA-PINTO, I. (2016). Biodiversity of marine tardigrades from the northern coast of Portugal (Iberian Peninsula). **Zoological Journal of the Linnean Society**, 178(4), 747–754.
<https://doi.org/10.1111/Zoj.12462>

- SANTOS, É., DA ROCHA, C., GOMES-JÚNIOR E. & FONTOURA, P. (2017). Three new *Batillipes* Species (Arthrotardigrada: Batillipedidae) From The Brazilian Coast. **Zootaxa**, 4243(3), 483. <https://doi.org/10.11646/Zootaxa.4243.3.4>
- SANTOS, É., GOMES-JÚNIOR, E., DA ROCHA, C.M.C., BARTELS, P. J., FONTOURA, P. (2018). A closer look At *Batillipes dicrocercus* And new records of *Batillipes potiguarensis* (Tardigrada: Arthrotardigrada) From the Brazilian coast with comments on Intra- and Interspecific variability. **Iheringia**, 108, 1–10.
- SANTOS, É., RUBAL, M., VEIGA, P., BARTELS, P. J., DA ROCHA, C. M., & FONTOURA, P. (2019). On the distribution of *Batillipes tubernatis* Pollock, 1971 (Arthrotardigrada: Batillipedidae) in the Atlantic Basin. **Marine Biodiversity**, 49(2), 621–631.
- SCHILL, R. (Ed.). (2018). **Water Bears: The Biology of Tardigrades** (Vol. 2). <https://doi.org/10.1007/978-3-319-95702-9>
- SCHOKRAIE, E., HOTZ-WAGENBLATT, A., WARNKEN, U., MALI, B., FROHME, M., FÖRSTER, F., SCHNÖLZER, M. (2010). Proteomic analysis of tardigrades: towards a better understanding of molecular mechanisms by anhydrobiotic organisms. **Plos ONE**, 5(3). <https://doi.org/10.1371/Journal.Pone.0009502>
- SCHULZ, E. (1953). Eine neue Tardigraden - gattung von der Pazifischen kuste. **Zoologischer Anzeiger**, 151, 306–310.
- SCHWARZER, K., STATTEGGER, K., VITAL, H. & BECKER, M. (2006). Holocene coastal evolution of the rio Açu Area (Rio Grande Do Norte, Brazil). **Journal of Coastal Research**, 39, 141–145.
- STERRER, W. (1973). Plate tectonics as a mechanism fo dispersal and speciation in interstitial sand fauna. **Netherlands Journal of Sea Research**, 7, 200–222.
- TCHESUNOV, A. V. (2018). A new tardigrade species of the Genus *Neostygarctus* Grimaldi De Zio Et Al . , 1982 (Tardigrada , Arthrotardigrada) from the great Meteor seamount , Northeast Atlantic. **European Journal of Taxonomy**, (479).1–17.
- TESTA, V. & BOSENCE, D. W. J. (1998). Carbonate-siliciclastic sedimentation on a high-energy, ocean-facing, tropical ramp, NE Brazil. **Geological Society, London, Special Publications**, 149(1), 55–71. <https://doi.org/10.1144/Gsl.Sp.1999.149.01.05>
- TESTA, V. & BOSENCE, D. W. J. (1999). Physical and biological controls on the formation of carbonate and siliciclastic bedforms on the north-east brazilian shelf. **Sedimentology**, 46(2), 279–301. <https://doi.org/10.1046/J.1365-3091.1999.00213.X>
- TILBERT, S., DE CASTRO, F. J. V., TAVARES, G. & NOGUEIRA JÚNIOR, M. (2019). Spatial Variation of meiofaunal tardigrades in a small tropical estuary (~6°S; Brazil). **Marine and Freshwater Research**. <https://doi.org/10.1071/MF18222>
- VERÇOSA, M. M., SANTOS, E. C., SOUZA, J. R. & DA ROCHA, C. M. C. (2009). Distribuição de *Stygarctus bradypus* Schulz, 1951 (Tardigrada Heterotardigrada) Na margem sul da ilha de Itamaracá (PE, Brasil). **Atlântica Rio Grande**, 31(1), 25–33.
- VICTOR-CASTRO, F. J., FONSÊCA-GENEVOIS, V., LIRA, L. & DA ROCHA, C. M. C. (1999). Efeito da sedimentação sobre a distribuição de *Batillipes Pennaki* Marcus, (1946) em zona tropical típica: restinga do Paiva, Pernambuco, Brasil. **Trabalhos Oceanográficos da Universidade Federal de Pernambuco**, 27(2), 89–102.
- VITAL, H., STATTEGGER, K., AMARO, V., SCHWARZER, K., FRAZÃO, E., TABOSA,

W. & SILVEIRA, I. (2008). A modern high-energy siliciclastic–carbonate platform: continental shelf adjacent to northern Rio Grande Do Norte State, Northeastern Brazil. **Recent Advances In Models Of Siliciclastic Shallow-Marine Stratigraphy**, 177–190. <https://doi.org/10.2110/Pec.08.90.0177>

VITAL, H., GOMES, M. P., TABOSA, W. F., FRAZÃO, E. P., SANTOS, C. L. A. & PLÁCIDO JÚNIOR, J. S. (2010). Characterization of the Brazilian continental shelf adjacent to Rio Grande do Norte state, NE Brazil. **Brazilian Journal of Oceanography**, 58(Spe1), 43–54. <https://doi.org/10.1590/S1679-87592010000500005>

VITOUSEK, P. M., MOONEY, H. A., LUBCHENCO, J. & MELILLO, J. M. (1997). **Human Domination of Earth's Ecosystems**. 277(July).

WARWICK, R. M. (1993). Environmental impact studies on marine communities: pragmatical considerations. **Australian Journal of Ecology**, 18, 63–80.

WEŁNICZ, W., GROHME, M. A., KACZMAREK, Ł., SCHILL, R. O. & FROHME, M. (2011). Anhydrobiosis in tardigrades—the last decade. **Journal of Insect Physiology**, 57(5), 577–583. <https://doi.org/10.1016/J.Jinsphys.2011.03.019>

ZAWIERUCHA, K., GRZELAK, K., KOTWICKI, L., & MICHALCZYK, Ł. (2013). *Batillipes Pennaki* Marcus, 1946, A new addition to the Thai Tardigrade fauna, with an overview of literature on the species. **Pakistan Journal of Zoology**, 45(3), 801–808 45(3), 801–808.

3 RESULTADOS

3. 1 ARTIGO I - BIODIVERSIDADE DE TARDÍGRADOS MARINHOS DA BACIA POTIGUAR, RIO GRANDE DO NORTE, BRASIL

RESUMO

Informações acerca da diversidade de tardígrados no Atlântico Sul são bastante escassas, e a carência é ainda maior quando se trata de espécies distribuídas no infralitoral e zonas profundas. O presente estudo apresenta informações sobre a diversidade de Tardigrada marinhos da Bacia Potiguar, Rio Grande do Norte, Brasil. Foram analisadas estações da plataforma (isóbatas 5, 10, 20 e 50 metros) e talude continental (150, 400, 1000 e 2500 metros) com amostragens nos períodos seco (outubro) e chuvoso (abril), em um ambiente sedimentar de origem silicosa e carbonática. Foram encontradas 34 espécies em 8 famílias (Archechiniscidae, Batillipedidae, Coronarctidae, Halechiniscidae, Stygarctidae, Styraconyxidae, Tanarctidae e fam. nov.), sendo quase 2/3 das espécies novas, além de uma família nova ainda não descrita. Para a comunidade de Tardigrada a equitabilidade de Pielou (J') foi de 0,87, e a diversidade de Shannon (H') foi de 4,45. Os resultados indicam maior diversidade na plataforma continental quando comparada ao talude. O período um discreto aumento na riqueza comparado ao período seco para ambas as áreas de coleta. Já a diversidade apresenta padrão inverso devido ao aumento de equitabilidade no período seco. A comunidade de Tardigrada na Bacia Potiguar coloniza um ambiente misto, onde a variabilidade ambiental proporcionada pelos rodólitos, cânions, recifes areníticos e bioclastos pode ter forte interferência sobre os altos valores de diversidade encontrados.

Palavras-chave: Inventário faunístico. Tardigrada. Plataforma continental. Talude continental. Halechiniscidae.

INTRODUÇÃO

As informações sobre distribuição e sistemática do Filo Tardigrada têm aumentando consideravelmente nas últimas décadas, com parcela importante dos registros de ocorrência se referindo a espécies novas para ciência (D'ADDABBO *et al.*, 2007). No ambiente marinho, tardígrados são considerados componentes da meiofauna, ou seja, organismos bentônicos distintos da macrofauna por seu pequeno tamanho (maiores do que 45 µm e menores do que 500 µm) (GIERE, 2009; HIGGINS, 1988). O grupo ocorre de maneira esparsa, em manchas, nos fundos oceânicos (GIERE, 2009), na superfície ou no interior do sedimento, podendo atingir 100 cm de profundidade em praias de alta energia (KRISENTENSEN & HIGGINS, 1984; RENAUD-MORNANT & POLLOCK, 1971). Tardígrados também podem viver como comensais, associados a outros invertebrados, tais como holutúrias, isópodes, cracas, briozoários e mexilhões (KACZMAREK *et al.*, 2015; RENAUD-MORNANT & POLLOCK, 1971).

Os estudos com tardígrados marinhos no Brasil começaram ainda nos anos 1940 com a descrição de *Batillipes pennaki* por Ernst Marcus (1946). Eveline Dubois-Reymond descreveu *Orzeliscus belopus* (BOIS-REYMOND MARCUS, 1952) e relatou a ocorrência de *Echiniscoides sigismundii* no litoral de São Paulo. Na década de 1980, Renaud-Mornant descreveu *Tanarctus heterodactylus* (RENAUD-MORNANT, 1980a), cujo material tipo tem origem no Atlântico Norte, mas espécimes também foram encontrados no Brasil. Ainda na mesma década a pesquisadora descreveu *Chrysoarctus briandi* e relata a ocorrência comum no litoral do Rio de Janeiro e em Moçambique (RENAUD-MORNANT, 1984) e por fim, a descrição da espécie *Opydorscus fonsecae* para o litoral do Ceará, sendo esta endêmica do Brasil (RENAUD-MORNANT, 1989).

Em décadas mais recentes houve uma diversificação de escopo dos estudos com o filo no Brasil, havendo trabalhos que avaliaram o efeito da sedimentação sob a distribuição vertical e horizontal de *Batillipes pennaki* (VICTOR-CASTRO *et al.*, 1999). Da Rocha e colaboradores descreveram a distribuição espaço-temporal de *Batillipes pennaki* em 2000. Foram feitos registros de ocorrência de espécies em ilhas oceânicas (MOURA *et al.*, 2009) e em ilhas próximas ao continente (VERÇOSA *et al.*, 2009). Mais recentemente foram publicados trabalhos taxonômicos (GOMES-JÚNIOR *et al.*, 2018; SANTOS *et al.*, 2017) e um trabalho sobre biogeografia (SANTOS *et al.*, 2019). O checklist mais recente de Tardigrada para o litoral brasileiro é de 2013, quando foram contabilizadas 27 espécies com ocorrência entre estados do Nordeste e Sudeste brasileiro (DA ROCHA *et al.*, 2013).

A Bacia Potiguar estende-se por 35.000 km² compreendendo uma porção emersa continental e outra submersa oceânica, esta última pode ultrapassar dois mil metros de profundidade (MACHADO *et al.*, 2009; PORTELLA & FABIANOVICZ, 2017). A plataforma adjacente ao Rio Grande do Norte, tem como característica a presença de sedimentos mistos (silicosos e carbonáticos). O relevo marinho é caracterizado pela presença de recifes coralinos, rochas praias e dunas submersas (ALMEIDA, 2014; LIMA & VITAL, 2006; TESTA & BOSENCE, 1998). É comum a ocorrência de algas calcárias vermelhas, formadoras de nódulos, que são denominadas, genericamente, rodolitos (AMADO-FILHO *et al.*, 2012; TESTA & BOSENCE, 1999).

Os rodolitos possuem um padrão de ramificação e densidade condicionados pelas características do ambiente. Estas algas interferem na bioturbação local, e também podem servir de abrigo e local de alimentação para biota. Portanto, são um importante componente ecossistêmico que proporciona microhabitats para diversos organismos (FOSTER *et al.*, 1997; FOSTER, 2001).

Este trabalho registra a diversidade do filo Tardigrada na plataforma continental e talude em duas estações do ano (seca e chuvosa) na Bacia Potiguar - Rio Grande do Norte, Brasil. As amostragens estenderam-se por uma ampla variedade de fácies sedimentares e batimetrias proporcionando informações sobre a distribuição do filo em um ambiente tropical notadamente subavaliado. Os resultados trazem novos elementos para a discussão de aspectos biogeográficos e ecológicos do filo.

MATERIAL E MÉTODOS

A Bacia Potiguar está localizada entre os estados do Rio Grande do Norte e Ceará (4°47'0"-5°00'S e 36°10'0"-37°00'W) e abrange uma área de 50 km no sentido norte-sul e 80 km no sentido leste-oeste. O relevo costeiro caracteriza-se por uma planície costeira até aproximadamente a isóbata de 50 metros, em seguida um declive relativamente abrupto marca o início do talude com angulação média de ~15° (ALMEIDA *et al.*, 2017; KEMPF, 1980). A área de amostragem estabelecida está disposta na plataforma e talude em frente às cidades de Porto Mangue, Macau, Guamaré e Galinhos no Rio Grande do Norte.

O clima da região é classificado como tropical seco a semiárido. O pico do período chuvoso ocorre entre os meses de Março a Abril (~140 mm) e o do período seco entre Outubro e Novembro (< 20 mm), a média pluviométrica não atinge 600 mm/ano (DINIZ & PEREIRA 2015).

Os tardígrados foram obtidos a partir de campanhas de caracterização e monitoramento da qualidade ambiental executadas sob responsabilidade da Petrobrás (Petróleo Brasileiro S.A.), sendo estas: “Projeto de Monitoramento Regional da Bacia Potiguar” em Outubro de 2009 (período seco) e Maio de 2010 (período chuvoso) e “Projeto de Caracterização Ambiental do Talude Continental na Bacia Potiguar” em Novembro de 2009 (período seco) e Abril de 2011 (período chuvoso).

Foram estabelecidos 5 transectos na plataforma continental (incluídos também três pontos extra sobre o paleocânion do rio açu) e 5 no talude continental. Os transectos distam entre si em cerca de 20 km. As isóbatas avaliadas na plataforma continental foram: 5, 10, 20 e 50 metros (sigla – “MR” para amostras da plataforma), portanto 4 estações de coleta por transecto (Fig.1). Um mesmo padrão de amostragem foi reproduzido para o talude continental, nas isóbatas de: 150, 400, 1000 e 2500 metros de profundidade (Sigla – “MT” para as amostras do talude). As amostras biosedimentológicas foram obtidas a partir de draga Van Veen (plataforma continental) ou Box-Corer (talude), sendo utilizados cores (tubos de PVC com 3,7 cm de diâmetro) como subamostradores inseridos 10 cm no sedimento amostrado. Em cada ponto/estação para cada período (chuvoso e seco) foram obtidas três réplicas de draga ou Box-Corer. O material foi armazenado em potes plásticos, fixados em formol 4% e tamponado com bórax para análise da meiofauna/Tardigrada.

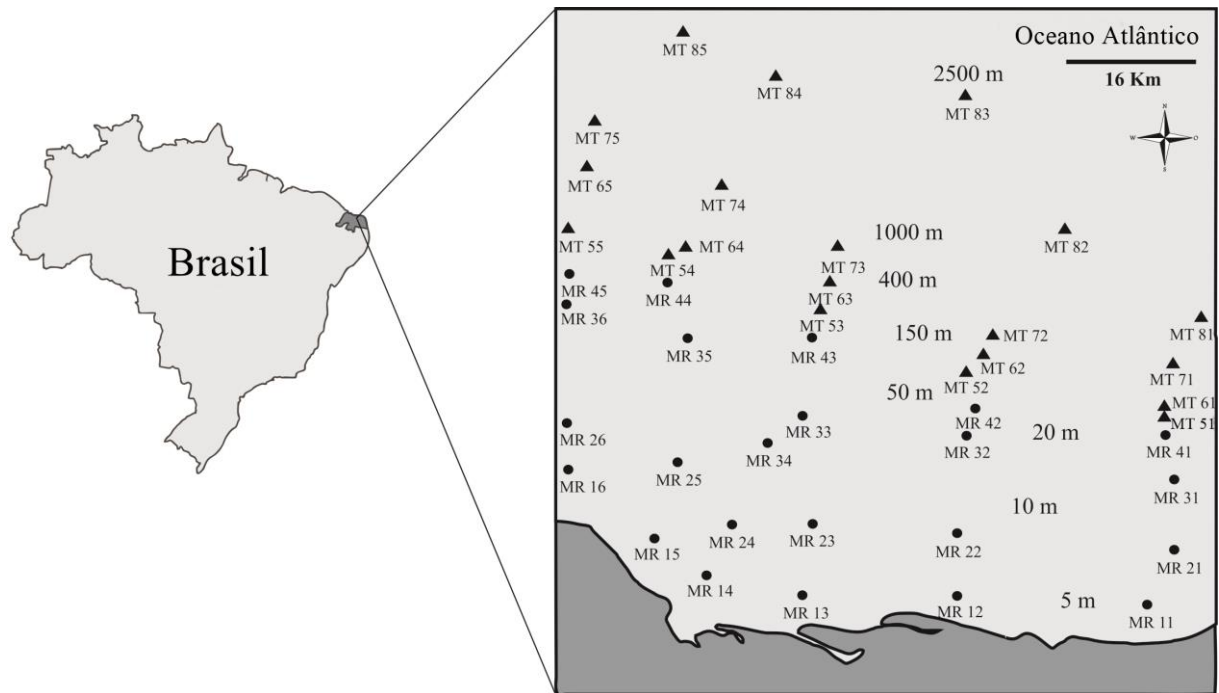


Figura 1. Localização da Bacia Potiguar no litoral brasileiro com destaque para as estações de coleta da Plataforma Continental - MR (Círculo preto - ●) e Talude Continental - MT (triângulo preto - ▲), Brasil (4°47'0"-5°00'S e 36°10'0"-37°00'W) nas isóbatas de 5, 10, 20, 150, 1000 e 2.500 metros.

Foram confeccionadas lâminas permanentes para identificação dos espécimes no menor nível taxonômico possível. Para isso os espécimes obtidos foram dispostos em lâmina, montados em glicerol, vedados com lamínulas e parafina em estufa a 65° C por 2 horas. A identificação baseou-se na chave pictórica de Fontoura *et al.*, (2017) e em descrições originais das espécies. Foram também consultadas listas de espécies atualizadas (DEGMA, BERTOLANI & GUIDETTI 2010; 2018). As fotomicrografias para identificação foram realizadas em aumento de 40-100x com óleo de imersão quando necessário, utilizando os microscópios Zeiss Axioscope 40 ou LEICA DM 2500, ambos com contraste de fase. Para elaboração do mapa da área utilizou-se o software Adobe Illustrator® CC (versão 2017).

Para avaliar os padrões de riqueza/diversidade nas diferentes áreas (plataforma/talude) foram construídas curvas de acumulação e dominância. O índice de diversidade utilizado foi Shannon-Wiener (H' calculado pelo logaritmo de base 2), a equitabilidade foi calculada pelo índice de Pielou (J'). Todos os procedimentos foram executados usando as análises de rotina do PRIMER (Plymouth Routines In Multivariate Ecological Researches) v. 6 e Excel®.

O material foi depositado na coleção de Tardigrada da Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE), Departamento de Biologia, área Zoologia.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Um total de 920 indivíduos do filo Tardigrada foi analisado e incluído em 8 famílias, 19 gêneros e ao menos 34 espécies (aproximação somando indivíduos identificados em gênero e espécie). Assim, na Bacia Potiguar foram encontrados 24 táxons na plataforma e 12 táxons no talude (Tab.1). Tardígrados estiveram presentes em 50% das réplicas avaliadas da plataforma continental no período seco, e em 55% das réplicas no período chuvoso. No talude, ocorreram em 20% das réplicas avaliadas do período seco e 51% das réplicas no período chuvoso.

Este checklist adota a classificação utilizada por Degma, Bertolani and Guidetti (2010; 2019). A identificação das espécies de *Halechiniscus* foi considerada problemática devido às descrições incipientes existentes para este gênero atualmente, limitando-se aqui à separação dos morfotipos (sp1, sp2, sp3) ou quando não definidos mais de um morfotipo permanecendo em sp. Já outros táxons como *Tanarctus* e *Mesostygarcus*, gênero foi o menor nível possível de refinamento taxonômico devido à baixa quantidade de espécimes encontrados ou como consequência do estado de conservação destes.

Os táxons dominantes na estação seca na plataforma continental foram: *Opydorscus fonsecae* Renaud-Mornant, 1989 (16%), *Florarctus* (11%) *Florarctus* nov. sp. 1 (11%), *Florarctus* nov. sp. 4 (11%) e *Raiarctus* nov. sp. (7%). No período chuvoso os táxons dominantes na plataforma continental foram, *Florarctus* (21%), *Angursa* nov. sp. (12%), *Florarctus* nov. sp. 4 (10%) e *Florarctus* aff. *antileensis* (7%). No talude continental os táxons dominantes no período seco foram: *Clavarctus* nov. sp. (16%), *Coronarctus yurupari* (13%), *Coronarctus laubieri* (13%) e *Ligiartus alatus* (10%). Já no período chuvoso no talude continental os táxons dominantes foram: *Clavarctus* nov. sp. (38%) e *Tholoarctus natans* (12%) (as porcentagens descritas acima se referem aos táxons que em conjunto representam 50% ou mais da abundância em cada área/período). Os gêneros *Coronarctus*, *Clavarctus* e *Tholoarctus* são registrados pela primeira vez para o Brasil (espécies do gênero *Coronarctus* registradas e descritas pelo autor em Gomes Júnior *et al.*, 2020). No conjunto de táxons determinados ao nível de espécie aproximadamente 45% são novos para a ciência, esse valor provavelmente seria maior, podendo chegar a 65%, se alguns espécimes não estivessem em condição ruim, ou não pertencessem a gêneros que necessitam de revisão.

Tabela 1. Lista das espécies de Tardigrada encontradas na Bacia Potiguar - Rio Grande do Norte, Brasil.

Tardigrada Doyère, 1840			
Família	Espécie	Voucher	Zona
Archechiniscidae Binda, 1978	<i>Archechiniscus</i> sp.	B.Pot- Nº 1	Talude
Batillipedidae Ramazzotti, 1962	<i>Batillipes</i> sp.	B.Pot- Nº 2	Talude
	<i>Batillipes brasiliensis</i> Santos <i>et al.</i> , 2017	B.Pot- Nº 3	Plataforma
	<i>Batillipes potiguarensis</i> Santos <i>et al.</i> , 2017	B.Pot- Nº 4	Plataforma
Coronarctidae Renaud-Mornant, 1974	<i>Coronarctus laubieri</i> (Renaud-Mornant, 1987)	B.Pot- Nº 5	Talude
	<i>Coronarctus yurupari</i> (Gomes-Jr <i>et al.</i> , 2020)	B.Pot- Nº 6	Talude
Halechiniscidae Thulin, 1928	<i>Dipodarctus</i> sp.	B.Pot- Nº 7	Plataforma
	<i>Clavarctus</i> nov. sp.	B.Pot- Nº 8	Talude
	<i>Florarctus</i> Delamare Deboutteville & Renaud-Mornant, 1965	B.Pot- Nº 9	Plataforma
	<i>Florarctus</i> nov. sp. 1	B.Pot- Nº 10	Plataforma
	<i>Florarctus</i> nov. sp. 2	B.Pot- Nº 11	Plataforma
	<i>Florarctus</i> nov. sp. 3	B.Pot- Nº 12	Plataforma
	<i>Florarctus</i> nov. sp. 4	B.Pot- Nº 13	Plataforma
	<i>Florarctus</i> aff. <i>antilensis</i> Van der Land, 1968	B.Pot- Nº 14	Plataforma
	<i>Halechiniscus</i> Richters, 1908	B.Pot- Nº 15	Plataforma/Talude
	<i>Halechiniscus</i> sp.1	B.Pot- Nº 16	Plataforma
	<i>Halechiniscus</i> sp.2	B.Pot- Nº 17	Plataforma
	<i>Halechiniscus</i> sp.3	B.Pot- Nº 18	Plataforma
	<i>Ligiarctus alatus</i> Gomes-Júnior <i>et al.</i> , 2018	B.Pot- Nº 19	Talude
	<i>Opydorscus fonsecae</i> Renaud-Mornant, 1989	B.Pot- Nº 20	Plataforma
	<i>Orzeliscus belupus</i> du Bois-Reymond Marcus, 1952	B.Pot- Nº 21	Plataforma
Stygarctidae Schulz, 1951	<i>Mesostygarctus</i> Renaud-Mornant, 1979	B.Pot- Nº 22	Plataforma
	<i>Parastygarctus sterreri</i> Renaud-Mornant, 1970	B.Pot- Nº 23	Plataforma
Styraconyxidae Kristensen & Renaud-Mornant, 1983	<i>Angursa</i> sp.	B.Pot- Nº 24	Plataforma
	<i>Angursa</i> nov. sp.1	B.Pot- Nº 25	Talude
	<i>Raiarctus</i> aff. <i>colurus</i> Renaud-Mornant, 1981	B.Pot- Nº 26	Talude
	<i>Raiarctus</i> nov. sp.	B.Pot- Nº 27	Plataforma
	<i>Styraconyx</i> sp.	B.Pot- Nº 28	Plataforma
	<i>Tholoarctus natans</i> Kristensen & Renaud-Mornant, 1983	B.Pot- Nº 29	Talude
Tanarctidae Renaud-Mornant, 1980	<i>Actinarctus doryphorus</i> Schulz, 1935	B.Pot- Nº 30	Plataforma
	<i>Tanarctus</i> Renaud-Debyser, 1959	B.Pot- Nº 31	Talude
	<i>Tanarctus</i> aff. <i>diplocerus</i> Fujimoto <i>et al.</i> , 2013	B.Pot- Nº 32	Plataforma
	<i>Tanarctus heterodactylus</i> Renaud-Mornant, 1980	B.Pot- Nº 33	Plataforma
Fam. nov.	gen. nov. et sp. nov.	B.Pot- Nº 34	Plataforma/Talude

Para a Bacia Potiguar, a equitabilidade da comunidade Tardigrada foi $J' = 0,87$, e a diversidade $H' = 4,45$. No período seco na plataforma continental da Bacia Potiguar foram registrados 22 táxons com equitabilidade $J' = 0,87$ e diversidade $H' = 3,91$ (Tab. 2). No período chuvoso, plataforma continental, foram encontrados 24 táxons de Tardigrada, equitabilidade $J' = 0,84$ e diversidade $H' = 3,87$ (Tab. 2). A maior riqueza de espécies de Tardigrada em uma única réplica foi encontrada na isóbata de 5 metros, com 13 espécies. Para o talude continental no período seco a riqueza foi de 7 táxons, equitabilidade $J' = 0,95$ e diversidade $H' = 2,66$ (Tab. 2). No talude continental no período chuvoso a riqueza foi de 9 táxons, equitabilidade $J' = 0,82$ e diversidade $H' = 2,61$ (Tab. 2). No talude continental a réplica que possui a maior riqueza de espécies foi obtida na isóbata de 150 metros, no período chuvoso, com riqueza de 5 espécies.

Tabela 2. Dados de diversidade de Tardigrada da plataforma e talude Continental da Bacia Potiguar- Rio grande do Norte durante o período seco e chuvoso. S= Riqueza; J' = Equitabilidade de Pielou; H' = Diversidade de Shanon-Wiener.

Área	Período	S	J'	H'
Plataforma (5- 50 m)	Seco	22	0,87	3,91
	Chuvoso	24	0,84	3,87
Talude (100 - 2500 m)	Seco	7	0,95	2,66
	Chuvoso	9	0,82	2,61

Praticamente não há dados faunísticos comparáveis aos apresentados aqui para Tardigrada, levando-se em consideração ser uma área tropical e ainda a ampla faixa batimétrica de amostragem abordada neste estudo (5 a 2500 metros). Porém, há trabalhos em ambientes temperados que abordam diferentes profundidades ou zonas (entremarés, infralitoral e zonas profundas) que podem servir como referencial de comparação.

Hansen e colaboradores em 2001, encontraram para as ilhas Faroe (Atlântico Norte, Islândia), 35 espécies de Tardigrada, 22 das quais novas para ciência. Utilizando a classificação atual, que considera Styraconyxidae Kristensen & Renaud-Mornant, 1983 e Tanarctidae Renaud-Mornant, 1980 como táxons válidos, o trabalho de Hansen e colaboradores (2001) encontrou 6 famílias de Tardigrada. Porém o espectro de isóbatas avaliadas foi consideravelmente menor, iniciando em 100 metros e atingindo apenas 260 metros de profundidade. D'addabbo e colaboradores (1999) encontraram para um banco de areia no litoral italiano um total de 16 espécies distribuídas em 5 famílias em um trabalho de variação temporal de Tardigrada no infralitoral raso (7 metros).

Para a costa italiana (região de Puglia), avaliando o infralitoral (10 a 50 metros) em diferentes condições de conservação e tipos de sedimento registrou-se a ocorrência de 52 espécies, das quais 10 eram novas para ciência (ACCOGLI *et al.*, 2011). No litoral norte português para amostragens na região entremarés e infralitoral raso foi registrada a ocorrência de 18 espécies, distribuídas em 6 famílias sendo 4 espécies novas para ciência (RUBAL *et al.*, 2016).

Os resultados de diversidade encontrados para o talude da Bacia Potiguar são inferiores aos valores encontrados por Hansen e colaboradores nas jazidas carbonáticas no mar do Norte (HANSEN, JØRGENSEN & KRISTENSEN, 2001). Mas os valores de equitabilidade e diversidade global (plataforma + talude) da Bacia Potiguar foram superiores ao descrito pelo autor. A comparação é difícil devido a heterogeneidade de formas de análise, isóbatas e fácies sedimentares avaliadas, mas a biota encontrada por Hansen *et al.*, (2001) é típica de águas mais rasas. O critério para comparação entre Bacia Potiguar e Mar do Norte são limitados pois a 100 metros de profundidade, já constitui o talude na Bacia Potiguar, mas essa profundidade para o mar do Norte ainda faz parte da plataforma continental. Romano e colaboradores (2011) encontraram 9 espécies de Tardigrada em zonas profundas em estudo no golfo do México (Atlântico Norte), com isóbatas avaliadas desde 625 metros até 3150 metros. Devido ao baixo número de indivíduos não há análises dos índices de diversidade e equitabilidade, o que tornou também as correlações entre batimetria e distribuição dos tardígrados inconclusivas.

A curva de dominância dos táxons presentes nas áreas plataforma e talude, indicou padrões semelhantes para as amostras da plataforma e talude entre os períodos seco e chuvoso (Fig. 2A). Como esperado, houve maior dominância dos táxons na área/período de menor diversidade, ou seja, durante a estação seca no talude (Fig. 2A). A curva de acumulação de espécies utilizando os estimadores não paramétricos: Chao1 e Chao2, considerando as amostras da plataforma nos períodos seco e chuvoso, bem como no talude nos períodos seco e chuvoso, atingiu a assíntota, indicando que a replicação foi suficiente para representar a diversidade de tardígrados (Fig. 2B). O maior valor estimado foi de Chao2, e o valor mais próximo do observado (Sobs) foi indicado pelo Chao1 (Fig. 2B). A diferença de altura das curvas Sobs e Chao1 ou Chao2 sugere que esforço adicional poderia resultar em 20 ou 30% mais registros de espécies.

A heterogeneidade quanto à distribuição das espécies é um padrão bastante comum para Tardigrada (HANSEN, JØRGENSEN, & KRISTENSEN, 2001). Alguns gêneros apresentaram

ocorrência simultânea nas áreas de talude e plataforma, como, *Angursa*, *Batillipes*, *Halechiniscus*, *Raiarctus*, *Tanarctus* e a nova família. Outros táxons, tais como *Opydorscus fonscae* e as espécies de *Coronarctus*, indicam preferência pelas áreas de plataforma e talude respectivamente, o primeiro não foi encontrado além dos 20 metros e as seguintes não ocorreram nas áreas a menos de 1000 metros de profundidade.

Esse é o primeiro registro de ocorrência para espécie *Tholoarctus natans* Kristensen & Renaud-Mornant, 1983 para o Atlântico Sul. A espécie tem ampla distribuição, com ocorrência registrada para o Atlântico Norte (HANSEN, JØRGENSEN, & KRISTENSEN 2001; KRISTENSEN & RENAUD-MORNANT 1983), Oceano Índico (KRISTENSEN & RENAUD-MORNANT, 1983), Oceano Pacífico e Mar Mediterrâneo (KRISTENSEN & RENAUD-MORNANT, 1983). Na Bacia Potiguar a espécie foi encontrada apenas no período chuvoso, nos sedimentos finos de talude nas isóbatas de 150, 400 e 1000 metros. Mas há registros dessa espécie desde a região entremarés (GRIMALDI DE ZIO *et al.*, 2003), até zonas profundas (KRISTENSEN & RENAUD-MORNANT, 1983), ocorrendo em cascalho, sedimentos finos e em detritos orgânicos (D'ADDABBO GALLO, MORONE DE LUCIA & GRIMALDI DE ZIO 1989).

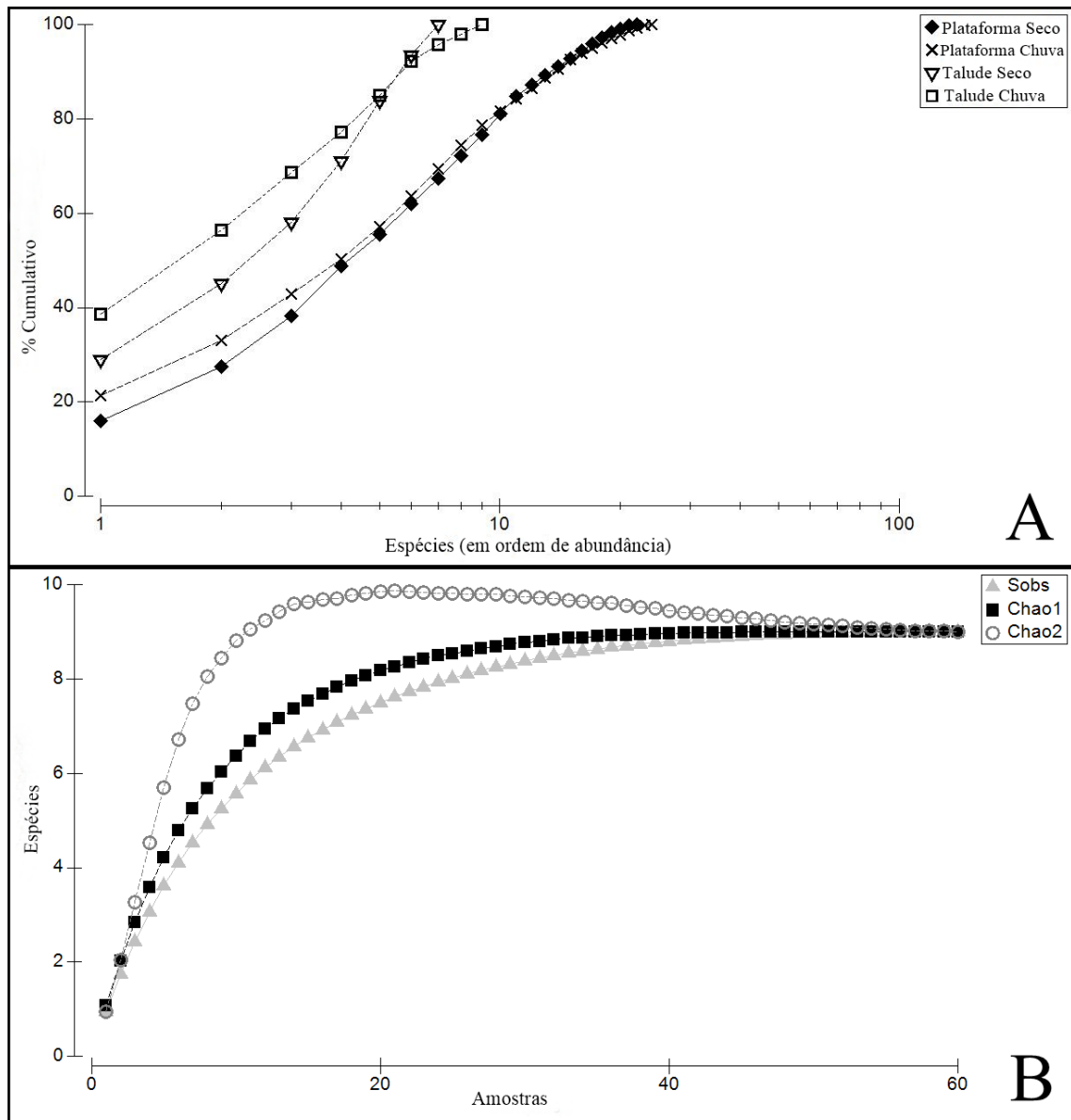


Figura.2 A) Curva de acumulação de espécies por área/período para Tardigrada da Bacia Potiguar - Período Seco na Plataforma Continental - ◆; Período Chuvoso na Plataforma Continental - ×; Período Seco no Talude - ▼; Período Chuvoso no Talude - □; **B)** Curva de dominância global de espécies por área/período para Tardigrada da Bacia Potiguar: Espécies observadas (Sobs - ○), Estimativa de riqueza de espécies (Chao1 - ▲), (Jackknife 1 - □), (Bootstrap - ×) da plataforma continental no período seco.

O gênero *Coronarctus* Renaud-Mornant, 1974 distribui-se em zonas profundas, este é o segundo registro de ocorrência do táxon para o Atlântico Sul e o primeiro registro para porção oeste do Atlântico Sul e para o Brasil. Trata-se de uma nova espécie recentemente descrita na Bacia Potiguar (*Coronarctus yurupari* Gomes-Jr *et al.*, 2020) e um novo registro de ocorrência (*Coronarctus laubieri* Renaud-Mornant, 1987) (Ver- Gomes Jr *et al.*, 2020), sendo encontradas tanto no período seco como no chuvoso nas isóbatas de 1000 e 2500 metros, em sedimentos finos de talude. *Clavarctus* Renaud-Mornant, 1983, com uma única espécie descrita até o momento, é um gênero de distribuição bastante restrita, com localidade típica no Oceano Índico

(Canal de Moçambique), ocorrendo em profundidades de 276 - 500 metros (RENAUD-MORNANT, 1983). Na Bacia Potiguar foi encontrado exclusivamente no talude, durante o período chuvoso, nas isóbatas de 150, 400 e 1000 metros, caracterizadas por presença de sedimentos finos.

O gênero *Tanarctus* Renaud-Debyser, 1959 é considerado cosmopolita, com ocorrências nos oceanos Atlântico, Pacífico e Índico (KACZMAREK *et al.*, 2015), porém a espécie *Tanarctus diplocerus* Fujimoto, Miyazaki & Suzuki, 2013, tem seu registro de ocorrência apenas para o litoral japonês (Oceano Pacífico), no infralitoral raso (8 metros de profundidade) em areia de anfioxo (FUJIMOTO, MIYAZAKI, & SUZUKI, 2013). Os exemplares da Bacia Potiguar distinguem-se discretamente dos espécimes japoneses, sendo estas diferenças de comprimento do corpo e algumas estruturas sensoriais. Os exemplares de *Tannarctus* aff. *diplocerus* foram encontrados nas isóbatas de 5, 10 e 50 metros de profundidade, durante os períodos seco e chuvoso, em areias siliciclástica, silicibioclástica, biosiliciclástica e areia com cascalho. Foi encontrado um único espécime do gênero *Mesostygarctus* Renaud-Mornant, 1979, em material coletado no período chuvoso, na isóbata de 50 metros em areia com cascalho. Uma nova Família de Tardigrada (Fam. nov., sp. nov.) foi encontrada nas isóbatas de 5 e 10 metros plataforma continental, e no talude aos 150 e 400 metros, durante o período seco.

É comum para Tardigrada a densidade e diversidade serem maiores em águas rasas do infralitoral e em sedimento grosseiro (ACCOGLI *et al.*, 2011; ROMANO *et al.*, 2011). A composição sedimentar parece ser o fator preponderante para maior diversidade do filo (ACCOGLI *et al.*, 2011; GRIMALDI DE ZIO & D'ADDABBO, 2001; HANSEN *et al.*, 2001), como exemplo, existe registro de comunidades bastante diversas tanto para águas rasas quanto em zonas mais fundas da plataforma continental, provavelmente determinadas pelas propriedades do sedimento (HANSEN *et al.*, 2001). Alguns gêneros colonizam ambientes sob condições bastante restritas, como região entremarés para o gênero *Batillipes* (D'ADDABBO *et al.*, 2007), ou zonas profundas para *Clavarctus* (RENAUD-MORNANT, 1983). Halechiniscidae Thulin, 1928, frequentemente é a família mais diversa de Tardigrada no infralitoral, padrão também observado na Bacia Potiguar (Tab.1), enquanto que Batillipedidae Ramazzotti, 1962 domina os espaços intersticiais da região entremarés (GRIMALDI DE ZIO & D'ADDABBO, 2001). De forma incomum, o gênero *Batillipes* ocorreu simultaneamente em amostras da plataforma e talude na área de estudo.

Devido, em parte, às propriedades geomorfológicas e climáticas locais a característica sedimentar da plataforma continental da Bacia Potiguar é mista, ocorrendo sedimentos

terrígenos e biogênicos. Observa-se que na plataforma interna (15 metros) a sedimentação é majoritariamente siliciclástica, a seguir, na porção média (até os 25 metros) os sedimentos são siliclásticos e bioclásticos e na porção externa (25-70 metros) da plataforma a origem carbonática é dominante (VITAL *et al.*, 2010). O talude continental da Bacia Potiguar também é caracterizado por um sedimento de origem mista, sendo o teor de carbonato de cálcio de moderado a alto sendo encontrados normalmente baixas concentrações de matéria orgânica (ALMEIDA *et al.*, 2017). Presume-se que a distribuição dos tardígrados não dependa exclusivamente das propriedades físicas do substrato, como granulometria, mas também deve sofrer grande influência da composição química do ambiente (D'ADDABBO *et al.*, 2007), as areias na região entremarés, por exemplo, são frequentemente silicosas e também com menor diversidade de táxons (RUBAL *et al.*, 2016), enquanto que o infralitoral é comumente calcário e com maior influência de detritos orgânicos, o que parece ser um fator favorável para a meiofauna. Portanto, o padrão de alta diversidade encontrada na Bacia Potiguar é esperado, embora localmente uma série de fatores devam também ser considerados para compreender a ocorrência dos tardígrados no ambiente, tais como a presença dos rodolitos, a proporção de detritos orgânicos e as interações interespecíficas.

Em estudo realizado no Mar Mediterrâneo foi inventariada a fauna de Tardigrada em diversos locais da costa italiana, desde a região entremarés e também em diversas batimetrias e tipos de sedimento do infralitoral (1,5 – 90 metros). Os maiores valores de riqueza e diversidade foram obtidos no golfo de Orosei, com 37 espécies identificadas, diversidade $H' = 3,93$, e equitabilidade $J' = 0,75$. Ainda no mesmo estudo, os menores valores de diversidade ocorreram em nas ilhas Tremiti, onde segundo o autor consta: $H' = 2,34$, $J' = 0,74$ e riqueza = 23 espécies (GRIMALDI DE ZIO & D'ADDABBO, 2001). Os autores indicam que os tardígrados apresentam maior diversidade em substratos carbonáticos, dentre os quais, os formados por detritos coralinos (Golfo de Orosei) foram os mais favoráveis para a diversidade da comunidade de Tardigrada, enquanto que na areia fina e nos prados de *Posidonia* foi detectada menor diversidade de táxons e maior dominância para o filo (ilhas Tremiti). Os sedimentos majoritariamente silicosos foram consideravelmente menos diversos do que os de origem carbonática (GRIMALDI DE ZIO & D'ADDABBO, 2001). Na Bacia Potiguar, os bioclastos são em sua maioria derivados de briozoários, algas calcáreas, foraminíferos, anelídeos, moluscos e diatomáceas. E no talude encontram-se bastante fragmentados em consequência, provavelmente, dos efeitos abrasivos das correntes (ALMEIDA *et al.*, 2017). Portanto, a heterogeneidade ambiental, proporcionada pelos rodolitos, cânions, recifes areníticos e

bioclastos (ALMEIDA *et al.*, 2017) pode ter forte interferência sobre os padrões de diversidade observados, demandando, desta forma, estudos correlacionando a comunidade de Tardigrada com as características do ambiente.

CONCLUSÕES

Os resultados para a Bacia Potiguar indicam maior diversidade para a comunidade de Tardigrada na plataforma continental quando comparada ao talude, bem como o período chuvoso houve um discreto maior valor quanto à riqueza do que para o período seco em ambas as áreas de coleta. A Bacia Potiguar indicou importante proporção de táxons novos. Aqui também está relatado o primeiro registro de ocorrência de dois gêneros para o Atlântico Sul e litoral brasileiro (*Tholoarctus* e *Clavarctus*) e uma nova família/gênero de Tardigrada (gen. nov. sp nov.). A heterogeneidade ambiental proporcionada pela condição sedimentar mista da plataforma e talude, permitem a colonização de uma biota diversa. Os padrões de distribuição de Tardigrada não diferem em grande medida de outros estudos do gênero. Estes resultados sinalizam a carência de dados/estudos a respeito do filo em ambientes tropicais e zonas profundas, portanto, trabalhos com uma abordagem ecológica descritiva são necessários para uma melhor compreensão dos fatores que afetam a biodiversidade do grupo.

REFERÊNCIAS

- ACCOGLI, G., GALLO, M., ADDABBO, R. & HANSEN, J. G. (2011). Diversity and ecology of the marine tardigrades along the Apulian coast. **Journal of Zoological Systematics And Evolutionary Research**, 49(SUPPL.1), 53–57.
<https://doi.org/10.1111/J.1439-0469.2010.00598.X>
- ALMEIDA, N. M. (2014). **Caracterização e análise do talude continental adjacente à Bacia Potiguar, NE Brasil**. 96. Disponível em:
<http://www.repositorio.ufrn.br:8080/jspui/handle/123456789/18841>
- AMADO-FILHO, G. M., MOURA, R. L., BASTOS, A. C., SALGADO, L. T., SUMIDA, P. Y., GUTH, A. Z. & THOMPSON, F. L. (2012). Rhodolith beds are major CaCO₃ BIO-Factories in the tropical south west Atlantic. **Plos ONE**, 7(4), 5–10.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035171>
- ALMEIDA, N. M., VITAL, H., & EICHLER, P. P. B. (2017). Aspectos sedimentológicos do talude continental setentrional do Rio Grande do Norte, NE do Brasil. **Pesquisas Em Geociências**, 44(3), 537–554.
- BOIS-REYMOND MARCUS, E. (1952). **On South American Malacopoda**.
- D'ADDABBO GALLO, M., GRIMALDI, DE ZIO., MORONE, L., PIETANZA, R., D'ADDABBO, R., TODARO, A. (1999). Diversity and dynamics of interstitial tardigrade population. **Italian Journal of Zoology**, 66(1), 51–61.
<https://doi.org/10.1080/11250009909356237>
- D'ADDABBO GALLO, M., MORONE, L., & GRIMALDI DE ZIO, S. (1989). Two New species of the Genus *Styraconyx* (Tardigrada: Heterotardigrada). **Cahiers De Biologie Marine**, 30, 17–33.
- D'ADDABBO, R., GALLO, M., DE LEONARDIS, C., SANDULLI, R., & GRIMALDI DE ZIO, S. (2007). Further studies on the marine tardigrade fauna from Sardinia (Italy). **Journal of Limnology**, 66(SUPPL. 1), 56–59. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2007.S1.56>
- DA ROCHA, C.M.C., SANTOS, E. C., GOMES-JÚNIOR, E., SILVA, L. G. & BARBOSA, D. F. (2013). New records of marine tardigrades from Brazil. **Journal Of Limnology**, 72(SUPPL 1), 102–107. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2013.S1.E12>
- DEGMA, P., BERTOLANI, R., & GUIDETTI, R. (2010). Actual checklist of Tardigrada species (2009-2010 , Ver . 15 : 09-11-2010). Notes, 09–11.
- DEGMA, P., BERTOLANI, R., & GUIDETTI, R. (2019). Actual checklist of Tardigrada species (2009-2019, Ver. 35: 31-07-2019). Disponível em:
<https://iris.unimore.it/retrieve/handle/11380/1178608/226739/Actual%20checklist%20of%20Tardigrada%2035th%20Edition.pdf>
- DINIZ, T. M., & PEREIRA, V. H. C. (2015). Climatologia do estado do Rio Grande do Norte, Brasil: sistemas atmosféricos atuantes e mapeamento de tipos de clima. **Boletim Goiano De Geografia**, 35(3), 488–506.
- FONTOURA, P., BARTELS, P. J., & HANSEN, J. G. (2017). A dichotomous key to the Genera of the marine Heterotardigrades (Tardigrada). **Zootaxa**. 4294(1), 1–45.
- FOSTER, M.S., RIOSMENA-RODRÍGUEZ, R., STELLER, D., WOELKERLING, W. (1997). Living Rhodolith beds in the gulf of California and their significance for paleoenvironmental interpretation. **Special Papers - Geological Society of America**, 127–139.

- FOSTER, M. S. (2001). Rhodoliths: Between rocks and soft places. **Journal of Phycology**, 37, 659–667.
- FUJIMOTO, S., MIYAZAKI, K., & SUZUKI, A. C. (2013). A new marine Tardigrade, *Tanarctus Diplocerus* (Arthrotardigrada: Halechiniscidae) from Japan. **Journal of the Marine Biological Association of The United Kingdom**, 93(November 2010), 955–961. <https://doi.org/10.1017/S0025315412000689>
- GIERE, O. (2009). **Meiobenthology: The Microscopic Motile Fauna of Aquatic Sediments**. Springer Science & Business Media <https://doi.org/10.1007/978-3-540-68661-3>
- GOMES-JÚNIOR, E., SANTOS, É., DA ROCHA, C. M. C., SANTOS, P. J. P., & FONTOURA, P. (2018). A new species of *Ligiarctus* (Tardigrada, Arthrotardigrada) from the Brazilian continental shelf, southwestern Atlantic ocean. **Marine Biodiversity**, 48(1), 5–12. <https://doi.org/10.1007/S12526-017-0709-0>
- GRIMALDI DE ZIO, S., & GALLO D'ADDABBO, M. (2001). Further data on the Mediterranean Sea tardigrade fauna. **Zoologischer Anzeiger - A Journal Of Comparative Zoology**, 240, 345–360. <https://doi.org/10.1078/0044-5231-00042>
- GRIMALDI DE ZIO, S., GALLO D'ADDABBO, M., SANDULLI, R., & D'ADDABBO, R. (2003). Checklist of the Italian marine Tardigrada. **Meiofauna Marina**, 12, 97–135.
- HANSEN, J. G., JØRGENSEN, A., & KRISTENSEN, R. M. (2001). Preliminary Studies Of The tardigrade fauna of the Faroe Bank. **Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology**, 240(3–4), 385–393. <https://doi.org/10.1078/0044-5231-00046>
- HIGGINS, R & THIEL, H (1988). **Introduction to the study of meiofauna**. Smithsonian Institution Press.
- KACZMAREK, L., BARTELS, P. J., ROSZKOWSKA, M & NELSON, D. R. (2015). The zoogeography of marine Tardigrada. **Zootaxa** (Vol. 4037). <https://doi.org/10.11646/Zootaxa.4037.1.1>
- KEMPF, M. (1980). Perspectivas de exploração econômica dos fundos de algas clacárias da plataforma contintental do nordeste do Brasil. **Trabalhos Oceanográficos da Universidade Federal de Pernambuco**.
- KRISTENSEN, R. M. & RENAUD-MORNANT, J. (1983). Existence d 'arthrotardigrades semi-benthiques de genres nouveaux de la sous-famille. **Cahiers De Biologie Marine**, 24, 337–353.
- KRISTENSEN, R.M. & HIGGINS, R. P. (1984). A new family of Arthrotardigrada (Tardigrada: Heterotardigrada) from the Atlantic Coast of Florida , U.S.A . **Transactions of the American Microscopical Society**, p. 295-311,
- LIMA, S. & VITAL, H. (2006). Geomorphological and paleogeographic characterization of continental shelf of the Apodi-Mossoró river. **Enviromental Problems In Coastal Regions VI: Including Oil Spill Studies**. Wessex Institut Of Technology, 351–360. Cambridge Printing.
- MACHADO, M.F., AMARO, V.E., KAMPEL, M., FERREIRA, M. (2009). Monitoramento ambiental em área offshore da Bacia Potiguar (r) através de imagens do sensor Modis integrado a dados in situ de temperatura da superfície do mar (TSM) e de Clorofila-A. **Anais XIV Simpósio Brasileiro De Sensoriamento Remoto**, 6557–6562. Natal.
- MOURA, J. R., VERÇOSA, M. M., SANTOS, E. C. L. DOS, SILVA, L. G. S., AMARAL, F. M. D., & ROCHA, C. M. C. DA. (2009). Ocorrência de *Parastygarctus Sterrer* Renaut-

- Mornant, 1970 E *Halechiniscus perfectus* Schulz, 1955 (Tardigrada, Heterotardigrada) No Arquipélago São Pedro São Paulo, RN, Brasil. **Atlântica**, 31(2), 213–216. <https://doi.org/10.5088/Atl.2009.31.2.213>
- PORTELLA, A.Y., FABIANOVICZ, R. (2017). Bacia Potiguar: sumário geológico e setores em oferta- superintendência de definição de blocos. **14ª Rodada Licitações De Petróleo E Gás**. Agência Nacional De Petróleo Gás E Biocombustíveis.
- RENAUD-MORNANT, J., POLLOCK, L.W. (1971). A review of the systematics and ecology of marine Tardigrada. **Smithsonian Contributions to Zoology**, 76, 109–117.
- RENAUD-MORNANT, J. (1980). Description De Trois Espèces Nouvelles Du Genre Tanarctus Renaud-Debyser, 1959, Et Création De La Sous-Famille Des Tanarctidae Subfam. Nov. (Tardigrada, Heterotardigrada). 2a, 129–141.
- RENAUD-MORNANT, J. (1983). Tardigrades abyssaux nouveaux de la sous-famille des Euclavarctinae n. Subfam. (Arthrotardigrada, Halechiniscidae). **Bulletin Du Muséum National D'histoire Naturelle**, 5(1), 201–219.
- RENAUD-MORNANT, J. (1984). Halechiniscidae (Heterotardigrada) de la campagne benthedí, canal du Mozambique. **Bulletin Du Muséum National D'histoire Naturelle**, 6(1), 67–88.
- RENAUD-MORNANT, J. (1989). *Opydorscus*, un nouveau genre D'Orzeliscinae et sa signification phylogénique (Tardigrada, Arthrotardigrada). **Bulletin Du Muséum National D'histoire Naturelle**, 11(4), 763–771.
- ROMANO, F., GALLO, M., D'ADDABBO, R., ACCOGLI, G., BAGULEY, J., & MONTAGNA, P. (2011). Deep-Sea Tardigrades in the northern gulf of Mexico With A Description of a new species of Coronarctidae (Tardigrada: Arthrotardigrada), *Coronarctus mexicus*. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, 49(SUPPL.1), 48–52. <https://doi.org/10.1111/J.1439-0469.2010.00597.X>
- RUBAL, M., VEIGA, P., FONTOURA, P., SANTOS, E. & SOUSA-PINTO, I. (2016). Biodiversity Of Marine Tardigrades From The Northern Coast Of Portugal (Iberian Peninsula). **Zoological Journal of The Linnean Society**, 178(4), 747–754. <https://doi.org/10.1111/Zoj.12462>
- SANTOS, É., DA ROCHA, C., GOMES-JÚNIOR E. & FONTOURA, P. (2017). Three new *Batillipes* Species (Arthrotardigrada: Batillipedidae) from the Brazilian coast. **Zootaxa**, 4243(3), 483. <https://doi.org/10.11646/Zootaxa.4243.3.4>
- SANTOS, É., RUBAL, M., VEIGA, P., BARTELS, P. J., DA ROCHA, C. M., & FONTOURA, P. (2019). On the distribution of *Batillipes tubernatis* Pollock, 1971 (Arthrotardigrada: Batillipedidae) in the Atlantic Basin. **Marine Biodiversity**, 49(2), 621–631.
- TESTA, V. & BOSENCE, D. W. J. (1998). Carbonate-siliciclastic sedimentation on a high-energy, ocean-facing, tropical ramp, NE Brazil. **Geological Society, London, Special Publications**, 149(1), 55–71. <https://doi.org/10.1144/Gsl.Sp.1999.149.01.05>
- VERÇOSA, M. M., SANTOS, E. C., SOUZA, J. R. & DA ROCHA, C. M. C. (2009). Distribuição De *Stygarcus bradypus* Schulz, 1951 (Tardigrada Heterotardigrada) na margem sul da ilha de Itamaracá (PE, Brasil). **Atlântica Rio Grande**, 31(1), 25–33.
- VICTOR-CASTRO, F. J., FONSÊCA-GENEVOIS, V., LIRA, L. & DA ROCHA, C. M. C. (1999). Efeito Da Sedimentação sobre a distribuição de *Batillipes Pennaki* Marcus, (1946) em zona tropical típica: restinga do Paiva, Pernambuco, Brasil. **Trabalhos Oceanográficos da**

Universidade Federal de Pernambuco, 27(2), 89–102.

VITAL, H., GOMES, M. P., TABOSA, W. F., FRAZÃO, E. P., SANTOS, C. L. A. & PLÁCIDO JÚNIOR, J. S. (2010). Characterization of the brazilian continental shelf adjacent to Rio Grande do Norte state, NE Brazil. **Brazilian Journal of Oceanography**, 58(Spe1), 43–54. <https://doi.org/10.1590/S1679-87592010000500005>

3.2 ARTIGO II - A NEW TARDIGRADE, *ZIOARCTUS JACIAE* GEN. NOV., SP. NOV. (HETEROTARDIGRADA: ARTHROTARDIGRADA), FROM THE NORTHEAST BRAZILIAN COAST WITH THE ESTABLISHMENT OF ZIOARCTIDAE FAM. NOV

ABSTRACT

A new marine tardigrade, *Zioarctus jaciae* gen. nov., sp. nov., is described from specimens collected from subtidal (5 – 400 m depth) sediment samples in the Southwestern Atlantic Ocean, in the Potiguar Basin, Rio Grande do Norte State, Brazil. The new species, in having dorsal and ventral plates and legs with digits, resembles species assigned to the family Renaudarctidae. However, contrary to that family, the new species exhibits some traits shared with some arthrotardigrades of the family Halechiniscidae: wrinkled digits with clearly separated simple crescent-shaped claws with dorsal calcar and retracted into claw sheaths; sensory organs on all legs, and rosette-shaped female gonopore. Despite these affinities, *Zioarctus jaciae* gen. nov., sp. nov. cannot be assigned to the family Halechiniscidae either. The presence of a peculiar bifid secondary clavae, constituted by two erect sausage-shaped points, surrounding the external cirri and a plated body are attributes that clearly justify the erection of a new genus and the establishment of the new family Zioarctidae. Phylogenetic relationships among the new family, Renaudarctidae and Halechiniscidae are also discussed.

Keywords: Atlantic Ocean. continental shelf. Meiofauna. Slope. Subtidal. Taxonomy.

INTRODUCTION

Marine tardigrades (*phylum* Tardigrada) are micrometazoans that occur worldwide in limnoterrestrial, freshwater and marine environments. Marine tardigrades can be found from the supratidal to abyssal depths. Comparatively to their limnoterrestrial relatives, the diversity of marine tardigrades is poorly known. Only about 200 marine species, mostly intertidal, are known (GUIDETTI & BERTOLANI 2005, DEGMA & GUIDETTI 2007, DEGMA *et al.* 2009-2018), representing about 16% of all tardigrade species (KACZMAREK *et al.* 2015). Many marine regions are poorly surveyed, namely sublittoral, bathyal and abyssal areas where many species are still to be discovered. According to the estimates of Bartels *et al.* (2016) the number of tardigrade marine species should reach 1800.

The Southern Atlantic Ocean is one of those neglected regions. Surveys are restricted to Brazil (in only 7 of 17 coastal states, Piauí, Ceará, Rio Grande do Norte, Pernambuco, Alagoas, Rio de Janeiro, S. Paulo) and Argentina (in the province of Buenos Aires only). However, the majority of species inventories concern shallow coastal waters and surveys on deeper zones like the continental shelf and slope, have occurred in three of those Brazilian states only, Rio de Janeiro, Ceará, Rio Grande do Norte (see CAVALCANTI DA ROCHA *et al.* 2013, GOMES-JÚNIOR *et al.* 2018). Since the first study about marine tardigrades in the Southwestern Atlantic, carried out by Marcus (1946), 30 marine tardigrade species have been recorded up till now from Brazil (CAVALCANTI DA ROCHA *et al.* 2013, SANTOS *et al.* 2017, 2018, GOMES-JÚNIOR *et al.* 2018; GOMES-JÚNIOR *et al.*, 2020) and 5 from Argentina (ROSSI & CLAPS 1983, MENECELLA *et al.* 2015, 2017). From these 31 Southwestern Atlantic species, 18 were recorded from the Brazilian continental shelf and slope (RENAUD-MORNANT 1980, 1984, 1989b, CAVALCANTI DA ROCHA *et al.* 2013, GOMES-JÚNIOR *et al.* 2018), from which 6 are endemic (*Opydorscus fonsecae* Renaud-Mornant, 1989, *Batillipes brasiliensis* Santos, da Rocha, Gomes-Júnior & Fontoura, 2017, *Ligiarctus alatus* Gomes-Júnior, Santos, da Rocha, Santos & Fontoura, 2018 and *Coronarctus dissimilis*, *C. neptunus* and *C. yurupari* Gomes-Júnior, Santos, da Rocha, Santos & Fontoura, 2020).

In the frame of a research project aiming to characterize the marine fauna in a region subjected to oil extraction, a new subtidal Arthrotardigrade species was found in the Potiguar Basin, Rio Grande do Norte, in Northeast Brazilian Coast. The new species, *Zioarctus jaciae* **gen. nov., sp. nov.**, is described in this paper. Furthermore, based on some morphological peculiarities exhibited by specimens assigned to the new species, mainly the peculiar

morphology of the secondary clava and armoured body, the erection of a new genus and the establishment of the new family Zioarctidae are also proposed. The new data provided by the discovery of *Z. jaciae* **gen. nov., sp. nov.** will certainly be an important contribution for the understanding of the phylogeny of tardigrades.

MATERIAL AND METHODS

Sublittoral sediment samples were collected by box corer in the Potiguar Basin, off Guamaré, Rio Grande do Norte State, Brazil. The studied area extends about 50 km from North to South ($4^{\circ} 30' - 5^{\circ} 20' \text{S}$) and 80 km from East to West ($36^{\circ} 20' - 37^{\circ} 40' \text{W}$). In this area sediment samples, about 10 cm deep, were collected in several sampling points at 5, 10 and 20 m depth in the continental shelf and at 150 and 400 m depth in the continental slope. In this basin the continental shelf is very narrow, 40 km wide in average, and the break of the continental slope occurs at a depth of about 60 m (VITAL *et al.* 2010). In the sampling points the environment is very heterogeneous with the presence of canyons and rhodolith beds, and the sediment is mainly represented by bioclastic, siliciclastic, biosiliciclastic sands and loam. Samples were preserved in 4% buffered formaldehyde for later study.

At the laboratory sediments were washed and sieved through a 40 μm mesh sieve. Tardigrades were sorted under a dissecting microscope and transferred to microslides with coverslips. Specimens were permanently mounted in pure glycerine with formalin (ca. 1%) and sealed with paraffin. Measurements, given in micrometers (μm) and photomicrographs were made under 100x oil immersion, using a Zeiss Axioscope 40 Phase Contrast Microscope (PCM), a Zeiss Axioimager 2 and a Leica DM 2500 Differential Interference Contrast Microscopes (DIC), all equipped with digital cameras and using imaging software (Zen Imaging Software from Zeiss and LAS V4.9 for Leica). Only structures properly oriented were measured. All photomicrographs were made under DIC. The identification process was based on Fontoura *et al.* (2017) and on original species descriptions in the literature.

Systematic account

Phylum Tardigrada Doyère, 1840

Class Heterotardigrada Marcus, 1927

Order Arthrotardigrada Marcus, 1927

Zioarctidae fam. nov.

Diagnosis: Arthrotardigrada with dorsal and ventral segmental plates; complete set of cephalic sensory organs consists of unpaired median cirrus, paired internal cirri, paired external cirri, paired lateral cirri, paired tubular primary clavae, paired bifid secondary clavae constituted

by two anterior sausage-shaped erected points, surrounding the external cirri, continued posteriorly by a thick ridge. Lateral cirri and primary clavae share common cirrophores. Buccal pharyngeal apparatus consists of buccal tube, paired stylets and three non-branching placoids inside pharyngeal bulb. Sensory organs present in all leg pairs: long spines on legs I–III; tubular papilla on legs IV. All legs of adults terminated in four wrinkled digits with simple claws with external calcar and retracted into claw sheaths. Rosette-shaped female gonopore and ovoid male gonopore.

***Zioarctus* gen. nov.**

Diagnosis: Same as for the family.

Etymology: The generic name is in honour of Susanna de Zio Grimaldi for her outstanding contribution to the knowledge of marine tardigrades; *Zioarctus* = *Zio* + *arctus* from the Greek = bear, a traditional designation of tardigrades (water bears).

Type species: *Zioarctus jaciae* sp. nov.

***Zioarctus jaciae* sp. nov.**

Figures 1 – 4; tables 1, 2

Diagnosis: Same as for the family and genus.

Etymology: The specific name *jaciae* is in honor of “Jaci”, Goddess of the Moon for the Tupi-Guarani, the largest native ethnicity in Brazil.

Material examined and type repository: The holotype, an adult male (slide TARD-UFRPE-02-39), the allotypic female (TARD-UFRPE-02-36) and 11 paratypes. Two females (slides TARD-UFRPE-02-37, TARD-UFRPE-02-38), 3 males (slides TARD-UFRPE-02-40, TARD-UFRPE-02-41, TARD-UFRPE-02-42) and 2 specimens of undetermined sex, (slide TARD-UFRPE-02-43 and a specimen accidentally lost after examination), all from the continental shelf, and 2 other paratypes of unknown gender collected in the continental slope (slides TARD-UFRPE-02-44, TARD-UFRPE-02-45) are deposited in the Department of Biology, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Brazil (collection C. da Rocha). Two paratypes, a male (slide C.XI-71) and a female (slide C.XI-72) collected in the continental shelf, are deposited in the Department of Biology, Faculty of Sciences, University of Porto, Portugal (collection of P. Fontoura).

Type locality: Potiguar Basin, off Guamaré, in the Rio Grande do Norte State, Brazil, in an area that extends about 50 km from North to South ($4^{\circ} 30' - 5^{\circ} 20'S$) and 80 km from East to West ($36^{\circ} 20' - 37^{\circ} 40' W$) occupying the continental shelf and slope, 5 to 400 m below sea level.

Description of the holotype: Adult male with a body length of 114 μm (slightly contracted) measured from the anterior margin of the head to the terminal margin of the caudal plate, and 66 μm wide at the level of legs III. Dorsal cuticle uniformly and finely punctated (about 18-20 pillars in a 10 μm line) and subdivided into five segmental plates (Figs 1A, 2A), head plate, three unpaired body plates and caudal plate, separated by four intersegmental plates (interpretation of plate organization has been based on the observation of several specimens). The head, 50 μm wide (measured between bases of primary clavae) has the anterior margin smooth, without indentations. Laterally, the head plate exhibits a pedestal, bearing the primary clava and lateral cirrus A (Fig 1A, B). Behind each pedestal a ventrolateral sharp process, protruding about 4.7 μm , directed frontwards is present (Figs 1A, B, 3B). All the body plates have smooth anterior and posterior contours. Each one of the three body plates extends laterally into a weakly developed blunt process directed posteriorly (Fig 1A). The third segmental body plate and the caudal plate are almost completely dorsomesially fused. These two plates are only distinguished by the individualized lateral blunt processes of the third segmental plate (Figs 1A, 2A, 3A). Over the hind legs, the caudal plate has a lateral blunt protrusion bearing cirrus E (Figs 1A, 2A, 3A). Dorsally, the slightly faceted caudal plate exhibits a median elevation with a Psi-shaped groove (Y-shaped in some specimens) (Figs 1A, 2A, 3A).

Segmental plates are separated by four intersegmental plates (Figs 1A, 2A). The head plate is separated from the first segmental body plate by a thin ridge, followed by a broad intersegmental plate (almost totally superimposed with the first segmental plate and therefore barely distinguished in the holotype) (Figs 1A, 2A). The first and second body plates are separated by a second intersegmental plate (Figs 1A, 2A). The second and third body plates are separated by two thinner intersegmental plates (Figs 1A, 2A, 3A). The ventral cuticle, more gently punctated, is divided into seven unpaired ventral segmental plates (Figs 1B, 2B): a subcephalic plate and two plates on each body segment (the subcephalic plate and the posterior ventral plate at the level of leg III are lesser sclerotized and difficult to see in some specimens). A blunt lateroventral projection between legs III and IV is present (Figs 1B, 3C).

A complete set of cephalic sensory organs is present. Unpaired median cirrus (Fig 3D) inserted dorsally near the frontal edge of the head (not properly oriented to be measured), paired

internal and external cirri, each consisting of an evident bell-shaped cirrophore, scapus and flagellum. Paired internal cirri (28.8 μm long = cirrophore 5.4 μm + scapus 5.5 μm + flagellum 17.9 μm) are inserted in a ventral lobe, and paired external cirri (ca. 20.0 μm long; 5.7 μm for cirrophore and scapus and 14.3 μm for flagellum) are inserted even more ventrally.

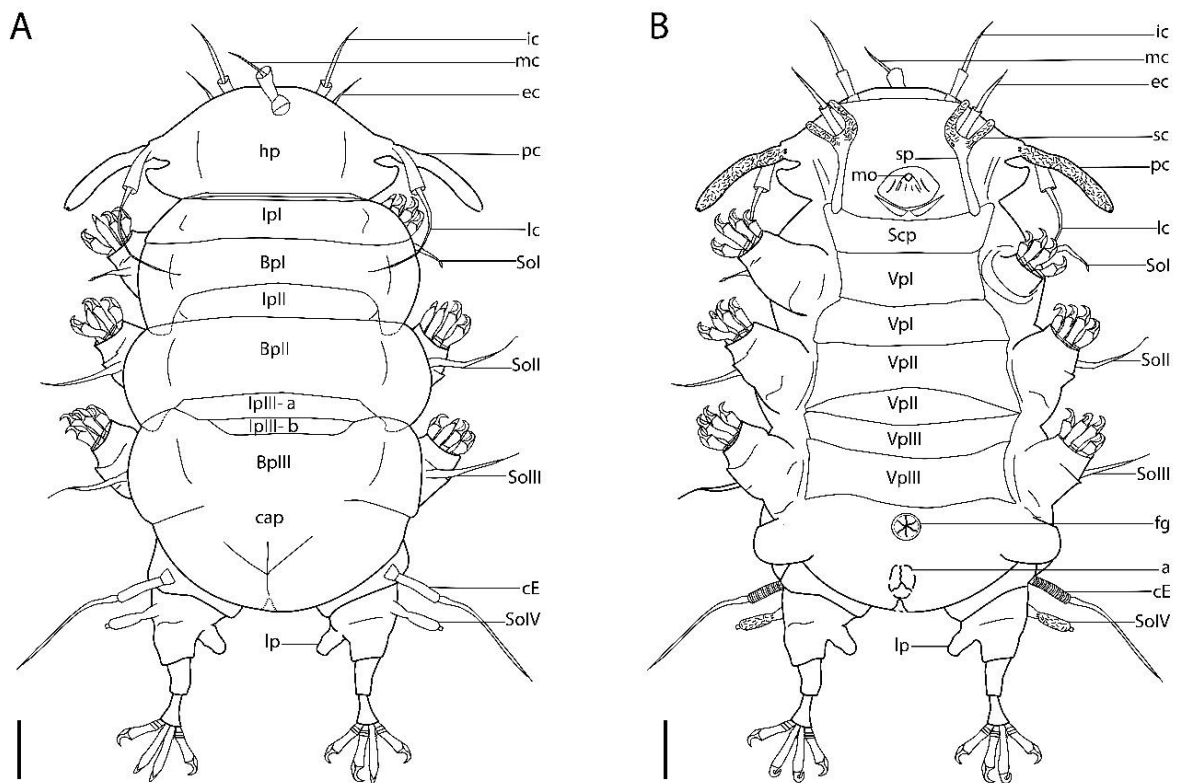


Figure 1: *Zioarctus jaciae* gen. nov., sp. nov. Schematic drawing of a female: A. dorsal view; B. ventral view. a, anus; BpI–III, body segmental plates I–III; cap, caudal plate; cE, cirrus E; ec, external cirrus; fg, female gonopore; hp, head plate; ic, internal cirrus; lpl–III, intersegmental plates I–III; lc, lateral cirrus A; lp, leg projection; mc, median cirrus; mo = mouth, pc = primary clava; sc, secondary clava; Scp, subcephalic plate; SolI–IV, sensory organs I–IV; sp, sensory plate; VplI–III, ventral plates I–III. Scale bars = 10 μm .

The lateral cirrus A (31.4 μm long), with scapus and flagellum, is inserted dorsally to the primary clava in a common pedestal (Figs 1A, B, 2A). The flagellum of all cephalic cirri is divided into two portions by an optically dense dot. The elongated sausage-shaped primary clavae (21.6 μm long and 2.9 μm wide), with a basal van der Land's body and a terminal pore, have the lateral surface densely granulated (Figs 1A, B, 2A, 3B).

Table 1: Measurements (μm) of selected morphological structures from males of *Zioarctus jaciae* **gen. nov., sp. nov.**

Structures	Specimens				
	Holotype	Paratypes			
	TARD- UFRPE-02-39	TARD- UFRPE-02-41	TARD- UFRPE-02-40	C.XI-71	TARD- UFRPE-02-42
Body length	114	90	106	125	131
Body width (between legs III–IV)	66	55	60	56	64
Head width (between clavae I)	50	38	42	?	44
Buccal tube length	14.5	15.0	?	14.7	?
Placoid length	10.8	8.3	?	10.9	9.2
Stylet length	14.5	10.0	?	16.2	?
Median cirrus	28.0	22.5	?	29.2	?
External cirrus	20.0	16.5	?	17.6	16.3
Internal cirrus	28.8	?	20.0	22.2	24.9
Lateral cirrus A	31.4	?	?	?	24.2
Primary clava length	21.6	19.0	18.0	24.6	20.0
Primary clava width	2.9	2.3	2.9	2.9	3.0
Secondary clava Internal - external points	9.0 – 11.6	7.2 – 8.0	8.3 – 10.0	9.3 – 10.9	8.7 – 10.1
Cirrus <i>E</i>	26.3	20.0	?	21.4	23.7
Sensory organ leg I	9.5	?	10.6	10.2	9.0
Sensory organ leg II	18.8	?	19.4	17.9	16.7
Sensory organ leg III	16.1	?	19.2	16.8	16.9
Sensory organ leg IV	11.7	10.1	9.7	12.7	10.5
Projection leg IV	8.4	7.3	?	7.9	5.7
Leg I–III					
Digit 1	10.0	10.1	10.0	9.2	11.8
Digit 2	11.5	11.6	11.8	11.9	13.6
Digit 3	12.7	11.6	12.8	13.1	14.2

Digit 4	11.8	11.0	12.6	11.1	12.6
Leg IV					
Digit 1	?	12.0	16.6	?	13.6
Digit 2	18.3	?	19.7	?	16.3
Digit 3	18.4	?	20.8	?	16.6
Digit 4	16.1	?	16.0	?	14.5
Gonopore–Anus (distance)	4.0	?	?	3.1	?

The secondary clava is a bifid structure, constituted by two anterior sausage-shaped erected points, with a granulated surface also, surrounding the external cephalic cirri (internal and external points are respectively 9.0 and 11.6 μm), and continued posteriorly by a thin ridge (Figs 1B, 3E, F). Sausage-shaped points of the secondary clava can probably correspond to secondary and tertiary clavae, and the posterior ridge to a sensory plate, giving to this sensorial apparatus an Y-shaped configuration.

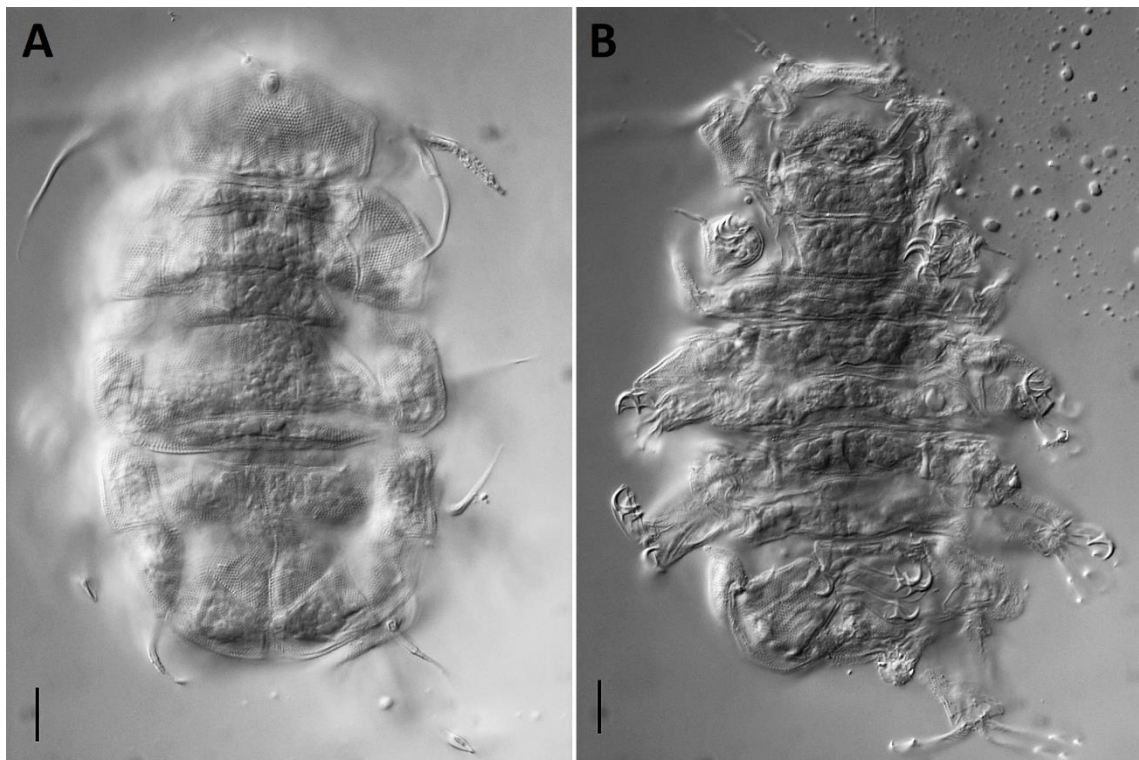


Figure 2: *Zioarctus jaciae* **gen. nov., sp. nov.** holotype habitus: A. dorsal view; B. ventral view. Scale bars = 10 μm .

Weakly telescopic stumpy legs, consisting of coxa, femur, tibia and tarsus. Coxa, continuous with dorsal cuticle, femur and tibia with punctate cuticle. Legs IV, each with a basal internal cuticular membranous blunt projection (ca. 8.4 μm long) (Figs 1A, B, 2B, 3C, 4C). Tarsus of all legs ending in four wrinkled digits with distal claws clearly separated from the digits (Figs 1A, B). Single one pointed claws with claw sheaths and external calcar (Fig. 4B). On legs I–III digit 1, the most cephalically, is the shortest, digit 3 is the longest and digits 2 and 4 of intermediate length (on legs I: digit lengths are 10.0, 11.5, 12.7 and 11.8 μm long for digits 1, 2, 3 and 4 respectively). On legs IV (Fig. 4B) the internal digits 2 and 3 are similar in length and slightly longer than the external digits 1 and 4 that also have a similar size (18.3, 18.4 and 16.1 μm for digit 2, 3 and 4 respectively, digit 1 not properly oriented to be measured)

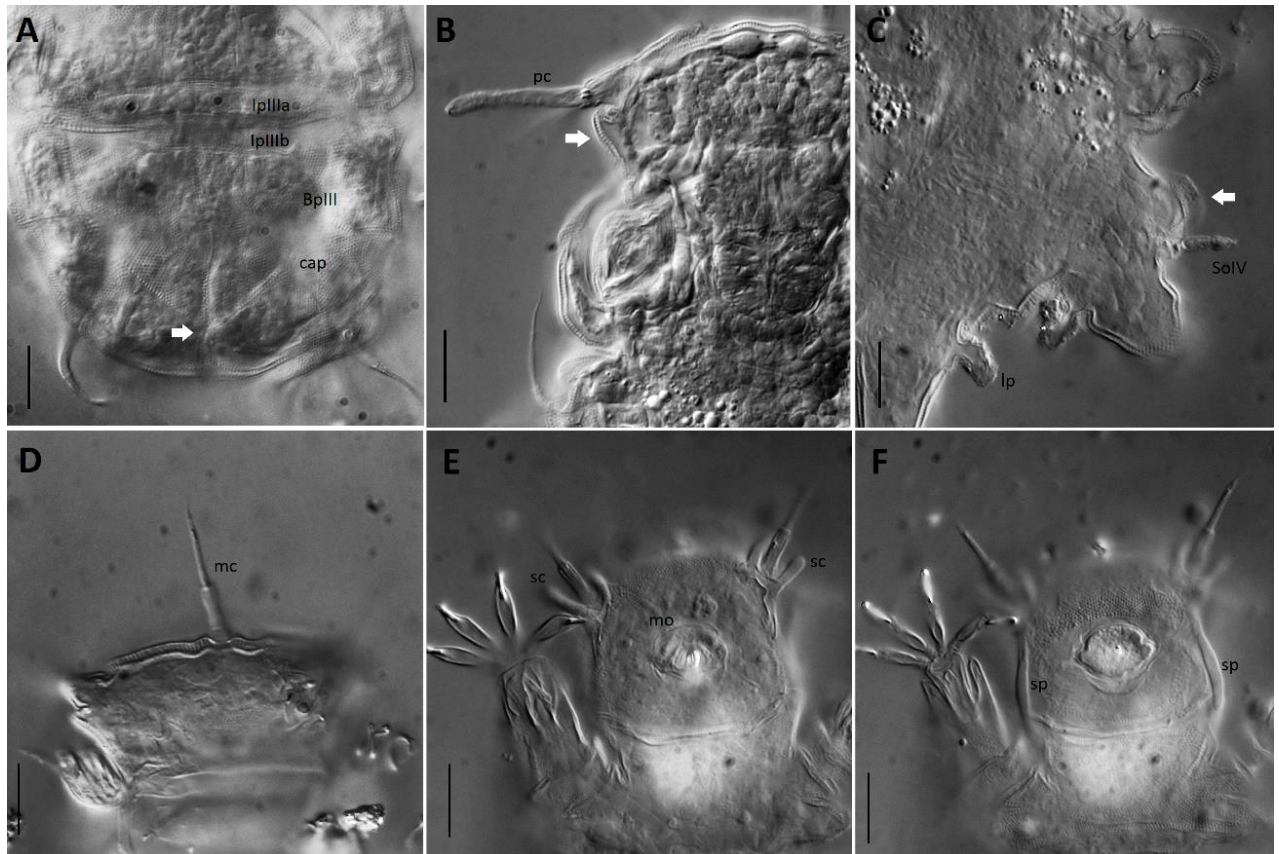


Figure 3: *Zioarctus jaciae* gen. nov., sp. nov. A. detail of dorsal plates, showing the divided intersegmental plates III (IpIIIa–b), body segmental plate III (BpIII) and caudal plate (cap) medially fused, and the Psi-shaped groove (arrow) on the caudal plate (holotype); B. Close-up of the head, showing the primary clava (pc) and the ventrolateral sharp process (arrow) (paratype, TARD-UFRPE-02-43); C. Ventral view of a paratype (TARD-UFRPE-02-41), leg projections (lp), sensory organ on leg IV (SoIV) and lateral projection between legs III–III (arrow) are visible; D. Detail of the medium cirrus (mc) of a paratype (TARD-UFRPE-02-42); E. Ventral view of the head of a paratype (TARD-UFRPE-02-41), evidencing bifid secondary clava (sc) and mouth (mo) cone; F. Ventral view of the head of paratype TARD-UFRPE-02-41, in a different focus position, showing sensory plates (sp). Scale bars = 10 μm .

Sensory organs present in all leg pairs (Figs 1A, B). Spines on legs I–III (respectively 9.5, 18.8 and 16.1 μm long) divided into a proximal punctated portion and a distal filament (Fig. 4A). The distal filament of sensory organs bears an optically dense dot near the tip. Leg IV sensory organ (11.7 μm including the 4.3 μm long cirrophore) consists of an elongated tubular and granulated papilla with a van der Land's body at the base, separated by a constriction with an optically dense dot from a very small (ca. 1.3 μm long) distal enlarged portion (Figs 1A, B, 3C).

Paired cirri *E* (26.3 μm long) inserted dorsally over legs IV (Figs 1A, B, 2A, 3A), each one consists of bell-shaped cirrophore (3.2 μm , accordion-like scapus, 6.1 μm , and flagellum 17.0 μm long).

Ventral mouth opening on a small mouth cone with cuticular folds (Figs 1B, 2E, F). Two very small plates are present posteriorly the mouth cone (Figs 1B, 2F). Buccal tube narrow and short (14.5 μm long); small thin thickenings (apophyses) at the base of placoids seem to be present but this character needs to be confirmed. Pharyngeal bulb (14.4 x 17.8 μm) located at the level of the first pair of legs with three placoids (ca. 10.8 μm long) that lack distal branching. Stylets (14.5 μm long) present but shape of furca not determined. Stylet supports were not observed and probably are absent. The gonopore is circular (diameter 3.3 μm), adjacent to the anus (Figs 4B, C). The anus consists of an inverted Y-shaped split with two short bulbous lateral platelets and a small terminal platelet (Fig. 4C).

Remarks: Measurements of specimens of the new species collected in the continental shelf are given in tables 1 (males) and 2 (females and 2 specimens of undetermined sex). The two specimens from the slope were not measured due to the bad orientation in the slides. Males seem to be larger than females, but the scarce number of specimens examined prevent further conclusions about morphometric sexual dimorphism. Contrary to the circular male gonopore, females have rosette-shaped gonopores located farthest to the anus (Figs 1B, 4D). The internal reproductive structures were not observed.

First stage larvae were not found.

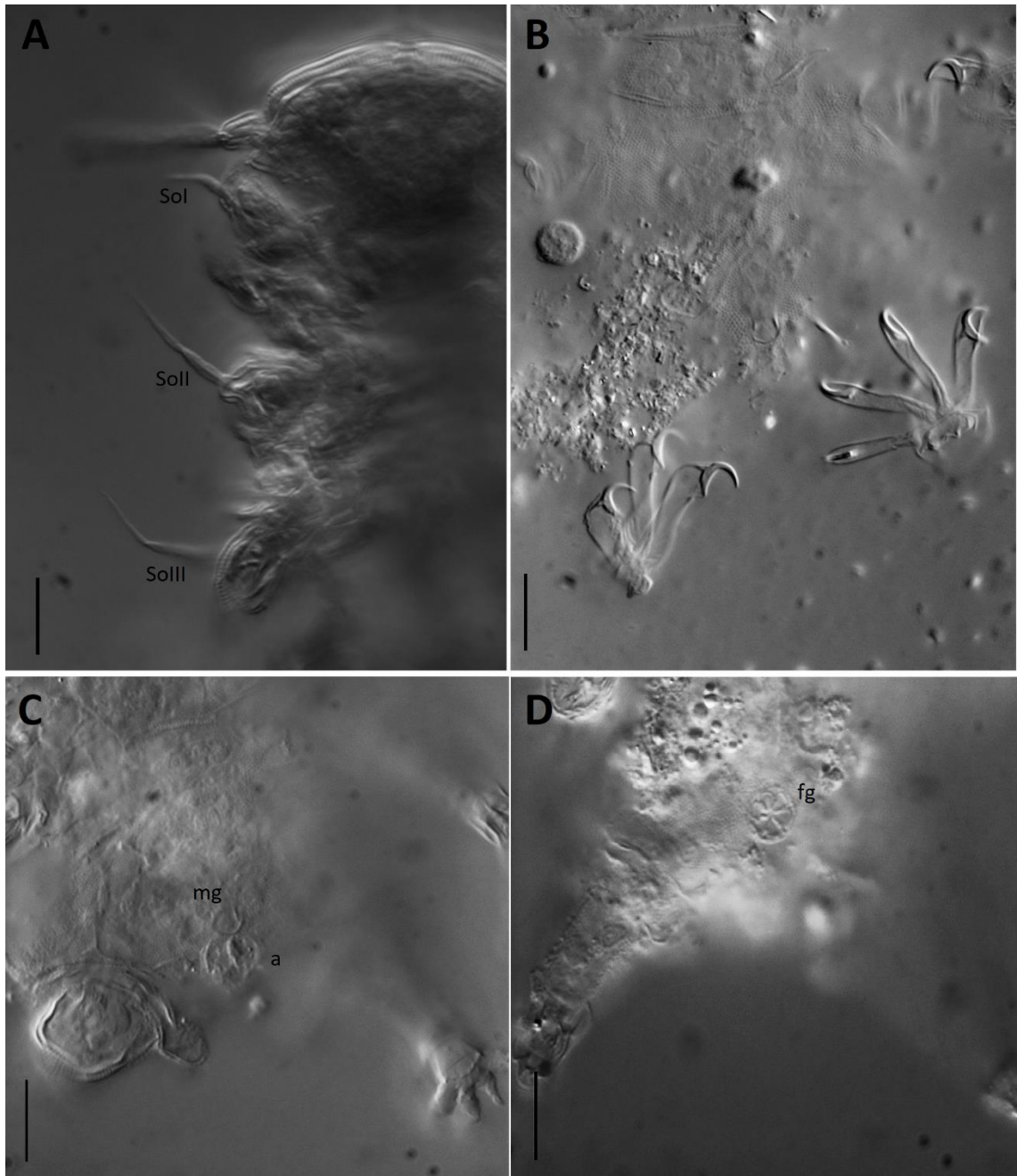


Figure 4: *Zioarctus jaciae* **gen. nov., sp. nov.** A. sensory organs (SolI–III) on legs I–III (paratype, TARD-UFRPE-02-43); B. Detail of claws and digits on legs IV of a male (paratype TARD-UFRPE-02-41); C. male gonopore (mg) and anus (a) (paratype C.XI-71); D. female gonopore (fg) (TARD-UFRPE-02-42). Scale bars = 10 µm.

Table 2: Measurements (μm) of selected morphological structures from females and two specimens of undetermined gender of *Zioarctus jaciae* **gen. nov., sp. nov.**

Structures	Specimens					
	Females				Undetermined gender	
	Allotype					
	TARD-UFRPE-02-36	TARD-UFRPE-02-38	TARD-UFRPE-02-37	C.XI-72	Lost preparation	TARD-UFRPE-02-43
Body length	98	99	103	107	96	92
Body width (between legs III–IV)	63	55	59	55	54	56
Head width (between clavae I)	40	40	40	?	37	?
Buccal tube length	?	13.26	14.0	15.8	12.8	?
Placoid length	?	?	?	11.0	?	?
Stylet length	?	?	?	16.2	?	?
Median cirrus	21.2	25.0	23.8	29.2	17.4	22.9
External cirrus	15.9	19.0	20.7	17.3	14.6	?
Internal cirrus	25.0	25.3	29.3	29.2	16.4	20.0
Lateral cirrus A	22.1	24.2	22.9	25.6	24.2	?
Primary clava length	18.3	15.0	14.8	21.0	?	20.4
Primary clava width	3.4	3.1	2.8	2.9	1.7	3.3
Secondary clava Internal - external points	7.8–9.0	7.8–9.8	?	7.0–11.3	?	?
Cirrus <i>E</i>	24.0	14.5	?	24.0	25.0	28.7
Sensory organ leg I	?	13.8	12.7	11.2	?	10.5
Sensory organ leg II	16.2	?	19.6	20.8	?	16.3
Sensory organ leg III	16.8	15.2	19.6	?	?	16.3
Sensory organ leg IV	12.3	9.4	12.1	14.8	?	10.5
Projection leg IV	?	?	9.5	7.9	?	?

Leg I–III						
Digit 1	10.0	?	?	10.9	?	?
Digit 2	10.2	?	?	12.6	?	?
Digit 3	11.5	?	?	13.4	?	?
Digit 4	10.0	?	?	11.8	?	?
Leg IV	13.4	12.0	13.5	13.8	?	?
Digit 1						
Digit 2	14.5	14.0	14.3	16.1	?	?
Digit 3	16.3	14.4	15.9	16.4	?	15.3
Digit 4	14.3	13.3	14.2	14.3	?	14.0
Gonopore–Anus (distance)	?	6.0	?	7.7	-	-

DISCUSSION

Zioarctus jaciae **gen. nov., sp. nov.** in having a peculiar Y-shaped bifid secondary clavae, with two anterior sausage-shaped erected points surrounding the external cirri and continued posteriorly by a thick ridge, a plated body, and digits with perfectly delineated claws (from the *Halechiniscus*-type) clearly belongs to a new species. No other known marine tardigrade species exhibits simultaneously these taxonomically relevant morphological characters, justifying the establishment of a new genus also.

On account of the plated body, the assignment of the new genus and species to a family suggests a comparison with the armoured marine tardigrades. On the other hand, the foot morphology (digits and claws) claims a comparison with the Halechiniscidae.

Only four arthrotardigrade families, Stygarctidae, Neoarctidae, Neostygarctidae and Renaudarctidae have armoured bodies. Stygarctids and neoarctids, contrary to the new species, do not have digits and the claws are directly inserted on legs. The status of the family Neostygarctidae is not fully resolved (see KRISTENSEN *et al.* 2015 for a review). This monogeneric family, constituted by three species, was erected by Grimaldi de Zio *et al.* (1987) and later assigned to the family Stygarctidae by Hansen *et al.* (2012). However, the family was reinstituted by Kristensen *et al.* (2015). Those authors, based on scanning electron microscopy, showed that neostygarctids have well-developed digits, not only tubular claws. The presence of dorsal spines (dorsal cirri), interpreted as sensory structures (KRISTENSEN *et al.* 2015), and three pairs of lateral trunk segments, clearly differentiate neostygarctids from renaudarctids and from *Zioarctus jaciae* **gen. nov., sp. nov.** also.

The new species, by the general body form, the arrangement and morphology of the cuticular dorsal and ventral plates and legs terminated by digits with claws, resembles species assigned to the family Renaudarctidae constituted by two genera: *Renaudarctus* Kristensen & Higgins, 1984, constituted by two species, and the monospecific genus *Nodarctus* Fujimoto & Yamasaki, 2017. Despite the similarity of body plates and their arrangement, the new species cannot be assigned to the family Renaudarctidae. *Zioarctus jaciae* **gen. nov., sp. nov.** can be clearly distinguished from all renaudarctids by the dorsal cuticular sculpture that is much more marked, constituted by evident pillars, by the morphology of female gonopore, digits and sensory structures (leg sensory organs, primary and secondary clavae):

- In the new species the female gonopore assumes the typical arthrotardigrade rosette-shape and differs from the ovoid male gonopore, while in all Renaudarctidae species both female and male gonopores are ovoid.
- In the new species the transition between the simple claws that can be retracted into claw sheaths and the digits are clearly delineated, while in the Renaudarctidae claws have flexible accessory filaments and are not clearly separated from the digits.
- Leg sensory organs are long spines on legs I–III and elongated papillae on legs IV in *Zioarctus jaciae* **gen. nov., sp. nov.** while in Renaudarctidae these structures lack on the first three pairs of legs and are ovoid on legs IV.
- In the new species primary clavae are elongated and tubular while in the Renaudarctidae they are ovoid.
- A unique Y-shaped bifid secondary clavae, surrounding the external cirri and continued posteriorly by a thick ridge is exhibited by the new species. The two anterior erected points of the secondary clava, each with a similar granulated appearance to the primary clava, can probably correspond to secondary and tertiary clavae, and the posterior ridge to a sensory plate. This peculiar structure exhibited by the new species clearly differs from the secondary clava of Renaudarctidae where it can assume some variability, being a bulbous or nearly sausage-shaped single projection surrounding or not the external cirri or it is a fused structure associated to sensory paired plates (KRISTENSEN & HIGGINS 1984, HANSEN *et al.* 2012, FUJIMOTO & YAMASAKI 2017).

Excluded the possibility to assign *Zioarctus jaciae* **gen. nov., sp. nov.** to the renaudarctids, and as some traits, including the foot morphology, exhibited by the new species are shared with some arthrotardigrades of the family Halechiniscidae, it is opportune to consider the hypothesis to include the new species in this family. This very diversified family is inferred to be polyphyletic, however its phylogeny is not yet resolved (JØRGENSEN *et al.* 2010, FUJIMOTO *et al.* 2017). After the study of Fujimoto *et al.* (2017) seven subfamilies are considered within the Halechiniscidae: Dipodarctinae, Euclavartinae, Florarctinae, Halechiniscinae, Orzeliscinae and Quisarctinae. In all halechiniscids, as in the new species, sensory organs are present on all legs, spines on legs I–III and unmodified papillate on legs IV (POLLOCK 1995, DE ZIO GRIMALDI *et al.* 1995/1996), and females exhibit a rosette-like gonopore. In addition, excluding the peculiar secondary clava, sensory structures exhibited by

Zioarctus jaciae **gen. nov., sp. nov.** are also similar to those observed in some halechiniscids. The primary clava is elongated, inserted under lateral cirri A, and longer than the sensory organ on leg IV which have a papilla and a short spine (see RENAUD-MORNANT 1971, POLLOCK, 1982, 1995). The other cephalic appendages, are long and constituted by a cirrophore an evident funnel-shaped scapus and flagellum (POLLOCK 1982). In *Zioarctus jaciae* **gen. nov., sp. nov.** the primary clavae is shorter than lateral cirri A and inserted together in a common pedestal, and the cuticle lacks lateral aliform expansions, therefore it cannot be assigned to the subfamilies Dipodarctinae, Euclavartinae, Florarctinae, and Quisarctinae (see FONTOURA *et al.* 2017 for descriptions).

On the other hand, similarities between the new species and some members of the subfamilies Halechiniscinae and Orzeliscinae are much more evident. An important taxonomic character, the foot and digit morphology, is shared by *Zioarctus jaciae* **gen. nov., sp. nov.** and species of the two Halechiniscinae genera (*Halechiniscus* Richters, 1908 with 11 species, and *Chrysoarctus* Renaud-Mornant, 1984 with 2 species). They all have digits of the *Halechiniscus*-type (RENAUD-MORNANT 1982, 1984, GRIMALDI De ZIO *et al.* 1990, POLLOCK 1995), *i.e.* wrinkled digits nearly equal in length without peduncles, ending in simple crescent-shaped claws with or without dorsal calcar, that allows claws to be withdrawn inside the digit (claw sheath). The Orzeliscinae are characterized by having digits with proximal paddle- or spatula-shaped adhesive organs with or without claws (see GROSS *et al.* 2014). The subfamily Orzeliscinae is constituted by four genera, three of which are monospecific (*Mutaparadoxipus* Gross, Miller & Hochberg, 2014, *Opydorscus* Renaud-Mornant, 1989, and *Paradoxipus* Kristensen & Higgins, 1989) and one (*Orzeliscus* du Bois Reymond-Marcus, 1952) with three species (LEE *et al.* 2017). Despite having digits very different from the *Halechiniscus*-type, the Orzeliscinae are considered a sister-group of the Halechiniscinae (RENAUD-MORNANT, 1984, 1989b, KRISTENSEN & HIGGINS 1989). Affinities between Halechiniscinae and Orzeliscinae, based on the morphology of feet and digits, cuticle and projections between legs III and IV, were noticed by Renaud-Mornant (1984) with the description of *Chrysoarctus briandi* Renaud-Mornant, 1984. This assumption was later reinforced by Kristensen & Higgins (1989), Pollock (1995) and Gross *et al.* (2014). According to those authors, the loss of claws and the development of adhesive structures is an apomorphic condition of the Orzeliscinae.

In addition to general similarities shared with the halechiniscids, in particular with the Halechiniscinae as above mentioned, some other similarities between the Orzeliscinae (especially with *Orzeliscus* spp. and *Opydorscus fonscae*) and *Zioarctus jaciae* **gen. nov., sp.**

nov., can be recognized, namely at the level of the dorsal cuticular sculpture constituted by evident pillars and general body-shape with blunt projections between legs III and IV.

However, contrary to *Zioarctus jaciae* **gen. nov., sp. nov.**, in the Halechiniscinae, Orzeliscinae, and all the other Halechiniscidae subfamilies, secondary clavae are indistinct or flat and cuticular dorsal plates are lacking. Thus, *Zioarctus jaciae* **gen. nov., sp. nov.** cannot be assigned to the family Halechiniscidae either. In the new species stylet supports, present in halechiniscids, were not observed and probably are absent, but this character needs to be confirmed and should not be used as a distinguishing trait.

Concerning secondary clavae, it is interesting to notice that, despite not having two anterior erected points as in *Zioarctus jaciae* **gen. nov., sp. nov.**, the Y-shaped arrangement of cephalic sensory organs, corresponding probably to fused secondary clavae and tertiary clavae is also visible in some members of the very diversified family Halechiniscidae: Excluding Euclavartinae (which have single erect spherical secondary clavae (RENAUD-MORNANT 1983, 1984, BUSSAU 1992, HANSEN 2007), Quisarctinae (with indistinguishable secondary clavae (Fujimoto 2015), and Dipodarctinae (with indistinct secondary clavae also or, with a kidney or sausage-shaped elevation (POLLOCK 1995, JØRGENSEN *et al.* 2014), the above referred Y-shaped arrangement of secondary clavae can be recognized in the remaining subfamilies Halechiniscinae, Florarctinae and Orzeliscinae. In Halechiniscinae and Florarctinae secondary and tertiary clavae are fused, appearing generally as dome-shaped papillae or flat sacs. This is particularly visible in some species of *Floractus* Delamare Deboutteville & Renaud-Mornant, 1965 and *Wingstrandarctus* Kristensen, 1984 (*e.g.* *W. corallinus* Kristensen, 1984, *W. crypticus* Renaud-Mornant, 1989, *F. stellatus* Renaud-Mornant, 1989, *F. pulcher* Grimaldi de Zio, Lamarca, D'addabbo Gallo & Pietanza, 1999) where the Y-shaped appearance is formed by the anterior part of the longitudinal portion and the small lateral swelling of the secondary clava (as the lateral swellings of the right and left structure are in contact the overall morphology assumes the so-called H-shaped secondary clavae of florarctids) (see figs in Kristensen, 1984, Renaud-Mornant, 1989a and de Zio Grimaldi *et al.* 1999).

In the Orzeliscinae *Paradoxipus orzeliscoides* Kristensen & Higgins, 1989 and *Mutaparadoxipus duodigifinis* Gross, Miller & Hochberg, 2014 secondary clavae (buccal clavae) extending posteriorly (can this posterior extension be considered homologous to the posterior ridges of *Zioarctus jaciae* **gen. nov., sp. nov.**?) are described. In *P. orzeliscoides* the buccal clava is connected with an anterior buccal sense organ. According to Gross *et al.* (2014),

anterior buccal sensory organs or plates are not evident in *M. duodigifinis*. However, although flat, anterior elongate saccate structures, assuming an Y-shape very similar to the secondary clavae complex of the new species are recognized (this assumption is based on a closer look at the scanning electron micrograph, Fig 3A, in GROSS *et al.* 2014). Therefore, it seems plausible that these “buccal sensory organs/plates” could be the result of the reduction of sensorial structures (secondary and tertiary clavae).

The above mentioned differences among *Zioarctus jaciae* **gen. nov., sp. nov.**, the known armoured tardigrade families and the Halechiniscidae, in particular at the level of sensorial structures (secondary clavae) and body plates, as well as claw morphology, are attributes strong enough to propose the erection of the family Zioarctidae **fam. nov.**

However, affinities between the new family Zioarctidae and Halechiniscidae on one hand, and Renaudarctidae on the other hand, are obvious. Based on the presence in Zioarctidae **fam. nov.** of segmental cuticular plates, a plesiomorphic character, sensory organs on all legs, and digits with claws which is an apomorphy, an intermediate position between the most primitive armoured tardigrades, the Stygarctidae, and the Halechiniscidae can be hypothesised, as also suggested to the Renaudarctidae by several authors (KRISTENSEN & HIGGINS 1984, BELLO & de ZIO GRIMALDI 1998, HANSEN *et al.* 2012). It is consensual that the ancestral condition in tardigrades was three pairs of clavae and that the presence of erect secondary clavae, as it happens in Zioarctidae **fam. nov.**, represents a plesiomorphy (KRISTENSEN & HIGGINS 1984, RENAUD-MORNANT 1984, POLLOCK 1995), reinforcing that hypothesis.

Using molecular data, a recent study by Fujimoto *et al.* (2017) confirmed Renaudarctidae and Stygarctidae as closely related, constituting a monophyletic clade, but the phylogenetic relationships of other families, including the Halechiniscidae were not resolved. On the other hand, they attributed the basal position not to the Stygarctidae but to the Coronarctidae, a family constituted by unarmoured deep-sea heterotardigrade species, and speculated that the cuticular plates of Stygarctidae and Renaudarctidae have evolved as an adaptation to the beach environment, considering segmental cuticular plates as an apomorphic character. *Zioarctus jaciae* **gen. nov., sp. nov.**, found, up till now in subtidal environments only, seems to contradict that hypothesis.

Despite all the above referred uncertainties, the discovery of the new species, and the erection of the new family, would enhance our understanding of tardigrade phylogeny and biogeography.

REFERENCES

- BARTELS P.J., APODACA J.J., MORA C. & NELSON D. (2016) A global biodiversity estimate of a poorly known taxon: phylum Tardigrada. **Zoological Journal of the Linnean Society** 178 (4): 730–736. doi:org/10.1111/zoj.12441
- BELLO, G. & GRIMALDI DE ZIO, S. (1998) Phylogeny of the genera of the Stygarctidae and related families (Tardigrada: Heterotardigrada). **Zoologischer Anzeiger**, 237, 171–183.
- BUSSAU, C. (1992) New deep-sea Tardigrada (Arthrotardigrada, Halechiniscidae) from a manganese nodule area of the eastern South Pacific. **Zoologica Scripta**, 21, 1, 79–91. doi:10.1111/j-1463-6409.1992.tb00311.x
- DA ROCHA, C. M., DOS SANTOS, É. C. L., JÚNIOR, E. L. G., MOURA, J. D. R., SANTANA, L. G., & BARBOSA, D. F. (2013) New records of marine tardigrades from Brazil. **Journal of Limnology**, 72(s1), 102–107. doi:10.4081/jlimnol.2013.sl.e12.
- DEGMA, P., & GUIDETTI, R. (2007) Notes to the current checklist of Tardigrada. **Zootaxa**, 1579, 41–53.
- DEGMA P., BERTOLANI R. & GUIDETTI R. (2009-2018) Actual checklist of Tardigrada species. (See. 34th: 30-06-2018). Available from: <http://www.tardigrada.modena.unimo.it/miscellanea/Actual%20checklist%20of%20Tardigrada.pdf>, pp.48 [accessed on 20/10/2018]
- DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, C. & RENAUD-MORNANT, J. (1965) Un remarquable genre de Tardigrades des sables coralliens de Nouvelle-Calédonie. **Compte Rendu de l'Académie des Sciences de Paris**, 266, 2581–2583.
- DE ZIO GRIMALDI, S., D'ADDABBO GALLO, M., MORONE DE LUCIA, M.R. & TROCCOLI, A. (1995/96) *Hemitanarctus chimera* n.g., n.sp., new Halechiniscidae from the Ionian Sea (Tardigrada, Heterotardigrada). **Zoologischer Anzeiger**, 234, 167–174.
- DE ZIO GRIMALDI, S., LAMARCA, A., D'ADDABBO GALLO, M. & PIETANZA, R. (1999) Florarctinae of Asdhu Island, Maldives, Indian Ocean (Tardigrada, Heterotardigrada). **Italian Journal of Zoology**, 66, 383–391. doi:10.1080/11250009909356282
- DOYERE, L.M. (1840) Mémoire sur les Tardigrades. I. **Annales des Sciences Naturelles, Paris, Série 2**, 14, 269–361.
- DU BOIS-REYMOND MARCUS, E. (1952) On South American Malacopoda. **Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo, serie Zoologia**, 17, 189–209.
- FONTOURA, P., BARTELS, P.J., JØRGENSEN, A., KRISTENSEN, R.M. & HANSEN, J.G. (2017) An illustrated dichotomous key to the genera of marine heterotardigrades (Tardigrada). **Zootaxa** 4294, 1–45. doi:10.11646/zootaxa.4294.1.1
- FUJIMOTO, S. (2015) *Quisarctus yasumurai* gen. et sp. nov. (Arthrotardigrada: Halechiniscidae) from a submarine cave, off Iejima, Ryukyu Islands, Japan. **Zootaxa**, 3948, 1, 145–150. doi:10.11646/zootaxa.3948.1.10
- FUJIMOTO, S. & YAMASAKI, H. (2017) A new genus and species of Renaudarctidae (Heterotardigrada: Arthrotardigrada) from Ryukyu Archipelago, Japan, **Marine Biology Research**. doi:10.1080/17451000.2016.1257809.

- FUJIMOTO, S., JØRGENSEN, A. & HANSEN, J.G. (2017) A molecular approach to arthrotardigrade phylogeny (Heterotardigrada, Tardigrada). **Zoologica Scripta**, 46, 4, 496–505. doi:10.1111/zsc.12221
- GOMES-JÚNIOR, E., SANTOS, É., DA ROCHA, C. M., SANTOS, P. J.P., & FONTOURA, P. (2018) A new species of *Ligiartus* (Tardigrada, Arthrotardigrada) from the Brazilian continental shelf, Southwestern Atlantic Ocean. **Marine Biodiversity**, 48(1), 5–12. doi:10.1007/s12526-017-0709-0
- GOMES-JÚNIOR, E., SANTOS, É., DA ROCHA, C., SANTOS, P. J. P., & FONTOURA, P. (2020). The deep-sea genus *Coronarctus* (Tardigrada, Arthrotardigrada) in Brazil, southwestern Atlantic Ocean, with the description of three new species. **Diversity**, 12(2), 63. doi.org/10.3390/d12020063
- GRIMALDI DE ZIO, S., D'ADDABBO GALLO, M. & MORONE DE LUCIA, R.M. (1987) Adaptive radiation and phylogenesis in marine Tardigrada and the establishment of Neostygarcidae, a new family of Heterotardigrada. **Bollettino di Zoologia**, 54, 27–33. doi: 10.1080/11250008709355552
- GRIMALDI DE ZIO, S., D'ADDABBO GALLO, M. & MORONE DE LUCIA, R.M. (1990) Revision of the genus *Halechiniscus* (Halechiniscidae, Arthrotardigrada). **Cahiers de Biologie Marine**, 31, 271–279. doi: 10.21411/CBM.A.8C023292
- GROSS, V., MILLER, W.R. & HOCHBERG, R. (2014) A new tardigrade, *Mutaparadoxipus duodigifinis* gen. nov., sp. nov. (Heterotardigrada: Arthrotardigrada), from the southeastern United States. **Zootaxa**, 3835, 263–272. doi:10.11646/zootaxa.3835.2.6
- GUIDETTI, R., & BERTOLANI, R. (2005) Tardigrade taxonomy: an updated check list of the taxa and a list of characters for their identification. **Zootaxa**, 845(1), 1–46. doi: 10.11646/zootaxa.845.1.1
- HANSEN, J.G. (2007) The deep-sea elements of the Faroe Bank tardigrade fauna with a description of two new species. **Journal of Limnology**, 66 (Suppl. 1), 12–20. doi: 10.4081/jlimnol.2007.s1.12
- HANSEN, J.G., KRISTENSEN R.M. & JØRGENSEN, A. (2012) The armoured marine tardigrades (Arthrotardigrada, Tardigrada). **Scientia Danica**, B, 2, 1–91.
- JØRGENSEN, A., FAURBY, S., HANSEN, J.G., MØBJERG, N. & KRISTENSEN, R.M. (2010) Molecular phylogeny of Arthrotardigrada. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 54, 1006–1015. doi: 10.1016/j.ympev.2009.10.006
- JØRGENSEN, A., BOESGAARD, T.M., MØBJERG, N. & KRISTENSEN, R.M. (2014) The tardigrade fauna of Australian marine caves: With descriptions of nine new species of Arthrotardigrada. **Zootaxa**, 3802, 4, 401–443. doi:10.11646/zootaxa.3802.4.1
- KACZMAREK Ł., BARTELS P.J., ROSZKOWSKA M. & NELSON D.R. (2015) The zoogeography of marine Tardigrada. **Zootaxa** 4037, 1, 1–189. doi:10.11646/zootaxa.4037.1.1
- KRISTENSEN, R.M. (1984) On the biology of *Wingstrandarctus corallinus* nov. gen. et spec., with notes on the symbiotic bacteria in the subfamily Florarctinae (Arthrotardigrada). **Videnskabelige Meddelelser Dansk naturhistorisk Forening**, 145, 201–218.
- KRISTENSEN, R.M. & HIGGINS, R.P. (1984) A new family of Arthrotardigrada (Tardigrada: Heterotardigrada) from the Atlantic Coast of Florida, U.S.A. **Transactions of the American Microscopical Society**, 103, 3, 295–311. www.jstor.org/stable/3226191

- KRISTENSEN, R.M. & HIGGINS, R.P. (1989) Marine Tardigrada from the southeastern United States coastal waters. I. *Paradoxipus orzeliscoides* n.gen., n.sp. (Arthrotardigrada: Halechiniscidae). **Transactions of the American Microscopical Society**, 108, 3, 262–282. www.jstor.org/stable/3226344
- KRISTENSEN, R.M., SØRENSEN, M.V., HANSEN, J.G. & ZEPPILLI, D. (2015) A new species of *Neostygarctus* (Arthrotardigrada) from the Condor Seamount in the Azores, Northeast Atlantic. **Marine Biodiversity**, 45, 3, 453–467. doi:10.1007/s12526-015-0323-y
- LEE, J., RHO, H.S. & CHANG, C.Y. (2017) Taxonomic study of marine tardigrades from Korea III. A new species of the genus *Orzeliscus* (Heterotardigrada, Halechiniscidae). **Animal Systematics, Evolution and Diversity**, 33(1), 26–32. doi:10.5635/ASED.2017.33.1.056.
- MARCUS, E. (1927) Zur Anatomie und Ökologie mariner Tardigraden. **Zoologische Jahrbücher Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere**, 53, 487–558.
- MARCUS, E. (1946) *Batillipes pennaki*, a new marine tardigrade from the North and South American Atlantic coast. **Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo**, 2, 1–3.
- MENECELLA, A.G., BULNES, V.N. & CAZZANIGA, N.J. (2015) A new Batillipedidae (Tardigrada, Arthrotardigrada) from Argentina. **Zootaxa**, 4032, 3, 339–344. doi:10.11646/zootaxa.4032.3.11
- MENECELLA, A.G., BULNES V.N. & CAZZANIGA N.J. (2017) Two new species of *Batillipes* (Tardigrada, Arthrotardigrada, Batillipedidae) from the Argentinean Atlantic coast, and key to all known species. **Marine Biodiversity**: 1–9. doi:10.1007/s12526-017-0640-4
- POLLOCK, L.W. (1982) A closer look at some marine Heterotardigrada. I. The morphology and taxonomy of *Orzeliscus*. In Nelson D. (Ed), **Proceedings of the Third International Symposium on Tardigrada**. East Tennessee State University Press, Johnson City, Tennessee, 193–202.
- POLLOCK, L.W. (1995) New marine tardigrades from Hawaiian beach sand and phylogeny of the family Halechiniscidae. *Invertebrate Biology*, 114, 3, 220–235.
- RENAUD-MORNANT, J. (1971) Campagne d'essais du “Jean Charcot” (3-8 Décembre 1968) 8, Meiobenthos. II Tardigrades. **Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle**, Paris, Série 2^e, 42, 0579–9691.
- RENAUD-MORNANT, J. (1980) Description de trois espèces nouvelles du genre *Tanarctus* RENAUD-DEBYSER, 1959, et création de la sous-famille des Tanarctinae, subfam. nov. (Tardigrada, Heterotardigrada) **Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle**, Paris, Série 4^e, 2, 129–141.
- RENAUD-MORNANT, J. (1982) Species diversity in marine Tardigrada. In: Nelson, D. (ed), **Proceedings of the Third International Symposium on Tardigrada**. East Tennessee State. University Press, Johnson City, Tennessee, 149–177.
- RENAUD-MORNANT, J. (1983) Tardigrades abyssaux nouveaux de la sous-famille des Euclavarctinae n. subfam. (Arthrotardigrada, Halechiniscidae) **Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris)**, Séries 4^e, 5^e (section A, n° 1), 201–219.
- RENAUD-MORNANT, J. (1984) Halechiniscidae (Heterotardigrada) de la campagne Benthedi, canal du Mozambique. **Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle**, Paris, Série 4^e, 6, 67–88.

RENAUD-MORNANT, J. (1989a) Espèces nouvelles de Florarctinae de l'Atlantique Nord-Est et du Pacifique Sud (Tardigrada, Arthrotardigrada). **Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle**, Paris, Série 4^e, 11 (section A, n° 3), 571–592.

RENAUD-MORNANT, J. (1989b) *Opydorscus*. un nouveau genre d'Orzeliscinae et sa signification phylogénique (Tardigrada, Arthrotardigrada). **Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle**, Paris, Série 4^e, 11 (4), 763–771.

RICHTERS, F. (1908) Marine Tardigraden. *Zoologischer Anzeiger*, 33, 77–85.

ROSSI, G.C. & CLAPS, M.C. (1983) Contribución al conocimiento de los tardígrados de Argentina III. **Neotropica**, 29, 82.

SANTOS E., DA ROCHA C.M.C., GOMES JR. E. & FONTOURA P. (2017) Three new *Batillipes* species (Arthrotardigrada: Batillipedidae) from the Brazilian coast. **Zootaxa** 4243(3): 483–502. doi:10.11646/zootaxa.4243.3.4

SANTOS, E., RUBAL, M., VEIGA, P., BARTELS, P.J., DA ROCHA, C.M.C. & FONTOURA, P. (2018) On the distribution of *Batillipes tubernatis* Pollock, 1971 (Arthrotardigrada: Batillipedidae) in the Atlantic Basin. **Marine Biodiversity**, published online, 17 February 2018. doi:10.1007/s12526-017-0834-9.

VITAL H., PRAXEDES GOMES M., FARKATT TABOSA W., PIRES FRAZÃO E., AGUILAR SANTOS C.L. & PLÁCIDO JÚNIOR J.S. (2010) Characterization of the Brazilian continental shelf adjacent to Rio Grande do Norte State, NE Brazil. **Brazilian Journal of Oceanography**, 58 (special issue IGCP 526), 43–54. doi:10.1590/S1679-87592010000500005

3.3 ARTIGO III - DISTRIBUIÇÃO DA COMUNIDADE DE TARDIGRADA NA PLATAFORMA E TALUDE CONTINENTAL DA BACIA POTIGUAR, RIO GRANDE DO NORTE – BRASIL

RESUMO

A Bacia Potiguar é um ambiente bastante heterogêneo, com ampla variedade de fácies sedimentares, com regime hídrico mal distribuído ao longo ano. A comunidade de Tardigrada foi estudada durante quatro campanhas oceanográficas de 2009-2011. Van Veen e Box Corer foram utilizadas para as coletas dos espécimes. As amostras foram classificadas de acordo com a profundidade e estação de coleta em: plataforma continental (5-50 metros de profundidade) período seco e chuvoso; talude continental (150-2500 metros de profundidade) período seco e chuvoso. Um total de 920 tardígrados foram obtidos, pertencentes a 8 famílias e 19 gêneros. As maiores abundâncias médias de Tardigrada ocorreram na isóbata de 10 metros, durante o período chuvoso (10,72 ind/10 cm²), seguida pela isóbata de 5 metros, durante o período seco (7,83 ind/10 cm²), ambas na plataforma continental. No talude continental, as maiores abundâncias médias foram obtidas nas isóbatas de 150 e 400 metros (3,27 e 3,20 ind/10 cm² respectivamente), durante o período chuvoso. Os resultados da PERMANOVA a partir dos dados de abundância da comunidade de Tardigrada indicaram que há diferenças significativas para o Fator “Isóbata” $F = 4,57$; $p < 0,01$ e para o Fator “Período” $F = 3,16$; $p < 0,01$, porém, não foi identificado efeito significativo na interação entre os fatores $F = 1,39$; $p = 0,08$. A diversidade de Shannon (H') variou de 1,8 (10 m, seco) até 0,45 (50 m, chuvoso) na plataforma continental e de 1,5 (150 m, chuvoso) até 0 (400 m, seco) no talude continental. A abundância e riqueza de Tardigrada diminuem com o aumento da profundidade, havendo um discreto incremento de densidade durante o período chuvoso. As variáveis ambientais como granulometria e proporção de carbonato de cálcio parecem interferir nas abundâncias da comunidade. Os resultados para comunidade de Tardigrada, indicam alta diversidade e baixa abundância com táxons adaptados a um ambiente oligotrófico.

Palavras-chave: Meiofauna. Tardígrados. Mar-profundo. Infralitoral. Halechiniscidae.

INTRODUÇÃO

Situada no extremo leste da margem continental, a Bacia Potiguar estende-se pelos estados do Rio Grande do Norte e Ceará. Nesta região, as atividades do setor petroquímico ocorrem em cerca de 77 pontos de prospecção ao longo de 48 mil km² e responde por 2% da produção de petróleo do Brasil (PORTELLA & FABIANOVICZ, 2017). Trata-se de empreendimentos de importância regional, cuja infraestrutura de funcionamento distribui-se desde as cidades no interior do continente até os poços extração offshore (ALVES, 2012; HILARIO *et al.*, 2006).

A Bacia Potiguar é uma plataforma de constituição mista, com sedimentos terrígenos e biogênicos, com ampla variedade de relevos submarinos. Nesta região os bioclastos são na maior parte derivados de foraminíferos, briozoários, moluscos, anelídeos e diatomáceas (VITAL *et al.*, 2010). No talude os bioclastos apresentam aspecto bastante fragmentado em consequência dos efeitos abrasivos determinados das correntes (ALMEIDA *et al.*, 2017; VITAL *et al.*, 2010). A plataforma continental da região, tem como característica a presença de algas calcárias denominadas por rodolitos que crescem soltas no substrato e acumulam-se em determinadas áreas do assoalho oceânico (COCENTINO *et al.*, 2011; MABESONE & COUTINHO, 1970), são componentes estruturadores do bentos e consideradas item prioritário para proteção ambiental (MAURY, 2002). Os ambientes proporcionados pelos rodolitos são frequentemente habitados por espécies raras, comunidades com alta diversidade e abundância em relação às áreas adjacentes (KAMENOS *et al.*, 2004).

O setor petrolífero demanda monitoramento permanente de parâmetros ambientais devido ao potencial de impacto em ecossistemas marinhos. Por vezes, as características físico-químicas de um ambiente não traduzem claramente as alterações antrópicas, portanto, uma abordagem utilizando comunidades biológicas pode ser aplicada como um descritor auxiliar, onde, a partir de mudanças na abundância, densidade, riqueza e biomassa dos organismos pode-se obter indicativos da qualidade ambiental (KENNEDY & JACOBY 1999; WARWICK, 1993). Essa abordagem com organismos bentônicos está entre os principais focos dos programas de monitoramento em zonas costeiras por proporcionar a formação de uma base de dados úteis em revelar quais alterações são de ordem natural/sazonal e quais decorrem da influência humana (CLARKE & WARWICK, 1994). Atualmente põe-se em perspectiva que os organismos apresentam diferentes atributos e exigências de sobrevivência, portanto, potencialmente, todos podem ter utilidade em avaliações de impacto ambiental pois resistem/perecem de forma

singular, apresentando faixas de tolerância distintas (HOLT & MILLER, 2011). Na Bacia Potiguar, grupos da meiofauna como Copepoda e Nematoda são investigados em estudos de monitoramento coordenados pela PETROBRAS desde 2002 (NERES, 2013), além destes, diversos outros táxons, entre eles grupos raros e pouco estudados, tais como Loricifera e Aplacophora também já foram encontrados e incorporados a base de dados.

A meiofauna corresponde a um grupo ecológico que evoluiu explorando os interstícios dos sedimentos em ambientes aquáticos e isso tem implicações sobre sua morfologia, fisiologia e ciclo de vida (GIERE, 2009; HIGGINS, 1988). Como organismos microscópicos, possuem algumas características que proporcionam vantagens ao seu uso em estudos de monitoramento, tais como: vagilidade limitada, pequeno tamanho, ciclo de vida curto e pequeno volume de sedimento necessário para amostragens ecológicas (WARWICK, 1993).

Os tardígrados fazem parte da meiofauna e são metazoários associados ao bentos que se distinguem da macrofauna pelo pequeno tamanho (são maiores que 45 μm e menores do que 500 μm) (GIERE, 2009; HIGGINS, 1988). O filo embora praticamente onipresente nos fundos oceânicos, tendem a distribuir-se de forma irregular, formando aglomerados. (KRISSENTENSEN & HIGGINS 1984; RENAUD-MORNANT & POLLOCK, 1971). Das 237 espécies de tardígrados descritas (DEGMA, BERTOLANI & GUIDETTI, 2010, 2019), 31 possuem registro de ocorrência para o litoral brasileiro (DA ROCHA *et al.*, 2013; GOMES-JÚNIOR *et al.*, 2020; GOMES-JÚNIOR *et al.*, 2018; SANTOS *et al.*, 2017). Considerando a escassez de dados a respeito da ecologia e taxonomia do filo Tardigrada, bem como pela restrita base de informações relacionadas a um ambiente tropical, o presente estudo, por meio de material oriundo de monitoramento em pontos de prospecção de petróleo, teve como objetivo caracterizar a distribuição dos Tardigrada em diferentes áreas (plataforma e talude), fácies sedimentares e estações (seco e chuvoso), observando os possíveis efeitos de alterações ambientais antrópicas, sazonalidade e das variáveis ambientais sobre a comunidade.

MATERIAL E MÉTODOS

DESCRIÇÃO DE ÁREA

A Bacia Potiguar estende-se entre os estados do nordeste brasileiro Rio Grande do Norte e Ceará ($4^{\circ}47'0''$ - $5^{\circ}00'S$ e $36^{\circ}10'0''$ - $37^{\circ}00'W$), abrange uma área de 50 km de norte para o sul e 80 km de leste para oeste, sendo 35.000 km² de área submersa sob o Oceano Atlântico (PORTELLA & FABIANOVICZ, 2017). A plataforma continental é relativamente estreita, com 40 km em média, caracterizada por uma planície costeira que atinge os 50 metros de profundidade, próximo a quebra da plataforma cujo declive médio é de $\sim 15^{\circ}$, já no talude propriamente dito a declividade passa a ser em média $\sim 6^{\circ}$ (ALMEIDA *et al.*, 2017; KEMPF, 1980). A área delimitada para coleta está em frente aos municípios de Porto Mangue, Macau, Guamaré e Galinhos, todas no estado do Rio Grande do Norte (MACHADO *et al.*, 2009; MOHRIAK, 2003).

Os ventos da região são predominantemente vindos de sul, sudeste ou sudoeste (DINIZ & PEREIRA, 2015). E em consequência das correntes superficiais (30-40 cm/s), e das interações com os fluxos oceânicos a água mantém-se bem misturada, sem estratificação (KNOPPERS *et al.*, 1999; VITAL *et al.*, 2010; VITAL *et al.*, 2008). O clima é classificado como tropical seco a semiárido, com médias pluviométricas inferiores a 600 mm/ano, com período chuvoso concentrado entre os meses de Março e Abril (~ 140 mm) e o pico da estação seca entre Outubro e Novembro (< 20 mm). Os rios da região não são caudalosos, são curtos e interferem muito pouco sobre a sedimentação local (DINIZ & PEREIRA, 2015; VITAL *et al.*, 2010).

A plataforma é mista, com sedimentos siliciclásticos, carbonáticos e carbonossiliciclásticos, caracterizada pela presença de recifes coralinos, rochas praias (*beachrocks*) e dunas submersas (ALMEIDA, 2014; LIMA & VITAL, 2006; TESTA & BOSENCE, 1998). Também é comum a presença de rodólitos, que são algas calcárias não aderidas, que formam agregados de desenvolvimento não geniculado (Corallinales, Rhodophyta) (AMADO-FILHO ET AL., 2012; TESTA & BOSENCE 1999).

A área também é caracterizada pela presença de cânions submarinos, que remontam tempos pretéritos onde o nível do mar estava mais baixo do que o atual e os rios apresentavam maior capacidade erosiva e de transporte de sedimentos (ALMEIDA, 2014; SCHWARZER *et al.*, 2006). Na atual região de Macau, localiza-se a desembocadura do rio Açu, que é responsável pela formação de importante vale inciso na área (GOMES & VITAL, 2010). A

depressão criada pelo rio prolonga-se desde a foz e alcança a plataforma, a partir de então passa a ser denominado por paleocanal do rio Açu, atingindo adiante 32 metros de profundidade e percorrendo o leito marinho até o talude continental (GOMES & VITAL, 2010). Portanto, os sedimentos finos que ocupam o talude são conduzidos a partir da plataforma.

Procedimento de campo

O material avaliado foi obtido a partir de duas campanhas oceanográficas desenvolvidas pela PETROBRAS, sendo estas “Projeto de Monitoramento Regional da Bacia Potiguar” em Outubro de 2009 (período seco) e Maio de 2010 (período chuvoso) e “Projeto de Caracterização Ambiental do Talude Continental na Bacia Potiguar” em Novembro de 2009 (período seco) e abril de 2011 (período chuvoso).

Foram determinados 5 transects que distam 20 km entre si, e se estendem desde o infralitoral raso até o talude. Na plataforma continental foram determinadas 20 estações, sendo 4 em cada transecto, compreendendo as isóbatas de 5, 10, 20 e 50 metros. Devido às peculiaridades proporcionadas pela presença de cânions submarinos na região de amostragem, incluiu-se mais três pontos dispostos no paleocânion do rio Açu, portanto totalizando 23 estações de coleta. As coletas no Talude utilizaram o mesmo padrão de distribuição dos transects que os da plataforma continental, porém compreendiam as isóbatas 150, 400, 1000 e 2500 metros de profundidade.

As coletas foram feitas em triplicata para cada estação e período. Ou seja, na plataforma continental no período seco (outubro de 2009) foram coletadas em 22 estações totalizando 66 réplicas, sendo uma estação e suas réplicas invalidadas devido a dificuldades no momento de coleta (isóbata de 20 metros, período seco), uma vez que rodolitos não permitiram o fechamento adequado do amostrador Van Venn. Em maio de 2010, foram obtidas 51 réplicas obtidas a partir de 17 estações, não houve coletas na isóbata 1 (5 metros, período chuvoso). As amostras correspondentes ao transect 4, nas isóbatas 5, 10 e 20 metros foram dispostas sobre o paleocânion do rio Açu, uma vez que, nestes ambientes, correntes de turbidez e deposição de finos poderiam condicionar a ocupação de uma biota discrepante em relação às áreas adjacentes. Para o talude todas as estações foram amostradas com sucesso (20). Na determinação do posicionamento das estações de amostragem foi levado em consideração a existência de diferentes fácies sedimentares existentes na área, o que proporcionou a cobertura de maior variabilidade de ambientes.

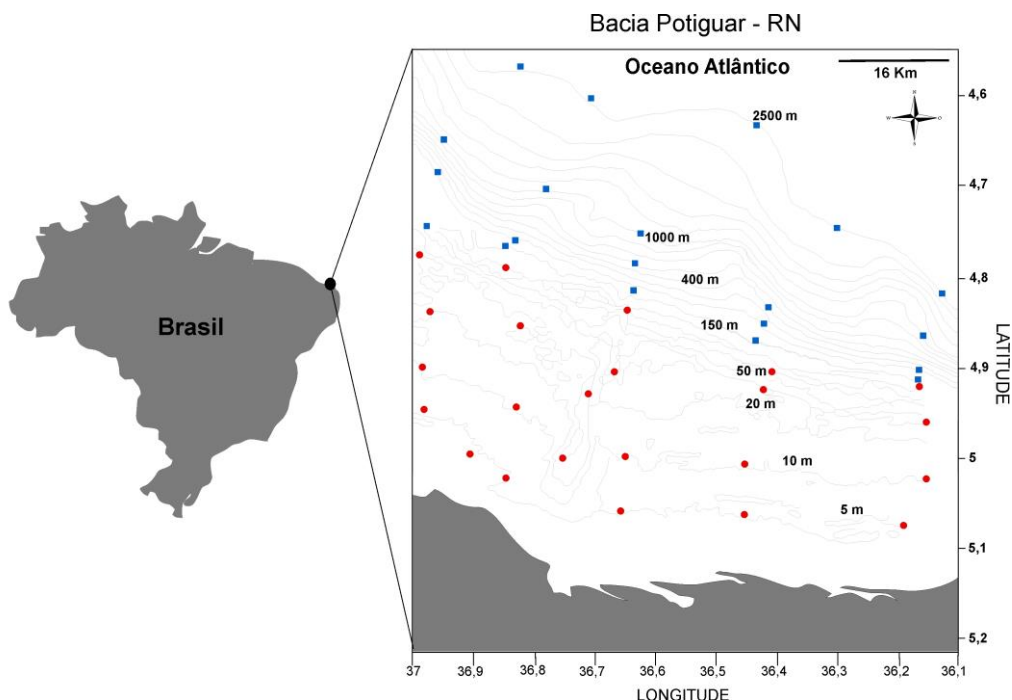


Figura 1. Mapa do Brasil, destacado com círculo preto a área que corresponde a Bacia Potiguar, Rio Grande d Norte. A ampliação detalha a área de coleta, onde as linhas transversais representam as isóbatas. Os círculos em vermelho correspondem aos pontos de coleta na plataforma (5-50 metros) e os quadrados em azul o talude (150-2500 metros). Escala: 16 km.

As amostras de sedimento foram obtidas a partir de dragas (Van Veen e Box Corer). Cores (tubos de PVC com 3,7 x 10 cm) inseridos por 10 cm no sedimento para extração das amostras biosedimentológicas. Para análise de Tardigrada, o material foi armazenado em potes plásticos (500 ml) e fixado em formol 4% tamponado com bórax. Para a granulometria, o material foi coletado com amostrador inox (10x10x10), armazenado em potes plásticos e mantidos sob refrigeração. O material coletado para análise do carbonato de cálcio foi obtido com amostrador inox (10x10x10), armazenado em sacos tipo ziplok e congelado para posterior análise. Os dados das variáveis ambientais do sedimento (granulometria e carbonato de cálcio) foram fornecidos pela equipe da Universidade Federal do Rio Grande do Norte, coordenada por: Prof (a). Dra. Helenice Vital.

As amostras de fauna, lavadas com água em peneiras de 500 μm e 45 μm para o material oriundo da plataforma continental e de 300 μm / 30 μm quando proveniente do talude. Foram preparadas lâminas permanentes de microscopia seguindo adaptação das técnicas descritas por Cobb (1917) e Renaud-Debyser & Salvat (1963), que consistem de diafanização dos animais através da utilização de solução de glicerina e formol (4%) com vedação por lamínulas e parafina em estufa a 65° C por 2 horas. A identificação baseou-se na chave pictórica de Fontoura et al. (2017) e em descrições originais das espécies. Análise em microscópio utilizando Zeiss

Axioscope 40 com contraste de fase e Leica DM 2500 com contraste interferencial de fase (DIC), todos equipados com câmeras digitais associadas a softwares para efetuar as medições (Zen Imaging - Software para o microscópio Zeiss; e LAS V4.9 - para o equipamento da Leica).

Análise de dados

Todos os espécimes de Tardigrada coletados foram identificados. Os dados de abundância foram expressos em indivíduos por 10 cm². A riqueza taxonômica tratou do número de gêneros de Tardigrada presentes em cada amostra uma vez que as abundâncias da maioria quando tratados a nível de espécie foi muito baixa. Índice de diversidade de Shannon-Wiener (H' em $\log_2$) considerando a riqueza e a equitabilidade da amostra (SHANNON-WIENER, 1963). E a abundância relativa representou o número de indivíduos do gênero por amostra em função do total de espécimes da amostra.

Foi utilizada a análise de variância multivariada por permutação (PERMANOVA) (ANDERSON, 2001; MCARDLE & ANDERSON 2001) a partir da matriz de similaridade de Bray-Curtis com dados transformados em logaritmo de (x+1) para verificar as diferenças significativas na estrutura da comunidade de Tardigrada entre as isóbatas (5, 10, 20, 50, 150, 400, 1000 e 2500 metros) e períodos (Seco e Chuvoso). A análise PERMANOVA também foi executada para testar, se houve diferenças para os fatores citados acima para Riqueza, Diversidade e Equitabilidade e para os dados abióticos (granulometria e carbonato de cálcio). O “Multi-Dimensional Scaling” (MDS) foi usado para representar a matriz de similaridade graficamente utilizando os fatores: “Isóbatas”, “períodos” e “áreas” (Plataforma X Talude). A análise de MDS foi feita usando o software Primer® v.6 (Plymouth Routines in Multivariate Ecological Researches). As PERMANOVA's foram executadas utilizando o software PERMANOVA v.1.6. O nível de significância foi fixado em $p < 0,05$ para todas as análises. O teste t foi utilizado para identificar as diferenças na estrutura da comunidade de Tardigrada entre níveis dos fatores. Foi feito um modelo de Regressão Linear (95%) para avaliar a magnitude da relação existente entre profundidade e abundância de Tardigrada. Para avaliação da relação, entre a estrutura da comunidade bentônica e as variáveis ambientais do sedimento, foi realizada uma análise de Redundância (RDA), baseada em matriz de distâncias, a qual indica quais as variáveis ambientais que apresentam as melhores correlações com a estrutura da comunidade biológica. As análises multivariadas foram baseadas nos métodos propostos por Clarke e Warwick (1994), e para análises estatísticas paramétricas utilizou-se Zar (1996).

RESULTADOS

DADOS ABIÓTICOS

Carbonato de Cálcio

Houve considerável variação dos percentuais de carbonato de cálcio (49-95%) disponíveis nos sedimentos da Bacia Potiguar, como seria esperado para um ambiente misto (siliclástico-carbonático). Observou-se um aumento gradativo a partir da isóbata de 5 até a de 50 metros de profundidade nos valores percentuais de carbonato de cálcio. Durante o período seco, na plataforma continental, foram obtidas médias de ~49% para isóbata de 5 metros, ~63% em 10 m, ~66% a 20 m e ~93% nos 50 metros de profundidade. Durante o período chuvoso, os percentuais obedeceram ao mesmo aumento gradativo observado no período seco: ~55% em 5 m, ~57% a 10 m, ~66% a 20 m e ~95% em 50 metros de profundidade.

Para ambos os períodos foram detectados maiores valores de carbonatos ocorrendo entre as isóbatas de 50 e 150 metros, seguidas por uma queda acentuada por volta dos 400 metros de profundidade e nova tendência de aumento ocorrendo nas isóbatas de 1000 e 2500 metros. Para o período seco, no talude continental, foram observados os seguintes valores: ~72% em 150 m, ~55% a 400 m, ~73% 1000 m e ~76% em 2500 metros de profundidade (Fig. 2). Para o período chuvoso no talude continental obteve-se: ~79% em 150 m, ~47% a 400 m, ~75% a 1000 m e ~76% em 2500 metros (Fig. 2).

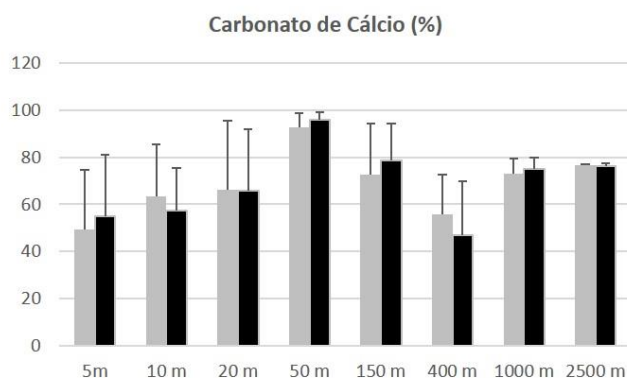


Figura 2. Gráficos com os valores percentuais médios de Carbonato de Cálcio (CaCO_3) encontrados para as profundidades 5, 10, 20, 50, 150, 400, 1000 e 2500 metros durante o período Seco (em cinza) e Chuvoso (em preto), na Bacia Potiguar – Rio Grande do Norte, Brasil. As linhas de variação representam intervalo de confiança ($\pm 95\%$).

Granulometria

Pouca variação foi observada para a granulometria quanto a sazonalidade (período seco e chuvoso). Já a composição e frações sedimentares são distintas entre as áreas (plataforma x talude), houve a predominância de areia fina, areia média e areia grossa na plataforma continental. A fração “Cascalho” representa os rodolitos e foram encontrados principalmente entre 5-150 metros de profundidade (Fig. 3). A proporção de lama cresce gradativamente a partir dos 150 metros de profundidade, tornando-se a fração do sedimento mais importante a partir dos 400 metros, atingindo o ápice aos 2500 metros ($\geq 90\%$).

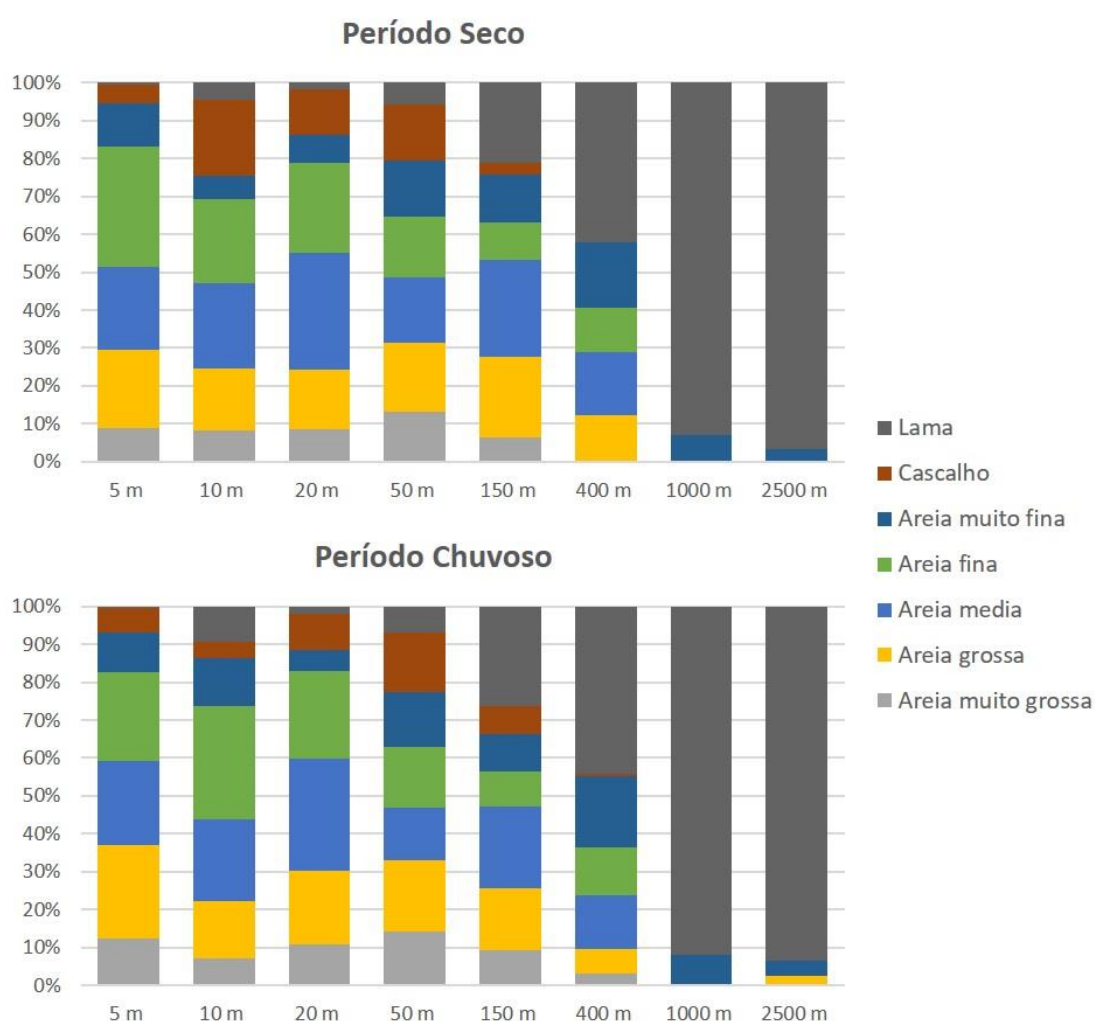


Figura 3. Percentuais das frações granulométricas para o Período Seco e chuvoso nas isóbatas avaliadas da plataforma (5, 10, 20 e 50 metros) e Talude continental (150, 400, 1000 e 2500 metros) da Bacia Potiguar – Rio Grande do Norte, Brasil.

A área investigada compreende diversas fácies sedimentológicas e proporção de carbonatos. Os resultados da PERMANOVA, a partir dos dados abióticos normalizados (Carbonato de Cálcio e Granulometria) indicaram haver diferenças significativas para o Fator “Isóbata”, mas não foram detectadas diferenças significativas para o Fator “Período” e nem para interação entre os fatores “Isóbata x Período” (Tab. 1).

Tabela 1. Resultados da análise da PERMANOVA para os dados abióticos (Carbonato de Cálcio e Granulometria) da Bacia Potiguar para os fatores “Isóbata” (5, 10, 20, 50, 150, 400, 1000 e 2500 metros de profundidade) e “Período” (Seco X Chuvoso) (gl = Graus de liberdade; SQ= Soma de quadrados; QM= Quadrado médio). Os valores de F significativos ($p < 0.05$) destacados em negrito.

Fator	gl	SQ	QM	F	p
Isóbata	7	449,86	64,26	6,52	$p < 0,01$
Período	1	6,62	6,62	0,67	0,62
Isóbata x Período	7	34,12	4,87	0,49	0,99
Resíduo	68	669,49	9,84		
Total	83		1162		

Comunidade de Tardigrada

Distribuição espaço-temporal da densidade

Nos habitats avaliados, a comunidade de Tardigrada foi significativamente mais abundante e apresentou maior riqueza taxonômica na plataforma continental do que no talude e durante o período chuvoso do que no seco. Foram encontrados 920 tardígrados distribuídos entre plataforma e talude continental da Bacia Potiguar. O total obtido na plataforma foi de 749 espécimes, o que representou 81% dos indivíduos (Fig. 4A), dos quais 389 (42%) foram coletados no período seco e 360 (39%) durante o período chuvoso (Fig. 4B). No talude continental foram encontrados 171 espécimes de tardígrados, o que representou 19% do total coletado (Fig. 4A), dos quais 31 espécimes (4%) foram obtidos durante o período seco e 140 (15%) no período chuvoso (Fig. 4B).

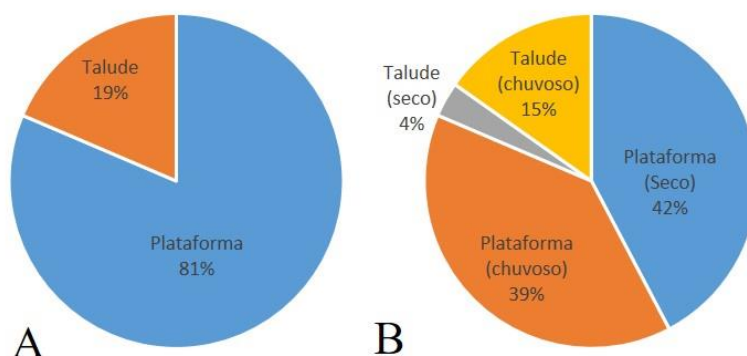


Figura 4. Gráficos com as abundâncias relativas para a comunidade de Tardigrada da Bacia Potiguar, Rio Grande do Norte - Brasil. **A)** Abundância relativa por área; **B)** Abundância relativa por Área/período.

Os resultados indicam decréscimo da abundância com o aumento da profundidade, assim como foi observada uma maior abundância média durante o período chuvoso para todas as isóbatas avaliadas nos dois períodos (10, 20, 150, 400, 1000 e 2500). Os resultados da PERMANOVA a partir dos dados de densidade total de Tardigrada confirmaram que há diferenças significativas para o Fator “Isóbata” e para o Fator “Período”, porém, não foi identificada diferença significativa para a interação entre os fatores (Tab. 2).

As maiores abundâncias médias de Tardigrada ocorreram na isóbata de 10 metros, durante o período chuvoso (10,72 ind/10 cm²), seguida pela isóbata de 5 metros, durante o período seco (7,78 ind/10 cm²), ambas na plataforma continental. No talude continental, as maiores abundâncias médias foram obtidas nas isóbatas de 150 e 400 metros (3,27 e 3,20 ind/10 cm² respectivamente), durante o período chuvoso (Fig. 5). Entretanto, durante o período seco abundância média na isóbata de 150 metros foi consideravelmente inferior (0,75 ind/10 cm²) e não foi encontrado nenhum espécime na isóbata de 400 metros (Fig. 5).

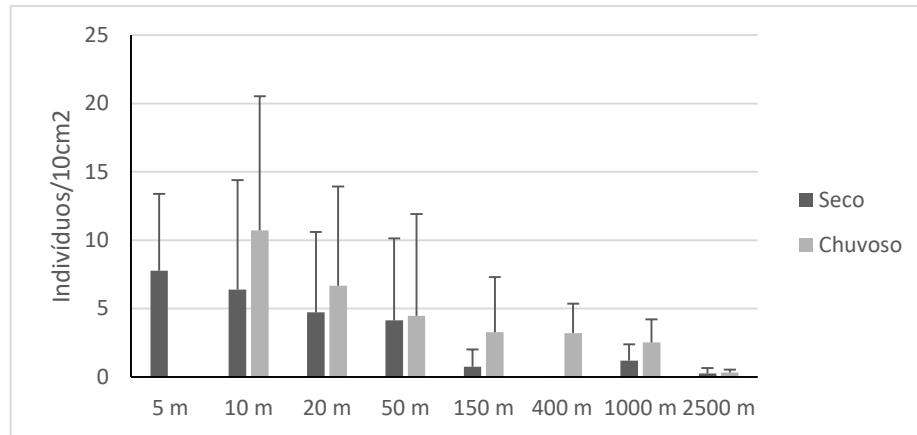


Figura 5. Densidade média de Tardigrada por 10 cm² para plataforma continental (5, 10, 20 e 50 metros) e Talude continental (150, 400, 1000 e 2500 metros) durante o período Seco e Chuvoso na Bacia Potiguar- Rio Grande do Norte Brasil. As linhas de variação representam intervalo de confiança ($\pm$ 95%).

Tabela 2. Resultados da análise da PERMANOVA para avaliar efeito dos fatores Isóbata (5, 10, 20, 50, 150, 400, 1000 e 2500 metros de profundidade) e Período (Seco X Chuvoso) sobre a densidade total de Tardigrada. (gl = Graus de liberdade; SQ= Soma de quadrados; QM= Quadrado médio). Os valores de F significativos ($p < 0.05$) destacados em negrito.

Fator	gl	SQ	QM	F	p	Permutações únicas
Isóbata	7	26,90	3,84	2,27	0,040	9947
Período	1	27,44	7,44	4,39	0,041	9820
Isóbata x Período	6	10,08	1,68	0,99	0,445	9951
Resíduo	63	106,72	1,69			
Total	77	147,38				

Os resultados do teste pareado indicam diferenças significativas para a densidade da comunidade de Tardigrada principalmente entre as isóbatas em áreas diferentes (Plataforma X Talude), porém também foram evidenciadas diferenças significativas entre as isóbatas dentro de cada área (Plataforma X Plataforma; Talude X Talude) (Tab. 3).

Tabela 3. Resultados do teste t para diferenças na estrutura da comunidade de tardígrados entre as isóbatas avaliadas. Valores significativos de t em negrito.

Isóbatas	t	Monte Carlo P-valor	Permutações únicas
5 m, 10 m	0.45084	0.665	996
5 m, 20 m	0.38578	0.696	990
5 m, 50 m	0.52744	0.6	995
5 m, 150 m	1.7327	0.118	986
5 m, 400 m	3.1301	0.005	959
5 m, 1000 m	1.4983	0.161	994
5 m, 2500 m	2.6182	0.018	964
10 m, 20 m	0.48776	0.618	994
10 m, 50 m	0.63006	0.54	996
10 m, 150 m	1.3508	0.182	997
10 m, 400 m	1.9165	0.071	998
10 m, 1000 m	1.0406	0.323	999
10 m, 2500 m	2.8345	0.018	997
20 m, 50 m	0.11823	0.901	997
20 m, 150 m	0.87801	0.381	997
20 m, 400 m	1.4216	0.158	994
20 m, 1000 m	0.50722	0.635	998
20 m, 2500 m	2.4064	0.018	996
50 m, 150 m	0.88081	0.396	998
50 m, 400 m	1.5701	0.129	994
50 m, 1000 m	0.44345	0.674	995
50 m, 2500 m	2.7967	0.014	997
150 m, 400 m	0.5597	0.581	999
150 m, 1000 m	0.58346	0.579	997
150 m, 2500 m	1.9589	0.07	997
400 m, 1000 m	1.4264	0.156	998
400 m, 2500 m	2.1251	0.06	994
1000 m, 2500 m	3.083	0.009	997

Composição, diversidade e estrutura da comunidade de Tardigrada

Na Bacia Potiguar foram identificadas 7 famílias de Tardigrada: Archechiniscidae Binda 1978, Batillipedidae Ramazzotti, 1962, Coronarctidae Renaud-Mornant, 1974, Halechiniscidae Thulin, 1928, Stygarctidae Schulz, 1951, Styraconyxidae Kristensen & Renaud-Mornant, 1983 e Tanarctidae Renaud-Mornant, 1980. Halechiniscidae foi a família com o maior número de gêneros identificados (8 gêneros), seguida por Styraconyxidae (4 gêneros). Outras famílias foram representadas por um único gênero, tais como: Archechiniscidae, Batillipedidae e Coronarctidae (Fig. 6A). Em ambas as áreas (plataforma e talude), Halechiniscidae foi a família mais frequente, representando 71% dos indivíduos coletados (651 espécimes), seguida por Styraconyxidae 13% (120 espécimes) e Batillipedidae com 8% (73 espécimes) (Fig. 6B).

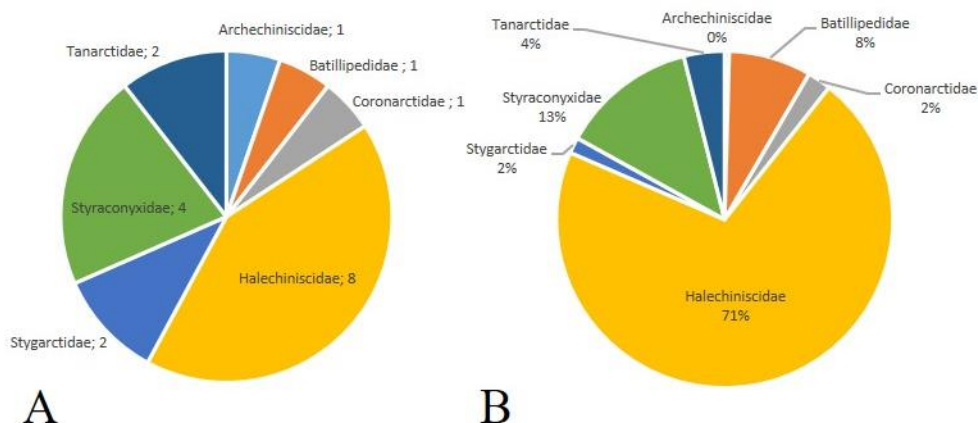


Figura 6. Gráficos com a distribuição das famílias de Tardigrada na Bacia Potiguar, Rio Grande do Norte - Brasil. **A)** Número de gêneros por família encontrados na Bacia Potiguar - Rio Grande do Norte, Brasil; **B)** Abundância relativa das famílias de Tardigrada encontradas na Bacia Potiguar - Rio Grande do Norte, Brasil.

Foram encontrados 19 gêneros de Tardigrada na Bacia Potiguar, dos quais 14 ocorreram na plataforma continental (*Actinarctus* sp., *Angursa* spp., *Batillipes* spp., *Dipodarctus* sp., *Florarctus* spp., gen. nov., sp. nov., *Halechiniscus* spp., *Mesostygarctus* sp., *Opydorscus* sp., *Orzeliscus* sp., *Parastygarctus* sp., *Raiarctus* spp., *Styraconyx* sp., *Tanarctus* spp.). Entre as ocorrências na plataforma continental, *Raiarctus* sp. foi encontrado apenas nas amostras do período seco, enquanto que *Mesostygarctus* sp., *Actinarctus* sp. e *Angursa* spp., foram encontrados exclusivamente durante o período chuvoso. No talude continental foram identificados 10 gêneros (*Angursa* sp., *Archechiniscus* sp., *Batillipes* spp., *Clavarctus* sp., *Coronarctus* spp., *Halechiniscus* spp., *Ligiarctus* sp., *Raiarctus* spp., *Tanarctus* spp. e *Tholoarctus* sp. Entre as ocorrências de Tardigrada no talude, *Archechiniscus* sp. e *Batillipes*

spp. apenas foram encontrados no período seco e *Raiarctus* sp., *Tanarctus* spp. e *Tholoarctus* sp. obtidos, exclusivamente, durante o período chuvoso.

O gênero mais abundante na plataforma continental foi *Florarctus* spp., que correspondeu a 44% da comunidade Tardigrada (332 indivíduos, 2,83 ind/10 cm²), seguido por *Opydorscus* sp., 11% da comunidade (80 indivíduos, 0,68 ind/10 cm²), *Batillipes* spp. com 9% da comunidade (71 indivíduos, 0,60 ind/10 cm²) e *Halechiniscus* spp. 8% (59 indivíduos, 0,50 ind/10 cm²). No talude continental *Clavarctus* sp. foi o gênero com maior abundância, representando 34% da comunidade (57 indivíduos, 0,47 ind/10 cm²). Seguido por *Halechiniscus* spp. 20% da comunidade (34 indivíduos, 0,28 ind/10 cm²) e *Coronarctus* spp. 12% da comunidade (21 indivíduos, 0,17 ind/10 cm²).

Alguns gêneros apresentaram ocorrências exclusivas por área, sendo eles: *Actinarctus* sp., *Dipodarctus* sp., *Florarctus* sp., gen. nov., sp. nov., *Opydorscus* sp., *Orzeliscus* sp., *Mesostygarctus* sp., *Parastygartus* sp. e *Styraconyx* sp., que ocorreram apenas na plataforma continental. Já os gêneros *Archechiniscus* sp., *Clavarctus* sp., *Coronarctus* spp., *Ligiarctus* sp. e *Tholoarctus* sp. foram exclusivos do talude (Fig. 7 e 8). *Batillipes* spp., foi o táxon que apresentou a mais ampla faixa de ocorrência, sendo coletado em ambas as áreas, entre as diferentes isóbatas, principalmente durante o período seco, onde foi encontrado na isóbata 5 (>50% dos espécimes encontrados aqui), 10, 20, 50 e 2500 metros de profundidade. Já no período chuvoso, *Halechiniscus* spp. foi o gênero com maior faixa de ocorrência, sendo a maior parte encontrada aos 50 metros (34%), mas também presente em 10, 20, 150, 400, 1000 e 2500 metros de profundidade (Fig. 7 e 8).

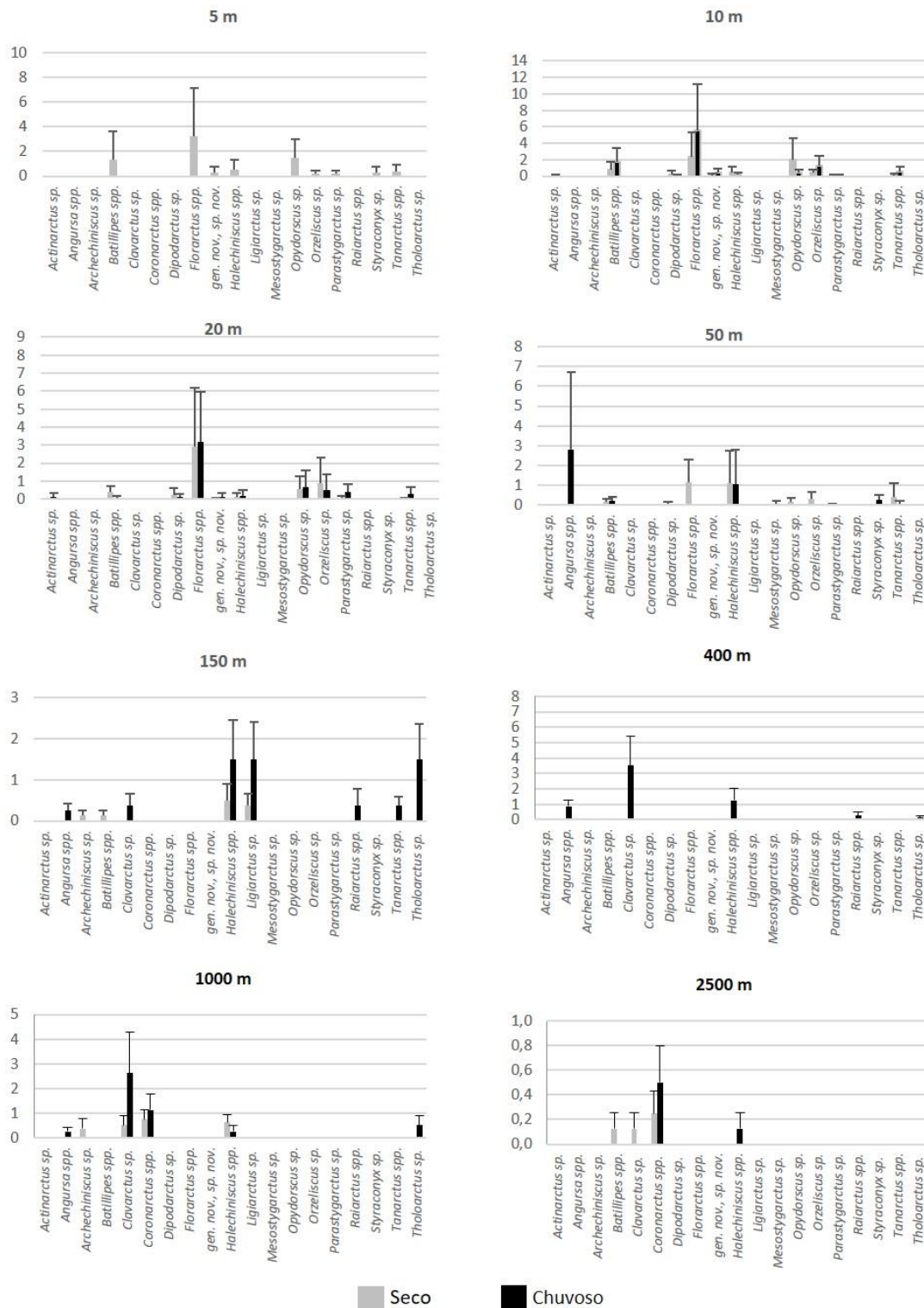


Figura 7. Abundância de Tardigrada por gênero nas isóbatas da plataforma (5, 10, 20 e 50 metros) e talude continental (150, 400, 1000 e 2500 metros) durante período seco (em cinza) e chuvoso (em preto) na Baía Potiguar- Rio Grande do Norte. As linhas de variação representam intervalo de confiança ($\pm 95\%$).

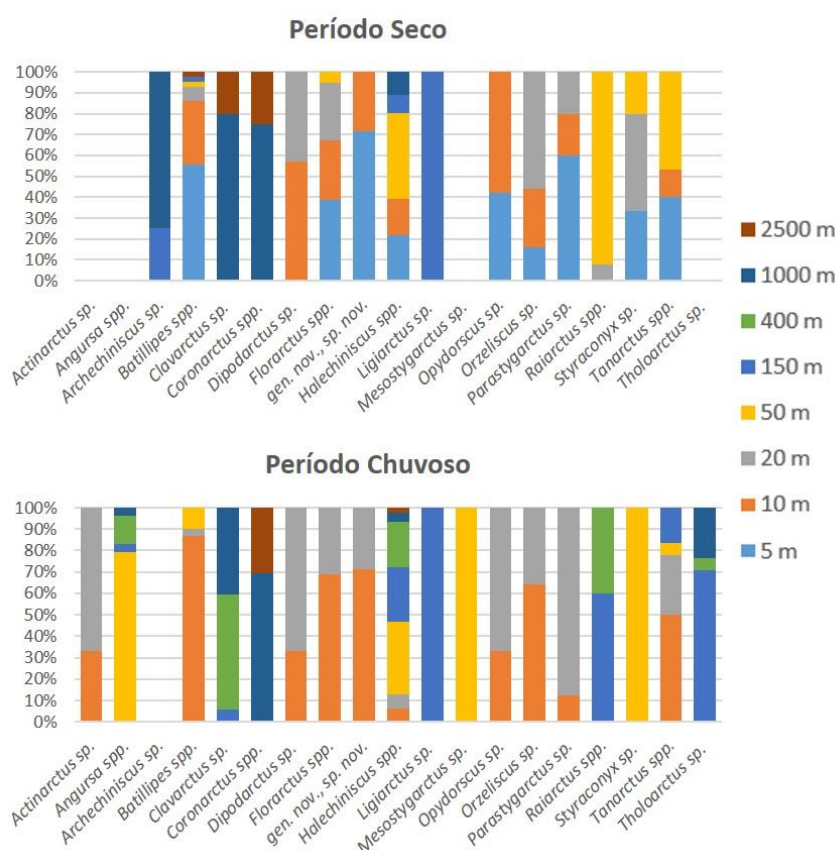


Figura 8. Abundância relativa dos gêneros de Tardigrada por isóbata na plataforma continental (5, 10, 20 e 50 metros) e talude continental (150, 400, 1000 e 2500 metros de profundidade), durante o período Seco e Chuvoso da Bacia Potiguar- Rio Grande do Norte, Brasil.

Houve pouca variação da Riqueza, Equitabilidade e Diversidade de Tardigrada entre os períodos seco e chuvoso da Bacia Potiguar (para informações em nível de espécie ver o Capítulo 1), sendo “Isóbata” o fator cuja interferência sobre a comunidade foi mais evidente. A maior riqueza taxonômica média foi de $S = 4,83$ (seco, 10 metros) e o menor valor observado foi $S = 0$ (seco, 400 metros) (Fig. 9). Os valores médios de equitabilidade foram maiores durante período chuvoso para praticamente todas as isóbatas avaliadas, exceto para 50 metros (plataforma) e 2500 metros (talude). A maior equitabilidade média foi observada na isóbata de 1000 metros, $J' = 1,08$ (chuvoso) e as menores nas isóbatas de 400 metros (seco) e 2500 metros (chuvoso) $J' = 0$. O índice de diversidade de Shannon variou de $H' = 1,8$ (chuvoso, 10 metros), para $H' = 0$ (seco, 400 metros; chuvoso, 2500 metros). Há uma tendência de redução de diversidade e riqueza a partir da plataforma para o talude continental. Porém não foi estatisticamente confirmada qualquer diferença entre os índices de diversidade e equitabilidade avaliados, e nem detectado efeito da interação entre os fatores para período e isóbata (PERMANOVA, $p > 0,05$).

Diferenças significativas ocorreram apenas para riqueza considerando o fator isóbata (Tabelas 4 e 5).

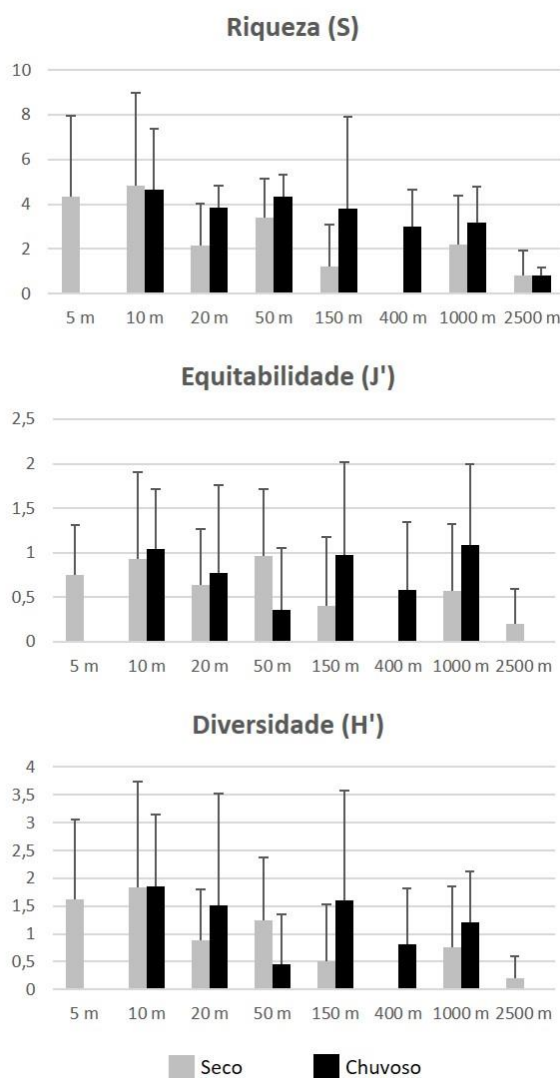


Figura 9. Valores médios da: Riqueza de táxons (S), Equitabilidade de Pielou (J') e Diversidade de Shannon calculada com logaritmo na base 2 (H') dos gêneros de Tardigrada da Plataforma e Talude continental da Bacia Potiguar - Rio Grande do Norte – Brasil, durante a estação seca e chuvosa. As linhas de variação representam o intervalo de confiança das três réplicas $\pm 95\%$.

Tabela 4. Resultados da análise da PERMANOVA para os dados Riqueza de Tardigrada da Bacia Potiguar para os fatores Isóbata (5, 10, 20, 50, 150, 400, 1000 e 2500 metros de profundidade) e Período (Seco X Chuvoso) (gl = Graus de liberdade; SQ= Soma de quadrados; QM= Quadrado médio). Os valores de F significativos ($p < 0.05$) destacados em negrito.

Fator	gl	SQ	QM	F	p
Isóbata	7	65,92	9,42	2,29	0,035
Período	1	8,38	8,38	2,04	0,162
Isóbata x Período	6	14,31	2,39	0,579	0,739
Resíduo	63	259,17	4,11		
Total	77	341,96			

Os resultados do teste pareado indicam diferenças significativas para a riqueza da comunidade de Tardigrada principalmente entre as isóbatas de áreas diferentes (Plataforma X Talude), porém também foi evidenciada uma diferença significativa entre as isóbatas dentro da área Talude (Tab. 4).

Tabela 5. Resultados do teste t para diferenças na Riqueza da comunidade de tardígrados entre as isóbatas avaliadas. Valores de t significativos em negrito.

Isóbatas	t	Monte Carlo P-valor	Permutações únicas
5 m, 10 m	0.19341	0.861	592
5 m, 20 m	0.75972	0.463	870
5 m, 50 m	0.78566	0.447	755
5 m, 150 m	1.4278	0.185	823
5 m, 400 m	2.599	0.035	797
5 m, 1000 m	1.3379	0.23	802
5 m, 2500 m	1.9926	0.072	771
10 m, 20 m	0.97305	0.344	998
10 m, 50 m	1.3894	0.189	995
10 m, 150 m	1.3663	0.2	997
10 m, 400 m	2.5202	0.022	990
10 m, 1000 m	1.5826	0.157	997
10 m, 2500 m	2.8329	0.008	984
20 m, 50 m	0.28916	0.751	998
20 m, 150 m	0.43183	0.688	998

20 m, 400 m	1.5061	0.161	998
20 m, 1000 m	0.51281	0.613	993
20 m, 2500 m	1.8554	0.077	989
50 m, 150 m	0.25685	0.789	993
50 m, 400 m	2.0628	0.054	805
50 m, 1000 m	0.35082	0.721	669
50 m, 2500 m	2.6264	0.02	917
150 m, 400 m	1.0961	0.292	995
150 m, 1000 m	2.08E-08	1	972
150 m, 2500 m	1.4914	0.172	980
400 m, 1000 m	1.5689	0.141	805
400 m, 2500 m	0.70711	0.492	820
1000 m, 2500 m	2.117	0.049	914

O diagrama de dispersão (Fig. 10), indica que há forte correlação entre aumento da profundidade e redução na abundância de Tardigrada. Tanto para o período Seco ($R^2 = 0,79$), como no período chuvoso ($R^2 = 0,75$), a reta ajustada evidencia o comportamento de declínio exponencial da densidade com o aumento da profundidade.

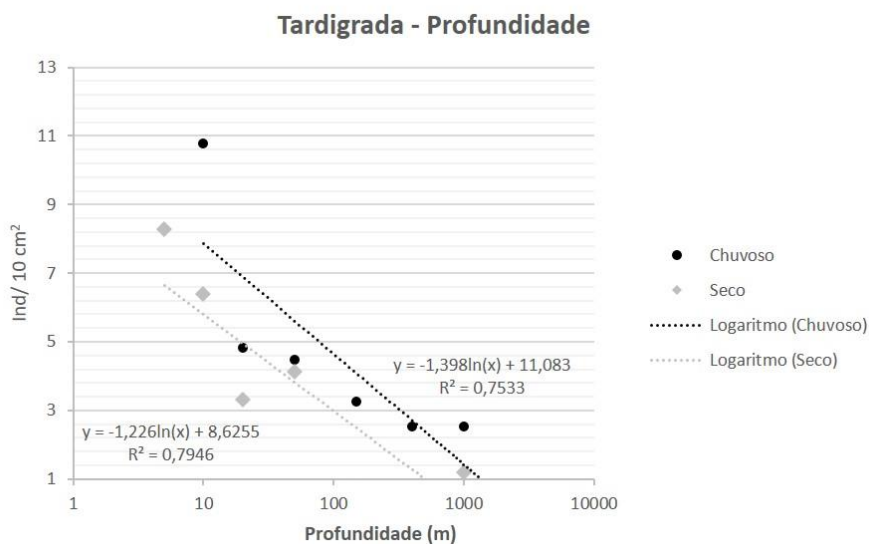


Figura 10. Relação entre a abundância de Tardigrada e a profundidade. Amostras do período chuvoso destacadas como círculo preto; Amostras do período chuvoso como diamantes cinza. A equação de regressão das retas plotadas próximas ao período correspondente (seco e chuvoso). Retas de regressão ajustadas em escala logarítmica (logaritmo natural) destacadas com pontilhados preto (período chuvoso) e cinza (período seco). Coeficiente de determinação representado por: R^2 .

A análise de MDS indicou diferenças na estrutura da comunidade de Tardigrada entre as isóbatas (Fig. 11), bem como entre períodos (Fig. 12) e áreas (Fig. 13), o padrão ilustrado foi confirmado pela análise da PERMANOVA (Tabelas 6 e 7). O estresse da ordenação multidimensional foi de 0,13 (para todos os fatores), portanto, os gráficos gerados esboçam de forma confiável a estrutura da comunidade de Tardigrada e as relações desta com os fatores utilizados.

Tabela 6. Resultados da análise da PERMANOVA sobre a estrutura da Comunidade de Tardigrada da Bacia Potiguar para os fatores Isóbata (5, 10, 20, 50, 150, 400, 1000 e 2500 metros de profundidade) e Período (Seco X Chuvoso) (gl = Graus de liberdade; SQ= Soma de quadrados; QM= Quadrado médio). Os valores de F significativos ($p < 0.05$) destacados em negrito.

Fator	gl	SQ	QM	F	p	Permutações únicas
Isóbata	7	40325	5761	3,286	<0,01	9878
Período	1	4525	4525	2,581	0,026	9942
Isóbata x Período	6	13105	2184	1,246	0,174	9903
Resíduo	63	110440	1753			
Total	77	168030				

Os resultados do teste pareado indicam diferenças significativas para a estrutura da comunidade de Tardigrada principalmente entre as isóbatas de áreas diferentes (Plataforma X Talude), porém também foram evidenciadas diversas diferenças significativas entre as isóbatas dentro da área de talude (Tab. 7).

Tabela 7. Resultados do teste t para diferenças na estrutura da comunidade de tardígrados entre as isóbatas avaliadas. Valores de t significativos em negrito.

Isóbatas	t	Monte Carlo P-valor	Permutações únicas
5 m, 10 m	0.37207	0.9554	9851
5 m, 20 m	0.71663	0.6905	9896
5 m, 50 m	1.0556	0.3458	9920
5 m, 150 m	1.3332	0.1556	9345
5 m, 400 m	2.1659	0.0142	7089
5 m, 1000 m	1.601	0.0474	9721
5 m, 2500 m	2.0365	0.0173	8874
10 m, 20 m	0.83232	0.563	9933
10 m, 50 m	1.5965	0.0431	9941
10 m, 150 m	1.8522	0.0167	9948
10 m, 400 m	2.5001	0.0015	9942
10 m, 1000 m	2.4832	0.0005	9946
10 m, 2500 m	2.6594	0.0009	9955
20 m, 50 m	1.2669	0.1772	9940
20 m, 150 m	1.5934	0.0475	9947
20 m, 400 m	2.0625	0.0091	9940
20 m, 1000 m	2.2485	0.0015	9934
20 m, 2500 m	2.2051	0.0081	9949
50 m, 150 m	1.3382	0.1277	9949
50 m, 400 m	1.9444	0.0092	9925
50 m, 1000 m	2.0581	0.0028	9947
50 m, 2500 m	2.2823	0.0015	9944
150 m, 400 m	1.1199	0.2904	9923
150 m, 1000 m	1.4951	0.0795	9948
150 m, 2500 m	1.824	0.0259	9954
400 m, 1000 m	1.6933	0.0447	9950
400 m, 2500 m	2.2834	0.003	9935
1000 m, 2500 m	1.8004	0.0402	9941

Foi verificado um gradiente plataforma-talude entre as amostras. É possível identificar na representação gráfica a concentração das amostras oriundas da plataforma a direita, e as do talude a esquerda, estando as amostras limítrofes de cada área (50 metros para plataforma e 150 metros para o talude) relativamente próximas ao centro (Fig. 11). O efeito da sazonalidade, embora confirmado pela PERMANOVA (Tabela 6), é menos evidente, com algumas sobreposições entre amostras do período seco e do chuvoso (Fig. 12).

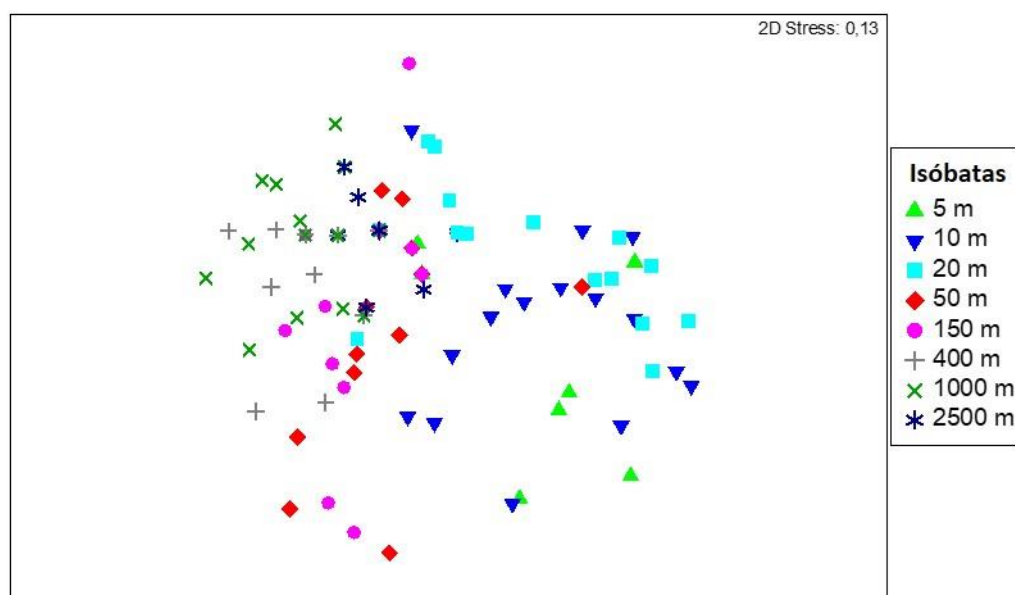


Figura 11. Análise de Ordenação Multidimensional (MDS), considerando as isóbatas (10, 20, 50, 150, 400 1000 metros e 2500 metros). Índice de Bray-Curtis. Fator: Isóbata.

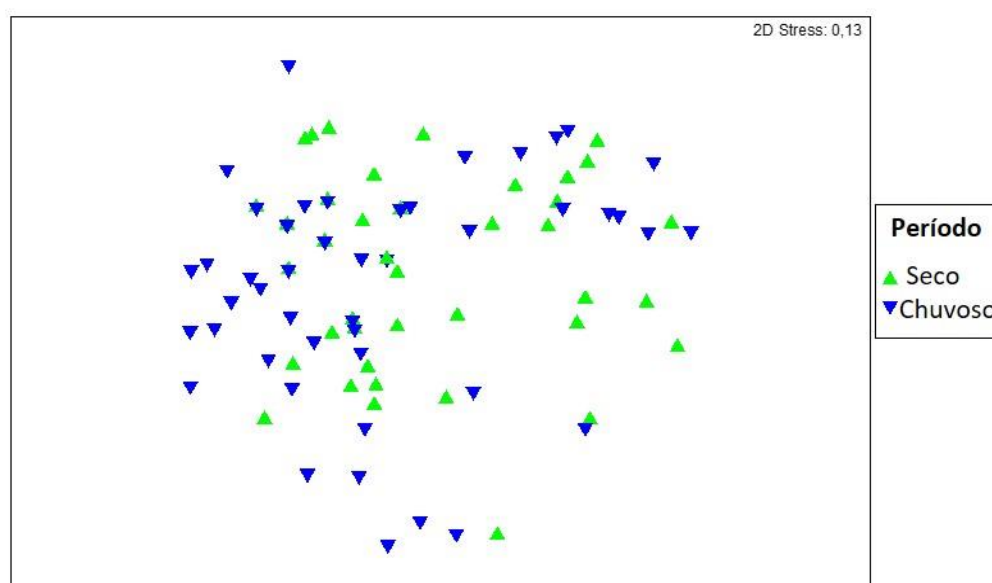


Figura 12. Análise de Ordenação Multidimensional (MDS), considerando as áreas (Plataforma X Talude). Índice de Bray-Curtis. Fator: Período.

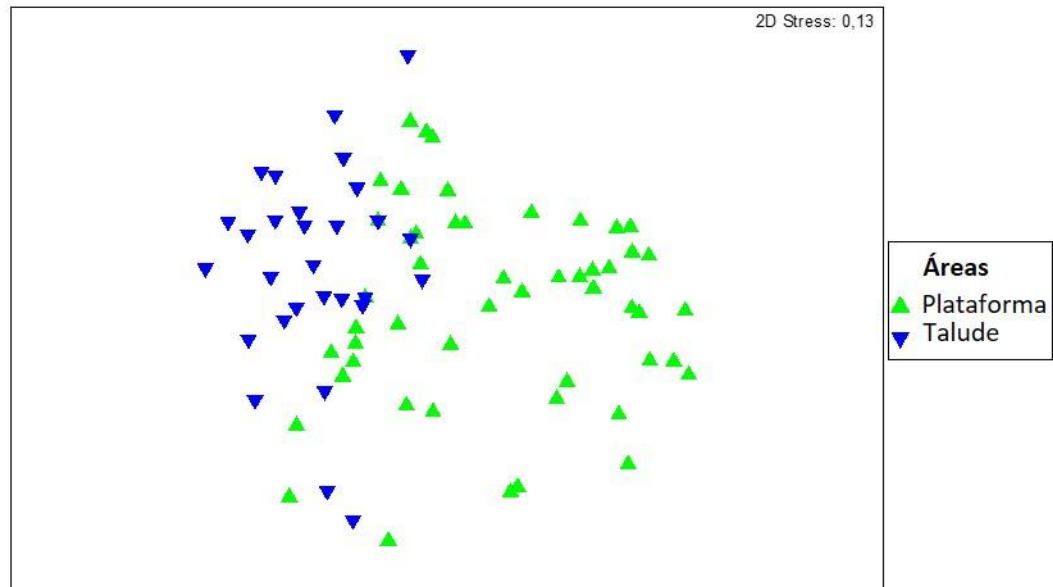


Figura 13. Análise de Ordenação Multidimensional (MDS), considerando as áreas (Plataforma X Talude). Índice de Bray-Curtis. Fator: Área.

A análise RDA explicou aproximadamente 70% da variação observada para comunidade de Tardigrada (Fig. 14). Os três vetores que indicaram a maior parte desta variação foram: carbonato de cálcio, silte e areia média.

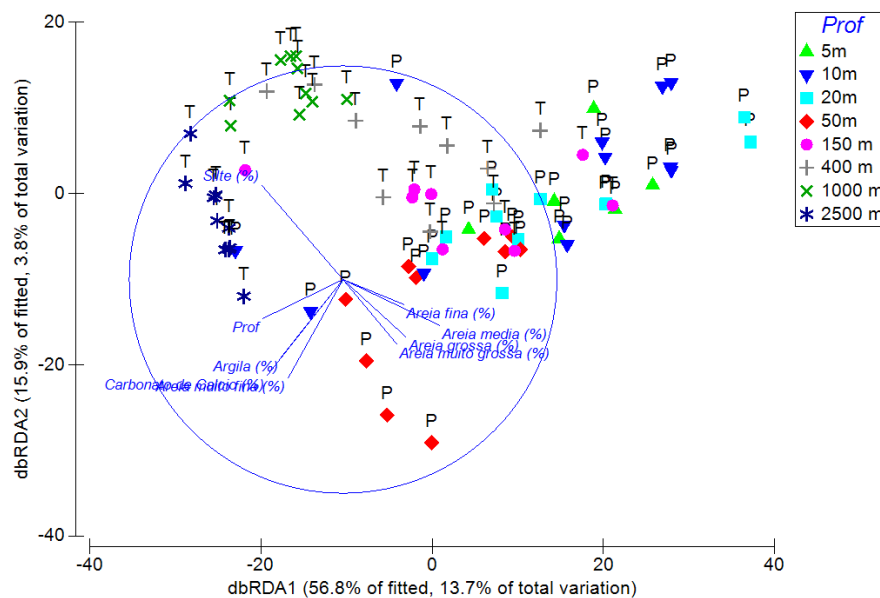


Figura 14. Análise de redundância (RDA) feita a partir de um modelo de matriz de distância baseado nos dados de abundância dos táxons de Tardigrada e nas variáveis ambientais. As variáveis são representadas por diferentes vetores, nos quais o tamanho e a direção indicam sua relação com a ordenação representativa da estrutura da comunidade em questão (Profundidade, carbonato de cálcio, areia muito grossa, areia grossa, areia média, areia fina, areia muito fina, silte e argila).

A comunidade de Tardigrada que ocorreu nas isóbatas de 1000 e 2500 metros de profundidade, sugere associação com percentual de silte, assim como os vetores identificados por areia grossa e média se associam as amostras de 50 metros de profundidade da plataforma continental. A proporção de carbonato de cálcio esteve associada principalmente a comunidade da isóbata de 400 metros e com aquela da plataforma rasa (20 metros ou inferior).

DISCUSSÃO

Poucos estudos têm investigado a ecologia dos tardígrados no infralitoral e a maior parte destes foram feitos em águas rasas no Mar Mediterrâneo (D'ADDABBO GALLO *et al.*, 1987, 1999; GRIMALDI DE ZIO *et al.*, 1983; VILLORA MORENO & GRIMALDI DE ZIO 1996). Os dados são ainda mais escassos para zonas profundas, onde apenas dois trabalhos trouxeram uma abordagem quantitativa, com algum suporte estatístico, para a distribuição do filo (ROMANO *et al.*, 2011; HANSEN, JØRGENSEN & KRISTENSEN, 2001). A literatura indica que as maiores diversidades de Tardigrada são encontradas no infralitoral (DE ZIO GRIMALDI & D'ADDABBO GALLO, 2001), associados a sedimentos carbonáticos (HANSEN, JØRGENSEN & KRISTENSEN, 2001; D'ADDABBO *et al.*, 2007), organogênicos (D'ADDABBO *et al.*, 2007) e em areia média ou grossa (D'ADDABBO *et al.*, 2007; GALLO *et al.*, 2007). A plataforma continental da Bacia Potiguar dispõe de todos atributos citados acima correlacionados a essa maior diversidade.

O talude continental externo (1000-2500 metros) foi dominado por sedimentos lamosos, já a porção próxima à plataforma (150-400 metros) apresentou valores expressivos de areia grossa, média e fina. As características sedimentares refletiram sobre a comunidade de Tardigrada, onde gêneros com ocorrência comum em areias mais grossas como *Halechiniscus* spp. dominaram os 150 metros, *Clavarctus* sp. ocorrendo principalmente a partir do ambiente de transição para a condição lamosa (400 metros) e *Coronarctus* spp., gênero de corpo vermiforme, típico de zonas profundas, ocorrendo aos 2500 metros, onde praticamente 100% fração sedimentar foi composta por lama. Alguns autores têm considerado a profundidade como fator secundário na distribuição de Tardigrada, sendo preponderante apenas quando determina o tipo de sedimento (GRIMALDI DE ZIO & D'ADDABBO GALLO, 2001; HANSEN, JØRGENSEN & KRISTENSEN, 2001), por exemplo, comunidades típicas de zonas rasas foram encontradas em jazidas carbonáticas em zonas profundas do mar do Norte (100-260 metros de profundidade) (HANSEN, JØRGENSEN & KRISTENSEN 2001), ou como ocorrência de *Trogloarctus trionyches* Villora-Moreno, 1996 que foi descrito em ambiente lamoso de cavernas em águas rasas (15 metros) e é incluído em uma família (Coronarctidae), cujas ocorrências, até então, estavam restritas a zonas profundas (VILLORA-MORENO, 1996). Porém, vale ressaltar que várias características do ambiente de cavernas lhes aproxima as zonas profundas devido a constituição do sedimento (frequentemente lamoso), pouca luminosidade e a baixa quantidade de matéria orgânica lábil (JANSSEN *et al.*, 2013).

Os tardígrados habitam o ambiente intersticial, mas também podem ser encontrados sobre os sedimentos, algas e outros substratos (GRIMALDI DE ZIO *et al.*, 1983). A família Batillipedidae é comumente encontrada na região entremarés e em menor frequência no infralitoral (SANTOS *et al.*, 2017; GRIMALDI DE ZIO & D'ADDABBO GALLO, 2001). Para a Bacia Potiguar a família foi encontrada na plataforma e talude continental, com destaque para as ocorrências na isóbata de 150 metros (talude), que embora seja um registro incomum, já foi relatada em condição similar no Atlântico Norte (HANSEN, JØRGENSEN & KRISTENSEN, 2001) e pela primeira vez com registro aos 2500 metros profundidade.

Halechiniscidae foi o grupo mais importante na Bacia Potiguar, incluindo aqui o gênero *Florarctus* spp., que representou mais de 40% da comunidade na plataforma continental. Esta família costuma ser a mais representativa do infralitoral (GRIMALDI DE ZIO & D'ADDABBO GALLO, 2001) e possui adaptações à vida epibêntica e mesopsâmica. O gênero *Florarctus* em específico é caracterizado pela presença de prolongamentos cuticulares (ala) que percorrem praticamente toda a lateral do corpo (FONTOURA *et al.*, 2017) e presume-se que esta estrutura possa facilitar o deslocamento na coluna d'água e favorecer a dispersão nestes ambientes (KRISTENSEN, 1984).

Encontrou-se diferenças significativas nas abundâncias de Tardigrada com relação aos períodos avaliados, com maior número de indivíduos no período chuvoso em todas as isóbatas. Estudos avaliando a distribuição espaço-temporal dos tardígrados têm abordado principalmente a região entremarés (GRIMALDI DE ZIO & D'ADDABBO GALLO, 2001; POLLOCK, 1970). Devido à escassez de informações, parte das comparações aqui descritas são fundamentadas em resultados obtidos nestes ambientes. Da Rocha e colaboradores (2000, 2004) avaliando espécimes da região entremarés da ilha de Itamaracá (Pernambuco, Brasil) encontraram menores valores de abundância de *Batillipes pennaki* Marcus, 1946 durante o período chuvoso. Posteriormente, para a mesma área, em estudo com *Stygarcus bradypus* Schulz, 1951 não foi detectada diferença na densidade condicionada pela sazonalidade.

Em tardígrados marinhos a reprodução pode ocorrer durante todo o ano (POLLOCK, 1971; GRIMALDI DE ZIO *et al.*, 1983), mas não são incomuns os relatos de elevações populacionais abruptas. Para os tardígrados da Bacia Potiguar foi frequente encontrar grande variação nas abundâncias entre as amostras, principalmente no talude onde parte considerável das réplicas não continham indivíduos. Os amplos intervalos de confiança observados indicam um padrão de distribuição em manchas, o que é comum para os tardígrados e para meiofauna em geral (FINDLAY, 1981; TILBERT *et al.*, 2019). Renaud-Debyser (1956) descreve a

ausência de indivíduos em uma coleta, seguida pelo registro de 700 espécimes no espaço de tempo de 21 dias. No Mar Mediterrâneo um aumento populacional de aproximadamente 8 vezes foi referido ocorrendo em apenas 3 dias de diferença entre coletas (GRIMALDI DE ZIO, 1966). Esses valores podem refletir o comportamento de agregação reprodutiva (POLLOCK, 1970), migrações verticais no sedimento (especialmente frequente na zona entremarés) (MARTINEZ, 1975) ou até migrações pela coluna d'água influenciadas pelo ciclo das marés (VERÇOSA *et al.*, 2009). Portanto, os dados são pouco elucidativos em responder se essas oscilações decorrem de algum efeito oportunista com incremento populacional decorrente de condições favoráveis, ou se apenas trata-se de um fenômeno ocasional, efeito de uma amostragem na “*hora certa, no lugar certo*”.

Embora a Bacia Potiguar esteja em uma área oligotrófica (ANDRADE *et al.*, 2007; LEITÃO *et al.*, 2019), é provável que as comunidades bentônicas sofram a influência da sazonalidade, por intermédio da interação da zona eufótica com o bentos via deposição da matéria orgânica (detritos, fitoplânctons e zooplâncton). Esta interação também é esperada em zonas profundas e seus efeitos já foram descritos para organismos da meiofauna (*ver*: SOLTVEDEL 1997; GOODAY & TURLEY 1990). A zona costeira comunica o alto mar com o continente, sendo, portanto, uma área transicional exposta tanto à influência humana quanto aos fenômenos oceanográficos típicos do mar aberto (WALSH, 1976). O aporte orgânico costeiro pode ser originado a partir de descargas fluviais, esgotamento sanitário, detritos vegetais, pelotas fecais dentre outras (WITTE *et al.*, 2003; GOODAY, 2002). A chegada desses detritos pode favorecer o desenvolvimento de microalgas, gerando blooms locais. As diatomáceas, por exemplo, possuem alta taxa de afundamento e após grandes proliferações podem alterar as condições do ambiente sedimentar (GOODAY & TURLEY, 1990). Os dados de Leitão e colaboradores (2019) indicaram maior abundância zooplânctônica durante o período chuvoso na Bacia Potiguar. Porém a chegada deste material nos sedimentos não é imediata (AZAM *et al.*, 1983; GOODAY & TURLEY, 1990). Em alto mar os detritos e organismos estarão sujeitos a um longo percurso até sua possível deposição no leito oceânico, expostos a degradação e remineralização fazendo com que apenas uma parte deste material atinja o sedimento (AZAM *et al.*, 1983). Outro fator importante ao acesso aos nutrientes pela meiofauna é velocidade com que estas partículas atravessam a zona fótica e acessam os fundos oceânicos. Filbee-Dexter & Wernberg (2018) encontraram velocidades distintas de deposição para diferentes tipos e tamanhos de detritos orgânicos (algas e fezes de ouriço) no ambiente marinho, com velocidade mínima de 0,002 m/s (partículas pequenas) alcançando até 0,5 m/s (algas

inteiras), portanto, desconsiderando particularidades das dinâmicas oceânicas (correntes, ventos, temperatura, densidade da água, por exemplo) na Bacia Potiguar, pode-se estimar uma variação de tempo de afundamento entre poucas horas até ~15 dias para que as partículas orgânicas na coluna d'água alcancem os fundos do talude em profundidades de 2500 metros.

O mar profundo costuma ser um ambiente com pouco alimento (THIEL, 1979; GOODAY, 1990). Os resultados indicaram as diferenças sazonais na abundância de Tardigrada. Portanto, é possível que a matéria orgânica, cujo input ocorre durante período chuvoso, atinja o ambiente bentônico após alguns dias. No talude, as oscilações populacionais para Tardigrada podem estar correlacionadas as interações predador/presa, onde alguns grupos podem ser favorecidos em determinado período e influenciar negativamente a comunidade de Tardigrada durante o período seco. Porém as informações neste aspecto serão apenas especulativas pois dada a baixa abundância de Tardigrada no talude, bem como, a falta de dados a respeito da macro e megafauna neste ambiente dificultam a interpretação dos resultados.

Os resultados do RDA (ver: Figura 14) indicaram maior influência das frações granulométricas areia média e grossa (20-50 metros) em relação a comunidade de Tardigrada. O gênero mais abundante da plataforma (*Florarctus*), tem como característica a presença de bactérias simbióticas que podem fornecer elementos nutricionais suplementares para estes tardígrados (KRISTENSEN, 1984). O gênero tem sido relatado com maior frequência em zonas oligotróficas, e em ambiente sedimentar organogênico (principalmente coralino) como ocorre nas Maldivas e no Mediterrâneo (KRISTENSEN, 1984; GRIMALDI DE ZIO & D'ADDABBO GALLO, 2001). Portanto, na Bacia Potiguar, cujas chuvas concentram-se principalmente em dois meses (março e abril), seguidas por estiagem de aproximadamente 6 meses (DINIZ & PEREIRA, 2015), a disponibilidade de alimento pode oscilar consideravelmente e favorecer táxons adaptados à escassez de nutrientes.

A Bacia Potiguar se mostrou um ambiente bastante heterogêneo, com ampla variedade de fácies sedimentares, com regime hídrico mal distribuído ao longo ano. Os resultados para comunidade de Tardigrada, indicam alta diversidade e baixa abundância com táxons adaptados a um ambiente oligotrófico. Os resultados das maiores abundâncias do filo durante o período chuvoso para todas as isóbatas avaliadas parecem refletir de fato uma tendência para a comunidade nesta região, porém, os resultados são menos claros quanto aos efeitos das interações entre aporte orgânico oriundo do período chuvoso e aumento populacional. Os resultados aqui descritos trazem à tona uma série de lacunas a respeito da compreensão da ecologia dos tardígrados. Informações fundamentais e já bem exploradas para outros grupos da

meiofauna como Copepoda e Nematoda são praticamente desconhecidas para quase a totalidade das espécies de tardígrados marinhos. Estudos com dinâmica de populações de espécies do infralitoral, experimentos laboratoriais de reprodução e alimentação podem contribuir fortemente ao entendimento da distribuição e biologia de um grupo praticamente onipresente, desde a praia até as zonas abissais nos ambientes marinhos de todo mundo.

REFERÊNCIAS

- ALVES, S.P. (2012) O circuito espacial da produção petrolífera no Rio Grande do Norte. **Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio Grande do Norte.**
- ALMEIDA, N.M. (2014) Caracterização e análise do talude continental adjacente à bacia potiguar, NE Brasil. , 96. **Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio Grande do Norte.**
- ALMEIDA, N.M., VITAL, H. & EICHLER, P.P.B. (2017) Aspectos sedimentológicos do talude continental setentrional do Rio Grande do Norte, NE do Brasil. *Pesquisas em Geociências* 44, 537–554.
- ANDRADE, L., GONZALEZ, A. M., REZENDE, C. E., SUZUKI, M., VALENTIN, J. L., & PARANHOS, R. (2007). Distribution of HNA and LNA bacterial groups in the Southwest Atlantic Ocean. **Brazilian Journal of Microbiology**, 38(2), 330-336.
- ASSUNÇÃO, C.M.L. **Tardigrada**. (1999) In: Joly, C.A. & Bicudo, C.E.M. Biodiversidade do Estado de São Paulo. São Paulo: Fapesp, p. 186-189.
- ASSUNÇÃO, C.M.L. (2002) Análise filogenética em Macrocephala (Tardigrada, Archaeotardigrada). **Tese (Doutorado em Zoologia). Universidade Estadual de São Paulo, São Paulo, 80 p.**
- AMADO-FILHO, G.M., MOURA, R.L., BASTOS, A.C., SALGADO, L.T., SUMIDA, P.Y., GUTH, A.Z., FRANCINI-FILHO, R.B., PEREIRA-FILHO, G.H., ABRANTES, D.P., BRASILEIRO, P.S., BAHIA, R.G., LEAL, R.N., KAUFMAN, L., KLEYPAS, J.A., FARINA, M. & THOMPSON, F.L. (2012) Rhodolith beds are major CaCO₃ BIO-factories in the tropical south West Atlantic. **PLoS ONE** 7, 5–10.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035171>
- AZAM, F., FENCHEL, T., FIELD, J. G., GRAY, J. S., MEYER-REIL, L. A., & THINGSTAD, F. (1983). The ecological role of water-column microbes in the sea. **Marine ecology progress series**, 257-263.
- BLAXTER, M.; ELSWORTH, B; DAUB, J. (2004) DNA taxonomy of a neglected animal phylum: an unexpected diversity of tardigrades. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences** (Suppl.) 271: 189 – 19
- BUSSAU, C. (1992) New deep-sea Tardigrada (Arthrotardigrada, Halechiniscidae) from manganese nodule area of the eastern South Pacific. **Zoologica Scripta** 21: 79 – 91
- COBB, N.A. (1917) Notes on Nemas. *Contributions to a Science of Nematology* 5, 117–128.
- COCENTINO, A. DE L.M., FUJII, M.T., REIS, T.N. DE V., GUIMARÃES-BARROS, N.C., ROCHA, M. DE F. & NEUMANN-LEITÃO, S. (2011) Diversity and distribution Patterns of the infralittoral green macroalgae from Potiguar basin, Rio Grande do Norte, Northeastern Brazil. **Acta Botanica Brasilica** 24, 986–996. <https://doi.org/10.1590/s0102-33062010000400014>
- CLARKE, R. & WARWICK, R.M. (1994) **Changes in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation**. Plymouth. NERC. 187p.
- CORRÊA, D. C. (1987) Tardigrada. In: Manual de Técnicas para preparações zoológicas. Campinas: **Sociedade Brasileira de Zoologia**. v. 18. 5p.
- D'ADDABBO GALLO, M., MORONE DE LUCIA, R. M. & GRIMALDI DE ZIO, S. (1987): **Heterotardigrada of the Amendolara Shoal, High Ionian Sea**. Pp. 103–110 in:

- BERTOLANI, R. (ed.). Biology of Tardigrades – Selected Symposia and Monographs U.Z.I., Mucchi, Modena **1**.
- D'ADDABBO GALLO, M., GRIMALDI DE ZIO, S. MORONE DE LUCIA, R. M., PIETANZA, R. & D'ADDABBO, R. (1999) Diversity and dynamics of an interstitial Tardigrada population in the Meloria Shoals, Ligurian Sea, with a redescription of *Batillipes similis* (Heterotardigrada, Batillipedidae). **Italian Journal of Zoology**. 66: 51–61
- D'ADDABBO GALLO, M., LEONARDIS, C. DE, SANDULLI, R. & GRIMALDI DE ZIO, S., (2007) Further studies on the marine Tardigrada fauna from Sardinia (Italy). Proceedings of the Tenth International Symposium on Tardigrada **Journal of Limnology**., 66 (Suppl. 1): 56 – 59
- DANOVARO, R., A. DELL'ANNO, & M. FABIANO. (2001) "Bioavailability of organic matter in the sediments of the Porcupine Abyssal Plain, northeastern Atlantic." **Marine Ecology Progress Series** 220: 25-32.
- DEGMA, P., BERTOLANI, R., & GUIDETTI, R. (2010). Actual checklist of Tardigrada species (2009-2010 , Ver . 15 : 09-11-2010). *Notes*, 09–11.
- DEGMA, P., BERTOLANI, R., & GUIDETTI, R. (2019). Actual checklist of Tardigrada species (2009-2019, Ver. 35: 31-07-2019) . Disponível em: <https://iris.unimore.it/retrieve/handle/11380/1178608/226739/Actual%20checklist%20of%20Tardigrada%2035th%20Edition.pdf>
- DINIZ, M.T.M. & PEREIRA, V.H.C. (2015) Climatologia do estado do Rio Grande do Norte, Brasil: Sistemas atmosféricos atuantes e mapeamento de tipos de clima. **Boletim Goiano de Geografia** 35, 488–506.
- DA ROCHA, C.M.C., FONSÊCA-GENEVOIS, V., VICTOR-CASTRO, F. J (2000) Distribuição espaço-temporal de *Batillipes pennaki* Marcus, 1946 (Tardigrada, Heterotardigrada) na margem sul da ilha de Itamaracá (Pernambuco – Brasil). **Tropical Oceanography**, 28: 35-46.
- DA ROCHA, C.M.C., FONSÊCA-GENEVOIS, V., VICTOR-CASTRO, F.J., BEZERRA, T.N.C., VENEKEY, V., BOTELHO, A. P. (2004) Environmental interactions of *Batillipes pennaki* (Tardigrada, Heterotardigrada) in a tropical sandy beach (Itamaracá, Pernambuco, Brazil). **Meiofauna Marina**, 13: 79-86.
- DA ROCHA, C.M., DA, SANTOS, E.C., DOS, JUNIOR, E.. G., SILVA, L.G.. & BARBOSA, D.F. (2013) New records of marine tardigrades from Brazil. **Journal of Limnology** 72, 102–107. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2013.s1.e12>
- DEGMA, P. & GUIDETTI R. Tardigrade Taxa. **In Water Bears: The Biology of Tardigrades**. R.O. Schill Ed.; Zoological Monographs 2, Springer Nature Switzerland AG: Cham, Switzerland, Chapter 15. 2018; pp. 371–409. https://doi.org/10.1007/978-3-319-y95702-9_215
- DINIZ, M.T.M. & PEREIRA, V.H.C. (2015) Climatologia do estado do Rio Grande do Norte, Brasil: Sistemas atmosféricos atuantes e mapeamento de tipos de clima. **Boletim Goiano de Geografia** 35, 488–506.
- FAURBY, S; JORGENSEN, A; KRITENSEN, R.M.; FUNCH, P. (2012) Distribution and speciation in marine intertidal tardigrades: testing the roles of climatic and geographical isolation. **Journal of Biogeography**. 39: 1596-1607.
- FILBEE-DEXTER, K., WERNBERG, T., NORDERHAUG, K. M., RAMIREZ-LLODRA,

- E., & PEDERSEN, M. F. (2018). Movement of pulsed resource subsidies from kelp forests to deep fjords. **Oecologia**, 187(1), 291-304.
- FINDLAY S.E.G (1981) Small-scale spatial distribution of meiofauna on a mud and sandflat. **Estuarine, Coastal and Shelf Science** 12:471–484
- FONTOURA, P., BARTELS, P. J., JØRGENSEN, A., KRISTENSEN, R. M., HANSEN, J. G. (2017) A dichotomous key to the genera of the Marine Heterotardigrades (Tardigrada). **Zootaxa**, 4294, 1–45. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4294.1.1>
- FOSTER, M.S. 2001. Rhodoliths: between rocks and soft places. **Journal of Phycology**. 37: 659-667.
- GALLO, M., D'ADDABBO, M., DE LEONARDIS, C., SANDULLI, R. & DE ZIO GRIMALDI, S., 2007. The diversity of Indian Ocean Heterotardigrada. Proceedings of the Tenth International Symposium on Tardigrada. **Journal of Limnology**., 66 (Suppl. 1): 60 – 64
- GIERE, O. (2009) **Meiobenthology: The Microscopic Motile Fauna of Aquatic Sediments Meiobenthology**. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, 1–527 pp. Disponível em: <http://link.springer.com/10.1007/978-3-540-68661-3>
- GOMES-JÚNIOR, E., SANTOS, É., DA ROCHA, C.M.C., SANTOS, P.J.P. & FONTOURA, P. (2018) A new species of *Ligiartus* (Tardigrada, Arthrotardigrada) from the Brazilian continental shelf, Southwestern Atlantic Ocean. **Marine Biodiversity** 48, 5–12. <https://doi.org/10.1007/s12526-017-0709-0>
- GOMES-JÚNIOR, E., SANTOS, É., DA ROCHA, C., SANTOS, P. J. P., & FONTOURA, P. (2020). The Deep-sea Genus *Coronarctus* (Tardigrada, Arthrotardigrada) in Brazil, South-Western Atlantic Ocean, with the Description of Three New Species. **Diversity**, 12(2), 63.
- GOMES, M.P; VITAL, H. (2010) Revisão da compartimentação geomorfológica da Plataforma Continental Norte do Rio Grande do Norte, Brasil. **Revista Brasileira de Geociências** 40, 321–329.
- GOODAY, ANDREW J., & CAROL M. TURLEY (1990) "Responses by benthic organisms to inputs of organic material to the ocean floor: a review." **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**. Series A, Mathematical and Physical Sciences 331.1616: 119-138.
- GOODAY, A. J. (2002). Biological responses to seasonally varying fluxes of organic matter to the ocean floor: a review. **Journal of Oceanography**, 58(2), 305-332.
- GRIMALDI DE ZIO S, P (1966) Ecological aspects of Tardigrada distribution in South Adriatic beaches. **Veröff Inst Meeresforsch Bremerhav Sonderb** 2:87–94
- GRIMALDI DE ZIO, S., MORONE DE LUCIA, R. M. & D'ADDABBO GALLO, M. (1983): Marine Tardigrades of the “Secca dell’Armeleia” (Ionian Sea), and redescription af *Raiarctus colurus* Renaud-Mornant, 1981 (Heterotardigrada). **Oebalia** N. S. **9**: 33–42.
- GRIMALDI DE ZIO, S. & D'ADDABBO GALLO, M (2001) Further data on the Mediterranean Sea Tardigrade fauna. **Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology**., 240: 345 – 360
- GRIMALDI DE ZIO, S., MORONE DE LUCIA, M. R. & D'ADDABBO GALLO, M. (1983) Marine Tardigrades ecology. **Oebalia**, 9: 15 – 31
- HANSEN, J. G. (2007) The deep sea elements of the Faroe Bank tardigrade fauna with a description of two new species. Proceedings of the Tenth International Symposium on Tardigrada. **Journal of Limnology**., 66 (Suppl. 1): 12 – 20

- HANSEN, J.G.; JØRGENSEN, A.; KRISTENSEN, R.M. (2001) Preliminary studies of the tardigrade fauna of the Faroe Bank. **Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology**. 240, 385–393.
- HIGGINS, R.P. & THIEL, H. (1988) **Introduction to the study of meiofauna**. Smithsonian Institution, Washington, 488p.
- HÖFLING-EPIPHANIO, E. (1972) Ocorrência de *Batillipes mirus* Richters, 1909 e *B. tubernatis* Pollock, 1971 (Tardigrada) no litoral brasileiro. **Ciência e Cultura**, 24: 358-359.
- HILARIO, F., PETTA, R.A., FRANCO, R., LIMA, D.S., MEDEIROS, C.N. (2006) Determinação da vulnerabilidade ambiental na bacia potiguar, região de Macau (RN), utilizando sistemas de informações geográficas. **Revista Brasileira de Cartografia** 2, 119–127.
- HOLT, E. A., & MILLER, S. W. (2011) Bioindicators: Using organisms to measure environmental impacts. **Nature Education Knowledge** 3 (10): 8.
- JANSSEN, A., CHEVALDONNÉ, P., & ARBIZU, P. M. (2013). Meiobenthic copepod fauna of a marine cave (NW Mediterranean) closely resembles that of deep-sea communities. **Marine Ecology Progress Series**, 479, 99-113.
- KAMENOS N.A., MOORE P.G., HALL-SPENCER J.M. (2004) Small-scale distribution of juvenile gadoids in shallow inshore waters; what role does maërl play? **ICES journal of marine science** 61:422–429
- KEMPF, M. (1970) Notes on the benthic bionomy of the N-NE Brazilian shelf. **Marine Biology**. 5: 213-224.
- KEMPF, M. (1980) Perspectivas de exploração econômica dos fundos de algas clacárias da plataforma contintental do nordeste do Brasil. **Trabalhos Oceanográficos da Universidade Federal de Pernambuco**.
- KENNEDY, A. & JACOBY, C. (1999) Biological indicators of marine environmental health. **Environmental Monitoring and Assessment** 54, 47–68.
<https://doi.org/10.1023/A:1005854731889>
- KNOPPERS, B., EKAU, W. & FIGUEIREDO, A.G. (1999) The coast and shelf of east and northeast Brazil and material transport. **Geo-Marine Letters** 19, 171–178.
<https://doi.org/10.1007/s003670050106>
- KRISTENSEN, R. M. (1984) On the biology of *Wingstrandarctus corallinus* nov. gen. et spec., with notes on the symbiotic bacteria in the subfamily Florarctinae (Arthrotardigrada). **Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening**. 145: 201 – 218
- LEITÃO, S. N., DE MELO JUNIOR, M., NETO, P., DE FIGUEIREDO, F., SILVA, A. P., DÍAZ, X. F. G., ... & CAMPELO, R. P. D. S. (2019). connectivity between coastal and oceanic zooplankton from Rio Grande do Norte in the Tropical Western Atlantic. **Frontiers in Marine Science**.
- LIMA, S; VITAL, H. (2006) Geomorphological and paleogeographic characterization of continental shelf of the Apodi-Mossoró River. In: Enviromental problems in coastal regions VI: Including oil spill studies. **Wessex Institut of technology**. Cambridge printing, pp. 351–360.
- MABESOONE, J.M. & COUTINHO, P.N. (1970) Littoral and shallow marine geology of northern and northeastern Brazil. **Trabalhos do instituto de oceanografia da UFPE**, 12: 1-214.

- MACHADO, M.F.; AMARO, V.E; KAMPEL, M; FERREIRA, M. (2009) **Monitoramento ambiental em área offshore da bacia Potiguar (R) através de imagens do sensor MODIS integrado a dados in situ de temperatura da superfície do mar (TSM) e de clorofila-a.** In: Anais XIV Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto. Natal, pp. 6557–6562.
- MAY, R. M. (1988) How many species are there on Earth? **Science**, 241; 1441-1449.
- MARCUS, E. (1946) *Batillipes pennaki* a new marine Tardigrade from the North and South American Atlantic Coasts. **Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo** 2: 1 – 3
- MARTINEZ, E. A. (1975) Marine Meiofauna of a New Yourk City Beach, with Particular Reference to Tardigrada. **Estuarine and Coastal Marine Science**, 3: 337 – 348
- MAURY, C.N (2002) **Biodiversidade Brasileira- Avaliação e identificação de áreas e ações prioritárias para conservação, utilização sustentável e repartição dos benefícios da biodiversidade nos biomas brasileiros.** Ministério do Meio Ambiente.
- KRISTENSEN, R. M., & HIGGINS, R. P. (1984). A new family of Arthrotardigrada (Tardigrada: Heterotardigrada) from the Atlantic coast of Florida, USA. **Transactions of the American Microscopical Society**, 295-311.
- Mohriak, W.U. (2003) Bacias Sedimentares da Margem Continental Brasileira. **Geologia, Tectônica e Recursos Minerais do Brasil**, 143–165.
- NEILL, K.F., NELSON, W.A., ARCHINO, R.D., LEDUC, D., FARR, T.J. (2015) Northern New Zealand rhodoliths: assessing faunal and floral diversity in physically contrasting beds. **Marine Biodiversity** 45:63–75 DOI 10.1007/s12526-014-0229-0
- NERES, P.F. (2013) **Oncholaimoidea (nematoda, enoplida) da Bacia Potiguar–Brasil.** Tese de Doutorado. Universidade Federal de Pernambuco.
- POLLOCK, L. W. (1970) Distribution and dynamics of interstitial Tardigrada at Woods Hole, Massachusetts, U.S.A. **Ophelia**, 7: 145 – 166
- POLLOCK, L. W. (1971). On some British marine Tardigrada including two new species of *Batillipes*. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**. 51: 93 – 103
- PORTELLA, A.Y., FABIANOVICZ, R. (2017) **Bacia Potiguar: Sumário Geológico e Setores em Oferta- Superintendência de Definição de Blocos.** In: 14ª rodada licitações de petróleo e gás. Agência nacional de petróleo gás e biocombustíveis.
- RENAUD-DEBYSER, J. (1956) Repartition de deux Tardigrades *Batillipes mirus* Richters et *Stygarcus bradypus* Schultz dans un segment de plage du Bassin d'Archachon. **Comptes rendus hebdomadaires des seances de l'academie des sciences**, 243: 1365 – 1369
- RAMAZZOTTI, G. & MAUCCI, W. (1983) Il phylum Tardigrada (III edizione riveduta e aggiornata). **Memorie dell'Isituto Italiano di Idrobiologia Dott. Marco De Marchi**. 41:1-1012
- RENAUD-DEBYSER, J. & SALVAT, B. (1963) Recherches ecologiques sur la faune interstitielle des sables. Bassin d'Archachon. île de Bimini, Bahamas. **Vie Milieu**, 15 : 1-157,
- RENAUD-MORNANT, J. (1990) *Opydorcus*, un nouveau genre d'Orzeliniscinae et sa signification phylogénique (Tardigrada, Arthrotardigrada). **Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle**, Paris, sér. IV, 11 (4): 763-771.
- RENAUD-DEBYSER, J. & SALVAT, B. (1963) Recherches ecologiques sur la faune

interstitielle des sables. Bassin d'Arcachon. Île de Bikini, Bahamas. *Vie et milieu* 14, 465–550.

RENAUD-MORNANT, J., POLLOCK, L.W. (1971) A review of the Systematics and Ecology of Marine Tardigrada. **Smithsonian Contributions to Zoology** 76, 109–117.

ROMANO III, F., GALLO, M., D'ADDABBO, R., ACCOGLI, G., BAGUELEY, J., MONTAGNA, P. (2011) Deep-sea tardigrades in the northern Gulf of Mexico with a description of a new species of Coronarctidae (Tardigrada: Arthrotardigrada), *Coronarctus mexicus*. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**. 49, 48–52. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2010.00597.x>

SANTOS, E., DA ROCHA, C.M.C., GOMES-JUNIOR, E., FONTOURA, P. (2017) Three new *Batillipes* species (Arthrotardigrada: Batillipedidae) from the Brazilian coast. **Zootaxa**, 4243, 483–502. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4243.3.4>

SCHWARZER, K., STATTEGGER, K., VITAL, H., BECKER, M. (2006) Holocene coastal evolution of the Rio Açu area (Rio Grande do Norte, Brazil). **Journal of Coastal Research** 39, 141–145.

SOLTWEDEL, T. (1997). Meiobenthos distribution pattern in the tropical East Atlantic: indication for fractionated sedimentation of organic matter to the sea floor?. **Marine Biology**, 129(4), 747-756.

SOMERFIELD, P.J.; WARWICK, R.M.; MOENS, T. (2005) **Meiofauna Techniques**. A. Eleftheriou, A. McIntyre (Eds.), Methods for the study of Marine Benthos (3rd Edn.), Blackwell Science Ltd, Oxford, p. 229–272,

STELLER, D.L.; RIOSMENA-RODRÍGUEZ, R.; FOSTER, M.S. & ROBERTS, C.A. (2003) Rhodolith bed diversity in the Gulf of California: the importance of rhodolith structure and consequences of disturbance. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 13 (S1): S5-S20.

SUMMERHAYES, C.P., COUTINHO, P.N., FRANCA, A.M.C. & ELIS, J.P. (1975) Continental margin sedimentation off Brazil. Part III. Salvador to Fortaleza, northeastern Brazil. **Contr. Sedimentol.** 4: 44-78.

THIEL, H. (1979). Structural aspects of the deep-sea benthos. **Ambio Special Report**, 25-31.

TILBERT, S., DE CASTRO, F. J., TAVARES, G., & JÚNIOR, M. N. (2019). Spatial variation of meiofaunal tardigrades in a small tropical estuary (~ 6° S; Brazil). **Marine and Freshwater Research**, 70(8), 1094-1104.

TESTA, V. & BOSENCE, D.W.J. (1998) Carbonate-siliciclastic sedimentation on a high-energy, ocean-facing, tropical ramp, NE Brazil. **Geological Society**, London, Special Publications 149, 55–71. <https://doi.org/10.1144/gsl.sp.1999.149.01.05>

TESTA, V. & BOSENCE, D.W.J. (1999) Physical and biological controls on the formation of carbonate and siliciclastic bedforms on the north-east Brazilian shelf. **Sedimentology** 46, 279–301. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3091.1999.00213.x>

VERÇOSA, M.M., DOS SANTOS, E.C.L., DE SOUZA, J.R.B. & DA ROCHA, C.M.C. (2009) Distribuicao de *Stygarctus bradypus* Schulz, 1951 (Tardigrada, Heterotardigrada) na margem sul da Ilha de Itamaracá (PE, Brasil). **Atlântica (Rio Grande)**, 31 (1), 25–
<http://dx.doi.org/10.5088/atl.2009.31.1.25>

- VILLORA-MORENO, S. (1996) A new genus and species of the deep-sea family Coronarctidae (Tardigrada) from a sub-marine cave with a deep-sea like condition. **Sarsia** 81: 275 – 283
- VILLORA-MORENO, S. & GRIMALDI DE ZIO, S. (1996): New records of marine Tardigrada in the Mediterranean Sea. **Zoological Journal of the Linnean Society**. 116: 149–166.
- VITAL, H., STATTEGGER, K., AMARO, V., SCHWARZER, K., FRAZÃO, E., TABOSA, W., SILVEIRA, I. (2008) A Modern High-Energy Siliciclastic–Carbonate Platform: Continental Shelf Adjacent to Northern Rio Grande Do Norte State, Northeastern Brazil. **Recent Advances in Models of Siliciclastic Shallow-Marine Stratigraphy**, 177–190. <https://doi.org/10.2110/pec.08.90.0177>
- VITAL, H., GOMES, M.P., TABOSA, W.F., FRAZÃO, E.P., SANTOS, C.L.A. & PLÁCIDO JÚNIOR, J.S. (2010) Characterization of the Brazilian continental shelf adjacent to Rio Grande do Norte state, NE Brazil. **Brazilian Journal of Oceanography** 58, 43–54. <https://doi.org/10.1590/s1679-87592010000500005>
- VICTOR-CASTRO, F. J., FONSÊCA-GENEVOIS, V., LIRA, L. & DA ROCHA, C. M. C. (1999) Efeito da granulometria e da topografia sobre a distribuição de *Batillipes pennaki* Marcus, 1946 em zona tropical típica: restinga do Paiva, Pernambuco, Brasil. **Trabalhos Oceanográficos da Universidade Federal de Pernambuco**, 27 (2): 89-102.
- WALSH, JOHN J. (1976) Herbivory as a factor in patterns of nutrient utilization in the sea 1." **Limnology and Oceanography** 21.1: 1-13.
- WARWICK, R.M. (1993) Environmental impact studies on marine communities: pragmatical considerations. **Australian Journal of Ecology** 18, 63–80.
- WITTE, U., ABERLE, N., SAND, M., & WENZHÖFER, F. (2003). Rapid response of a deep-sea benthic community to POM enrichment: an in situ experimental study. **Marine Ecology Progress Series**, 251, 27-36.

4 CONCLUSÕES

Apesar da extensa faixa de ocorrência dos tardígrados no ambiente marinho existem poucas informações quantitativas com amparo estatístico sobre a distribuição do filo. A bacia Potiguar indicou ser uma importante região para estudos com o grupo, proporcionando novos registros de ocorrência, descrições de espécies e um estudo ecológico em diferentes fácies sedimentares e profundidades. A comunidade de Tardigrada indica responder aos efeitos da sazonalidade, profundidade e as características do ambiente sedimentar, mas nem todas as variações na estrutura da comunidade parecem ser condicionadas por esses fatores.

Para Tardigrada, frequentemente, as descrições taxonômicas são antigas e incompletas e os caracteres morfológicos insuficientes para uma distinção apropriada entre os táxons. Análises filogenéticas têm indicado parafilias de táxons importantes como Arthrotardigrada e Halechiniscidae, e isto têm fortes implicações na taxonomia e nas hipóteses evolutivas para o grupo. A família aqui descrita traz novos elementos para o debate, e se as hipóteses propostas forem corroboradas, modificações acerca do peso atribuído a certas características devem ser sugeridas e conseqüentemente uma nova classificação será necessária.

Na plataforma continental pelo menos 6 espécies compõem o gênero mais abundante, *Florarctus*. Este gênero possui associação com bactérias simbióticas e efetiva capacidade de dispersão, tais características devem ter favorecido sua dominância na área. As publicações com as descrições de *Ligiarctus* e *Coronarctus* são as primeiras informações a respeito da composição da comunidade de Tardigrada em zonas profundas do atlântico ocidental sul. No talude o filo foi mais abundante no período chuvoso e a estrutura da comunidade mudou com o aumento da profundidade.

Apesar do considerável esforço amostral muitas perguntas surgiram como resultado do trabalho. As abordagens ecológicas para Tardigrada ainda caminham para responder questões atualmente tidas como triviais. Portanto, são fundamentais as investigações que busquem compreender as interações interespecíficas, modos de reprodução e dinâmicas populacionais.

Com um ambiente diverso e heterogêneo a Bacia Potiguar ofereceu uma oportunidade singular para o estudo de um filo pouco conhecido, sabendo da diversidade local, devem ser incentivados novos estudos, cooperações internacionais e fomento para pesquisa.

APÊNDICE A

Publicado: Marine Biodiversity: (DOI 10.1007/s12526-017-0709-0)

A new species of *Ligiarctus* (Tardigrada, Arthrotardigrada) from the Brazilian continental shelf, Southwestern Atlantic Ocean

Edivaldo Gomes-Júnior¹, Érika Santos^{2,3}, Clélia M. C. da Rocha⁴, Paulo J. P. Santos¹ and Paulo Fontoura^{2,3,*}

¹ Centro de Ciências Biológicas, Departamento de Biologia Animal, Universidade Federal de Pernambuco, Av Prof. Moraes Rego, 1275, Cid. Universitária, Recife, PE, Brasil. 50670-901.

² Department of Biology, Faculty of Sciences, University of Porto. Rua Campo Alegre, 4169-007, Porto, Portugal.

³ MARE, Marine and Environmental Sciences Centre, ISPA – Instituto Universitário, Rua Jardim do Tabaco 34, 1149-041 Lisboa, Portugal.

⁴ Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Av. Manoel de Medeiros, S/N, Dois Irmãos, Recife, PE, Brasil. 52171-090.

* Corresponding author: pfontoura@fc.up.pt; (+351) 220402754

Acknowledgements

The authors are grateful to Petrobras S/A (Brazil) for providing samples for this study from “Habitats” project and “Projeto de Caracterização Ambiental do Talude da Bacia Potiguar”. During this study, E. Gomes-Júnior was supported by a doctoral grant (IBPG-0648-2.04/15) awarded by FACEPE (Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco), Brazil, and E. Santos was supported by doctoral grant (BEX 13580/13-2) awarded by the program Science without Borders from CAPES (Coordination of Improvement of Higher Level Personnel), Brazil. The researcher P.J.P Santos is partially funded by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq 306444/2014-3). The research of P. Fontoura (Portugal) was partially funded by Fundação para a Ciência e a Tecnologia (FCT) through the strategic project UID/MAR/04292/2013 granted to MARE.

ABSTRACT

A new marine arthrotardigrade, *Ligiarctus alatus* sp. nov. found in sediments of the Brazilian continental shelf (100–150 m depth) in the Southwestern Atlantic Ocean, is described in this study. This new species was recorded from sites located in the major oil extraction basins in Brazil (Campos and Potiguar basins). Within the subfamily Floractinae, the genus *Ligiarctus* characteristically presents primary clavae bent backwards, occupying the reduced lateral edges of the head. The new species is clearly distinguishable from *L. eastwardi*, the only known species of the genus, by the presence of internal distal notches on all claws, and six aliform cuticular expansions (frontal ala, two anterolateral alae, two posterolateral alae and caudal ala) with continuous digitiform procuticular supports (caesti). *Ligiarctus eastwardi* has only a caudal ala without caesti and internal notches are present on external claws only. The same pattern of cuticular expansions and caesti exhibited by the new species also occurs in the genus *Florarctus*, increasing the difficulty of defining the taxonomy of the subfamily Florarctinae, and forcing the emendment of the generic diagnosis of *Ligiarctus*.

Keywords: Arthrotardigrada. Florarctinae. *Ligiarctus alatus* sp. nov. meiobenthos. sublittoral.

This article is registered in ZooBank under urn:lsid:zoobank.org:pub:AC9E6510-1F08-42CD-8B71 55992579E154

Introduction

Tardigrades (*phylum* Tardigrada) are micrometazoans that occur worldwide in terrestrial, freshwater and marine environments. Marine tardigrades, with a body length of 80 to 800 μm , constitute a much neglected group of meiobenthic organisms, with only approximately 200 known species (mostly intertidal) representing approximately 16% of all tardigrade species (Kaczmarek et al. 2015). According to Kaczmarek et al. (2015), the lack of knowledge available regarding marine tardigrades is particularly severe in the Southern hemisphere, namely in poorly surveyed, deep sublittoral and abyssal zones. So far, studies of Tardigrada in deep sea were not performed for the Southwestern Atlantic Ocean where tardigrades are only known from shallow intertidal and sublittoral zones (da Rocha et al. 2013). For nature management purposes, the need for species inventories is especially justified in changing marine environments such as the Brazilian coast, which is a region strongly subjected to oil extraction. Thus, in the frame of a project aiming to assess the impact of this activity on natural resources and marine communities, a new and interesting arthrotardigrade was recorded from two sites located in the major oil extraction basins in Brazil (Campos and Potiguar basins, Southwestern Atlantic Ocean).

The new species reported in this paper, *Ligiarctus alatus* sp. nov., was collected from sediment samples at 100–150 m depth, and belongs to the rare and monotypic bathyal genus *Ligiarctus*. The genus *Ligiarctus* was erected by Renaud-Mornant (1982) through the description of *L. eastwardi* from the Northwestern Atlantic Ocean (North Carolina coast, U.S.A.) collected at bathyal depth (400 m b.s.l.) in fine sand and constitutes the only record of the genus until now. The presence of massive primary clavae in males and a disc-shaped caudal cuticular expansion (ala) were the main attributes considered by Renaud-Mornant (1982) when describing the new genus. Additionally, the presence of an internal distal notch on external claws has also been described as a peculiar characteristic of the genus *Ligiarctus*. With the description of the genus *Ligiarctus*, Renaud-Mornant (1982) established a new subfamily, Florarctinae, within the much-diversified family Halechiniscidae, which included the genus *Florarctus* (Delamare-Deboutteville & Renaud-Mornant 1965). Later, a third genus, *Wingstrandarctus*, was assigned to the subfamily and an emended diagnosis of the family, Halechiniscidae, was proposed (Kristensen 1984). According to Kristensen (1984), genera of the subfamily Florarctinae share the presence of cuticular aliform expansions (alae); a complete set of cephalic sense organs; the presence of four digits with external calcar on claws; external digits with peduncles, and two spheroid seminal receptacles in females, each one with an S-shaped genital duct. The description of *L. alatus* sp. nov. provides new insights into the

phylogeny of Florarctinae. Furthermore, the present number of marine tardigrade species recorded in Brazil has now increased to 30 (da Rocha et al. 2013; Santos et al. 2017).

Material and Methods

Sublittoral sediment samples were collected by box corer in two localities of the Brazilian continental shelf (Southwestern Atlantic Ocean), in the major oil extraction basins of the country: Campos Basin (22°10'S, 40°20'W), Rio de Janeiro State, in 2009, at 100 m depth, and Potiguar Basin (4°37'S, 36°45'W), Rio Grande do Norte State, in 2009, at 150 m depth in the transition zone between the continental shelf, characterized to be very narrow in the Potiguar Basin (Vital et al. 2010), and the continental slope. In both localities the environment is very heterogeneous with the presence of canyons and rhodolith beds in the vicinity, the sediment type is represented by bioclastic and litoclastic sand. Samples were preserved in 4% buffered formaldehyde for later study. At the laboratory sediments were washed and sieved through a 40 µm mesh sieve. Tardigrades were sorted under a dissecting microscope and transferred to microslides with coverslips. Specimens were permanently mounted in pure glycerine with formalin (ca. 1%) or in glycerol that, after a period of several days to evaporate to glycerin, were sealed with nail varnish. Measurements, given in micrometers (µm) were made under 100x oil immersion, using a Zeiss Axioscope 40 Phase Contrast Microscope (PHC) and a Zeiss Axioimager 2 Differential Interference Contrast Microscope (DIC), both equipped with digital cameras and using Zen Imaging Software (from Zeiss). All photomicrographs were made in DIC. The new species was compared with the original description of *Ligiarctus eastwardi* Renaud-Mornant, 1982.

Results

Systematics:

Phylum: Tardigrada Doyère, 1840

Class: Heterotardigrada Marcus, 1927

Order: Arthrotardigrada Marcus, 1927

Family: Halechiniscidae Thulin, 1928 (emended by Grimaldi de Zio et al. 1990)

Subfamily: Florarctinae Renaud-Mornant, 1982 (emended by Kristensen 1984)

Genus: *Ligiarctus* Renaud-Mornant, 1982

Diagnosis (emended): Florarctinae with narrow head. Wide implantation of the primary clavae that are bent backwards, occupying the reduced lateral edges of the head. With lateral and caudal aliform lobate expansions, sometimes restricted to the caudal aliform expansion. A short frontal ala is frequently present. Procuticular processes (caesti) either absent or present inside the alae. An internal distal notch is present on claws of all four digits or on claws of external digits only.

Type species: *Ligiarctus eastwardi* Renaud-Mornant, 1982

***Ligiarctus alatus* sp. nov.**

(Figs. 1-5; Table 1)

Type locality: Potiguar Basin (4°37'S, 36°45'W), Rio Grande do Norte State, Brazil, in the Brazilian continental shelf at 150 m below sea level. The sediment type is bioclastic and litoclastic sand with medium to fine grain size.

Material examined and type repository: Holotype: adult female (slide C.VII-84) collected from the Potiguar Basin, mounted in glycerine and deposited in the collection of P. Fontoura (Department of Biology, Faculty of Sciences, University of Porto, Portugal). Allotype: adult, male (slide TARD-UFRPE-02-27) collected from the Potiguar Basin, mounted in glycerine deposited in the collection of Clélia Rocha (Laboratório de Meiofauna, Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Brazil). Paratypes mounted in glycerine: 8 specimens, 4 females and 4 juveniles, collected from the Potiguar Basin (slides TARD-UFRPE-01-42, TARD-UFRPE-01-43 and TARD-UFRPE-02-27), deposited in the collection of Clélia Rocha (Laboratório de Meiofauna, Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Brazil) and 1 female (slide C.VII-85) deposited in the collection of P. Fontoura (Department of Biology, Faculty of Sciences, University of Porto, Portugal); and 2 juveniles collected from Campos Basin (slides C.VII-86 and C.VII-87), mounted in glycerol and deposited in the collection of P. Fontoura (Department of Biology, Faculty of Sciences, University of Porto, Portugal).

Diagnosis: *Ligiartus* with ovoid body, finely punctated cuticle with marked dorsal folds. Body surrounded by six alae with fine punctation and digit-shaped procuticular processes (caesti). Alae consist of frontal ala; pair of antero-lateral alae, pair of postero-lateral alae and caudal ala. Continuous caesti, absent in the frontal ala and less evident in the anterior portion of antero-lateral ala, have several elongated processes with single or bifid tips reaching the external edge of alae. Tubular primary clavae bent backwards as typical of the genus and secondary clavae present. Four digits with claws present in adults. External digits with hook-shaped peduncles. All claws with external calcars and internal distal notches. Females with two seminal receptacles, each consisting of spheroid vesicles and S-shaped genital ducts.

Etymology: The specific name alludes to the presence of well developed cuticular aliform expansions surrounding the lateral margin of the body, *alatus* = having wings, from the Latin word *ala* = wing.

Description of the holotype: Female with mature ovary, with ovoid body 163.5 μm long (195.7 μm including alae) and 68.3 μm wide between the second and third pair of legs (Fig. 1, 2a). Head (48.1 μm wide between primary clavae) clearly distinct from the rest of the body. Eye spots not observed. Head with complete set of eleven cephalic appendages. Unpaired median cirrus, 14.8 μm long, with cirrophore (about 2.4 μm long), scapus (5.7 μm long) and flagellum (6.7 μm long). Paired internal cephalic cirri inserted dorsally on the frontal edge of the head are 23.8 μm long, each one bearing cirrophore (about 4.3 μm long), scapus (8.0 μm long) and flagellum (11.5 μm long). Paired external cephalic cirri 25.4 μm long, each with cirrophore (about 3.9 μm long), scapus (6.0 μm long) and flagellum (15.5 μm long), are inserted in a ventro lateral head lobe, under the lateral cirri and primary clavae. Lateral cirrus A and primary clava share a common short pedestal (about 4.2 μm long).

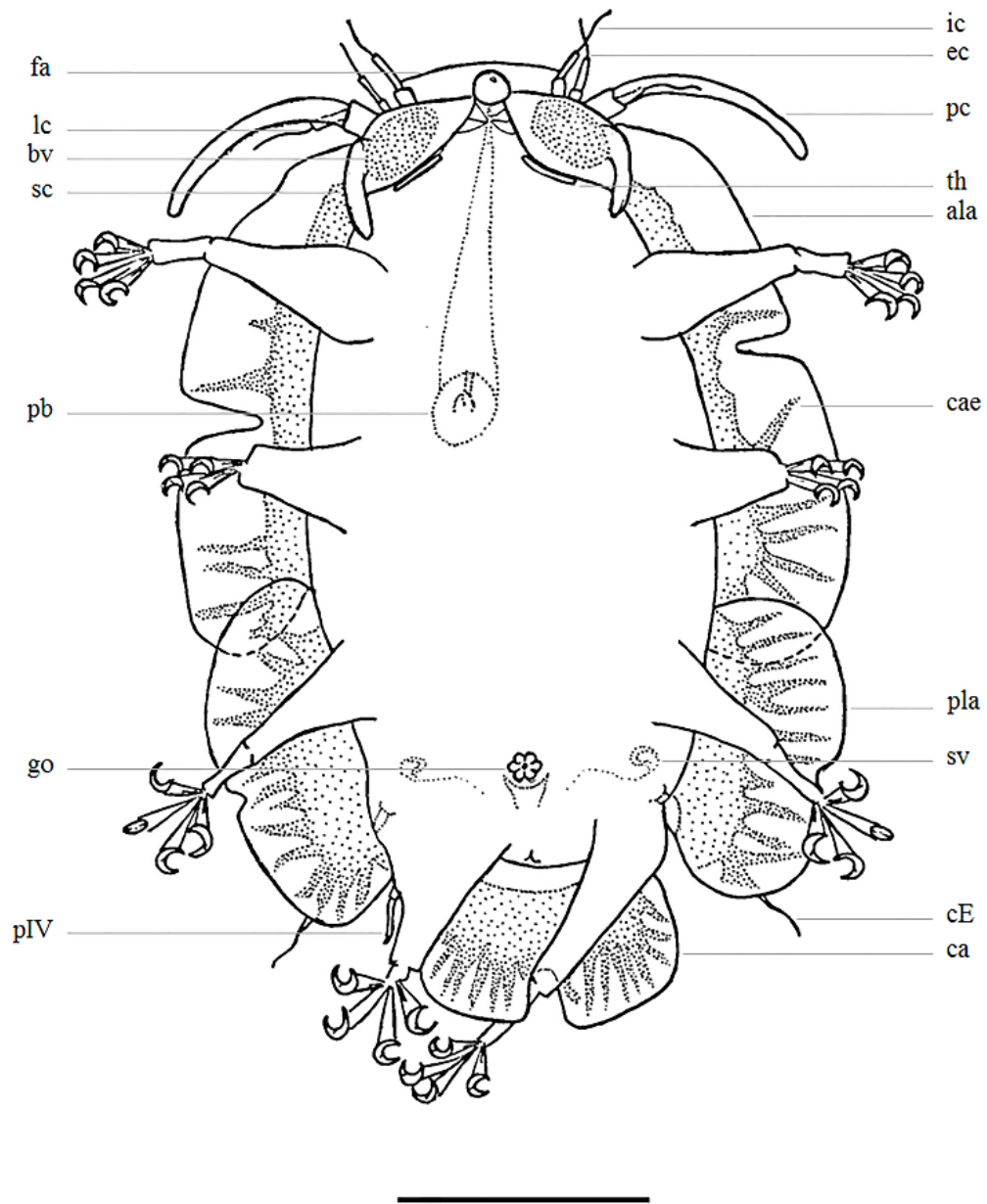


Fig. 1 Drawing of *Ligiartus alatus* sp. nov. (ventral view). Ala - antero-lateral ala; bv - bacterial vesicle; ca - caudal ala; cae - caestus; cE - cirrus E; ec - external cirrus; fa - frontal ala; go - gonopore; ic - internal cirrus; lc - lateral cirrus A; pb - pharyngeal bulb; pc - primary clava; pIV - sense organ IV; pla - postero-lateral ala; sc - secondary clava; sv - seminal vesicle; th - cuticular thickening; scale bar = 50 μ m.

Table 1: Measurements (in μm) of selected morphological structures for specimens of *Ligiartus alatus* sp. nov. (Holo – Holotype; Allo – Allotype; SD – Standard deviation; Range refers to the smallest and largest measured specimen/structure; N - number of specimens/structures measured).

	FEMALES		MALE	JUVENILES
		adults	adult	4-toed
STRUCTURES	Holo	Mean $\pm$ SD (Range); N	Allo	Mean $\pm$ SD (Range); N
Body length	195.7	179.8 $\pm$ 13.9 (162.6–195.7); 5	145.8	136.0 $\pm$ 23.6 (105.2–158); 6
Body without caudal ala	163.5	151.1 $\pm$ 10.5 (136.5–163.5); 5	124.7	122.0 $\pm$ 31.6 (85.8–173.5); 6
Body width	68.3	79.6 $\pm$ 9.9 (68.3–89.9); 4	67.7	68.0 $\pm$ 18.0 (45.0–86.9); 6
Median cirrus	14.8	13.3 $\pm$ 2.4 (11–15.9); 4	12.1	12.9 $\pm$ 3.7 (10.3–15.6); 2
Internal cirri	23.8	23.5 $\pm$ 2.4 (20–26.2); 5	13.2	17.0 $\pm$ 4.1 (11.0–22.5); 6
External cirri	25.4	22.5 $\pm$ 2.89 (18.3–25.4); 5	16.7	16.7 $\pm$ 5.5 (10.2–25.1); 6
Lateral cirri A	26.1	20.7 $\pm$ 5.8 (13.1–26.1); 4	7.5	22.8 $\pm$ 6.5 (13.9–28.8); 4
Primary clavae	44.0	40.3 $\pm$ 4.8 (35.4–45); 4	49.1	38.7 $\pm$ 8.8 (27.0–48.4); 5
Primary clavae width	3.9	3.8 $\pm$ 0.72 (2.6–4.4); 5	4.1	3.2 $\pm$ 0.5 (2.4–3.7); 5
Primary clava / cirri A	1.7	2.1 $\pm$ 0.8 (1.5–3.4); 4	6.5	1.8 $\pm$ 0.3 (1.6–2.4); 4
Cirri E	32.5	33.7 $\pm$ 2.5 (31.4–37.6); 5	27.3	25.8 $\pm$ 8.6 (18.2–39.3); 5
Leg I spine	10.7	10.6 $\pm$ 0.82 (10.0–12); 5	?	10.3 $\pm$ 2.4 (8.1–12.9); 3
Leg II spine	7.4	7.4 $\pm$ 0.07 (7.4–7.5); 2	?	7.7 $\pm$ 5.0 (4.1–11.3); 2
Leg III spine	2.5	5.8 $\pm$ 2.9 (2.5–7.5); 3	?	?
Leg IV sense organ	12.6	12.5 $\pm$ 1.2 (11.2–13.7); 3	9.4	10.5 $\pm$ 1.9 (9.1–12.0); 2
Frontal ala	4.5	4.8 $\pm$ 0.26 (4.5–5.0); 3	?	3.4 $\pm$ 0.94 (2.5–4.7); 5
Caudal ala	30.9	27.2 $\pm$ 8.3 (13.5–35); 5	21.7	22.3 $\pm$ 5.4 (15.4–29.5); 6
Anterolateral ala	22.9	21.4 $\pm$ 3.7 (17–25); 5	?	27.3 $\pm$ 8.7 (19.6–36.8); 3
Posterolateral ala	28.5	25.7 $\pm$ 5.1 (18.1–29.4); 4	16.8	20.7 $\pm$ 9.4 (11.0–37.8); 6
Legs I: Digit 1	11.4	10.7 $\pm$ 0.6 (10.1–11.4); 4	8.0	9.3 $\pm$ 1.1 (8.6–10.5); 3
Digit 2	13.9	13.9 $\pm$ 1.4 (12.3–15.7); 5	10.0	12.9 $\pm$ 0.9 (11.9–13.6); 3
Digit 3	14.6	13.3 $\pm$ 1.4 (11.3–14.6); 5	10.5	13.4 $\pm$ 1.2 (12.6–14.8); 3
Digit 4	12.5	10.2 $\pm$ 1.9 (7.7–12.5); 5	7.5	10.1 $\pm$ 1.1 (9.0–11.3); 3

Leg IV: Digit 1	11.9	10.2 $\pm$ 1.0 (9.6–11.9); 5	11.0	7.3 $\pm$ 3.9 (3.7–10.9) 4
Digit 2	17.4	14.7 $\pm$ 1.5 (13.5–17.4); 5	15.2	8.3 $\pm$ 3.5 (4.9–12.7); 4
Digit 3	17.3	14.7 $\pm$ 1.7 (12.8–17.3); 5	?	8.8 $\pm$ 4.1 (4.9–13.6); 4
Digit 4	12.3	10.3 $\pm$ 1.4 (9.2–12.3); 4	11.5	7.3 $\pm$ 4.0 (3.7–11.6); 4
Gonopore - Anus	17.8	15.6 $\pm$ 2.0 (13.0–17.8); 5	6.5	-

The lateral cirrus A, inserted dorsally in relation to the primary clava, is 21.9 μ m long (scapus and flagellum are 8.6 and 13.3 μ m long respectively). The tubular primary clava, 44.0 μ m long with a diameter of 3.9 μ m (in the medial section), has a van der Land body at its base, and is bent backwards as typical of the genus (Fig. 1, 2a, 3a, black asterisk, 3d, white arrowhead). Hardly visible, elongate secondary-clavae are present at each side of the mouth cone (Fig. 3b, white arrowhead). Sub-terminal mouth located in a protruded mouth cone which is subdivided by cuticular folds into several annular portions (Fig. 3c). The mouth is followed by a long buccal tube (52.8 μ m long) connected with the pharyngeal bulb by a thickening. Small ovoid pharyngeal bulb (14.5x12.2 μ m) with three thin placoid bars. Very long thin stylets (about 77.1 μ m long) with very small furca and indistinct stylet supports (Fig. 3d). Laterally to the posterior region of the buccal cone there are two cuticular thickenings (Fig. 3b, black arrowhead). Bacterial vesicles are present in the margin of the ventro lateral head lobes (Fig. 4a, arrowheads).

Cuticle finely punctated (about 16 pillars/10 μ m) with marked dorsal folds (Fig. 2b). Lateral margin of the body surrounded by well developed cuticular aliform expansions (alae) with fine punctation and digit-shaped procuticular processes (caesti). Alae consist of frontal ala; pair of antero-lateral alae, pair of postero-lateral alae and caudal ala (Fig. 1, 2a, 4b, 4c).

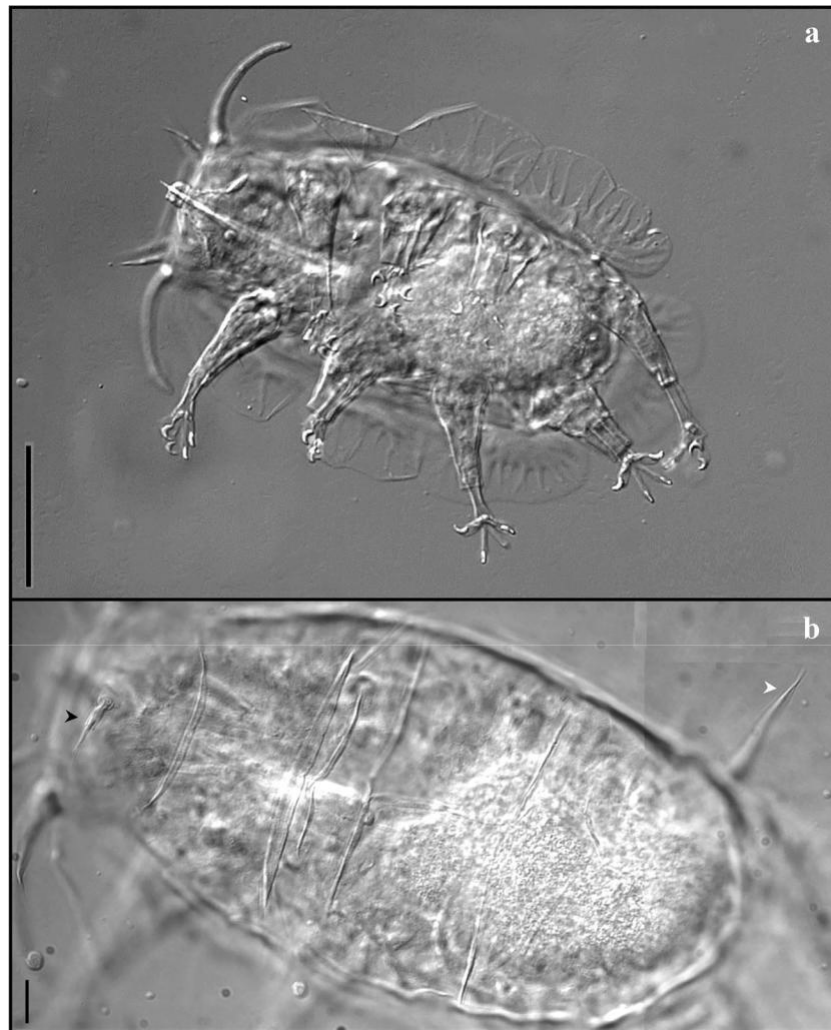


Fig. 2 *Ligiartus alatus* sp. nov. a. Habitus, ventral view (scale bar = 50 μm); b. Dorsal view showing cuticular folds, median cirrus (black arrowhead) and cirrus E (white arrowhead), scale bars = 10 μm .

Continuous caesti have several elongated processes with single or bifid tips reaching the external edge of alae (Fig. 1, 4b, 4c). These elongated caesti processes are less evident in the anterior portion of antero-lateral alae. Frontal ala weakly developed (4.5 μm high), without caesti, spreading between the internal cephalic cirri and having the frontal edge slightly convex (Fig. 3d). Cirrophores and proximal portion of the scapus of internal cephalic cirri fused with frontal ala. Antero-lateral alae (about 23 μm high) with a median deep indentation, spreading from the base of pedestals bearing primary clava and lateral cirrus A to the third pair of legs (Fig. 2a). Postero-lateral alae (about 28 μm high) with a median slight indentation, spreading between the third and fourth leg pairs and slightly overlapping with antero-lateral alae (Fig. 2a, 4b). Bilobed caudal ala (about 40 μm wide and 31 μm high) with a median indentation about 10 μm deep inserted between the hind legs and well separated from postero-lateral ala (Fig. 4c).

Paired cirri *E* (Fig. 2b, white arrowhead), inserted dorsally over legs IV, each one bearing cirrophore, slightly corrugated scapus and flagellum (respectively 2.5, 6.6 and 23.4 μm long).

Telescopic legs consisting of coxa, femur, tibia and tarsus ending in four digits with proximal wrinkles and distal claws. Internal digits longer than external ones; this character is particularly evident on the fourth pair of legs (in leg IV digit 1, the most anterior toe, is 11.9 μm long, digit 2 is 17.4 μm , digit 3 is 17.3 μm , and digit 4 is 12.3 μm). Strong hook-shaped peduncles with developed proximal pads are present at the base of external digits (Fig. 4d arrowheads). Sensorial spines present on all legs (10.7; 7.4; 2.5, and 12.6 μm long on leg I, II, III and IV respectively). Sense organs in leg I, II, III undivided with blunt tips (Fig. 5a). Leg IV sense organ consists of a tubular spine with a van der Land body at the base, separated by a constriction with a light refracting unit from a very small distal enlarged portion (Fig. 5b arrowhead). Claws with external calcars. An internal distal notch, as characteristic of the genus, is present on all claws (Fig. 5a black lines). Internal claws with short and difficult to see accessory points are slightly smaller than simple external claws.

Rosette-shaped gonopore opens 17.8 μm from the anus. The gonopore is surrounded by a ring of cuticular folds (Fig. 5c). Two vesicular seminal receptacles with S-shaped ducts opening postero-laterally the gonopore are present.

Remarks: Measurements of specimens of the new species are given in table 1. The allotypic male, the only male found, has a crescent shaped gonopore 6.5 μm distant for the anus (Fig. 5d).

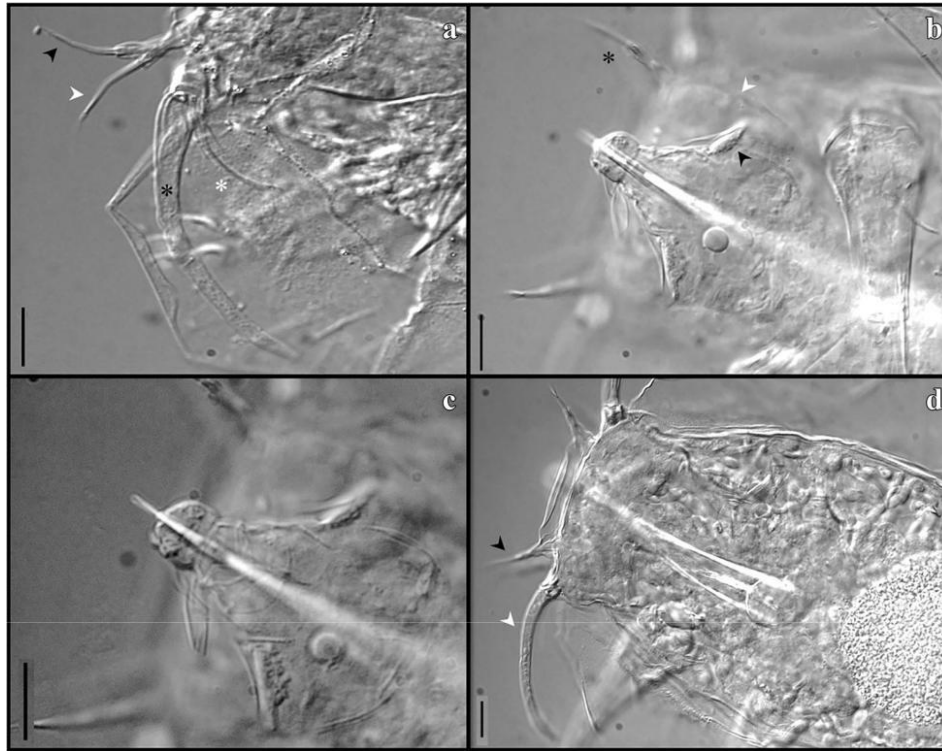


Fig. 3 *Ligiartus alatus* sp. nov. a. Detail of the head showing cephalic appendages: internal cirrus (black arrowhead), external cirrus (white arrowhead), primary clava (black asterisk), lateral cirrus (white asterisk); b. Ventral view of the head showing the secondary clava (white arrowhead), cuticular thickenings (black arrowhead) and external cirrus (black asterisk); c. Detail of the mouth cone showing cuticular folds; d. Anterior portion of the body showing the frontal ala, buccal apparatus, internal cirrus (black arrowhead) and primary clava (white arrowhead). Scale bars = 10 μ m.

The male although smaller than females has primary clavae relatively more developed (39.4% of body length in the allotypic male vs 26.9% in the holotypic female). However, the caudal ala of the female is broader (22.1 μ m wide, about 18% of body length in the male vs 25% in the holotypic female).

Juveniles, with four digits on each leg but without a visible gonopore, are similar to adults.

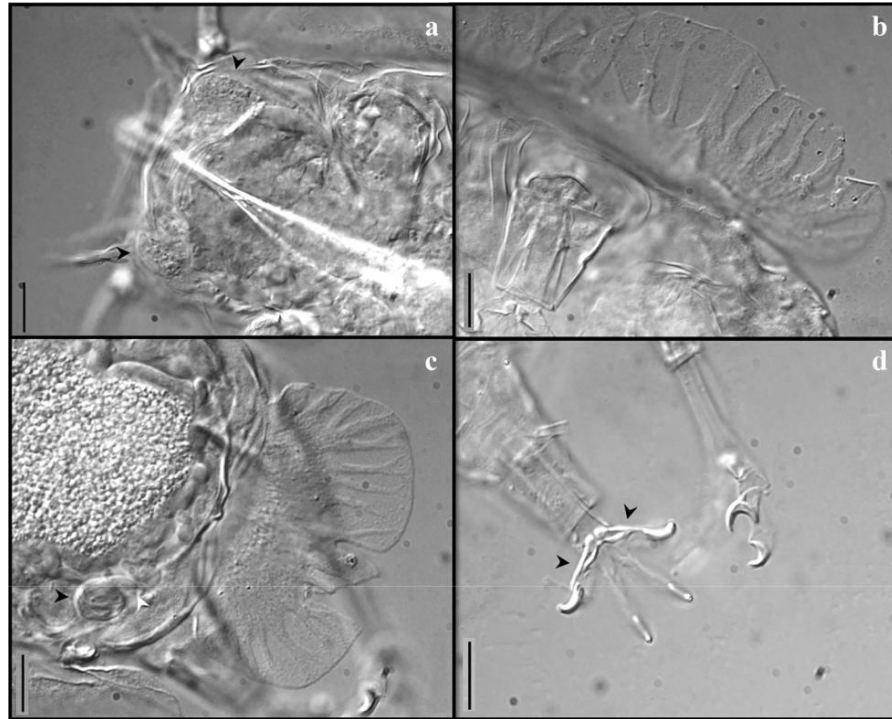


Fig. 4 *Ligiartus alatus* sp. nov. a. Anterior portion of the body showing bacterial vesicles (black arrowheads); b. Detail of the postero-lateral ala with caesti; c. Detail of the caudal ala with caesti, a seminal receptacle (black arrowhead) and part of a seminal duct (white arrowhead) are visible. d. Detail of the fourth pair of legs showing the peduncles on external digits (black arrowheads). Scale bars = 10 μ m.

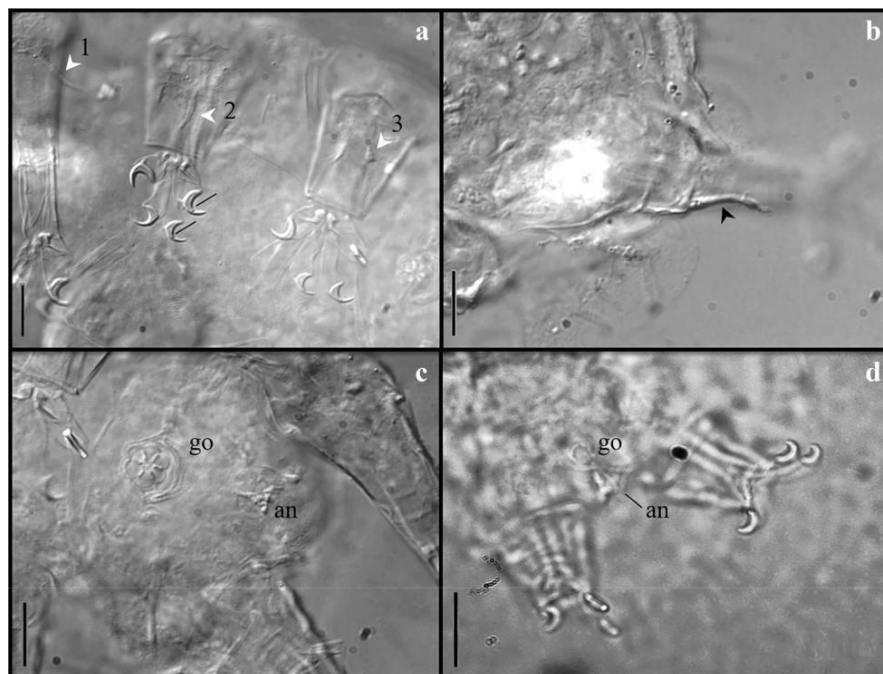


Fig. 5 *Ligiartus alatus* sp. nov. a. Detail of the legs showing legs I, II and III sense organs (numbered 1, 2 and 3, respectively) and indentations on claws (black lines); b. Detail of the sense organ on leg IV (black arrowhead); c. Female gonopore (go) and anus (an); d. Male gonopore (go) and anus (an). Scale bars = 10 μ m.

Discussion

The new species, *Ligiarctus alatus* sp. nov., shares the presence of the same type of primary clavae, aliform expansions and internal distal notches on claws with *L. eastwardi*. However, contrary to *L. eastwardi*, which only has a caudal ala, the new species exhibits a complete set of alae (6): frontal ala, paired antero-lateral alae, paired postero-lateral alae and caudal ala. Moreover, with exception of the frontal ala, in the new species, alae have procuticular processes (caesti) that are absent in the type species of the genus. The caudal ala in *L. eastwardi* is disc-shaped while in the new species it is bilobed. On the other hand, in *L. alatus* sp. nov., all the claws have internal distal notches while in *L. eastwardi* they are only present on external claws. The two species also differ in some quantitative characters. Primary clavae are more developed (52 μm long and 6 μm wide) and cirri *E* is longer (35 μm long) in the holotypic male of *L. eastwardi* (body length: 90 μm long) compared to the allotypic male of the new species (which has a primary clava 49.1 μm long and 4.1 μm wide, and a cirrus *E* 27.3 μm long; body length 124.7 μm long without caudal ala). In Florarctinae smaller primary clavae and a broader caudal ala are characteristic of females (see Renaud-Mornant 1976; de Zio Grimaldi et al. 1999; Jørgensen et al. 2014). As the description of *L. eastwardi* was based on the examination of only five specimens, four males and one adult of unknown sex, knowledge on female *Ligiarctus* was not available until now. Nonetheless, the above-mentioned differences do in fact characterize different species and cannot be attributed to sexual dimorphism.

Until now the genus *Ligiarctus*, exhibiting simplified aliform expansions and claws, and missing H-shaped secondary clavae, was considered more plesiomorphic than the other Florarctinae genera *Florarctus* and *Wingstrandarctus* (Renaud-Mornant 1982, 1989, Kristensen 1984). The shape of secondary clavae was barely visible in *L. alatus* sp. nov., described here, therefore it is necessary to confirm the presence and/or form of this character in future studies. Nevertheless, the complete set of cuticular expansions present in the new species and the presence of well-developed caesti, as in the genus *Florarctus*, bring new insights into the phylogeny of Florarctinae. On the other hand, these characters increase the difficulty of defining the taxonomy of this subfamily and ultimately forced a revision of the generic diagnosis of *Ligiarctus*. Nonetheless, the validity of the genus *Ligiarctus* is still supported by the important apomorphies previously highlighted by Renaud-Mornant (1987), such as the strong development and peculiar implantation of primary clavae, bent backwards, occupying the lateral edges of the head and also the presence of internal distal notches on claws.

Contrary to the other Florarctinae genera, *Florarctus* and *Wingstrandarctus*, that were recorded worldwide, mainly from shallow subtidal zones (see Kaczmarek et al. 2015), sampling sites of the new species are consistent with the former record of the genus *Ligiartus*, which shows a tendency towards a bathyal distribution restricted, until now, to the Atlantic Ocean. It is clear that the finding of *L. alatus* sp. nov. alone does not allow to evaluate the impact of oil extraction on marine life and, in particular, on tardigrade fauna, however, it adds one more piece to understand this complex puzzle.

Conflict of Interest: The authors declare that they have no conflict of interest.

References

- Da Rocha CMC, Santos ECL., Gomes Jr EL, Moura JR, Silva LGS, Barbosa DF (2013) New records of marine tardigrades from Brazil. *J Limnol* 72 (sl): 102–107.
- Delamare-Deboutteville G & Renaud-Mornant J (1965) Un remarquable genre de tardigrades des sables coralliens de Nouvelle Calédonie. *CR Acad Sci D Nat* 260: 2581-2583.
- de Zio Grimaldi S, Lamarca A, Gallo D'Addabbo M, Pietanza R (1999) Florarctinae of Asdhu Island, Maldivas, Indian Ocena (Tardigrada, Heterotardigrada). *Ital J Zool* 66: 383–391.
- Doyère LM (1840) Mémoire sur les Tardigrades I. *Ann Sci Nat Zool* 14: 269–362.
- Grimaldi de Zio S, D'Addabbo Gallo M, Morone De Lucia RM (1990) Revision of the genus *Halechiniscus* (Halechiniscidae, Arthrotardigrada). *Cah Biol Mar* 31: 271–279.
- Jørgensen A, Boesgaard TM, Møbjerg N, Kristensen RM (2014) The tardigrade fauna of Australian marine caves: With descriptions of nine new species of Arthrotardigrada. *Zootaxa* 3802 (4): 401–443.
- Kaczmarek Ł, Bartels PJ, Roszkowska M, Nelson DR (2015) The zoogeography of marine tardigrades. *Zootaxa* 4037 (1): 001–189.
- Kristensen RM (1984). On the biology of *Wingstrandarctus corallinus* nov. gen. et spec., with notes on the symbiotic bacteria in the subfamily Florarctinae (Arthrotardigrada). *Vidensk Meddr dansk naturh Foren* 145: 201–218.
- Marcus E (1927) Zur Anatomie und Ökologie mariner Tardigraden. *Zool Jahrb Abt Syst Oekol Geogr Tiere* 53: 4876–588.

- Renaud-Mornant J (1976) Le genre *Florarctus* Delamare-Deboutteville et Renaud-Mornant, 1965 en Méditerranée; description de deux espèces nouvelles (Arthrotardigrada). Bull Mus Natl Hist Nat (3e série, 369, Zoologie) 257: 325–333.
- Renaud-Mornant J (1982) Sous-famille et genre nouveaux de Tardigrades marins (Arthrotardigrada). Bull Mus Natl Hist Nat (4e série, 4, section A, 1-2): 89–94.
- Renaud-Mornant J (1987) Halechiniscidae nouveaux de sables coralliens tropicaux (Tardigrada, Arthrotardigrada). Bull Mus Natl Hist Nat (4e série, 9, section A,2): 353–373.
- Renaud-Mornant J (1989) Espèces nouvelles de Florarctinae de l’Atlantique Nord-Est et du Pacific Sud (Tardigrada, Arthrotardigrada). Bull Mus Natl Hist Nat (4e série, 11, section A, 3): 571–592.
- Santos E, da Rocha CMC, Gomes Jr E, Fontoura P (2017) Three new *Batillipes* species (Arthrotardigrada: Batillipedidae) from the Brazilian coast. Zootaxa 4243 (3): 483–502.
- Thulin G (1928) Über die Phylogenie und das System der Tardigraden. Hereditas 11: 207–266.
- Vital H, Praxedes Gomes M, Farkatt Tabosa W, Pires Frazão E, Aguilar Santos CL, Plácido Júnior JS (2010) Characterization of the Brazilian continental shelf adjacent to Rio Grande do Norte State, NE Brazil. Braz J Oceanogr 58 (special issue IGCP 526): 43–54.

APÊNDICE B

Publicado: Diversity: <https://doi.org/10.3390/d12020063>

The deep-sea genus *Coronarctus* (Tardigrada, Arthrotardigrada) in Brazil, South-Western Atlantic Ocean, with the description of three new species.

Edivaldo Gomes-Júnior^{1,*}, Érika Santos², Clélia M. C. Da Rocha², Paulo J. P. Santos¹ and Paulo Fontoura^{3,4}

¹ Bioscience Centre, Department of Biology, Federal University of Pernambuco, Av Prof. Moraes Rego, 1275, Cid. Universitária, Recife, PE, Brasil. 50670-901. E-mail: edivaldoljr@hotmail.com; pjp.santos@gmail.com

² Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Av. Manoel de Medeiros, S/N, Dois Irmãos, Recife, PE, Brasil. 52171-090. E-mail: erika.bio@gmail.com; cavalcanticlelia@yahoo.com.br

³ Department of Biology, Faculty of Sciences, University of Porto. Rua Campo Alegre, 4169-007, Porto, Portugal. E-mail: pfontoura@fc.up.pt

⁴ MARE, Marine and Environmental Sciences Centre, ISPA – Instituto Universitário. Rua Jardim do Tabaco, 34, 1149-041, Lisboa, Portugal

* Correspondence: edivaldoljr@hotmail.com

urn:lsid:zoobank.org:pub:7F9495DA-0DAF-45DC-99C1-A931D8689EFD

Received: date; Accepted: date; Published: date

Abstract: Three new marine tardigrade species from the deep-sea genus *Coronarctus* are described from the South-Western Atlantic Ocean: *Coronarctus dissimilis* sp. nov., *C. neptunus* sp. nov. and *C. yurupari* sp. nov. These, and *C. laubieri* Renaud-Mornant, 1987, are the first records of deep-sea tardigrades from this marine region. Specimens of those species were collected from two localities of the Brazilian continental slope (Potiguar and Campos basins) at depths comprised between 150 and 3000 m. Specimens of the three new species have short cephalic appendages and heteromorphic claws, belonging to the, here designated, *C. tenellus* group of species. Each of the new species can be distinguished from all the other species of the group by their peculiar-shaped secondary clavae and claws. The most relevant morphological characters used for the taxonomy of the genus: shape of cephalic cirri; shape of secondary-clavae; size and number of accessory spines on claws, and shape of seminal receptacles, are discussed and an identification key to all the ten known *Coronarctus* species is provided.

Keywords: Abyssal, continental slope, *Coronarctus dissimilis* sp. nov., *C. neptunus* sp. nov. and *C. yurupari* sp. nov., identification key, meiofauna, taxonomy

1. Introduction

Tardigrades (*phylum* Tardigrada) are micrometazoans that occur worldwide in terrestrial, freshwater and marine environments. Marine tardigrades are present in all oceans, ranging from the intertidal zone to abyssal depths, inhabiting a great diversity of sediments from fine mud to coarse sand, rocks, algae, and some benthic fauna [1, 2, 3].

About 220 species and subspecies of Arthrotardigrada, the order that includes almost all the marine tardigrades, had been described until now [4, 5, 6]. However, Bartels *et al.* [7] estimated that this number would likely exceed 1000, which demonstrates the paucity of knowledge about the biology of marine tardigrades. This problem is particularly severe in the Southern hemisphere, namely in poorly surveyed, deep sublittoral and abyssal zones [4].

Since the first report of abyssal tardigrades by Thiel [8], from 2600 to 4690 m deep in the Indian Ocean, only 21 tardigrade species were recorded from the deep-sea (> 200 m depth, including bathyal and abyssal zones) [4, 9, 10, 11]. From these, only three species were recorded from abyssal depths in the Eastern coast (Angola and Namibia) of the South Atlantic Ocean, *Angursa abyssalis* Renaud-Mornant, 1981, *A. lanceolata* Renaud-Mornant, 1981 and *Coronarctus tenellus* Renaud-Mornant, 1974 [12, 11]. So far, studies on Tardigrada in abyssal depths have not been performed for the Southwestern Atlantic Ocean, where 32 tardigrade species have been recorded from shallow intertidal and shallow sublittoral zones [13, 14, 15]. Another species, *Ligiartus alatus* Gomes-Jr. *et al.*, 2018, collected from depths of 100 to 150 m is the deepest tardigrade record in this region [16].

For nature management purposes, the need for meiofauna species inventories, is especially justified in order to evaluate the environmental effects of human activities [see 17, 18, 19], for example oil extraction, which the Brazilian coast is strongly subjected to. Thus, in the frame of a project aiming to assess the impact of this activity on natural resources and marine communities, specimens of the deep-sea tardigrade genus *Coronarctus* Renaud-Mornant, 1974 were recorded from two localities in the major oil extraction basins in Brazil (Campos and Potiguar basins).

After the description of *C. tenellus*, the type species of the genus, recorded from abyssal sediments (1600 – 4700 m deep) in several localities of the Somalian coast in the Indian Ocean, six other species were assigned to this genus. Although, still remaining restricted, the geographic distribution of the species of the genus *Coronarctus* was extended to the Canal de Mozambique in the Indian Ocean [20]; the Namibian coast in the South-Eastern Atlantic Ocean as referred above [12]; France, Faroe Bank and Spain in the North-Eastern Atlantic Ocean [20,

21, 22, 23]; U.S.A. and Gulf of Mexico [20, 24] in the North-Western Atlantic, and Japan in the Pacific Ocean [25].

In this study we provide the description of three new species to science: *Coronarctus dissimilis* sp. nov., *C. neptunus* sp. nov. and *C. yurupari* sp. nov., and a new record, *C. laubieri* Renaud-Mornant, 1987, from the Brazilian coast, South-Western Atlantic Ocean. Additionally, based mainly on new types of secondary clavae and claws, observed in the new species, a dichotomous key to the identification of all *Coronarctus* species is also provided.

2. Materials and Methods

Tardigrades were collected from deep-sea sediments obtained from two localities of the Brazilian continental slope (South-Western Atlantic Ocean), at the interference zone of two relevant oil extraction basins: Campos Basin (21°55' – 23° 56' S; 39°55' – 45° 55' W), Rio de Janeiro State, at 150 – 3000 m in depth, and Potiguar Basin (04° 36' – 04° 46' S; 36° 05' – 36° 31' W), Rio Grande do Norte State, at 900 – 2500 m in depth (Figure 1). Both sites are characterized by the presence of submarine canyons and the sediments are predominantly constituted of fine muds. Samples were obtained in 2009, via a box corer (50 x 50 cm), during the oceanographic campaigns (Environmental Characterization Project of the Continental Slope in the Potiguar Basin, and Environmental Characterization Project of the Campos Basin) developed by PETROBRAS (Petróleo Brasileiro SA). Then sediment subsamples were taken with 10 cm long PVC cores (diameter 3.7 cm) and fixed in 4% buffered formaldehyde.

At the laboratory sediments were washed and sieved using a 30 µm mesh sieve. Tardigrades were sorted under a dissecting microscope and transferred to microslides with coverslips. Specimens were permanently mounted in pure glycerin with formalin (ca. 1%) and sealed with nail paraffin. Animals were examined, measured (all measurements in micrometres - µm) and microphotographed under 1000x oil immersion, with a Leica DM 2500 Phase Contrast Microscopes (PHC) and a Zeiss Axioimager 2 Differential Interference Contrast Microscope (DIC), both equipped with digital cameras and imaging software (Leica Application Suite V4.9 and Zen Imaging Software for Leica and Zeiss microscopes respectively). All photomicrographs were made under DIC, and structures were measured only if they were undamaged and if their orientation was suitable. When symmetrical structures were measured, the larger value was recorded when different values were obtained. Identifications were based on Fontoura *et al.* [2] and on original species descriptions in the literature [22, 26, 27, 20, 24]. Tardigrade taxonomy follows Degma & Guidetti [5], Guil *et al.* [28] and Degma *et al.* [6], morphological terminology follows Fontoura *et al.* [2] and Møbjerg *et al.* [29].



Figure 1. Map of collecting localities (empty circles) in the Potiguar Basin and Campos Basin in the Brazilian continental slope, South-Western Atlantic Ocean.

3. Results

A total of 35 tardigrades of the genus *Coronarctus*, representing four species, were extracted from samples ranging from 150 to 3000 m in depth. Species recorded were *Coronarctus dissimilis* sp. nov. (12 specimens), *C. laubieri* Renaud-Mornant, 1987 (7 specimens), *C. neptunus* sp. nov. (5 specimens) and *C. yurupari* sp. nov. (11 specimens). Taxonomic accounts are given for each of these below.

3.1 Taxonomic accounts

Phylum: Tardigrada Doyère 1840

Class: Heterotardigrada Marcus, 1927

Order: Arthrotardigrada Marcus, 1927

Family: Coronarctidae Renaud-Mornant, 1974

Genus: *Coronarctus* Renaud-Mornant, 1974

Coronarctus dissimilis sp. nov.

Figures 2–4, Supplementary Table 1

3.2 *Diagnosis*

Coronarctus with reduced leaf-like cephalic appendages. Median cirrus inserted at the rear of the head, near the posterior edges of secondary clavae. Subspherical primary clavae. Flattened secondary clavae with two dorsal lobes and two ventral lobes each. The anterior dorsal lobe located far ahead; the second dorsal lobe located in a medial position. The posterior ventral lobes are closely jointed and separated from the anterior lobes by a deep indentation. Cuticle smooth. Sensory organs present on each pair of legs and additional flexible spine-like processes on legs IV. Heteromorphic claws: Claws of legs IV much longer than claws of the first three pairs of legs. Internal claws slightly shorter than external claws. All claws with apical accessory spines.

3.3 *Type locality*

Campos Basin, Rio de Janeiro State, Brazil, Specimens were collected from the Brazilian continental slope at 1300 m below sea level, in a submarine canyon, at two sampling points (21°55' S, 39°55' W and 21°55' S, 45°55' W). The sediment type is fine mud.

3.4 *Type material and type repository*

The holotypic male (slide Tard-UFRPE-01-108), the allotypic female (slide Tard-UFRPE-01-110) and ten paratypes; seven females (slides Tard-UFRPE-01-106 - Tard-UFRPE-01-109 and C.XI-73); one specimen of unknown gender (slide Tard-UFRPE-01-111), and three two-clawed larvae (slides Tard-UFRPE-01-110 and C.XI-73). The holotype, allotype, and six paratypes are deposited in the Laboratório de Meiofauna, Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Brazil (collection of Clélia Rocha). Four paratypes, two females and two larvae (slide C.XI-73), are deposited in the Department of Biology, Faculty of Sciences, University of Porto, Portugal (collection of P. Fontoura).

3.5 *Etymology*

From the Latin *dissimilis* (= dissimilar, unequal) as the two most external claws of the new species are considerably thinner than the two most internal claws on each leg I–III.

3.6 Description of holotype

Adult female 350 μm long and 86.1 μm wide (Figures 2A, 3A). The body, cylindrical and elongated, is covered by a smooth and transparent cuticle with metameric folds. Coelomocytes and other globular bodies (about 5 μm in diameter) are present in the body cavity. The head, narrower than the body, is made of two parts, bearing short leaf-like cephalic cirri: the first conical part bears the paired internal (4.4 μm long) and external cirri (7.3 μm long), and the unpaired median cirrus (2.6 μm); the posterior second part bears the subspherical primary clavae and the leaf-like lateral cirri A (Figures 2B–C, 3B). Primary clavae (6.2 μm in diameter) are embedded into a socket and separated from the short lateral cirri A (5.2 μm) (Figure 3B).

The flattened secondary clavae have two dorsal lobes and two ventral lobes each. The anterior dorsal lobe is located far ahead and can be easily overlooked; the posterior dorsal lobes are very wide and located in a medial position (Figures 2B, 3C). The posterior lobes are closely jointed. After the insertion of the external cephalic cirri, the anterior ventral lobes display a small projection that, when deformed by the slide mounting process can be easily confused with a third ventral lobe (see Figure 2C). The anterior ventral lobes are separated from the posterior lobes by a deep indentation (Figures 2C, 3D). The posterior ventral lobes of secondary clavae are closely jointed. The median cirrus is inserted in the rear of the head, after the posterior dorsal lobes and near the posterior edges of the secondary clavae (Figures 2B, 3C).

Somatic cirri B (5.1 μm long), C (23.6 μm long) and E (20.6 μm long) are present as typical of the genus. Each somatic cirrus consists of a very short cirrophore, accordion-like scapus and tubular flagellum which is very short on cirrus B, tapering into a blunt tip.

The legs are short and compact. Legs IV are longer than the first three leg pairs. Sensory organs are present on all legs, very short on legs I–III (2.2, 3.4 and 5.3 μm long, respectively) and longer on legs IV (6.7 μm long). Sensory organs consist of a needle-like structure partly embedded into a conical base. On legs IV the needle-like structure is shorter, ending in a blunt apex (Figure 4A). A flexible spine-like process (10.7 μm long) is inserted dorsally in the coxa of legs IV, above the sensory organ (Figure 4A).

The claws, supplied with basal spurs and connected by a membrane, display heteromorphy: claws on the legs IV (external claws 27.4 and 31.2; internal claws 37.1 and 35.7 μm long) are much longer than claws on the first three leg pairs (on legs I: external claws 19.4 and 18.6; internal claws 24.4 and 24.5 μm long) (Figures 2A, D, 3A). On all leg pairs, external claws are slightly shorter than internal claws (see table S1 for measurements). Claws on legs I are more robust than claws on legs II and III. On the first three leg pairs and particularly on legs I, the

two most external claws are considerably thinner than the two most internal claws (Figures 3B, 4B). All claws with apical short accessory spines (Figures 2D, 4D).

The mouth opening is terminal and surrounded by cuticular folds. Details of the buccal apparatus were not observed.

The ovary is odd and dorsal. Two pear-shaped seminal receptacles, with ducts directed frontwards, are present next to the rosette-like gonopore (Figure 4E). The distance between gonopore and anus, a fissure surrounded by a wrinkled cuticle, is 11.7 μm .

3.8 Remarks

The observed male does not display external sexual dimorphism, except for the gonopore that is a slit on the top of a cylindrical cuticular fold. However, this assumption needs to be confirmed, particularly for morphometric data, with the examination of additional material to increase the sample size.

The two-clawed larvae lack gonopore and anus and the most external claw on legs I are particularly thin (Figure 4F). As in adults, the claws also have short apical accessory spines. In larvae sensory organs were not observed on legs I–III probably due to their small size. For the other characters, larvae are similar to adults.

3.9 Differential diagnosis

Currently, seven species are assigned to the genus *Coronarctus*. Based on the relative size of claws and length of cephalic appendages, which are considered as reliable taxonomic characters [20, 22, 24], two main groups can be recognized. Four species, exhibit claw heteromorphy (i.e., claws on legs IV much longer than claws of legs I–III) and have short cephalic appendages ($< 10 \mu\text{m}$ long): *C. tenellus*, *C. disparilis* Renaud-Mornant, 1987, *C. laubieri* and *C. mexicus* Romano III, Gallo, D'Addabbo, Acogli, Baguley & Montagna, 2011. Three other species, *C. stylisetus* Renaud-Mornant, 1987, *C. fastigatus* Renaud-Mornant, 1987 and *C. verrucatus* Hansen, 2007, display claw homomorphy (claws on all legs similar in length) and long ($> 10 \mu\text{m}$) cephalic appendages and are assigned to the *C. stylisetus* group of species. From now on these two groups will be designated *C. tenellus* group of species and *C. stylisetus* group of species respectively, referring the two first described species within each group.

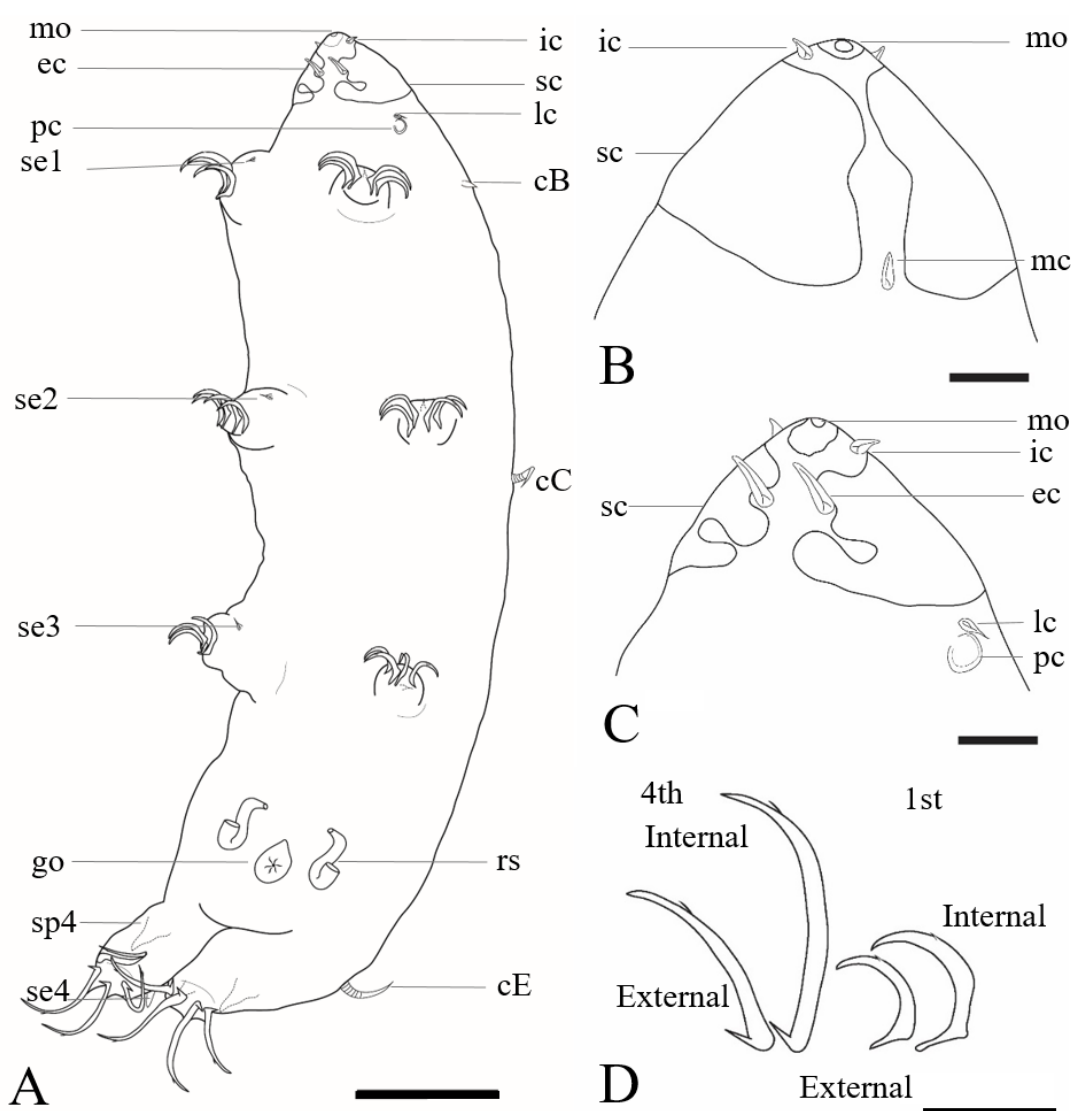


Figure 2. *Coronarctus dissimilis* sp. nov. Drawings based on the holotype. (A) Ventral view of the body; (B) Dorsal view of the head; (C) Ventral view of the head; (D) Claws of the first and fourth pairs of legs. Abbreviations: cB – cirrus B, cC- cirrus C; cE - cirrus E; ec – external cirrus; go – gonopore; ic – internal cirrus; lc – lateral cirrus A; mc – median cirrus; mo – mouth; pc – primary clava; rs – seminal receptacle; sc – secondary clava; se1 – 4 – sensory organ legs I – IV; sp4 – coxal process on leg IV. Scale bars: A-50 μ m, B-D-10 μ m.

Coronarctus dissimilis sp. nov., in having short leaf-like cephalic appendages and claws displaying heteromorphy, belongs to the *C. tenellus* group. Within this group, only one described species, *C. laubieri*, also has the median cirrus inserted at the rear of the conical part of the head and secondary clavae with the posterior ventral lobes separated from the anterior ventral lobes by a deep indentation (see Figure 11). The new species can be clearly

distinguished from *C. laubieri* in having a different shaped secondary clavae: in the new species the posterior dorsal lobes are located at a medial position, before the insertion of the median cirrus, while in *C. laubieri* they are located at the rear, and the median cirrus is inserted between them (see Figure 11). Additionally, in *C. dissimilis* sp. nov. external claws on legs IV are just slightly shorter than internal claws (mean values of external claw length / mean values of internal claw length = 0.77–0.82, assessed in 7 adult specimens with the 4 claws measured) and all claws have well-visible dorsal accessory spines. On the contrary, in *C. laubieri* external claws are markedly shorter than internal claws (in the holotype external claw length / internal claw length = 0.40) and minute apical accessory spines are present on internal claws only. Moreover, in comparison with *C. laubieri*, in *C. dissimilis* sp. nov. the two most external claws on each leg I–III are particularly thinner when compared with the two most internal claws.

Coronarctus laubieri Renaud-Mornant, 1987

3.10 Material examined

Seven specimens (two females, 244 and 395 μm long, one male 259 μm long, one specimen of unknown gender 362 μm long and a two-clawed larva 256 μm long) were collected from the Potiguar Basin (04°36'– 04°46' S; 36°05' – 36°31' W), Rio Grande do Norte State, Brazil, in the Brazilian continental slope between 1985 and 2500 m below sea level; and two specimens (female 445 μm long and specimen of unknown gender 294 μm long) were collected from Campos Basin (22°10' S; 40°20' W), Rio de Janeiro State, Brazil, in the Brazilian continental slope between 2500 and 3000 m below sea level. At both sampling sites the sediment type is fine grain.

3.11 Remarks

Accessory spines on claws were not observed on the examined specimens. For all the other characters the specimens perfectly match the description of the species in Renaud-Mornant [20]. Up till now this species was recorded in the North Atlantic only at depths of between 625 and 4190 m below sea level [see 4]: five records [20] from St. KG 215, the terra typica (47°35'65 N; 09°39'9 W), one record [30] from France, Bay of Biscay (46°18'68 N; 12°33'90 W), and one record from U.S.A., Gulf of Mexico (27°07' N; 92° 20' W). This is the first record of this species from the South-Western Atlantic Ocean.

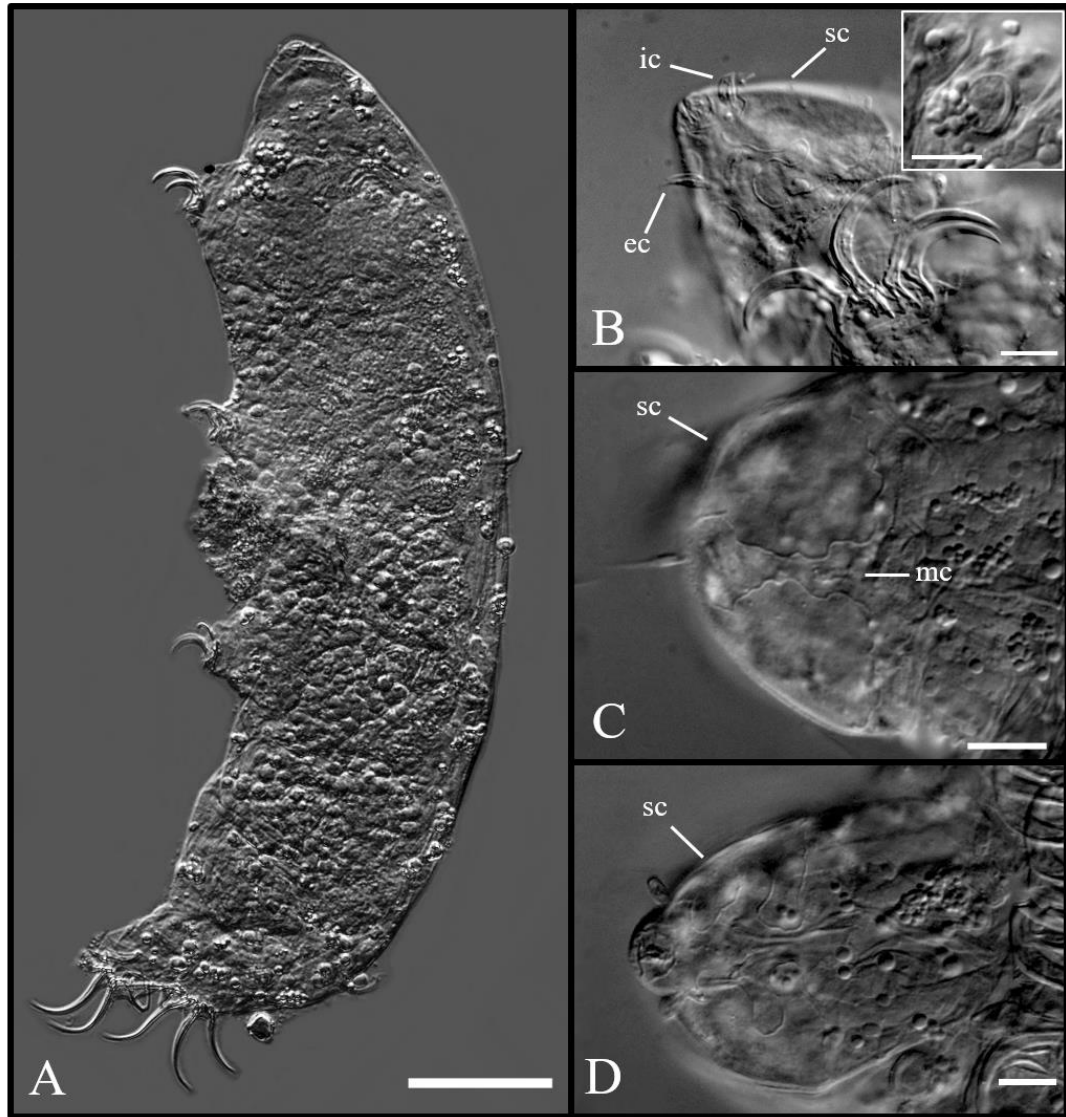


Figure 3. *Coronarctus dissimilis* sp. nov. (A) Habitus; (B) Ventral view of the head showing the cephalic cirri, secondary clavae and claws on legs I. Insert with detail of the primary clava embedded into socket; (C) Dorsal lobes of secondary clavae and median cirrus; (D) Ventral lobes of secondary clavae. Abbreviations: ec – external cirrus; ic – internal cirrus; mc – median cirrus; sc – secondary clava. Scale bars: 10 µm.

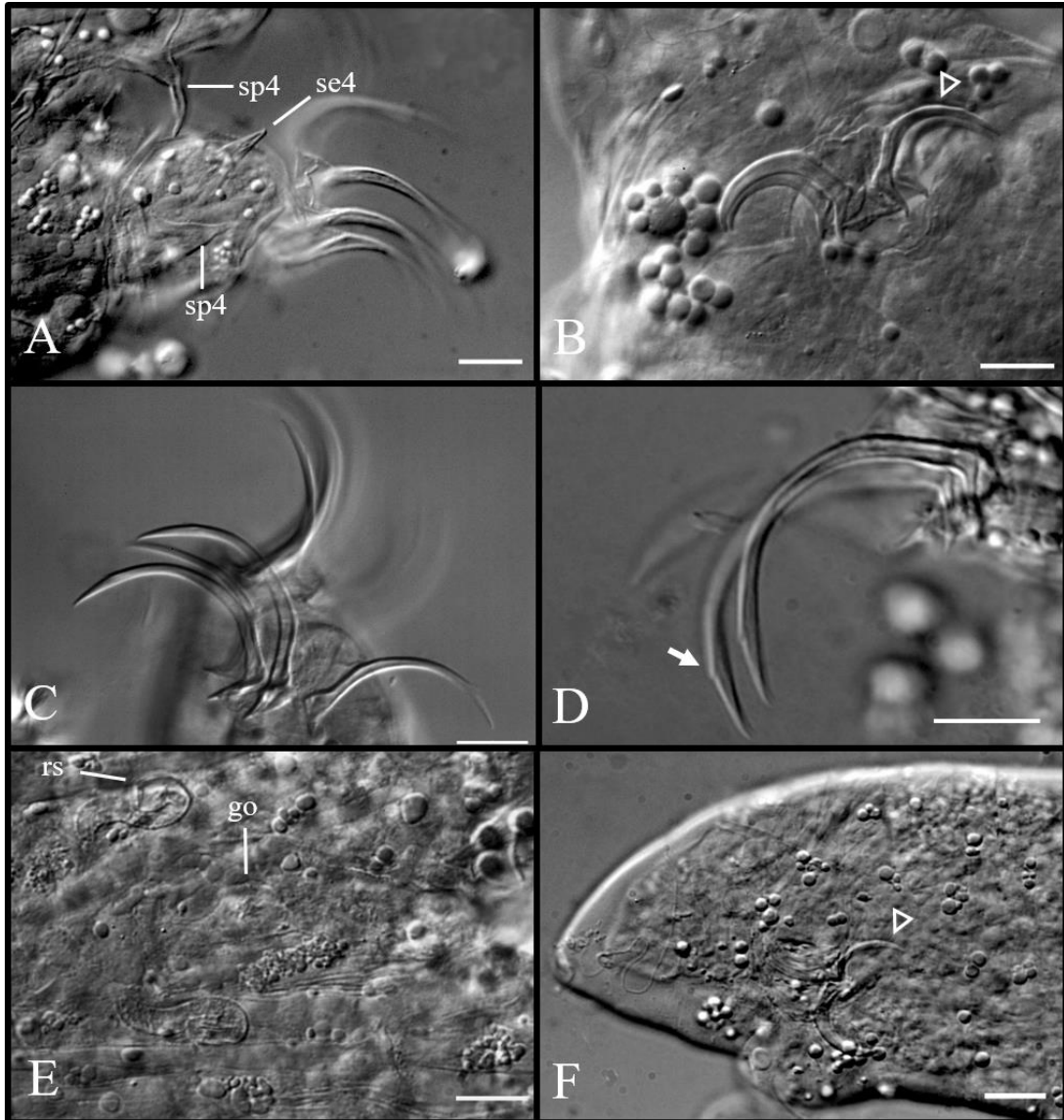


Figure 4. *Coronarctus dissimilis* sp. nov.; (A) Legs IV, showing the sensory organ and coxal processes; (B) Claws on legs I, notice the thinner most external claw (empty arrowhead); (C) Claws on legs IV; (D) Internal claws on leg IV, showing the accessory spine (arrow); (E) Female gonopore and seminal receptacles; (F) Larva, showing the thinner external claw (empty arrowhead). Abbreviations: go – gonopore; rs – seminal receptacle; se4 – sensory organ on legs IV; sp4 – coxal process on leg IV. Scale bars: 10 µm.

Coronarctus neptunus sp. nov.

Figures 5–7, Supplementary Table 2

3.12 Diagnosis

Coronarctus with reduced cephalic cirri, each with annulated scapus and flagellum. Spherical primary clavae. Flattened secondary clavae with two ventral lobes, the posterior ones jointed. Dorsally, the internal edges of secondary clavae, diverging posteriorly, are almost rectilinear not displaying evident lobes. Median cirrus inserted at about equal distance from the

mouth opening and the posterior edges of secondary clavae. Cuticle smooth. Sensory organs present on each pair of legs. The leg sensory organ on legs I–III consists of a needle-like structure, protruding from a wrinkled broad cylindrical basal portion in which is partly embedded. On legs IV the wrinkled basal portion is conical with the embedded needle-like structure slightly protruding. Similar spine-like processes are present on the coxa of legs IV. Heteromorphic claws (claws of legs IV much longer than claws of the first three pairs of legs) with very robust basal spurs. Internal claws on legs IV with a pair of apical spines; on external claws IV a robust spine is present mediodorsally. Minute accessory spines are present on legs I–III.

3.13 Type material and type repository

Holotypic female (slide Tard-UFRPE-01-103), allotypic male (slide Tard-UFRPE-01-102) and three paratypes, two females and a specimen of unknown gender (slides Tard-UFRPE-01-101 and Tard-UFRPE-01-104), are deposited in the Laboratório de Meiofauna, Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Brazil (collection of Clélia Rocha).

3.14 Type locality

Campos Basin (21°55' – 23°56' S; 39°55' – 40°56' W), Rio de Janeiro State, Brazil, in the Brazilian continental slope between 150 and 1300 m below sea level. The sediment type is fine grain.

3.15 Etymology

The epithet is inspired in the trident used by Neptuno, the roman god of the sea, as an allusion to the long and sharp spines of the claws of the new species.

3.16 Description of holotype

Adult female with an elongate cylindrical body (about 216 µm long and 75.8 µm wide) with a constriction between each pair of legs (Figures 5A, 6A). Cuticle smooth and transparent.

A full set of short cephalic appendages is inserted into a conical head (Figures 5B–C, 6B–C). Divided lateral cirri A (11.1 µm), each consisting of an annulated scapus followed by a smooth flagellum, ending in a spherical tip, are located in the posterior portion of the head and inserted, separately but close together the spherical and not pedunculated primary clavae (5.6 µm) (Figures 5B, 6C–D). Short median cephalic cirrus (4.0 µm) is inserted at about equal distance from the anterior head margin (17 µm) and the posterior edges of secondary clavae (15

µm) (Figure 5C). Dorsal internal and ventral external cephalic cirri are short, similar in length (5.5 and 6.1 µm long respectively), and inserted anteriorly, close to the mouth opening (Figures 5B, 6B). The cephalic cirri end forming a blunt tip and the division into annulated scapi and flagella, although not confirmed, is likely. The flattened secondary clavae have two ventral lobes, the posterior ones jointed (Figures 5B, 6B). Dorsally the internal edges of secondary clavae are almost rectilinear not displaying evident lobes; left and right edges which are very closely jointed anteriorly, diverging backwards gradually (Figures 5C, 6C).

Somatic cirri *B* (8.0 µm), *C* (17.1 µm) and *E* (21.7 µm) each with short cirrophore (almost imperceptible), accordion-like scapus and flagellum.

The legs, particularly the first three pairs, are short and stumpy. The hind legs are slightly longer. Sensory organs present on all pairs of legs. Leg sensory organs on legs I–III (Figures 7A, B) consist in a needle-like structure (about 2.0 µm long), partly embedded into a wrinkled broad cylindrical basal portion and partly protruding (basal portion is 4.0, 8.0 and 8.0 µm long in legs I, II and III respectively). On legs IV sensory organs (not measured in the holotype) are similar but the wrinkled basal portion is more conical and a relatively smaller protruding needle-like structure. A refractive organ is present at the apex of the basal portion. Similar spine-like processes (16.0 µm long) are present on the coxa of the hind legs (Figure 7D).

Each leg has four claws with robust basal spurs. Claws exhibit marked heteromorphy: on the fourth pair of legs claws (external and internal claws are 39.2/39.7 and 43.0/44.5 µm respectively) are much longer than claws on the first three pairs of legs (on legs I external claws are 22.0 µm, internal claws 27.0 µm long); on all legs internal and external claws are similar in size or internal claws are slightly longer than external claws (see table S2 for measurements, Figures 5A, D, 6A, 7A–C). The presence of accessory spines on all claws on legs I–III is likely because minute accessory spines were observed on several internal and external claws on these legs. All claws on legs IV (Figures 5A, D, 7C) are slightly bent and have very long sharp basal spurs (14.0 and 7.0 µm on external and internal claws respectively) and strong and long accessory dorsal spines: a single robust spine, about 4.6 µm, located far from the claw tip (about 10 µm, i.e. 1/3 of the claw length) on external claws, and a pair of slightly shorter (3.4 µm) but evident spines located in a more apical position (about 6.7 µm far from the claw tip) on internal claws (Figures 5B, 7C).

The mouth is subterminal and surrounded by cuticular folds. The spherical pharyngeal bulb is about 22 µm in diameter. Other structures of the buccal apparatus (buccal tube, stylets and placoids) were not observed.

The reproductive structures consist of a dorsal ovary and two pear-shaped seminal receptacles (each 12.1 μm long) with straight ducts directed backwards and curving anteriorly in the terminal portion only. Seminal ducts openings are located laterally at about 18 μm from the rosette-like gonopore (Figures 5A, 7E). The anus, 14.5 μm distant from the gonopore, is a short fissure surrounded by a wrinkled cuticle.

3.17 Remarks

The allotypic male does not display external sexual dimorphism, except for the gonopore that is a circular slit located at the top of a cylindrical cuticular fold, 7 μm from the anus (Figure 7F). Two-clawed larvae were not found.

3.18 Differential diagnosis

In *Coronarctus neptunus* sp. nov. secondary clavae do not display evident dorsal lobes and the edges jointed anteriorly, diverge backwards. Within the genus *Coronarctus*, such kind of dorsal-shaped secondary clavae is present in *C. stylisetus* only (see Figure 11). However, contrary to *C. neptunus* sp. nov., this species has long cephalic appendages and the claws display homomorphy (*C. stylisetus* group of species). In having short cephalic appendages and heteromorphic claws, the new species belongs to the *C. tennellus* group of species. In this group and similarly to *C. neptunus* sp. nov., only *C. mexicus* has annulated cephalic cirri and wrinkled leg sensory organs. In addition to the very different shaped secondary clavae (dorsal edges diverging backwards and two ventral lobes in the new species, whereas the two dorsal lobes are described as very closely jointed and three ventral lobes are present in *C. mexicus*, see Figure 11), the two species can be clearly distinguished by another relevant taxonomic character, the claws. In the new species, claws IV are less curved, with long and sharp basal spurs, twin accessory spines on internal claws and a robust spine mediodorsally located (all claws more curved and with single apical accessory spines in *C. mexicus*). Moreover, in *C. mexicus* claws on legs I–III are thick and external and internal claws are not equal in size (16 and 23 μm respectively in the holotype, which has a 294 μm long body, i.e., the external/internal claws ratio is about 0.70), while in *C. neptunus* sp. nov. the claws of the three first leg pairs are longer, much thinner and much more similar in length (external/internal claws ratio > 0.74 , $n=5$; in the 216 μm long holotype this ratio is 0.81). The two species also differ in the relative size of sensory organs and coxal spine-like processes on the hind legs that are equal in size in *C. mexicus* while sensory organs are much smaller than coxal spine-like processes in *C. neptunus* sp. nov. The new species also differs from all the known species of the genus in having straight

seminal ducts directed backwards and curving anteriorly in the terminal portion only. In the other *Coronarctus* species the seminal duct curves immediately after the seminal receptacle pointing anteriorly in six species and posteriorly in *C. stylisetus*.

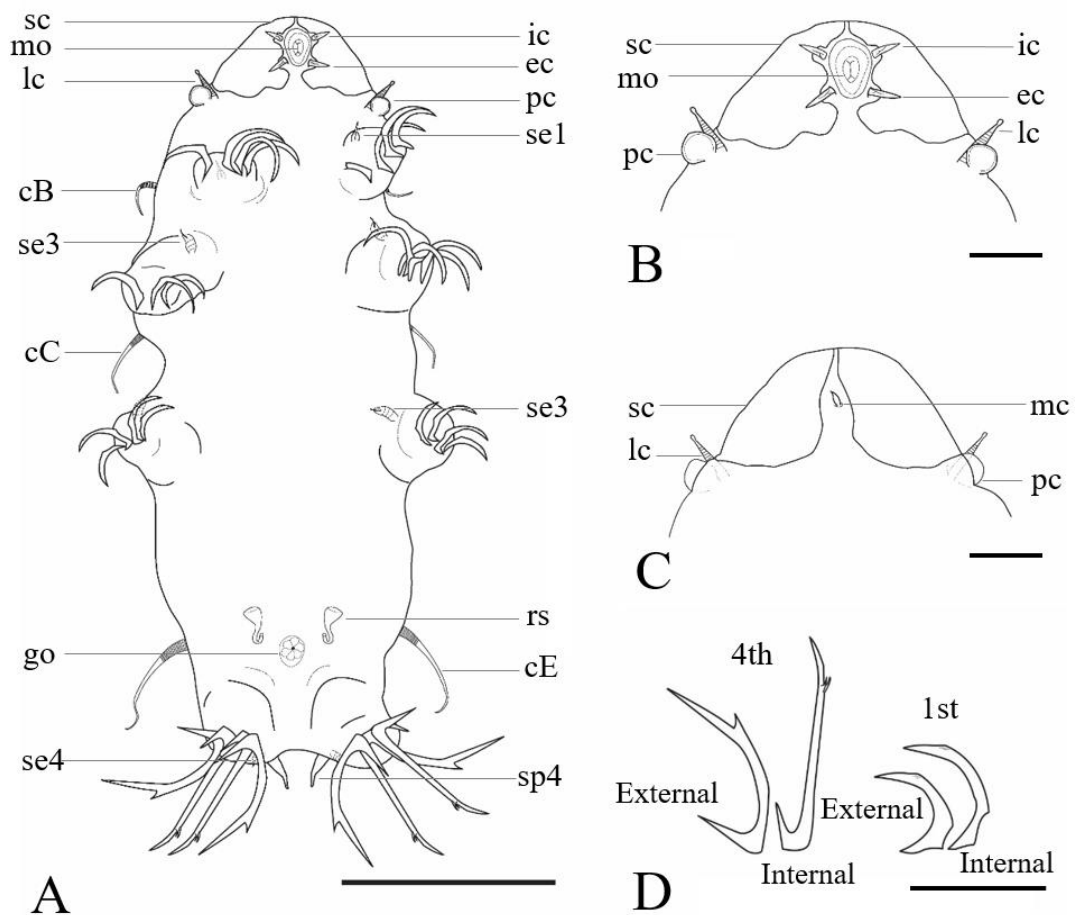


Figure 5. *Coronarctus neptunus* sp. nov. Drawings based on the holotype. **(A)** Ventral view of the body; **(B)** Dorsal view of the head; **(C)** Ventral view of the head; **(D)** Claws of the first and fourth pairs of legs. Abbreviations: cB – cirrus B, cC- cirrus C; cE - cirrus E; ec – external cirrus; go – gonopore; ic – internal cirrus; lc – lateral cirrus A; mc – median cirrus; mo – mouth; pc – primary clava; rs – seminal receptacle; sc – secondary clava; se1 – 4 – sensory organ legs I–IV; sp4 – coxal process on leg IV. Scale bars: A-50 μ m, B–D-10 μ m.

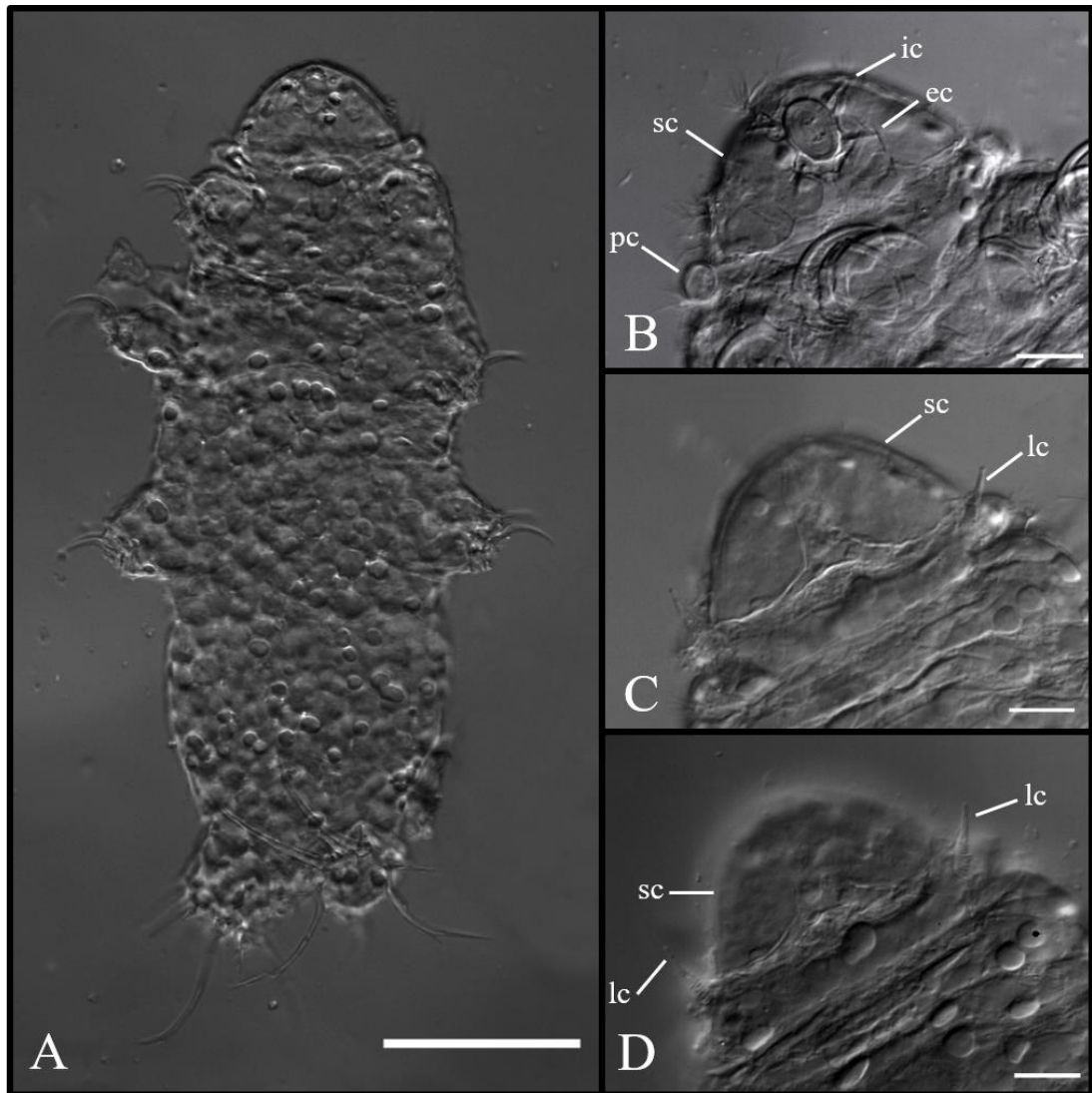


Figure 6. *Coronarctus neptunus* sp. nov. **(A)** Habitus; **(B)** Ventral view of the head showing the cephalic sensory organs. The ventral lobes of secondary clavae are visible; **(C)** Dorsal view of the head, showing the secondary clavae, primary clavae and the spherical tip of lateral cirri A; **(D)** Lateral cirri A, notice the annulated scapi. Abbreviations: ic – internal cirrus; ec – external cirrus; lc – lateral cirrus A; pc – primary clava; sc – secondary clava. Scale bars: 10 µm.

Coronarctus yurupari sp. nov.

Figures 8–10, Supplementary Table 3

3.19 Diagnosis

Coronarctus species with reduced leaf-like cephalic cirri. Spherical, pedunculated primary clavae. Flattened and strongly punctated secondary clavae with posterior ventral and dorsal lobes closely jointed. Cuticle smooth. Sensory organs present on each pair of legs. Small spine-like process on legs IV. Heteromorphic claws: claws of legs IV much longer than claws of the

first three pairs of legs. All claws (internal and external) with a short apical accessory spine. On claws of legs IV an additional spine is present mediodorsally.

3.20 *Type locality:*

Potiguar Basin (04°36' – 04°46' S; 36°05' – 36°31' W), Rio Grande do Norte State, Brazil, in the Brazilian continental slope between 991 and 2159 m below sea level. The sediment type is fine grain.

3.21 *Type material and type repository*

Holotype, adult male (slide Tard-UFRPE-01-98), allotype, adult female (slide Tard-UFRPE-01-29), and 9 paratypes: a female, 6 males and 2 two-clawed larvae. The holotype (slide Tard-UFRPE-01-98), allotype (slide Tard-UFRPE-01-29) and 6 paratypes: 5 males (slides Tard-UFRPE-01-26, Tard-UFRPE-01-30, and Tard-UFRPE-01-99), and a two-clawed larva (TARD-UFRPE-01-100) are deposited in the Laboratório de Meiofauna, Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Brazil (collection of Clélia Rocha). Three paratypes, 2 males (slides C.XI-71 and C.XI-72) and a two-clawed larva (slide C.XI-71) are deposited in the Department of Biology, Faculty of Sciences, University of Porto, Portugal (collection of P. Fontoura).

3.22 *Etymology*

The specific epithet *yurupari* refers to Yurupari, a demon in the mythology of some South American indigenous communities (namely the Mawé), considered the lord of darkness. The specific epithet alludes to the dark ocean depths where the new species was found.

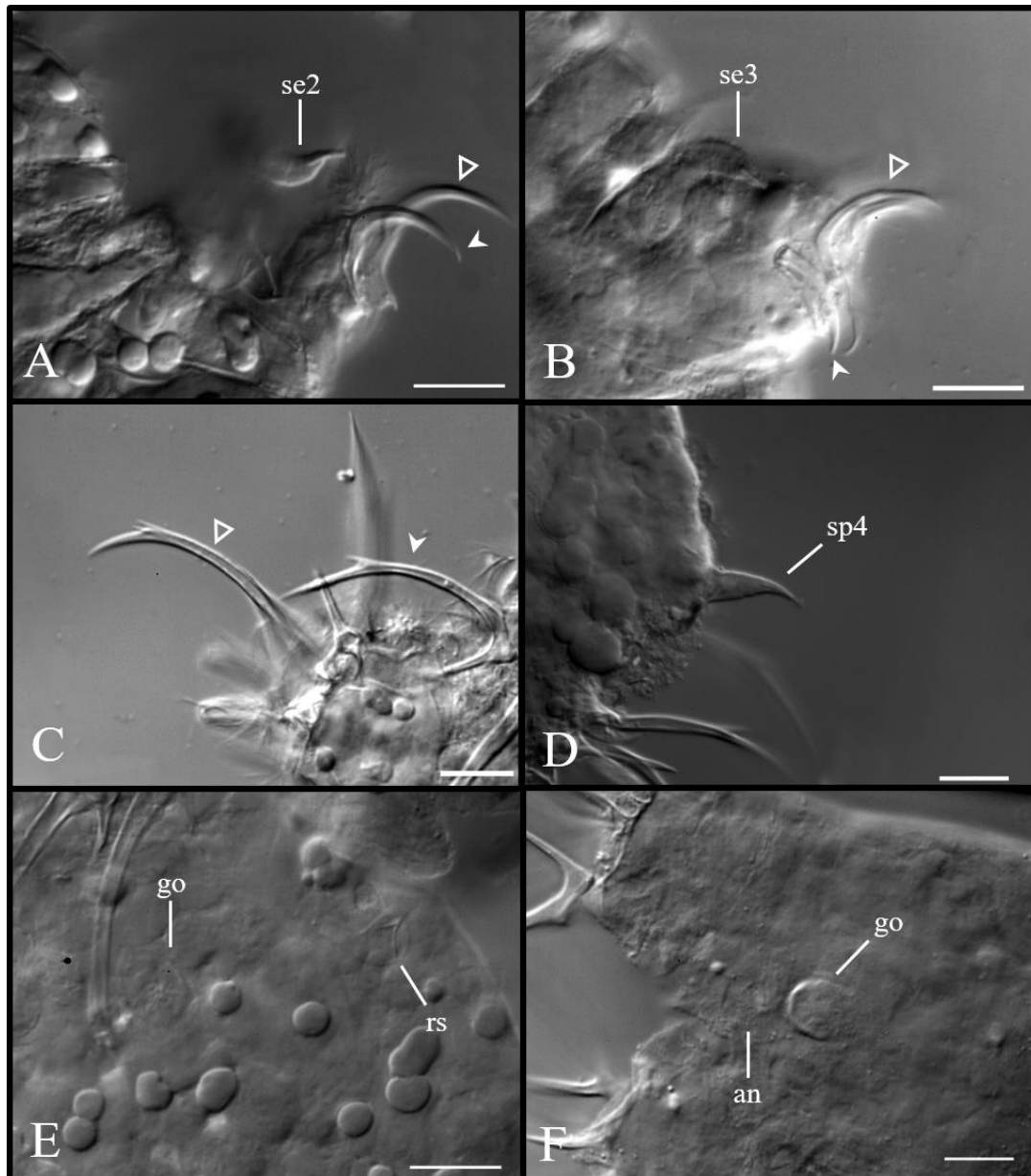


Figure 7. *Coronarctus neptunus* sp. nov. **(A)** Leg II, showing the sensory organ and the most external (indented arrowhead) and internal claws (empty arrowhead); **(B)** Leg III, showing the sensory organ and the most external (indented arrowhead) and internal claws (empty arrowhead); **(C)** Claws on legs IV, showing the accessory spines on internal claw (empty arrowhead) and external claw (indented arrowhead); **(D)** Coxal process on legs IV; **(E)** Female gonopore and seminal receptacle; **F.** Male gonopore and anus. Abbreviations: an – anus; go – gonopore; rs – seminal receptacle; se2–3 – sensory organ legs II–III; sp4 – coxal process on leg IV. Scale bars: 10 µm.

3.23 Description of the holotype

Adult male with a cylindrical and elongated body is 485 μm long and 107 μm wide (Figures 8A, 9A). The cuticle, with metameric folds, is smooth and transparent. Coelomocytes and other globular bodies (about 5.2 μm in diameter) are present in the body cavity. The head is well-differentiated and narrower than the body, bearing short, leaf-like cephalic cirri (Figures 8B–C; 9B). The anterior conical part of the head bears the external (6.8 μm) and internal cirri (6.0 μm), median cirrus (4.7 μm) and the secondary clavae. The posterior cylindrical part of the head bears the primary clavae (7.8 μm) and lateral cirri A (5.0 μm) (Figure 8A–C).

The spherical, finely punctated primary clavae is pedunculated and inserted separately from the shorter lateral cirri A. A very small constriction is present on the top of primary clavae (Figures 9D, 10A). The secondary clavae are flattened and strongly punctated (Figures 8B–C, 9C). Secondary clavae with two dorsal and two ventral lobes each. The dorsal and ventral posterior lobes are closely jointed (Figures. 9C–D). Posterior dorsal end ventral edges of secondary clavae with a poorly marked indentation. The median cirrus is inserted between the anterior and the posterior dorsal lobes at about equal distance from the mouth opening and the posterior edge of secondary clavae.

Somatic cirri B (5.0 μm), C (16.0 μm) and E (25.0 μm) are present as typical of the genus. Each somatic cirrus consists of a very short cirrophore, accordion-like scapus and flagellum, which is particularly short on cirrus B, tapering into a blunt tip.

Short spine-like sensory organs are present dorsally on all pairs of legs; very short on legs I (3.4 μm) and with similar size on legs II and III (5.3 and 5.2 μm respectively), and terminating in a blunt tip on legs IV (5.7 μm) (Figure 10B, white arrowhead).

The legs, particularly the first three pairs, are short and retractile. The hind legs, slightly longer and slender, have a spine-like process (8.4 μm) inserted on the coxa (Figure 10B, black arrowhead). Each leg has four claws. Claws display marked heteromorphy: on the fourth pair of legs claws are much longer than claws on the first three pairs of legs (on legs IV external claws are 49.3 and 52.3 and internal claws are 63.5 and 67.2 μm long, on legs I the only external claw measured is 27.2 and internal claws are 34.0 and 38.0 μm long); on all legs internal claws are slightly longer than external claws (see table S3 for measurements, Figures 8A, D, 9A, D, 10C). The claws are curved, supplied with basal spurs and are connected to the leg by a membrane. All claws have an apical accessory spine (Figures 8D, 10C). Claws IV have an additional minute spine, located mediodorsally, very difficult to see (Figures 8D).

The mouth opening is terminal and surrounded by cuticular folds. The buccal tube is 70.0 μm long, ending into large droplet-shaped apophyses (well visible in a paratype, Figure 10D). The oval pharyngeal bulb (33.0 μm long and 27.0 μm wide) is devoided of placoids. Stylet supports are not perceptible in the holotype, in a paratype (body 352 μm long; buccal tube 69.0 μm) the stylets (Figure 10D), without stylet supports, are 61.0 μm long, ending into elongated bulbous furcae.

The gonopore is a circular slit located at the top of a cylindrical cuticular fold, 9.0 μm distant from the anus (Figure 10E). The anal fissure is surrounded by three lobes of wrinkled cuticle.

3.24 Remarks

Although only based on the examination of one female and except for her larger size, sexual dimorphism was not observed on external somatic structures. The female has two pear-shaped seminal receptacles, each consisting of a pouch (11.0 μm long x 9.0 wide μm) and a curving duct (about 33 μm long) bending frontwards (Figure 10F). The duct opening is located at the same height as the rosette-like gonopore, which is 15.0 μm distant from the anus. The ovary is seen dorsally.

The claws on the two-clawed larvae, lacking gonopore and anus, all have a short apical spine. The additional spine located mediodorsally was not perceptible on claws IV. All the other characteristics are the same as the adult.

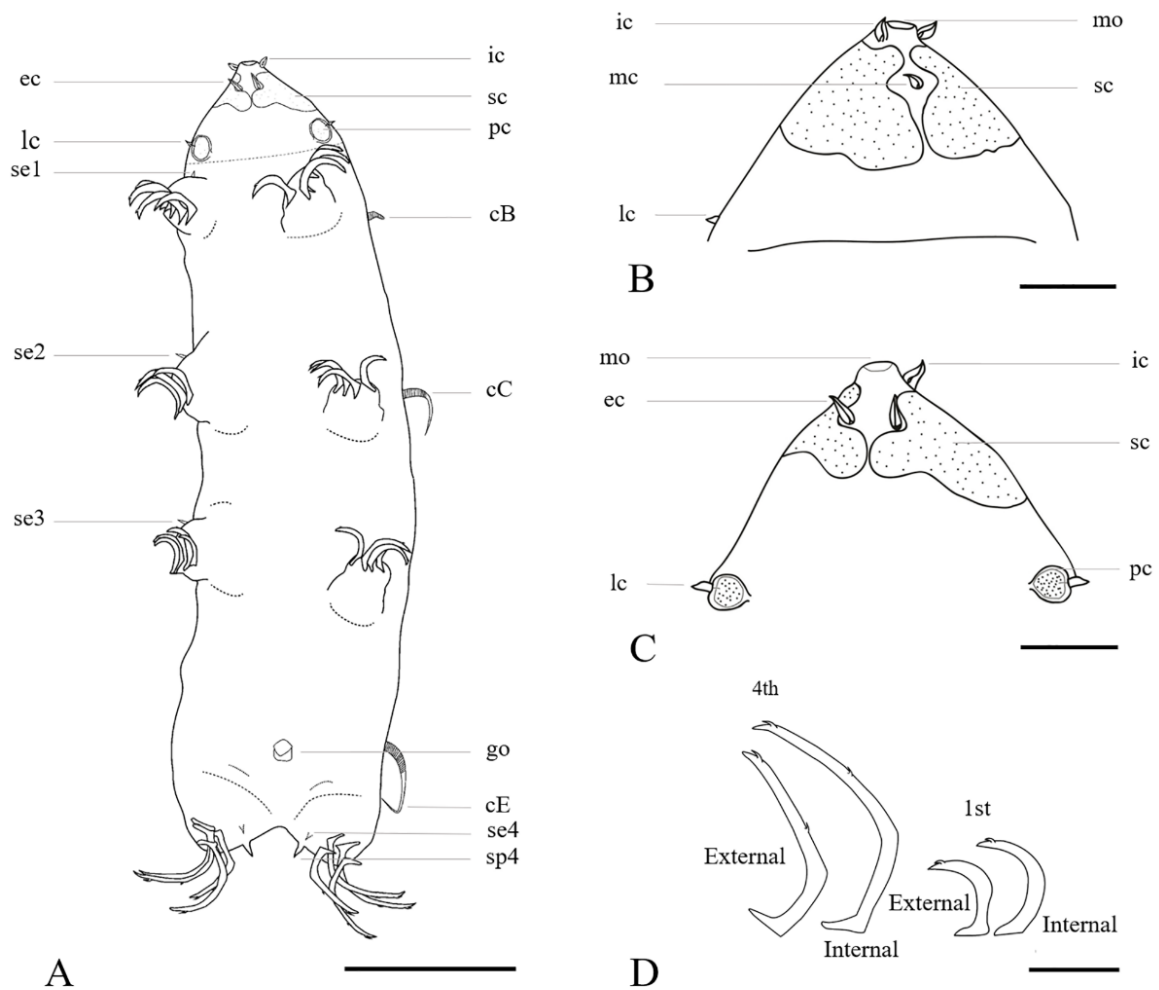


Figure 8. *Coronarctus yurupari* sp. nov. Drawings based on the holotype. **(A)** Ventral view of the body; **(B)** Dorsal view of the head; **(C)** Ventral view of the head; **(D)** Claws of the first and fourth pairs of legs. Abbreviations: cB – cirrus B; cC- cirrus C; cE - cirrus E; ec – external cirrus; go – gonopore; ic – internal cirrus; lc – lateral cirrus A; mc – median cirrus; mo – mouth; pc – primary clava; sc – secondary clava; se1–4 – sensory organ legs I–IV; sp4 – coxal process on leg IV. Scale bars: A-50 μ m, B–D-10 μ m.

3.25 Differential diagnosis

As with the new species, belonging to the *C. tennellus* group of species, the other six described *Coronarctus* species also exhibit claw heteromorphy and have short cephalic appendages: *C. tennellus*, *C. disparilis*, *C. laubieri*, *C. mexicus* and the above newly described species *C. dissimilis* sp. nov. and *C. neptunus* sp. nov. *Coronarctus yurupari* sp. nov. have leaf-like cephalic cirri and the median cirrus inserted at equal distance from the posterior and anterior edges of secondary clavae and can be easily distinguished from *C. laubieri* and *C. dissimilis* (both with the median cirrus inserted posteriorly at the level of posterior edges of secondary clavae, see Figure 11) and from *C. mexicus* and *C. neptunus* sp. nov. (both species display cephalic cirri with accordion-like scapi). Moreover, these species exhibit different-

shaped secondary clavae: two ventral lobes, from which the posterior lobe is jointed, are present in *C. yurupari* sp. nov., *C. laubieri* and *C. dissimilis*, but in these last two species there is a deep indentation between lobes, while three ventral lobes from which the posterior lobe is slightly separated are present in *C. mexicus* (see Figure 11).

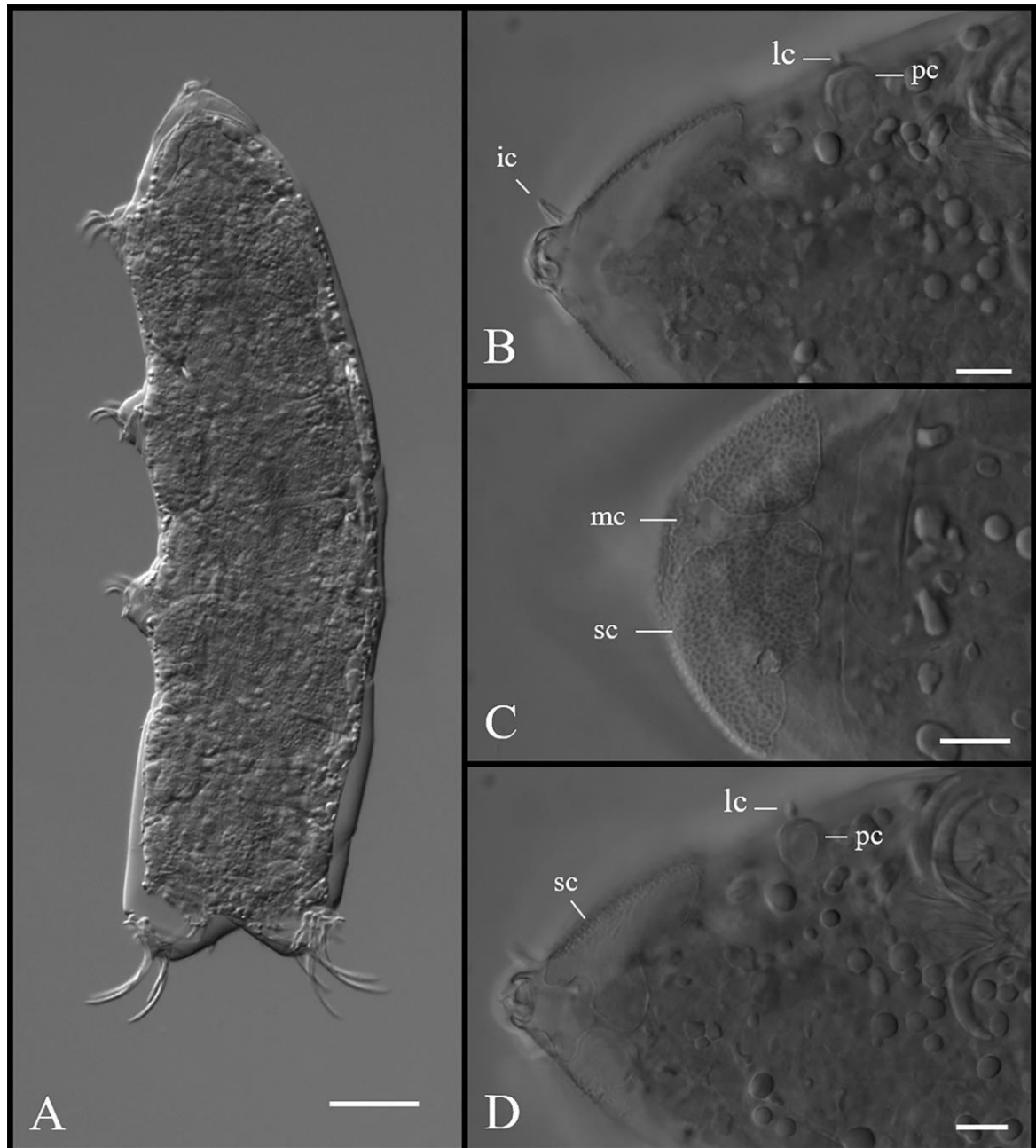


Figure 9. *Coronarctus yurupari* sp. nov. (A) Habitus; (B) Ventral view of the head showing the internal cirrus, primary clava and lateral cirrus A; (C) Dorsal lobes of secondary clavae, notice the punctuation, and location of the median cirrus; (D) Ventral lobes of secondary clavae, primary clava, lateral cirrus A and claws on legs I are also visible. Abbreviations: ic – internal cirrus; lc – lateral cirrus A; mc – median cirrus; pc – primary clava; sc – secondary clava. Scale bars: 10 µm.

Coronarctus yurupari sp. nov. differs from the most similar species *C. tenellus* and *C. disparillis* by the claws, as follows:

- From *C. tenellus*, since *C. yurupari* has coxal spine-like processes on legs IV (absent in *C. tenellus*) and apical accessory spines on internal and external claws on all legs and additional mediodorsal spine on claws of legs IV (apical accessory spines on external claws and the additional spine are absent in *C. tenellus*);

- From *C. disparilis*, since *C. yurupari* has the additional spine on legs IV located mediodorsally, while in *C. disparilis* it is located on the ventral side of the claws. Apical accessory spines are present on all claws of legs I–III in the new species while lacking on external claws in *C. disparilis*. Moreover, the primary clavae are pedunculated in *C. yurupari* sp. nov. and subspherical in *C. disparilis*. The two species also differ in the shape of internal edges of the posterior lobes of secondary clavae that are rounded-shaped in the new species and squared-shaped in *C. disparilis* (Figure. 11).

4. Discussion

Following this study, the number of *Coronarctus* species increases to ten. This diversity within the genus is supported by the specific variability of some relevant taxonomic morphological characters, such as the shape and development of cephalic cirri; the shape of secondary clavae; the claws, namely the size and number of accessory spines, and the shape of seminal receptacles, as recognized in previous studies, not only for the general taxonomy of marine tardigrades [for a review see, 2, 29], but also for the particular case of *Coronarctus* [27, 20, 22, 24].

The separation of *Coronarctus* species in two main groups, according to the size of cephalic appendages and relative size of claws on legs I–III and claws IV, was introduced by Renaud-Mornant [20], who provided the description of *C. stylisetus* and *C. fastigatus*, both species with plesiomorphic long cephalic cirri and homomorphic claws, which were considered plesiomorphic characters. Renaud-Mornant [20], hypothesized that the reduction of cephalic cirri and claw heteromorphy observed in the other three *Coronarctus* species known at that time (*C. tenellus*, *C. disparilis* and *C. laubieri*), could represent an apomorphic condition related to the adaptation to abyssal depths. This hypothesis was supported by Hansen [22], with the description of *C. verrucatus*, the third species with long cephalic cirri and claw homomorphy. Thus, according to these authors, *C. stylisetus*, *C. fastigatus*, (despite also being recorded at abyssal depths) and *C. verrucatus* belong to an evolutionary line, showing a tendency of bathyal distribution (recorded from depths comprised between 40 – 439 m; 675 – 2400 m, and 249 –

260 m, respectively, including the record of *C. stylisetus* from the Pacific Ocean by Noda [25]). While *C. tenellus*, *C. disparilis* and *C. laubieri*, from another evolutionary line, show a tendency towards an abyssal distribution (recorded from 1630 – 4690 m; 3400 m, and 3600 – 4190 m, respectively). However, in addition to *C. fastigatus*, other species overlap bathyal and abyssal depths in their bathymetric distribution also. This is the case of *C. mexicus*, the last described species within the genus by Romano III et al. [24] before this study, which was recorded from 625 - 3250 m in depth, *C. disparilis* (763–3000 m) and *C. laubieri* (625–3250 m), all from the Gulf of Mexico and all with short cephalic appendages [24]. In this study, taking into account their short cephalic appendages and heteromorphic claws, all species should have shown a tendency towards an abyssal distribution. This was the case of *C. laubieri* (collected from 1985–3000 m), *C. dissimilis* sp. nov. (1300 m) and *C. yurupari* sp. nov. (991–2159 m). On the contrary, the distribution of depth of *C. neptunus* sp. nov., ranging from 150 to 1300 m deep, shows that the species, although found in considerably deep waters, can colonize shallower zones too. In our opinion, the records of *C. fastigatus* from abyssal depths and *C. disparilis*, *C. laubieri* (considering that identifications of these two species in the Gulf of Mexico were correct), *C. mexicus* and *C. neptunus* sp. nov from bathyal depths, do not mean that the before mentioned hypothesis should be rejected, but that other unknown factors can influence the distribution in depth of *Coronarctus* species. Thus and to facilitate the terminology to be used in future research, in this study the two evolutionary lines are named according to the first described species on each line: The *C. tenellus* group of species (with short cephalic appendages and heteromorphic claws) and the *C. stylisetus* group of species (with long cephalic cirri and homomorphic claws).

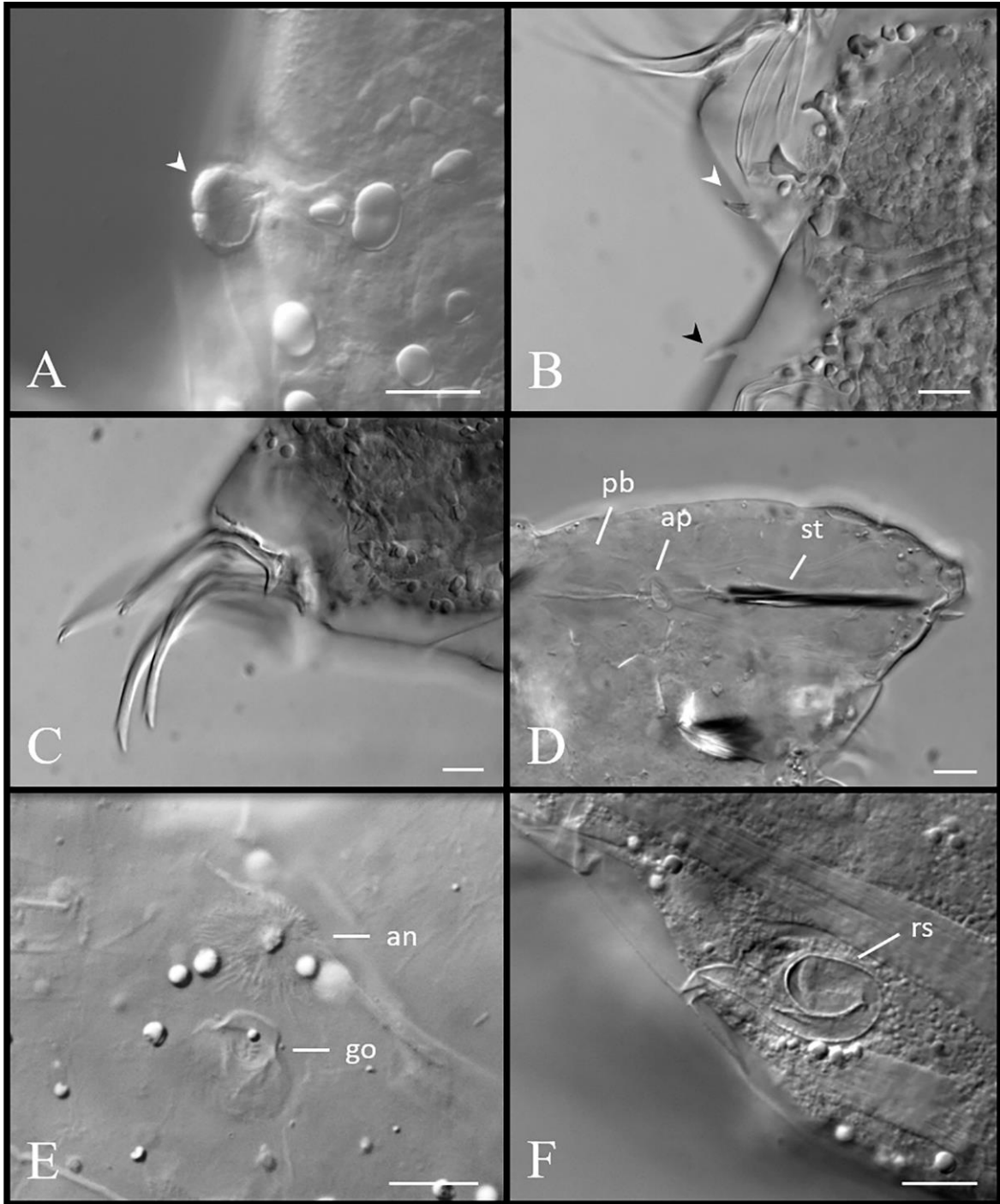


Figure 10. *Coronarctus yurupari* sp. nov. **(A)** Detail of the pedunculated primary clava, showing the distal indentation; **(B)** Sensory organ on leg IV (white arrowhead), the coxal process on legs IV is also visible (black arrowhead); **(C)** Claws on legs IV; **(D)** Buccal apparatus; **(E)** Male gonopore and anus; **(F)** Seminal receptacle of the allotypic female. Abbreviations: an – anus; ap – cuticular apophysis; go – gonopore; pb – pharyngeal bulb; rs – seminal receptacle; st – stylet. Scale bars: 10 µm.

Which homomorphic and heteromorphic claws are displayed by each of the species of the genus that justify its assignment to one or the other of the evolutionary lineages mentioned above is a question that also needs clarification. As such, claws on legs I–III are compared with claws on legs IV and, if they are similar in size, a species is considered as displaying homomorphic claws. On the contrary, if claws on legs I–III are smaller than claws on legs IV, the species is considered as displaying heteromorphy. This should not be confused with different claw size exhibited between claws on the same leg. With the exception of *C. laubieri* which displays the much smaller external claws on legs IV than the internal claws, the two internal claws are about the same size or slightly longer than the two external claws for all the other species. These kinds of claw arrangement patterns, together with other aspects of claws, such as the number and size of accessory spines on each claw, translate interspecific variability and are, consequently, very relevant for distinguishing species. It must be stressed, that accessory spines were not observed in the specimens identified as *C. laubieri* collected in this study from the South-Western Atlantic. Although all the other characteristics perfectly match the description of this species, the eventual occurrence of cryptic speciation in this genus cannot be neglected as it also occurs in other marine tardigrade genera [31,32, 33, 34]. We believe that, with molecular data, this problem will be solved in the near future.

Novelties in the shape of secondary clavae on *Coronarctus* were also found in this study, confirming that interspecific variability can be translated by the number, size and shape of dorsal and ventral lobes and punctuation, recommending a careful observation of this character in future identifications and species descriptions. The different shape patterns of secondary clavae displayed by all species are represented in Figure 11. Four main types can be recognized: 1) Two dorsal and two ventral lobes and posterior lobes jointing posteriorly (*C. tenellus*, *C. disparillis* and *C. yurupari* sp. nov.); 2) Two dorsal lobes and two ventral lobes, the posterior ventral lobes separated from the anterior lobes by a deep indentation (in *C. dissimilis* sp. nov. and *C. laubieri* the median cirrus is inserted at the rear of the head); 3) Dorsal lobes poorly marked or nonexistent, with dorsal edges of secondary clavae diverging posteriorly (*C. fastigatus*, also with divergent ventral lobes, *C. neptunus* sp. nov., *C. stylisetus* and *C. verrucatus*, species with jointed posterior ventral lobes); 4) Three ventral lobes (*C. mexicus*, in the original description of this species the presence of two very close dorsal lobes is indicated but not illustrated). On the other hand, secondary clavae are described as strongly punctated in *C. mexicus*, *C. verrucatus* and *C. yurupari*. However, this character was not clearly described by Renaud-Mornat [26, 27, 20], who referred to the presence of slightly punctated secondary clavae in *C. tenellus*, however, despite the subjectivity of the terminology used, in our opinion

it was illustrated as strongly punctated [26, 27]. *Coronarctus disparillis* and *C. fastigatus* were described as having thicker (without mention of punctuation) secondary clavae [20]. Therefore, it cannot be assumed that all the other species have smooth or finely punctated secondary clavae and this character needs to be confirmed.

The importance of female genital structures, namely the morphology of seminal receptacles as relevant taxonomic characters was highlighted for other tardigrade genera such as the Stygarctidae [35] and Archechiniscidae [36]. The reduction of seminal duct length in *Coronarctus* was previously referred to by Renaud-Mornant [20] as an apomorphic character. This author also noted that *C. stylisetus* was the only species within the genus with seminal ducts leaving the seminal receptacles by the anterior margin, curving immediately in a backwards direction. On the contrary, in all the other species the seminal ducts leave the seminal receptacles by the posterior margin and immediately loop in a frontward direction. In this study, the interspecific variability of the morphology of seminal ducts is increased with the discovery of a new pattern in *C. neptunus* sp. nov. In this species the seminal ducts leave the seminal receptacles by the posterior margin and, without curving, direct backwards to the gonopore (a short curve directing the duct frontwards occurs near the seminal opening only).

Based on the description of the three new species that brought new insights to the taxonomy of the genus, as discussed above, a dichotomous key to the identification of all *Coronarctus* species is provided in this paper. It is also expected that these new insights could be pivotal to our understanding of the phylogeny of the genus.

As further concluding remarks, it is important to note that these are the first records of abyssal tardigrades from the South-Western Atlantic Ocean, contributing to the enhancement of our knowledge about the distribution and biogeography of the genus, confirming the uniqueness of this area and supporting the need for more extensive and deeper surveys.

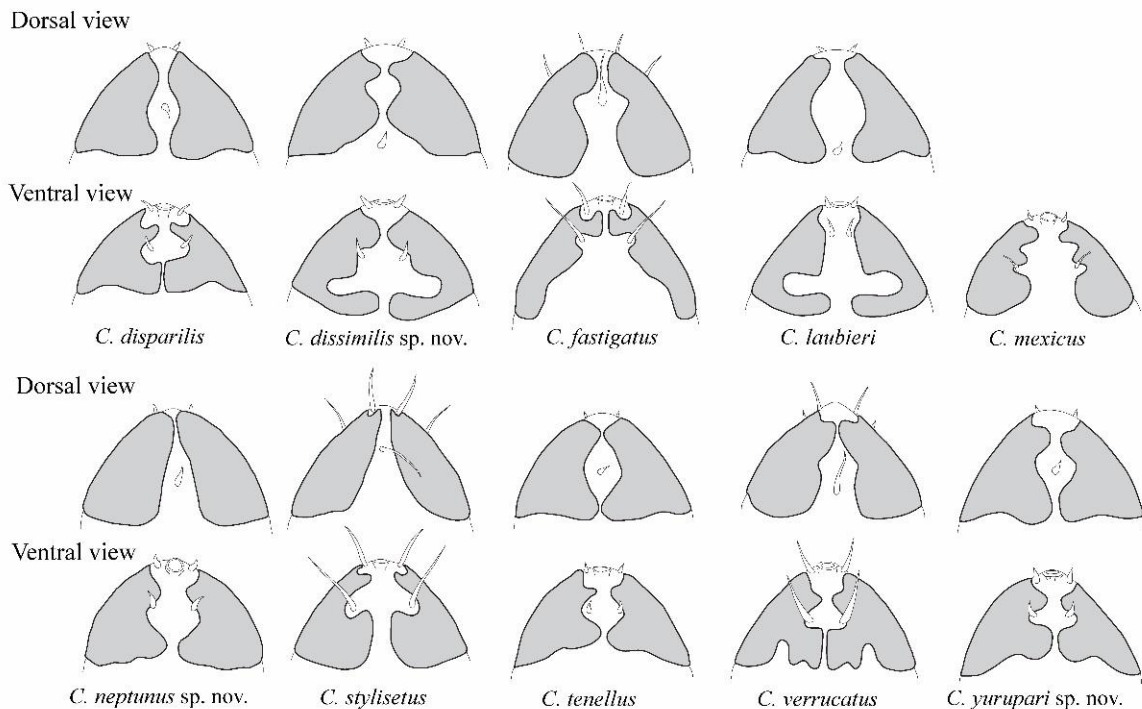


Figure 11. Drawings of secondary clavae of all *Coronarctus* species (*C. tenellus*, redrawn from Renaud-Mornant [26]; *C. disparilis*, *C. fastigatus*, *C. laubieri* and *C. stylisetus*, redrawn from Renaud-Mornant [20]; *C. mexicus*, redrawn from Romano [24], dorsal view not provided, *C. verrucatus* redrawn from Hansen [22]; *C. dissimilis*, *C. neptunus* and *C. yurupari*, are original drawings).

A dichotomous key for the identification of Coronarctus species

- 1a – Long cephalic cirri (internal and external cephalic cirri > 10 µm long). Claws displaying homomorphy: claws on legs I–III and claws IV similar in length (*C. stylisetus* group of species)2
- 1b – Reduced cephalic cirri (internal and external cephalic cirri < 10 µm long). Claws displaying heteromorphy: claws on legs IV much longer than claws on legs I–III (*C. tenellus* group of species)4
- 2a – Cuticle smooth. Pedunculated, with or without a pedestalate socket, primary clava. Secondary clava with ventral lobes not posteriorly indented3
- 2b – Cuticle studded with numerous small wart-like excrescences. Primary clava with a large base, not pedunculated. Secondary clavae with closely jointed posterior ventral lobes that have a posterior narrowing indentation (Figure 11)*C. verrucatus* Hansen, 2007
- 3a – Secondary clava with posterior ventral lobes jointed (Figure 11). Females with seminal ducts directed posteriorly to the gonopore*C. stylisetus* Renaud-Mornant, 1987
- 3b – Secondary clava with posterior ventral lobes widely separated (Figure 11). Females with seminal ducts ascending anteriorly*C. fastigatus* Renaud-Mornant, 1987
- 4a – Median cephalic cirrus inserted posteriorly at the level of posterior edges of secondary clavae. Narrow and elongated posterior ventral lobes of secondary clavae separated from the anterior lobes by a deep indentation.....5
- 4b – Median cephalic cirrus inserted at about equal distance from the posterior and anterior edges of secondary clavae. Broad and short posterior ventral lobes of secondary clavae6
- 5a – Claws of hind legs displaying marked heteromorphy, i.e., internal claws are much longer than external claws (external/internal claws ≤ 0.50). Posterior dorsal lobes of secondary clavae converging to the midsagittal line

- (Figure 11). Claws of legs IV with accessory spines on internal claws and simple external claws. *C. laubieri* Renaud-Mornant, 1987
- 5b - Claws of hind legs with poorly marked heteromorphy, i.e., internal claws just slightly longer than external claws (external/internal claws ≥ 0.70). Posterior dorsal lobes of secondary clavae diverging from the midsagittal line (Figure 11). All claws of legs IV with dorsal accessory spines. *Coronarctus dissimilis* sp. nov.
- 6a - Leaf-like or stylet-like cephalic appendages, without annulated scapi; leg sensory organs smooth.7
- 6b - Cephalic appendages with annulated scapi and short terminal tube; wrinkled leg sensory organs.9
- 7a - Posterior ventral lobes of secondary clavae, although converging to the midsagittal line not closely jointed (Figure 11). Coxal processes on legs IV absent. Internal claws IV with accessory spines, and external claws simple.*C. tenellus* Renaud-Mornant, 1974
- 7b - Posterior ventral lobes of secondary clavae closely jointed. Coxal processes on legs IV present. All claws on legs IV with apical accessory spines and, at least on internal claws, an additional spine is present.8
- 8a - Posterior ventral lobes of secondary clavae very wide and with a straight edge in the midsagittal line (Figure 11). On hind legs all claws with apical accessory spines; a conspicuous supplementary spine is present on internal claws IV only (located on the ventral side of claws). Internal claws of the three first pair of legs with accessory spines, external claws simple (a minute bulge can be present).*C. disparilis* Renaud-Mornant, 1987
- 8b - Posterior ventral lobes of secondary clavae with a curved edge in the midsagittal line (Figure 11). On hind legs, minute supplementary spines are present on all claws (located on the dorsal side of claws). All claws on the three first pairs of legs with accessory spines.. *Coronarctus yurupari* sp. nov.
- 9a - Secondary clavae with two very close dorsal lobes and three ventral lobes (Figure 11). All claws with apical accessory spines. Similar sized sensory organs and coxal processes on legs IV. *C. mexicus* Romano III, Gallo, D'Addabbo, Accogli, Baguley & Montagna, 2011
- 9b - Secondary clavae not displaying dorsal lobes with the mid-dorsal edges diverging posteriorly from the midsagittal line and having two ventral lobes (Figure 11). On legs IV apical accessory spines present on internal claws; external claws with a well-developed spine located mediodorsally. Sensory organs on legs IV smaller than coxal processes. *Coronarctus neptunus* sp. nov.

Supplementary Materials: The following are available online at www.mdpi.com/xxx/s1, Table S1: Measurements (in μm) of selected morphological structures of the holotype, allotype and paratypes of *Coronarctus dissimilis* sp. nov., Table S2: Measurements (in μm) of selected morphological structures of the holotype, allotype and paratypes of *Coronarctus neptunus* sp. nov., Table S3: Measurements (in μm) of selected morphological structures of the holotype, allotype and paratypes of *Coronarctus yurupari* sp. nov.

Author Contributions: Conceptualization, E.G. and P.F.; Methodology, E.G., É.S., C.M.C.R. and P.F.; Validation, E.G., and P.F.; Formal Analysis, E.G., É.S. and P.F.; Investigation, E.G., É.S., C.M.C.R. and P.F.; Resources, C. M. C. R., P. J. P. S. and P. F.; Data Curation, C. M. C. R. and P. F.; Writing – Original Draft Preparation, E. G., É.S. and P. F.; Writing – Review & Editing, E. G., É. S., C. M. C. R., P. J. P. S. and P. F.; Supervision, P. J. P. S. and P. F.; Project Administration, E.G.; Funding Acquisition, P. J. P. S. and P. F.

Funding: During this study, Edivaldo L. Gomes-Júnior was supported by a doctoral grant (IBPG-0648-2.04/15) awarded by FACEPE (Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco). Paulo Santos was partially funded by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq 306444/2014-3). The research of P. Fontoura (Portugal) was partially funded by Fundação para a Ciência e Tecnologia (FCT) through the strategic project UID/MAR/04292/2019 granted to MARE.

Acknowledgments: The authors are grateful to Petrobras S/A (Brazil) for providing the deep-sea samples used in this research. Special thanks are due to Rebecca N. Umeed for assistance with English language.

Conflicts of Interest: The authors declare no conflict of interest.

References

- Kristensen, R.M.; Hansen, J.G. Tardigrada (water bears). In *Marine parasitology*, K. Rhode Eds.; CSIRO, **2005**; pp 230–235.
- Fontoura, P.; Bartels, P. J.; Jørgensen, A.; Kristensen, R. M.; Hansen, J. G. A dichotomous key to the genera of the Marine Heterotardigrades (Tardigrada). *Zootaxa* **2017**, 4294 (1), 1–45. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4294.1.1>
- Nelson, D.R.; Bartels, P.J.; Guil, N. Tardigrade Ecology. In *Water Bears: The Biology of Tardigrades*. R.O. Schill Eds.; **2018**; Zoological Monographs 2, Chapter 2, pp. 163–210. https://doi.org/10.1007/978-3-319-y95702-9_7
- Kaczmarek, Ł.; Bartels, P. J.; Roszkowska, M.; Nelson, D.R. The Zoogeography of Marine Tardigrada. *Zootaxa* **2015**, 4037 (1), 1–189. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4037.1.1>
- Degma, P. & Guidetti R. Tardigrade Taxa. In *Water Bears: The Biology of Tardigrades*. R.O. Schill (ed.). **2018**; Zoological Monographs 2, Chapter 15. pp.371–409. https://doi.org/10.1007/978-3-319-y95702-9_215
- Degma, P.; Bertolani, R.; Guidetti, R. Actual checklist of Tardigrada species (36th Edition: 1-09-2019). **2009-2019**. https://doi.org/10.25431/11380_1178608 (accessed on 12/09/2019)
- Bartels, P.J.; Apodaca, J.J.; Mora, C.; Nelson, D.R. A global biodiversity estimate of a poorly known taxon: Phylum Tardigrada. *Zool. J. Linn. Soc.* **2016**, 178, 4, 730–736. <http://dx.doi.org/10.1111/zoj.12441>
- Thiel, H. Quantitative Untersuchungen über die Meiofauna des Tiefseebodens. *Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven* **1966**, 2 (Suppl.), 131–148.
- Kristensen, R.M.; Sørensen, M.V.; Hansen, J.G.; Zeppilli, D. A new species of *Neostygarctus* (Arthrotardigrada) from the Condor Seamount in the Azores, Northeast Atlantic. *Mar. Biodivers.* **2015**, 45, 3, 453–467. <https://doi.org/10.1007/s12526-015-0323-y>
- Tchesunov, A.V. A new tardigrade species of the genus *Neostygarctus* Grimaldi de Zio et al., 1982 (Tardigrada, Arthrotardigrada) from the Great Meteor Seamount, Northeast Atlantic. *Eur. J. Taxon.* **2018**, 479, 1–17. <https://doi.org/10.5852/ejt.2018.479>
- Fujimoto, S.; Hansen, J.G. Revision of *Angursa* (Arthrotardigrada: Styraconyxidae) with the description of a new species from Japan. *Eur. J. Taxon.* **2019**, 510, 1–19. <https://doi.org/10.5852/ejt.2019.510>
- Renaud-Mornant, J. Deux nouveaux *Angursa* Pollock, 1979, du domaine abyssal (Tardigrada, Arthrotardigrada). *Tethys* **1981**, 10, 161–164.
- Da Rocha, C.M.C.; Santos, E.C.L.; Gomes Jr., E.L.; Moura, J.R.; Silva, L.G.S.; Barbosa, D.F. New records of marine tardigrades from Brazil. *J. Limnol.* **2013**, 72(sl), 102–107. <http://dx.doi.org/10.4081/jlimnol.2013.sl.e12>
- Menechella A.G.; Bulnes V.N. ; Cazzaniga N.J. Two new species of *Batillipes* (Tardigrada, Arthrotardigrada, Batillipedidae) from the Argentinean Atlantic coast, and key to all known species. *Mar. Biodivers.* **2018**, 48, 239–247. <https://doi.org/10.1007/s12526-017-0640-4>
- Santos, E.; da Rocha, C.M.C.; Gomes Jr. E.; Fontoura, P. Three new *Batillipes* species (Arthrotardigrada: Batillipedidae) from the Brazilian coast. *Zootaxa* **2017**, 4243(3), 483–502. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4243.3.4>
- Gomes-Jr, E.; Santos, E.; da Rocha, C.M.C.; Santos, P.J.P.; Fontoura, P. A new species of *Ligiartus* (Tardigrada, Heterotardigrada) from the Brazilian continental shelf, Southwestern Atlantic Ocean. *Mar. Biodivers.* **2018**, 48(1), 5–12. <https://doi.org/10.1007/s12526-017-0709-0>
- Zeppilli, D.; Sarrazin, J.; Leduc, D.; Martínéz Arbizu, P.; Fontaneto, D.; Fontanier, C.; Gooday, A.J.; Kristensen, R.M.; Ivanenko, V.N.; Sørensen, M.V.; Vanreusel, A.; Thébault, J.; Mea, M.; Allio, N.; Andro, T.; Arvigo, A.; Castrec, J.; Danielo, M.; Foulon, V.; Fumeron, R.; Hermabessiere, L.; Hulot, V.; James, T.; Langonne-Augen, R.; Le Bot, T.; Long, M.; Mahabror, D.; Morel, Q.; Pantalos, M.; Pouplard, E.; Raimondeau, L.; Rio-Cabello, A.; Seite, S.; Traisnel, G.; Urvoy, K.; Van Der Stegen, T.; Weyand, M.; Fernandes, D. Is the meiofauna a good indicator for climate change and anthropogenic impacts? *Mar. Biodivers.* **2015**, 45(3), 505–535. <https://doi.org/10.1007/s12526-015-0359-z>
- Zeppilli, D.; Leduc, D.; Fontanier, C.; Fontaneto, D.; Fuchs, S.; Gooday, A.J.; Goineau, A.; Ingels, J.; Ivanenko, V.N.; Kristensen, R.M.; Neves, R.C.; Sánchez, N.; Sandulli, R.; Sarrazin, J.; Sørensen, M.V.; Vanreusel, A.; Autret, M.; Bourdonnay, L.; Claireaux, M.; Coquillé, V.; De Wever, L.; Rachel, D.; Marchant, J.; Toomey, L.; Fernandes, D. Characteristics of meiofauna in extreme marine ecosystems: a review. *Mar. Biodivers.* **2018**, 48(1), 35–71. <https://doi.org/10.1007/s12526-017-0815-z>

19. Vanreusel, A.; Hilario, A.; Ribeiro, P.A.; Menot, L.; Arbizu, P.M. Threatened by mining, polymetallic nodules are required to preserve abyssal epifauna. *Sci. Rep* **2016**, *6*, 26808. <https://doi.org/10.1038/srep26808>
20. Renaud-Mornant, J. Bathyal and abyssal Coronarctidae (Tardigrada), description of new species and phylogenetical significance. In *Biology of Tardigrades. Selected Symposia and Monographs U.Z.I.* Bertolani, R. Eds.; 1. Mucchi Editore, Modena, Italy, **1987**; 229–252.
21. Hansen, J.G.; Jørgensen, A.; Kristensen, R.M. Preliminary studies of the tardigrade fauna of the Faroe Bank. *Zool. Anz.* **2001**, *240*, 385–393.
22. Hansen, J.G. The deep sea elements of the Faroe Bank tardigrade fauna with a description of two new species. *J. Limnol.* **2007**, *66* (Suppl. 1), 12–20. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2007.s1.12>
23. Rubal, M.; Fontoura, P.; Veiga, P. Effects of sediment organic enrichment on a high diversity tardigrade assemblage in the Ría de Muros (NW Spain). In Book of Abstracts, SeventIMCO - Seventeenth International Meiofauna Conference, University of Évora, Portugal, 7-12 July 2019, Adão, H.; Vicente, C.; Sroczynska, K.; Espada, M.; Alvim, P.; Costa, M.; Vieira, S, Eds. Abstract 5999, Special Publication. ISBN: 978-989-8550-97-2
24. Romano III, F.; Gallo, M.; D'Addabbo, R.; Accogli, G.; Bagueley, J.; Montagna, P. Deep-sea tardigrades in the northern Gulf of Mexico with a description of a new species of Coronarctidae (Tardigrada: Arthrotardigrada), *Coronarctus mexicus*. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* **2011**, *49* (Suppl. 1), 48–52. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2010.00597.x>
25. Noda, H. The first occurrence of coronarctid tardigrade from the shallow water. *Zool. Sci.* **1989**, *6*, 1220. [Published conference abstract].
26. Renaud-Mornant, J. Une nouvelle famille de Tardigrades marins abyssaux: Coronarctidae fam. nov. (Heterotardigrada). *C. R. Acad. Sci.* **1974**, série D, 278, 3087–3090.
27. Renaud-Mornant, J. Deep Sea Tardigrada from "Meteor" Indian Ocean Expedition. *"Meteor" Forsh.-Ergebnisse* **1975**, series D, 21, 54–61.
28. Guil, N.; Jørgensen, A.; Kristensen, R. M. An upgraded comprehensive multilocus phylogeny of the Tardigrada tree of life. *Zool. Scr.* **2019**, *48* (1), 120–137. <https://doi.org/10.1111/zsc.12321>
29. Møbjerg N.; Jørgensen, A.; Kristensen, R.M.; Neves, R.C. Morphology and Functional Anatomy. In *Water Bears: The Biology of Tardigrades*. R.O. Schill (ed.). **2018**; Zoological Monographs 2, Chapter 2. pp.57–94. https://doi.org/10.1007/978-3-319-y95702-9_2
30. Renaud-Mornant, J. Développement postembryonnaire du Tardigrade abyssal *Coronarctus laubieri* Renaud-Mornant, 1987 (Tardigrada, Heterotardigrada). *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.* **1988**, Paris, Série 4e, 10 (2), 327–345.
31. Faurby, S.; Jørgensen, A.; Kristensen, R.M.; Funch, P. Phylogeography of North Atlantic intertidal tardigrades: refugia, cryptic speciation and the history of the Mid-Atlantic Islands. *J. Biogeogr.* **2011**, *38* (8), 1613–1624. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02533.x>
32. Faurby, S.; Jørgensen, A.; Kristensen, R.M.; Funch, P. Distribution and speciation in marine intertidal tardigrades: testing the roles of climatic and geographical isolation. *J. Biogeogr.* **2012**, *39*, 1596–1607. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2012.02720.x>
33. Perry, E.S.; Rawson, P.; Ameral, N.J.; Miller, W.R.; Miller, J.D. *Echiniscoides rugostellatus* a new marine tardigrade from Washington U.S.A. (Heterotardigrada: Echiniscoidea: Echiniscoididae: Echiniscoidinae). *Proc. Biol. Soc. Wash.* **2018**, *131*, 182–193. <https://doi.org/10.2988/18-00004>.
34. Santos, E.; Veiga, P.; Rubal, M.; Bartels, P.J.; Da Rocha C.M.C.; Fontoura, P. *Batillipes pennaki* Marcus, 1946 (Arthrotardigrada: Batillipedidae): deciphering a species complex. *Zootaxa* **2019**, *4648*(3), 549–567. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4648.3.9>
35. Hansen, J.G.; Kristensen R.M.; Jørgensen, A. The armoured marine tardigrades (Arthrotardigrada, Tardigrada). *Sci.Dan.* **2012**, B, 2, 1–91.
36. Bartels, P.J.; Fontoura P.; Nelson, D. R. Marine tardigrades of the Bahamas with the description of two new species and updated keys to the species of *Anisonyches* and *Archechiniscus*. *Zootaxa* **2018**, *4420*(1). 043–070. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4420.1.3>

ANEXO A
Supplementary Materials

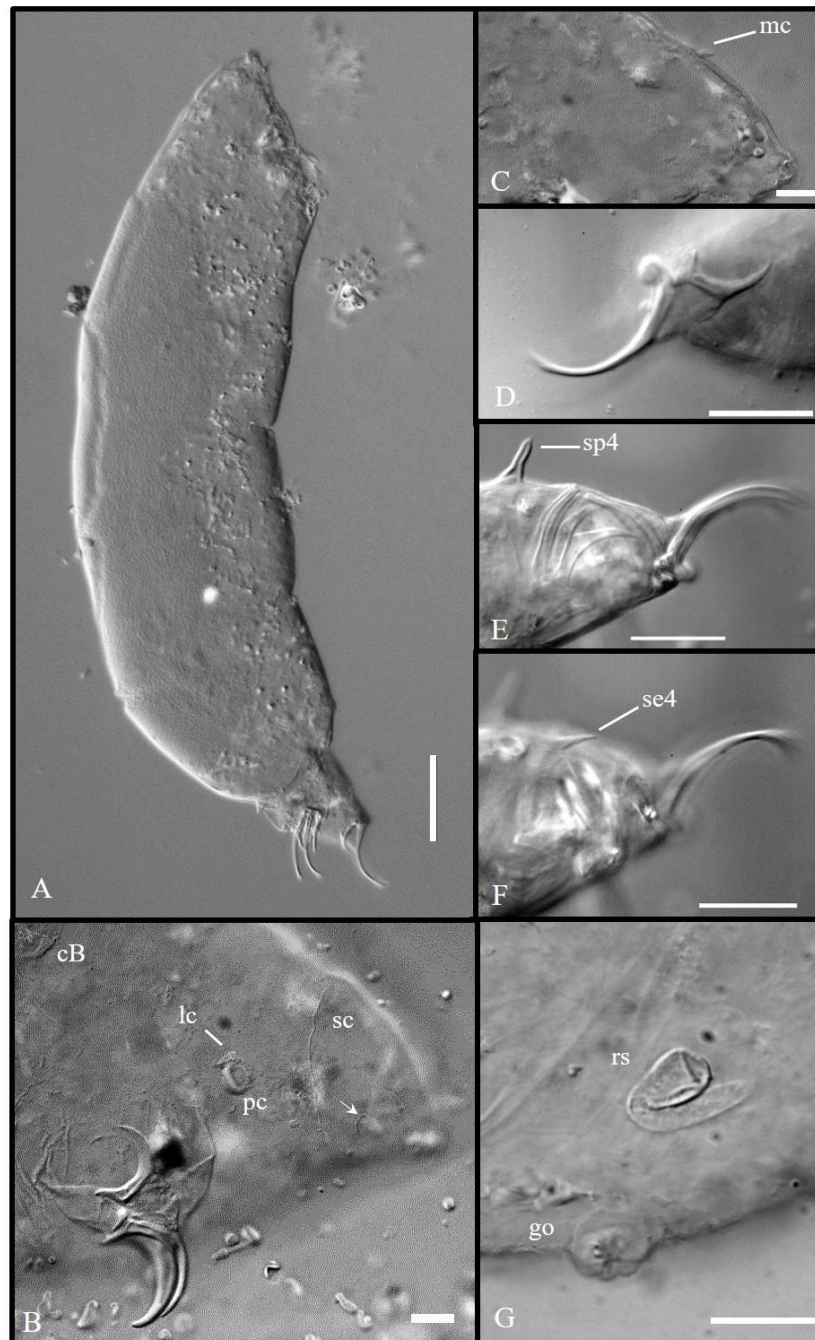


Figure S1. *Coronarctus laubieri* Renaud-Mornant, 1987 from Brazil. **(A)** Habitus, female, Tard- UFRPE- 01-112; **(B)** Anterior part of the body, showing primary and secondary clava (the ventral indentation is visible, arrow), cirrus A, cirrus B and claws of leg I; **(C)** Head, showing the median cirrus; **(D)** Leg IV, showing one internal and one external (shorter) claw; **(E)** Coxal process on leg IV; **(F)** Sensory organ on leg IV; **(G)** Seminal receptacle and female gonopore. Abbreviations: cB – cirrus B; go – gonopore; lc – lateral cirrus A; mc – median cirrus; pc – primary clava; rs – seminal receptacle; sc – secondary clava; se4 – Sensory organ leg IV; sp4 – Process on leg IV; Scale bars A: 50 µm, B— G: 10 µm.

ANEXO B
Supplementary Materials

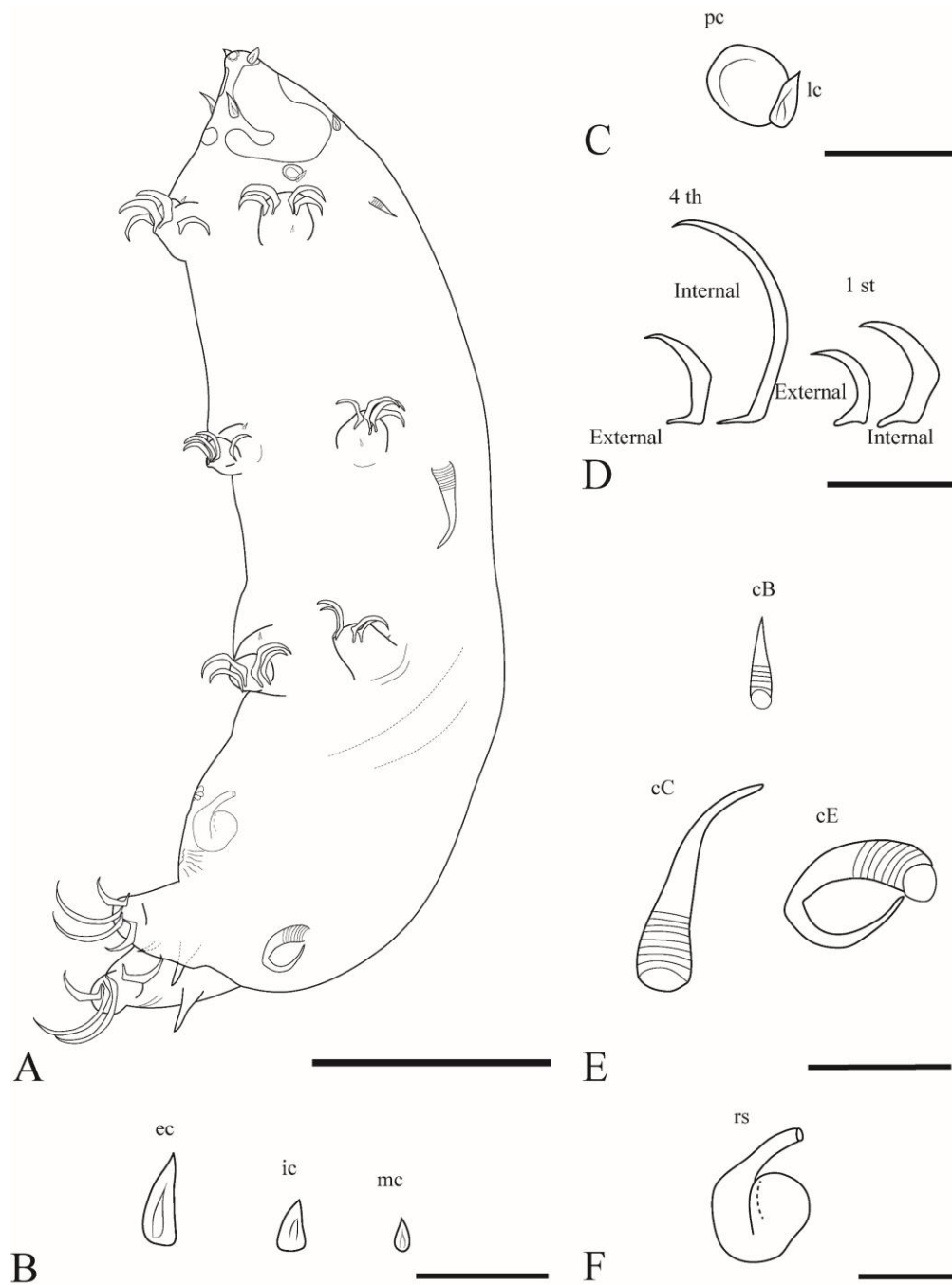


Figure S2. *Coronarctus laubieri* Renaud-Mornant, 1987 from Brazil. Drawings based on the female Tard – UFRPE 01- 31. **(A)** Ventral view of the body; **(B)** Cephalic cirri: internal, external and median cirrus; **(C)** Cirrus A and primary clava; **(D)** Claws of the first and fourth pairs of legs; **(E)** Cirrus B, cirrus C and cirrus E; **(F)** Seminal receptacle. Abbreviations: cB – cirrus B; cC – cirrus C; cE– cirrus E; ec – external cirrus; ic – internal cirrus; lc – lateral cirrus A; mc – median cirrus; pc – primary clava; rs – seminal receptacle; Scale bars A: 50 µm, B— F: 10 µm.

ANEXO C

Table S1. Measurements (in μm) of selected morphological structures of the holotype, allotype and paratypes of *Coronarctus dissimilis* sp. nov.

	Holotype	Allotype	Paratype	Paratype	Paratype	Paratype	Paratype	Paratype	Paratype	Paratype	Paratype	Paratype
	Male	Female	Female	Female	Female	Female	Female	Female	?	Larva	Larva	Larva
slide	Tard-UFRPE-01-108	Tard-UFRPE-01-110	Tard-UFRPE-01-106	Tard-UFRPE-01-107	Tard-UFRPE-01-108	Tard-UFRPE-01-109	C.XI.73	C.XI.73	Tard-UFRPE-01-111	Tard-UFRPE-01-110	C.XI.73	C.XI.73
Locality	21° 55'S	21° 55'S	21° 55'S	21° 55'S	21° 55' S	21° 55' S	21° 55' S	21° 55' S	21° 55' S	21° 55' S	21° 55' S	21° 55' S
	39° 55'W	45° 55' W	45° 55' W	39° 55' W	39° 55' W	39° 55' W	45° 55' W	45° 55' W	45° 55' W	45° 55' W	45° 55' W	45° 55' W
Depth	1300	1300	1300	1300	1300	1300	1300	1300	1300	1300	1300	1300
STRUCTURES												
Body length	350	333	298	277	362	361	401	334	272	224	268	240
Body width	86.1	?	68.4	68.4	97.1	?	98	?	98	58.3	57.3	61.6
Buccal tube length	?	?	?	?	?	?	?	?	31.9	35.1	?	?
Stylet length	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Internal cirri	4.4	4.7	4.4	3.6	4.9	4.5	4.6	5.2	3.8	5.4	?	4.5
External cirri	7.3	7.1	?	7	5.6	6.7	5,1	9.2	6.7	8.3	?	?
Median cirrus	2.6	?	?	3.9	?	3.8	3,4	?	?	3.1	?	?
Primary clavae	6.2	6.0	5.1	5.8	5.6	5.0	8.0	6.9	3.3	5.2	5.2	4.5
Lateral cirri A	5.2	4.2	5.3	4.5	4.7	3.3	6,7	?	3.5	?	?	?
Cirri B	5.1	4.8	?	?	?	?	7,9	?	?	?	?	?

Cirri C	23.6	?	?	16.4	15.9	?	?	?	?	?	12.1	?
Cirri E	20.6	?	17.9	19.7	22.4	19.0	20.3	?	?	24.8	?	?
Sensory organ leg I	2.2	?	?	?	?	3.3	?	?	?	?	?	?
Sensory organ leg II	3.4	?	?	?		?	3	?	?	?	?	?
Sensory organ leg III	5.3	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Sensory organ leg IV	6.7	8.9	3.2	7.9	?	8.0	8.9	?	8.6	5.3	3.4	?
Process on leg IV	10.7	9.4	7.2	9.5	9.4	7.9	15.8	?	7.8	?	8.0	7.5
Leg I: Claw I	19.4	18.0	19.6	18.6	20.8	17.8	30.7	22.8	19.0	18.7	-	-
Claw II	24.4	22.2	24.5	23.2	23.0	23.7	33.0	28.9	23.1	24.5	20.8	21.0
Claw III	24.5	23.1	23.4	23.2	24.1	24.3	31.5	27.5	23.2	23.9	21.3	20.3
Claw IV	18.6	16.5	18.2	17.1	18.5	18.5	23.4	21.7	17.5	19.0	-	-
Leg IV: Claw I	27.4	26.5	28.8	28.8	34.0	?	41.5	33.3	21.1	?	-	-
Claw II	37.1	33.4	38.0	36.6	41.5	34.9	50.5	42.8	28.2	?	29.7	?
Claw III	35.7	32.1	37.0	34.1	39.9	36.1	49.6	47.5	27.7	?	26.3	25.1
Claw IV	31.2	25.2	29.6	25.7	31.3	29.7	41.1	?	23.8	?	-	-
Gonopore-anus (distance)	11.7	17.5	17.5	12.7	17.2	?	?	?	?	?	?	?

ANEXO D

Table S2. Measurements (in μm) of selected morphological structures of the holotype, allotype and paratypes of *Coronarctus neptunus* sp. nov.

	Holotype	Allotype	Paratype	Paratype	Paratype
	Female	Male	Female	Female	?
slide	Tard- UFRPE-01- 103	Tard- UFRPE-01- 102	Tard- UFRPE-01- 99	Tard- UFRPE-01- 104	Tard- UFRPE-01- 104
Locality	23° 29'S 40° 57'W	23° 29'S 40° 57'W	21° 55'S 39° 55'W	23° 56'S 40° 57'W	23° 56'S 40° 57'W
Depth	150–400 m	150–400 m	1300 m	150–400 m	150–400 m
STRUCTURES					
Body length	216	229	276	169	163
Body width	75.8	75.1	89.0	?	?
Buccal tube length	?	?	?	?	?
Stylet length	?	?	?	?	?
Internal cirri	5.5	7.0	5.5	6.3	?
External cirri	6.1	8.0	6.4	?	?
Median cirrus	4.0	?	?	?	?
Primary clavae	5.6	8.7	6.1	?	?
Lateral cirri A	11.1	?	?	?	?
Cirri B	8.0	?	?	?	?

Cirri C	17.1	17.2	?	14.3	?
Cirri E	21.7	?	?	?	?
Sensory organ leg I	6.0	4.4	?	?	6.6
Sensory organ leg II	10.0	?	?	?	?
Sensory organ leg III	10.0	?	?	?	?
Sensory organ leg IV	?	8.8	?	?	?
Process on leg IV	16.0	18.0	11.7	?	?
Leg I: Claw I	22.0	24.0	16.1	23.2	22.1
Claw II	27.0	31.0	21.1	26.1	26.5
Claw III	27.0	31.0	20.4	25.1	27.1
Claw IV	22.0	24.0	15.7	20.6	20.4
Leg IV: Claw I	39.2	37.2	40	?	36.6
Claw II	43.0	48	42.2	40.3	41.3
Claw III	44.5	46.1	46.2	40.6	42.2
Claw IV	39.7	?	39.4	36.8	36.8
Gonopore-anus (distance)	14.5	8.5	?	?	?

ANEXO E

Table S3. Measurements (in μm) of selected morphological structures of the holotype, allotype and paratypes of *Coronarctus yurupari* sp. nov.

	Holotype	Allotype	Paratype	Paratype	Paratype	Paratype	Paratype	Paratype	Paratype	Paratype	Paratype
	Male	Female	Male	Male	Male	Male	Male	Male	Male	Larva	Larva
slide	Tard-UFRPE-01-98	Tard-UFRPE-01-29	Tard-UFRPE-01-99	Tard-UFRPE-01-30	Tard-UFRPE-01-30	Tard-UFRPE-01-30	Tard-UFRPE-01-26	C.XI.71	C.XI.72	Tard-UFRPE-01-100	C.XI.71
Locality	04° 46'S	04° 46'S	04° 46'S	04° 46'S	04° 46'S	04° 46'S	04° 39'S	04° 36'S	04° 46'S	04° 46'S	04° 40'S
	36° 08'W	36° 08'W	36° 08'W	36° 08'W	36° 08'W	36° 08'W	36° 05'W	36° 31'W	36° 08'W	36° 08'W	36° 22'W
Depth	1062 m	1000 m	1062 m	1000 m	1000 m	1000 m	2159 m	1020 m	1000 m	1062 m	991 m
STRUCTURES											
Body length	485	544	341	339	426	312	285	352	356	258	129
Body width	107.0	?	96.3	98.5	?	91.5	77.6	91.0	83.2	63.0	23.7
Buccal tube length	70.0	75.1	58.0	69.2	55.2	?	68.2	69.0	?	39.0	?
Stylet length	?	53.2	?	?	?	54.4	?	61.0	?	?	?
Internal cirri	6.0	6.6	6.0	6.6	4.7	4.8	4.7	5.2	5.4	5.0	2.3
External cirri	6.8	9.3	7.3	7.3	6.8	5.4	6.9	7.4	8.6	6.8	3.4
Median cirrus	4.7	5.4	?	?	?	?	?	5.5	?	?	3.4
Primary clavae	7.8	10.8	?	9.2	8.8	9.0	7.8	7.7	8.0	?	4.9
Lateral cirri A	5.0	6.1	?	4.3	4.2	4.5	4.5	?	?	5.6	5.1
Cirri B	5.0	?	?	5.0	5.2	5.4	3.5	4.6	4.9	4.5	?

Cirri C	16.0	?	22.3	15.3	16.5	23.0	23.4	23.2	22.0	18.4	?
Cirri E	25.0	?	30.0	25.6	25.8	19.2	22.7	25.1	27.6	19.5	17.5
Sensory organ leg I	3.4	?	4.3	?	?	?	?	4.0	4.5	?	2.9
Sensory organ leg II	5.3	4.3	?	?	6.2	5.8	4.0	4.5	?	?	3.5
Sensory organ leg III	5.2	?	?	5.7	?	5.5	5.0	?	?	?	3.4
Sensory organ leg IV	5.7	?	?	?	6.7	6.2	4.0	6.0	7.0	3.3	3.9
Process on leg IV	8.4	?	?	?	8.4	7.0	8.4	8.0	7.5	7.0	?
Leg I: Claw I	27.2	30.2	27.7	25.1	25.3	23.7	?	19.8	22.5	-	27.2
Claw II	34.0	43.0	35.7	32.6	?	29.1	?	29.8	?	16.7	11.5
Claw III	38.0	?	37.0	?	28.9	?	30.7	26.2	28.9	17.0	10.2
Claw IV	?	34.8	25.8	26.0	23.3	?	23.0	18.8	21.3	-	-
Leg IV: Claw I	52.3	?	?	?	?	48.8	?	39.4	47.3	-	-
Claw II	67.2	60.0	?	?	46.7	55.5	52.8	49.0	59.9	25.2	14.9
Claw III	63.5	70.0	?	?	41.3	59.1	56.4	43.0	57.6	24.3	13.6
Claw IV	49.3	?	?	?	?	50.4	49.5	34.4	46.4	-	-
Gonopore-anus (distance)	9.0	15.0	9.3	9.0	9.6	9.8	?	?	?	-	-