



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
INSTITUTO DE CIÊNCIAS DO MAR
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS MARINHAS TROPICAIS

MAIARA QUEIROZ MONTEIRO DA SILVA

**O GÊNERO *OPHIOTHRIX* (ECHINODERMATA: OPHIUROIDEA:
OPHIOTRICHIDAE) DO ESTADO DO CEARÁ: UMA ABORDAGEM
TAXONÔMICA INTEGRATIVA**

FORTALEZA

2023

MAIARA QUEIROZ MONTEIRO DA SILVA

O GÊNERO *OPHIOTHRIX* (ECHINODERMATA: OPHIUROIDEA: OPHIOTRICHIDAE)
DO ESTADO DO CEARÁ: UMA ABORDAGEM TAXONÔMICA INTEGRATIVA

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Marinhas Tropicais da Universidade Federal do Ceará, como requisito à obtenção do título de Mestra em Ciências Marinhas Tropicais. Área de concentração: Ciência, Tecnologia e Gestão Costeira e Oceânica.

Orientador: Prof. Dr. Rodrigo Maggioni.
Co-orientadora: Profa. Dra. Helena Matthews-Cascon.

FORTALEZA

2023

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Sistema de Bibliotecas

Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

- S581g Silva, Maiara Queiroz Monteiro da.
O Gênero *Ophiothrix* (Echinodermata: Ophiuroidea: Ophiotrichidae) do Estado do Ceará: uma abordagem taxonômica integrativa / Maiara Queiroz Monteiro da Silva. – 2023.
72 f. : il. color.
- Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Ceará, Instituto de Ciências do Mar, Programa de Pós-Graduação em Ciências Marinhas Tropicais, Fortaleza, 2023.
Orientação: Prof. Dr. Rodrigo Maggioni.
Coorientação: Profa. Dra. Helena Matthews-Cascon.
1. Ofiúros. 2. Bentos. 3. Biodiversidade marinha. I. Título.

CDD 551.46

MAIARA QUEIROZ MONTEIRO DA SILVA

O GÊNERO *OPHIOTHRIX* (ECHINODERMATA: OPHIUROIDEA: OPHIOTRICHIDAE)
DO ESTADO DO CEARÁ: UMA ABORDAGEM TAXONÔMICA INTEGRATIVA

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Marinhas Tropicais da Universidade Federal do Ceará, como requisito à obtenção do título de Mestra em Ciências Marinhas Tropicais. Área de concentração: Ciência, Tecnologia e Gestão Costeira e Oceânica.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Rodrigo Maggioni (Orientador)
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof. Dr. Walter Ramos Pinto Cerqueira
Universidade Estadual de Feira de Santana (UEFS)

Profa. Dra. Cristina Almeida Rocha-Barreira
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Aos meus pais, amigos e famílias, de sangue ou não, dedico este e futuros trabalhos, assim como feito anteriormente.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus, por me confortar e me guiar espiritualmente nas horas que mais precisei.

Agradeço à minha família, pela compreensão e encorajamento a seguir na carreira acadêmica. Como disse minha irmã Mariana uma vez, “não é por nada não, mas até que chegamos bem longe”.

Agradeço aos meus amigos de vida e os feitos durante a pós-graduação, pelos momentos de descontração tão necessários. Aos “Colegas de Malaquias”, por sempre se fazerem presentes, cada um ao seu modo, há sete anos.

Agradeço aos colegas de laboratórios dos quais participei, pelas colaborações feitas no estudo e confraternizações. Obrigada pelas manhãs, tardes e noites de companhia.

Agradeço à equipe e colegas do Centro de Diagnóstico de Enfermidades de Organismos Aquáticos (CEDECAM) e do Laboratório de Invertebrados Marinhos do Ceará (LIMCE), pelas reflexões, críticas e apoio prestados durante o desenvolvimento deste estudo.

Agradeço à equipe do Laboratório de Invertebrados Marinhos do Ceará (LIMCE-UFC), do Laboratório de Zoobentos (ZOOBENTOS-UFC) e da Coleção de Invertebrados Paulo Young (CIPY-UFPB) pelo acesso ao material utilizado neste estudo.

Agradeço aos membros da banca avaliadora, Prof. Dr. Walter Ramos Pinto Cerqueira, Profa. Dra. Cristina Rocha-Barreira e Dra. Cristiane Xerez Barroso, por aceitarem avaliar e realizar suas contribuições para este trabalho.

Agradeço ao Prof. Dr. Rodrigo Maggioni e à Profa. Dra. Helena Matthews-Cascon pela orientação realizada durante esta pós-graduação e, em especial, para o desenvolvimento do projeto de pesquisa.

Agradeço à CAPES pelo fomento à bolsa fornecida para a realização do presente estudo.

Agradeço ao Instituto de Ciências do Mar (LABOMAR) e ao Departamento de Biologia da Universidade Federal do Ceará pela infraestrutura concedida para a realização deste trabalho.

"Há as mãos que nos fizeram, e então há as
mãos que guiam suas mãos."

Lylla - Guardiões da Galáxia Vol. 3 (2023)

RESUMO

Os ofiuróides são invertebrados bentônicos exclusivamente marinhos pertencentes à Classe Ophiuroidea (Filo Echinodermata). *Ophiothrix* é um dos seus gêneros, com distribuição em todas as regiões oceânicas e historicamente reconhecido pelas dificuldades na delimitação entre suas espécies pela morfologia externa. Uma solução que vem sendo adotada para pesquisas de grupos de espécies de difícil reconhecimento pela taxonomia morfológica tradicional é a taxonomia integrativa. Portanto, o presente estudo objetivou delimitar, sob a perspectiva da taxonomia integrativa, as espécies do gênero *Ophiothrix* observadas na costa do estado do Ceará (Brasil: Atlântico Sul-Occidental), uma extensa região com poucos levantamentos de Ophiuroidea. Para isso, foram analisados 353 espécimes de *Ophiothrix* depositados em coleções de Echinodermata (LIMCE-ECH, LABOMAR-ECH, UFPB-ECH). Os indivíduos foram estudados perante análises de morfologia externa, batimetria e morfometria linear. Todos os parâmetros avaliados obtiveram pesos iguais na análise taxonômica integrativa por congruência (TIC). Assim, perante a TIC, foram reconhecidas duas espécies de *Ophiothrix* para o litoral cearense: *O. brasiliensis* e *O. spiniformis*, sendo este o primeiro registro de *O. spiniformis* para o Nordeste brasileiro. A partir dos resultados obtidos, foram discutidas as necessidades de revisão das delimitações das espécies *O. brasiliensis* e *O. tommasii* e da distribuição de *O. angulata* limitada ao Atlântico Norte-Occidental. Por fim, o presente estudo, o qual abrangeu o Objetivo de Desenvolvimento Sustentável (ODS) 14.a da Organização das Nações Unidas (ONU), evidenciou o uso da taxonomia integrativa como uma importante ferramenta para a distinção de espécies do gênero *Ophiothrix*, auxiliando no reconhecimento da biodiversidade marinha.

Palavras-chave: Ofiúros; Bentos; Biodiversidade marinha.

ABSTRACT

Ophiuroids are exclusively marine benthic invertebrates belonging to the Class Ophiuroidea (Phylum Echinodermata). *Ophiothrix* is one of its genera, distributed in all oceanic regions and historically recognized for the difficulties in delimiting its species by external morphology. A solution that has been adopted for research on groups of species that are difficult to recognize by traditional morphological taxonomy is the integrative taxonomy. Therefore, the present study aimed to delimit, from the perspective of integrative taxonomy, the species of the genus *Ophiothrix* observed on the coast of the state of Ceará (Brazil: South-Western Atlantic), an extensive region with few surveys of Ophiuroidea. For this, 353 specimens of *Ophiothrix* deposited in Echinodermata collections (LIMCE-ECH, LABOMAR-ECH, UFPB-ECH) were analyzed. The individuals were studied by analyzing external morphology, bathymetry and linear morphometry. All evaluated parameters obtained equal weights in the analysis of integrative taxonomic by congruence (ITC). Thus, by the ITC, two species of *Ophiothrix* were recognized for the coast of Ceará: *O. brasiliensis* and *O. spiniformis*. This was the first time that the species *O. spiniformis* was recorded for the Brazilian Northeast. Based on the results obtained, the need to revise the boundaries of the species *O. brasiliensis* and *O. tommasii* and the distribution of *O. angulata* limited to the North-Western Atlantic were discussed. Finally, the present study, which covered the Sustainable Development Goal (SDG) 14.a of the United Nations (UN), evidenced the use of integrative taxonomy as an important tool for the distinction of species of the genus *Ophiothrix*, helping in the recognition of marine biodiversity.

Keywords: Brittle stars; Benthos; Marine biodiversity.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	12
2	OBJETIVOS	16
2.1	Geral	16
2.2	Específicos	16
3	HIPÓTESE	16
4	MATERIAL E MÉTODOS	17
4.1	Obtenção dos espécimes	17
4.2	Delimitação dos morfotipos	17
4.3	Designação dos morfotipos em grupos de espécies	18
4.4	Análise morfológica externa	18
4.5	Análise da distribuição batimétrica	19
4.6	Análise morfométrica linear	19
4.7	Taxonomia integrativa	20
5	RESULTADOS	22
5.1	Delimitação de morfotipos inferidos pela morfologia externa	22
5.2	Designação dos morfotipos em grupos de espécies	24
5.3	Análise morfológica externa	28
5.4	Análise da distribuição batimétrica	29
5.5	Análise morfométrica linear	30
5.6	Taxonomia integrativa	33
5.7	Descrição morfológica	34
6	DISCUSSÃO	44
7	CONCLUSÃO	55
8	CONSIDERAÇÕES FINAIS	55
	REFERÊNCIAS	56
	ANEXO A – Ilustrações dos caracteres morfológicos externos de um ofiúro utilizados nas descrições dos morfotipos	63
	ANEXO B – Tabela de siglas e legendas dos parâmetros morfométricos utilizados no presente estudo	64
	ANEXO C - Tabela de lotes e amostras analisadas para cada espécie estudada	65

ANEXO D - Tabela de lotes e profundidades registradas para as amostras analisadas	66
ANEXO E - Tabela de dados morfométricos registrados para os indivíduos selecionados para a análise morfométrica linear	69
ANEXO F - Gráfico da série histórica, em décadas, de registros de indivíduos de <i>Ophiothrix brasiliensis</i> (com morfotipos <i>O. tommasii</i> e <i>O. cf. angulata</i>) e <i>O. spiniformis</i> no Ceará	72

1 INTRODUÇÃO

Os ofiuróides, também chamados de serpentes-do-mar ou ofiúros, são invertebrados bentônicos exclusivamente marinhos pertencentes à Classe Ophiuroidea (Filo Echinodermata). Eles formam o maior grupo entre os equinodermos existentes, com cerca de 2110 espécies descritas. Encontram-se em todas as regiões oceanográficas, desde as zonas entre-marés até as grandes profundidades das zonas abissais (STÖHR *et al.*, 2012; STÖHR; O'HARA; THUY, 2023). São equinodermos caracterizados por conterem o disco corporal claramente separado dos braços, diferentemente das estrelas-do-mar (Classe Asteroidea), e com a região oral orientada para a superfície do fundo marinho, diferente também dos crinóides (Classe Crinoidea), e são usualmente pentâmeros (STÖHR; O'HARA; THUY, 2023; LAWRENCE, 2012). Seus braços, geralmente em número de cinco (podendo ser seis, mais ou, ainda, com ramificações) são utilizados para sua locomoção, alimentação e defesa, com alto potencial de autotomizar quando estressados (LAWRENCE, 2012; STÖHR *et al.*, 2012).

Os representantes da Classe Ophiuroidea são importantes recicladores de matéria orgânica, por se alimentarem principalmente de alimentos disponíveis no sedimento, serem altamente ativos e geralmente ocorrerem em grandes densidades. Assim, eles têm relevância significativa na teia trófica e na ecologia de comunidades de fundos não-consolidados (SUMMERS; NYBAKKEN, 2000). Além disso, os ofiúros são comumente encontrados em associação com diversos outros organismos, como algas, esponjas, corais, ascídias e outros equinodermos (como ouriços-do-mar e crinóides). São relações consideradas endo/exo-comensalismo, com o ofiuróide podendo oferecer vantagens ao hospedeiro, como a retirada de pequenas partículas que podem obstruir os óstios das esponjas, e o hospedeiro oferecer abrigo e facilidade de captura de alimento para os ofiúros (GONDIM *et al.*, 2013; CRUZ-FRANCISCO *et al.*, 2018; FORTUNATO; LÔBO-HAJDU, 2021).

A fauna de ofiuróides é considerada um importante bioindicador de poluição: por serem invertebrados exclusivamente marinhos, são animais sensíveis às mudanças ambientais e refletem as condições dos locais que habitam. Estudos já relataram a diminuição da densidade de indivíduos ou a alteração de caracteres fisiológicos, como a bioluminescência, com o aumento de contaminantes locais (DEHEYN *et al.*, 2000; BARBOZA *et al.*, 2015). Os ofiúros também têm sido bastante utilizados em estudos biogeográficos e macroecológicos, principalmente pelas características de história de vida do grupo, por ocorrerem em todas as

regiões oceanográficas e por serem suficientemente abundantes e diversos (STÖHR *et al.*, 2012).

Mesmo com a notável relevância do grupo para o entendimento de questões ecológicas e evolutivas, o conhecimento acerca da taxonomia e sistemática de ofiuróides ainda é escasso. Isso se deve tanto pela dificuldade na determinação das espécies apenas pelos caracteres morfológicos externos como pela falta de pesquisadores na área (STÖHR, 2012). Trabalhos têm indicado a existência de complexos de espécies crípticas, como os estudos moleculares realizados para o complexo de espécies *Amphipholis squamata* (BOISSIN *et al.*, 2015; BOISSIN; FÉRAL; CHENUIL, 2008; LE GAC *et al.*, 2004; SPONER; ROY, 2002; SPONER; DEHEYN; ROY, 2001).

Em outros casos, porém, as espécies crípticas de Ophiuroidea são determinadas erroneamente pela falta de entendimento de variações morfológicas que podem diferenciar uma espécie de outra (STÖHR, 2012; ALITTO *et al.*, 2020). Ademais, uma pesquisa que demonstrou a dificuldade no cenário taxonômico de ofiúros foi o estudo filogenômico realizado por O'Hara *et al.* (2017). Nele, dos 78 gêneros de Ophiuroidea pesquisados, 37 foram apontados como não monofiléticos, indicando a necessidade de maior esforço para compreensão das relações filogenéticas da Classe em questão.

Quanto ao conhecimento da diversidade de ofiúros no Brasil, foram inventariadas, até o momento, 138 espécies, sendo 16 delas endêmicas para as águas brasileiras (BORGES; BARBOZA; GONDIM, 2023). No Nordeste do Brasil, a fauna de Ophiuroidea foi catalogada por Verrill (1868) pela primeira vez. Aproximadamente 100 anos depois, houve as contribuições realizadas por Lima-Verde (1969); Tommasi (1970); Alves, Cerqueira (2000); Gondim *et al.* (2008); Lima, Fernandes (2009); Oliveira *et al.* (2010); Lima *et al.* (2011); Paim *et al.* (2015); Gondim *et al.* (2020); e Barroso *et al.* (2022). Para o estado do Ceará (Brasil), com um litoral de aproximadamente 600 km de extensão (MATTHEWS-CASCON; LOTUFO, 2006), foram levantados três inventários para a fauna de ofiúros dentro de estudos mais abrangentes (BARROSO *et al.*, 2022; CERQUEIRA; SILVA; MONTEIRO, 2021; MATTHEWS-CASCON; LOTUFO, 2006). De acordo com os catálogos, foram registradas 26 espécies de ofiuróides distribuídas em nove famílias, entre elas a Família Ophiotrichidae.

A Família Ophiotrichidae Ljungman, 1867, a qual é geneticamente e morfológicamente coerente, é caracterizada por conter: a região dorsal do disco coberta por espinhos denticulados ou grânulos, os espinhos braquiais denticulados, as mandíbulas com papilas dentais no ápice, e a vértebra com uma quilha dorsal (O'HARA *et al.*, 2018). Dos 13 gêneros reconhecidos para a Família Ophiotrichidae (STÖHR; O'HARA; THUY, 2023), três

são registrados para o Brasil (BORGES; BARBOZA; GONDIM, 2023), sendo dois deles encontrados na costa cearense: *Ophiothela* e *Ophiothrix* (CERQUEIRA; SILVA; MONTEIRO, 2021).

O gênero *Ophiothrix* Müller & Troschel, 1840 se caracteriza por conter o disco, nas regiões interradiais, coberto por espinhos ou grânulos com pequenas ramificações no topo e/ou ao longo de sua extensão. Os escudos radiais podem ter cobertura similar a do disco ou são desprovidos de cobertura. Possuem espinhos braquiais translúcidos e denticulados (SANTANA *et al.*, 2020). *Ophiothrix* é um gênero extremamente variável morfologicamente dentro das suas espécies (ALITTO *et al.*, 2018) e os dados genéticos apontam ser um gênero polifilético (O'HARA *et al.*, 2017).

Para a costa brasileira, eram registradas seis espécies dentro do gênero *Ophiothrix*, sendo elas: *Ophiothrix ailsae* Tommasi, 1970, *Ophiothrix angulata* (Say, 1825), *Ophiothrix brachyactis* H. L. Clark, 1915, *Ophiothrix rathbuni* Ludwig, 1882, *Ophiothrix suenisoni* Lütken, 1856 e *Ophiothrix trinidadensis* Tommasi, 1970. Entretanto, após os estudos de Santana *et al.* (2017, 2020), não foram mais reconhecidas as espécies *O. ailsae*, *O. angulata*, *O. brachyactis*, e foram descritas quatro espécies novas para o gênero *Ophiothrix* na costa brasileira. Assim, são aceitas, atualmente, sete espécies para o gênero no Brasil: *Ophiothrix brasiliensis* Santana, Manso, Almeida & Alves, 2020, *Ophiothrix rathbuni* Ludwig, 1882, *Ophiothrix spiniformis* Santana, Manso, Almeida & Alves, 2020, *Ophiothrix suenisoni* Lütken, 1856, *Ophiothrix tommasii* Santana, Manso, Almeida & Alves, 2020, *Ophiothrix trinidadensis* Tommasi, 1970 e *Ophiothrix troscheli* Santana, Manso, Almeida & Alves, 2020. Dessas espécies, duas delas são reportadas atualmente para a costa cearense: *O. brasiliensis* e *O. tommasii* (SANTANA *et al.*, 2020).

O gênero *Ophiothrix* também é reconhecido pelas dificuldades em delimitar os representantes da suas espécies pela tradicional taxonomia morfológica (ALITTO *et al.*, 2019; CLARK, 1966; HENDLER, 2005). Uma solução que tem sido aplicada ultimamente para determinar espécies de *Ophiothrix* e outros clados de Ophiuroidea é o uso da taxonomia integrativa. Essa abordagem surgiu com mais força a partir da realização de taxonomistas de que as espécies seriam melhor delimitadas caso fosse elucidado o que causou a origem e determinou a trajetória evolutiva dessas unidades biológicas. (PADIAL *et al.*, 2010).

Assim, a taxonomia integrativa visa diferenciar as espécies utilizando parâmetros diversos na mesma análise. Esses caracteres podem ser: morfológicos, moleculares, ecológicos, biogeográficos, reprodutivos, etc. (ALITTO *et al.*, 2019; PADIAL *et al.*, 2010). Estudos recentes têm aplicado a abordagem da taxonomia integrativa para determinar espécies

de Ophiuroidea, utilizando principalmente os caracteres morfológicos e genéticos moleculares, como em Muths *et al.* (2009), Alitto *et al.* (2019, 2020), Chagas *et al.* (2020), Okanishi *et al.* (2021), Humara-Gil *et al.* (2022), Nethpul, Stöhr, Zhang (2022), entre outros.

São reconhecidas duas abordagens para a taxonomia integrativa: por acumulação e congruência. De acordo com a estrutura da taxonomia integrativa por acumulação, qualquer diferença entre duas espécies candidatas, independentemente de qual caractere avaliado, indica para uma possível definição das mesmas como espécies distintas. Essa abordagem pode levar a uma superestimação da biodiversidade. Já a taxonomia integrativa por congruência tem como premissa que apenas a congruência de diferenças entre duas espécies candidatas, em pelo menos dois caracteres analisados, indicam para a separação delas em espécies diferentes. Essa estrutura taxonômica integrativa pode subestimar a biodiversidade em questão (PADIAL *et al.*, 2010).

Uma das grandes problemáticas da taxonomia tradicional é o fato dela ser baseada somente em estudos morfológicos, não exigindo dados acerca do habitat, ciclos de vida e outros aspectos biológicos dos organismos pesquisados. Outra questão é que a abordagem taxonômica morfológica, quando unicamente levada em consideração, registra novas espécies com validade duvidosa em alguns casos (DI CAMILLO *et al.*, 2018), gerando espécies sinônimas (*nomen dubium*), incertezas taxonômicas (*incertae sedis*) e trabalhos, em geral, desconsiderados precocemente (HENDLER, 2011). Assim, todas essas problemáticas fazem dos estudos que utilizam, exclusivamente, a taxonomia tradicional, futuramente inconclusivos (DI CAMILLO *et al.*, 2018).

Em contraste, descrições taxonômicas contendo dados biológicos sobre as espécies e seu habitat podem ser de relevante interesse não somente para estudos taxonômicos em abordagens integrativas, mas também para pesquisas em Ecologia, Conservação, Manejo de Áreas Protegidas, Evolução, Biogeografia, etc. (DI CAMILLO *et al.*, 2018). Dessa forma, a taxonomia integrativa se torna uma poderosa ferramenta tanto para revisar espécies já reconhecidas para a Ciência com maior robustez, quanto para delimitar espécies novas com definições morfológicas dúbias (PADIAL *et al.*, 2010), como ocorre para muitas das descrições de espécies do gênero *Ophiothrix*.

Assim, tendo em vista os poucos levantamentos de Ophiuroidea no estado do Ceará (Brasil) e as dificuldades nas separações de espécies do gênero *Ophiothrix* unicamente por descrições morfológicas, o presente estudo objetivou delimitar as espécies do gênero *Ophiothrix* coletadas no estado do Ceará sob a perspectiva da taxonomia integrativa.

2 OBJETIVOS

2.1 Geral

Delimitar as espécies pertencentes ao gênero *Ophiothrix* presentes no estado do Ceará (Atlântico Sul-Occidental: Brasil) sob a perspectiva da taxonomia integrativa.

2.2 Específicos

Analisar os dados morfológicos externos dos espécimes pertencentes ao gênero *Ophiothrix* coletados no estado do Ceará (Brasil).

Analisar os dados de distribuição batimétrica dos espécimes pertencentes ao gênero *Ophiothrix* coletados no estado do Ceará (Brasil).

Analisar, pela morfometria linear, os dados morfométricos dos espécimes pertencentes ao gênero *Ophiothrix* coletados no estado do Ceará (Brasil).

Reunir os resultados das análises de morfologia externa, batimetria e morfometria linear, por meio da estrutura taxonômica integrativa de congruência de caracteres, para delimitar as espécies do gênero *Ophiothrix* presentes no Ceará (Brasil).

3 HIPÓTESE

A diversidade de espécies do gênero *Ophiothrix* é subestimada no estado do Ceará (Atlântico Sul-Occidental: Brasil).

4 MATERIAL E MÉTODOS

4.1 Obtenção dos espécimes

Os espécimes de Ophiuroidea foram obtidos em de lotes depositados de coleções científicas de Echinodermata do Departamento de Biologia (LIMCE-ECH), do Instituto de Ciências do Mar (LABOMAR-ECH), ambos situados na Universidade Federal do Ceará; e da Coleção de Invertebrados Paulo Young (UFPB-ECH/CIPY), situada na Universidade Federal da Paraíba. Em todas as coleções, foram apenas considerados lotes identificados para o gênero *Ophiothrix* coletados no estado do Ceará, Brasil (Atlântico Sul-Occidental), ou seja, indivíduos contendo os seguintes caracteres: mandíbulas com papilas dentais no ápice, disco coberto por espinhos com ramificações no topo e/ou ao longo de sua extensão, escudos radiais com ou sem cobertura e espinhos braquiais denticulados e translúcidos.

4.2 Delimitação dos morfotipos

Os indivíduos pertencentes ao gênero *Ophiothrix* analisados das coleções científicas supracitadas foram delimitados em morfotipos a partir de seis caracteres morfológicos externos: formato do disco, cobertura da região dorsal do disco, formato da placa braquial dorsal, cobertura da primeira placa braquial dorsal, formato da placa braquial ventral e número de espinhos braquiais. Esses caracteres foram selecionados por serem os mais presentes nas descrições de espécies do gênero *Ophiothrix* e, portanto, possuírem relevante valor taxonômico (HENDLER, 2005; LYMAN, 1860; SANTANA et al., 2017, 2020; SCHOPPE, 1996; TOMMASI, 1970). Todas as estruturas mencionadas estão esquematizadas na ilustração presente no Anexo A.

A identificação e delimitação prévia dos espécimes, nessa etapa do estudo, foi realizada com o auxílio de bibliografia especializada (HENDLER et al., 1995; ALITTO et al., 2019; SANTANA et al., 2017, 2020). A terminologia aplicada às estruturas anatômicas foi baseada em Pomory (2007) e Stöhr et al. (2012). Já a terminologia aplicada aos formatos das estruturas anatômicas foi baseada em Santana et al. (2020). Todos os indivíduos foram observados sob estereomicroscópio óptico Olympus SZ40.

4.3 Designação dos morfotipos em grupos de espécies

A presente etapa foi necessária para facilitar as análises realizadas posteriormente. Assim, os morfotipos obtidos foram comparados e reunidos, em grupos, com espécies do gênero *Ophiothrix*, já conhecidas para a ciência, que ocorrem no Atlântico Ocidental e que contêm escudos radiais cobertos. Todas as comparações dos morfotipos deste estudo com espécies previamente descobertas foram feitas a partir da descrição original das mesmas e/ou de seus neótipos (LYMAN, 1860; SCHOPPE, 1996; HENDLER, 2005; ALITTO *et al.*, 2019; SANTANA *et al.*, 2017, 2020).

O agrupamento ocorreu com base na máxima semelhança encontrada a partir de cinco caracteres morfológicos externos: formato do disco, cobertura da região dorsal do disco, formato da placa braquial dorsal, cobertura da primeira placa braquial dorsal e formato da placa braquial ventral. Tais caracteres foram selecionados por serem os que sofreram variação entre os morfotipos do estudo. A terminologia aplicada foi baseada em Pomory, 2007 e Stöhr *et al.*, 2012. Por fim, os grupos de morfotipos receberam os nomes das espécies conhecidas com as quais foram agrupados.

4.4 Análise morfológica externa

Para aplicar a taxonomia integrativa às espécies do gênero *Ophiothrix* identificadas para o estado do Ceará, foram considerados três parâmetros taxonômicos: morfologia externa, distribuição batimétrica e morfometria linear.

Assim, para a realização da análise morfológica externa, os grupos de espécies foram comparados entre si com base em três caracteres morfológicos externos: cobertura do disco, formato da placa braquial dorsal e formato da placa braquial ventral. Tais estruturas foram selecionadas por serem as que mais variaram entre as espécies trabalhadas.

A análise da distinção entre os grupos de espécies foi realizada seguindo o protocolo de trabalho adaptado da taxonomia integrativa por congruência (PADIAL *et al.*, 2010). Nele, a congruência da diferença em pelo menos dois dos caracteres morfológicos supracitados manteve os grupos de espécies separados. Com a congruência de apenas uma diferença morfológica entre os grupos de espécies analisados ou, ainda, na ausência de distinções entre esses caracteres interespecificamente, as espécies foram unificadas perante a análise morfológica externa.

4.5 Análise da distribuição batimétrica

Para realizar a análise da distribuição batimétrica dos grupos de espécies do presente estudo, foram reunidos dados de profundidade de coleta disponibilizados no livro tomo de suas respectivas Coleções de Echinodermata. Todos os dados de profundidade foram tabelados e plotados em gráfico *violin jitter* e *boxplot* para máxima observação da distribuição dos dados. As análises foram realizadas com o auxílio do *software* PAST versão 4.03 (*Paleontological Statistics*). Os dados classificados como *outliers* pelas análises foram desconsiderados do estudo.

Na Classe Ophiuroidea, por haver casos onde espécies similares pertencentes ao mesmo gênero são separadas pela profundidade de ocorrência encontrada (STÖHR *et al.*, 2012), os grupos de espécies que foram distribuídos em zonas distintas permaneceram separados. No caso das espécies que ocorreram nas mesmas profundidades, essas foram unificadas perante a análise de distribuição batimétrica.

4.6 Análise morfométrica linear

Para a realização da análise morfométrica linear, foram selecionados apenas indivíduos dos grupos de espécies estudados que contemplaram os seguintes delimitadores morfológicos: disco inteiro, diâmetro da região dorsal do disco maior ou igual a 4 mm e tamanho do braço aproximadamente três vezes o diâmetro da região dorsal do disco. Dessa forma, todos os indivíduos do estudo pertencentes ao gênero *Ophiothrix* foram analisados com os caracteres adultos (ALITTO *et al.*, 2019; SANTANA *et al.*, 2020).

Com os indivíduos elegidos, os mesmos foram fotografados por meio da câmera Nikon D3100 acoplada ao estereomicroscópio óptico Olympus SZ40. Em seguida, com o auxílio do *software* ImageJ, foram mensurados e tabelados 15 caracteres morfológicos de cada indivíduo: tamanho do espinho dorsal, diâmetro da região dorsal do disco, comprimento do escudo radial, largura do escudo radial, diâmetro da região oral do disco, comprimento do escudo oral, largura do escudo oral, comprimento do escudo adoral, largura do escudo adoral, comprimento da placa braquial dorsal, largura da placa braquial dorsal, comprimento da primeira placa braquial ventral, largura da primeira placa braquial ventral, comprimento da segunda placa braquial ventral e largura da segunda placa braquial ventral (Anexo B) (protocolo adaptado de ALITTO *et al.*, 2019; CHAGAS *et al.*, 2020).

As análises seguintes foram executadas com o auxílio do *software* PAST versão 4.03 (*Paleontological Statistics*). Previamente, foi realizada uma estatística descritiva a partir dos dados morfométricos obtidos. Em seguida, foi analisado um teste de normalidade Shapiro-Wilk para verificar a normalidade ou não de cada variável morfológica. Segundo o teste em questão, valores de $p > 0,05$ indicam que os dados das amostras seguem uma distribuição normal.

Com a finalidade de evitar a multicolinearidade entre os preditores, foi realizada uma Matriz de Correlação de Spearman. A partir dela, os caracteres com correlação maior ou igual a 0,8 e/ou menor ou igual a -0,8 foram desconsiderados das análises seguintes.

Dessa forma, para visualizar os principais caracteres que influenciam na distribuição dos indivíduos pertencentes aos grupos de espécies do presente estudo, e em como esses indivíduos estão distribuídos, foi executada uma Análise de Componentes Principais (PCA) com matriz de correlação. Nela, os seguintes preditores foram excluídos: 1) os que menos contribuíram para a variação dos dados observados nos componentes principais; 2) os que se sobrepuseram; e 3) os que permaneceram diametralmente opostos.

Por fim, para visualizar o agrupamento hierárquico entre os diferentes indivíduos mensurados pertencentes aos grupos de espécies estudados, foi realizada um Dendrograma (*Hierarchical Clustering*, ou *Cluster*), utilizando o método de reconstrução de árvore filogenética UPGMA (baseado em distâncias), índice de similaridade euclidiano (*Euclidean*) e 10000 repetições (*bootstrap* N: 10000).

Assim, os grupos de espécies que foram separados tanto pela Análise de Componentes Principais (situados em diferentes quadrantes) quanto pelo Dendrograma (estruturados em diferentes ramos significativos) permaneceram como espécies distintas. Já os grupos de espécies que tanto se sobrepuseram nos mesmos quadrantes da PCA quanto se organizaram em ramos com politomia (baixa resolução) no *Cluster*, foram unificados na mesma espécie perante a análise morfométrica linear.

4.7 Taxonomia integrativa

Para delimitar os grupos de espécies estudados, ao final de todas as análises realizadas (morfológica externa, distribuição batimétrica e morfométrica linear), foi executado o protocolo de Taxonomia Integrativa por Congruência, definido por Padial *et al.* (2010). De acordo com este protocolo, a congruência de duas ou mais diferenças de caracteres

taxonômicos entre dois grupos de espécies sinaliza para a existência de duas espécies distintas.

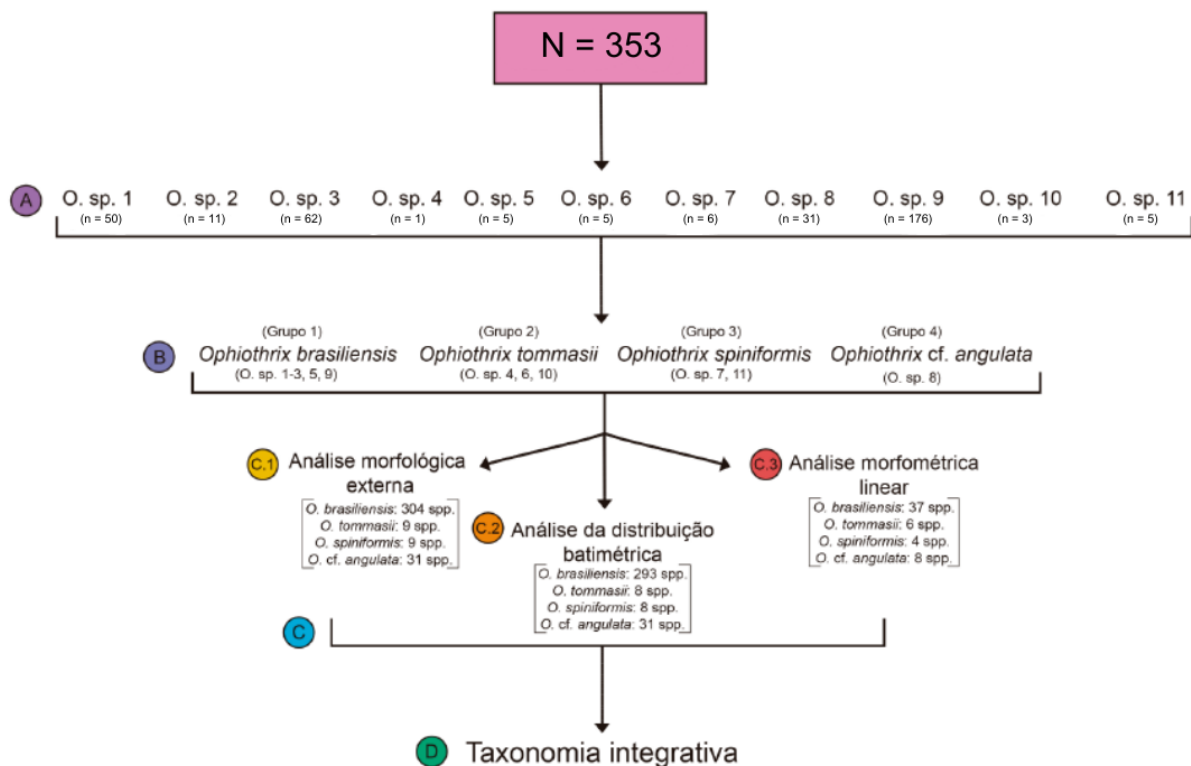
Assim, os grupos de espécies estudados foram analisados par a par quanto aos parâmetros avaliados. A convergência de diferenças entre dois grupos de espécies em pelo menos dois dos três caracteres estudados (morfologia externa, distribuição batimétrica e morfometria linear) definiu as espécies como distintas. Já a congruência de apenas uma diferença ou a ausência de convergência de distinções nos parâmetros avaliados entre dois grupos de espécies definiu estes grupos como apenas uma única espécie. É válido ressaltar que nenhum caractere avaliado obteve peso maior que outro.

5 RESULTADOS

5.1 Delimitação de morfotipos inferidos pela morfologia externa

Foram analisados, ao todo, 353 indivíduos pertencentes ao gênero *Ophiothrix* presentes no estado do Ceará (Atlântico Sul-Occidental, Brasil) (Figura 1). Os espécimes foram inicialmente distribuídos em 11 morfotipos, nomeados como *Ophiothrix* sp. 1-11 (Figura 1, A). Em um breve resumo, os morfotipos designados foram agrupados em quatro grupos de espécies distintos (Figura 1, B), os quais foram submetidos às análises de morfologia externa (Figura 1, C.1), batimetria (Figura 1, C.2) e morfometria linear (Figura 1, C.3). Com os resultados dessas análises, seguiu-se para a aplicação do protocolo de taxonomia integrativa por congruência (Figura 1, D).

Figura 1: Representação esquemática do fluxo de trabalho e resultados obtidos no presente estudo.



Fonte: a própria autora (2023). A: Delimitação dos morfotipos. B: Designação dos morfotipos em grupos de espécies. C: Análises executadas no estudo, C.1: Análise morfológica externa, C.2: Análise de distribuição batimétrica, C.3: análise morfométrica linear. D: Delimitação das espécies por meio da Taxonomia Integrativa por Congruência.

As descrições dos morfotipos e o que os diferenciam, de acordo com os seis caracteres morfológicos previamente selecionados, estão descritos a seguir na Tabela 1.

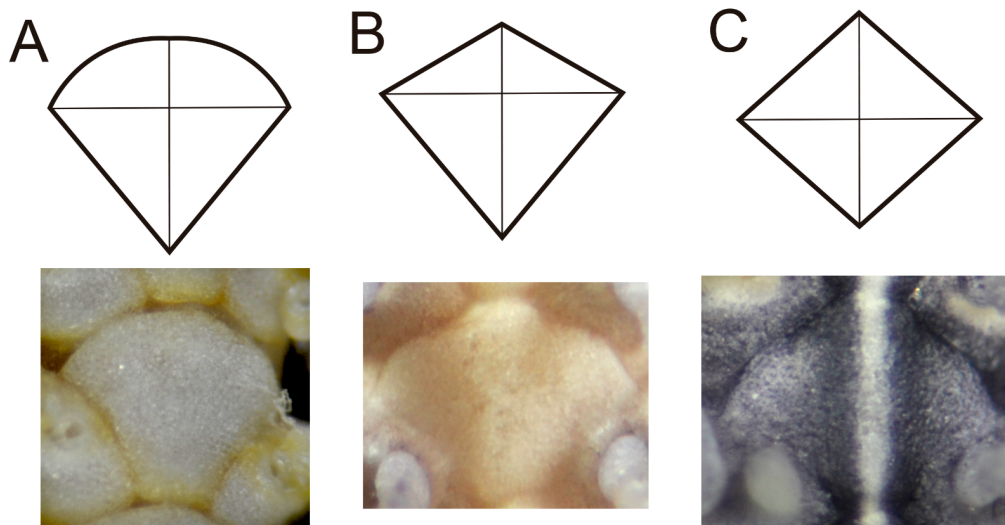
Tabela 1: Tabela de morfotipos delimitados por caracteres morfológicos externos.

Caracteres	Formato do disco	Cobertura da região dorsal do disco	Formato da placa braquial dorsal	Cobertura da primeira placa braquial dorsal	Formato da placa braquial ventral	Número de espinhos braquiais
<i>Ophiothrix</i> sp. 1	Circular a pentagonal	Pequenos espinhos bi-trífidos	Diamante	Lisa	Quadrada com concavidade	7
<i>Ophiothrix</i> sp. 2	Pentagonal	Pequenos espinhos bi-trífidos	Diamante	Lisa	Retangular com concavidade	7
<i>Ophiothrix</i> sp. 3	Circular a pentagonal	Pequenos espinhos bi-trífidos	Losango e/ou leque	Lisa	Retangular com concavidade	7
<i>Ophiothrix</i> sp. 4	Pentagonal	Pequenos espinhos bi-trífidos	Diamante	Com pequeno espinho	Quadrada e retangular com concavidade	7
<i>Ophiothrix</i> sp. 5	Circular	Pequenos espinhos bi-trífidos	Diamante	Lisa	Retangular com concavidade	7
<i>Ophiothrix</i> sp. 6	Circular a pentagonal	Pequenos espinhos bi-trífidos	Losango e/ou leque	Com pequeno espinho	Quadrada e retangular com concavidade	7
<i>Ophiothrix</i> sp. 7	Circular a pentagonal	Pequenos espinhos bi-trífidos e grandes espinhos denticulados	Losango, leque e diamante	Lisa	Quadrada com concavidade	7
<i>Ophiothrix</i> sp. 8	Circular a pentagonal	Pequenos espinhos bi-trífidos	Leque	Lisa	Quadrada com concavidade/ Cordiforme	7
<i>Ophiothrix</i> sp. 9	Circular a pentagonal	Pequenos espinhos bi-trífidos	Losango e/ou leque	Lisa	Quadrada com concavidade	7
<i>Ophiothrix</i> sp. 10	Circular	Pequenos espinhos bi-trífidos	Diamante	Com pequeno espinho	Quadrada e retangular com concavidade	7
<i>Ophiothrix</i> sp. 11	Circular a pentagonal	Pequenos espinhos bi-trífidos e grandes espinhos denticulados	Losango, leque e diamante	Lisa	Retangular com concavidade	7

Fonte: a própria autora (2023).

O morfotipo mais bem representado foi o *Ophiothrix* sp. 9, com 176 indivíduos, e o *Ophiothrix* sp. 3, com 62 indivíduos. Já o menos representativo foi o morfotipo *Ophiothrix* sp. 4, com apenas um espécime (Figura 1, A). Por fim, os formatos das placas braquiais dorsais mencionados nas descrições dos morfotipos aqui descritos estão esquematizados na Figura 2.

Figura 2: Representação esquemática dos diferentes tipos de placas braquiais dorsais de ofiúros encontrados no presente estudo.



Fonte: a própria autora (2023). As linhas espessas representam o formato geral da placa, ignorando deformidades inerentes dos indivíduos. As linhas finas representam o plano de cruzamento entre a largura e comprimento, utilizado principalmente para diferenciar a placa braquial em formato de losango. A: Placa braquial dorsal em formato de leque. B: Placa braquial dorsal em formato de diamante. C: Placa braquial dorsal em formato de losango.

5.2 Designação dos morfotipos em grupos de espécies

Os morfotipos aqui delimitados foram comparados com espécies conhecidas para a Ciência e agrupados com as mesmas. Assim, foram formados quatro grupos (Figura 1, B), detalhados a seguir.

O Grupo 1, denominado *Ophiothrix brasiliensis*, é composto pelos morfotipos *Ophiothrix* sp. 1-3, *O.* sp. 5, *O.* sp. 9, delimitados pelo presente estudo; e pela espécie *Ophiothrix brasiliensis* Santana, Manso, Almeida & Alves, 2020 (Tabela 2). O grupo de espécies é caracterizado, principalmente, por conter a região dorsal do disco coberta por pequenos espinhos bi-trífidos, a placa braquial dorsal em formato de losango e/ou diamante

e/ou leque, a placa braquial ventral em formato de quadrado e/ou retângulo com concavidades (cordiforme) e a placa braquial dorsal com cobertura lisa.

O Grupo 2, denominado *Ophiothrix tommasii*, é composto pelos morfotipos *Ophiothrix* sp. 4, *O.* sp. 6, *O.* sp. 10, delimitados pelo presente estudo; e pela espécie *Ophiothrix tommasii* Santana, Manso, Almeida & Alves, 2020 (Tabela 2). As principais características desse grupo de espécies incluem a cobertura da região dorsal do disco por pequenos espinhos bi-trífidos, a placa braquial dorsal em formato de losango e/ou diamante e/ou leque, a placa braquial ventral em formato de quadrado e retângulo com concavidades (cordiforme) e a primeira placa braquial dorsal coberta por um pequeno espinho bi-trífido.

Composto pelos morfotipos *Ophiothrix* sp. 7, *O.* sp. 11, delimitados no presente estudo; e pela espécie *Ophiothrix spiniformis* Santana, Manso, Almeida & Alves, 2020, o Grupo 3 é denominado *Ophiothrix spiniformis* graças ao agrupamento com aquela espécie (Tabela 2). O presente grupo de espécies é caracterizado, principalmente, por conter o disco coberto por pequenos espinhos bi-trífidos e espinhos longos denticulados, a placa braquial dorsal em formato de losango e/ou diamante e/ou leque, a placa braquial ventral em formato de quadrado ou retângulo com leve concavidade e a placa braquial dorsal com cobertura lisa.

Por fim, o Grupo 4, denominado *Ophiothrix* cf. *angulata*, é composto pelo morfotipo *Ophiothrix* sp. 8, definido no presente estudo; e pela espécie *Ophiothrix angulata* (Say, 1825) (neótipo descrito em Santana *et al.*, 2017) (Tabela 2). O nome do grupo recebeu o termo *confer* pela espécie *O. angulata* não ocorrer no Brasil (Atlântico Sul-Occidental) (SANTANA *et al.*, 2017). Assim, as principais características desse grupo de espécies incluem a cobertura do disco por pequenos espinhos bi-trífidos, a placa braquial dorsal em formato de leque, a placa braquial ventral em formato cordiforme e a placa braquial dorsal com cobertura lisa.

A possibilidade dos morfotipos encontrados nesta pesquisa serem agrupados com outras espécies foi descartada pelos seguintes motivos: *Ophiothrix trinidadensis* Tommasi, 1970 possui carena nas placas braquiais dorsais; *Ophiothrix stri* Hendler, 2005 tem o disco coberto por grânulos médios; *Ophiothrix cimar* Hendler, 2005 possui o disco coberto por pequenos espinhos esparsos e 10 espinhos braquiais; *Ophiothrix synoecina* Schoppe, 1996 tem o disco coberto por pequenos grânulos; e *Ophiothrix lineata* Lyman, 1860 possui os escudos radiais sem cobertura (Tabela 3).

Tabela 2: Grupos de espécies formados a partir dos morfotipos do presente estudo e espécies elucidadas para a Ciência.

	Grupo 1						Grupo 2				Grupo 3			Grupo 4	
	<i>Ophiothrix brasiliensis</i> (Santana et al. 2020)	<i>O. sp. 9</i>	<i>O. sp. 3</i>	<i>O. sp. 1</i>	<i>O. sp. 2</i>	<i>O. sp. 5</i>	<i>Ophiothrix tommasii</i> (Santana et al. 2020)	<i>O. sp. 10</i>	<i>O. sp. 6</i>	<i>O. sp. 4</i>	<i>Ophiothrix spiniformis</i> (Santana et al. 2020)	<i>O. sp. 11</i>	<i>O. sp. 7</i>	<i>Ophiothrix angulata</i> (Say, 1825)	<i>O. sp. 8</i>
Cobertura da região dorsal do disco	Pequenos espinhos ramificados	Pequenos espinhos bi-trífidos	Pequenos espinhos bi-trífidos	Pequenos espinhos bi-trífidos	Pequenos espinhos bi-trífidos	Pequenos espinhos bi-trífidos	Pequenos espinhos ramificados	Pequenos espinhos bi-trífidos	Pequenos espinhos bi-trífidos	Pequenos espinhos bi-trífidos	Pequenos espinhos ramificados e grandes espinhos denticulados	Pequenos espinhos bi-trífidos e grandes espinhos denticulados	Pequenos espinhos bi-trífidos e grandes espinhos denticulados	Pequenos espinhos bi-trífidos	Pequenos espinhos bi-trífidos
Formato da placa braquial dorsal	Losango, leque e diamante	Losango e leque	Losango e leque	Diamante	Diamante	Diamante	Diamante	Diamante	Losango e leque	Diamante	Leque e diamante	Losango, leque e diamante	Losango, leque e diamante	Leque	Leque
Cobertura da 1ª placa braquial dorsal	Lisa	Lisa	Lisa	Lisa	Lisa	Lisa	Com pequeno espinho	Com pequeno espinho	Com pequeno espinho	Com pequeno espinho	Lisa	Lisa	Lisa	Lisa	Lisa
Formato da placa braquial ventral	Quadrada com concavidade	Quadrada com concavidade de	Retangular com concavidade de	Quadrada com concavidade de	Retangular com concavidade de	Retangular com concavidade de	Quadrada e retangular com concavidade	Quadrada e retangular com concavidade de	Quadrada e retangular com concavidade de	Quadrada e retangular com concavidade de	Retangular com leve concavidade	Retangular com leve concavidade	Quadrada com leve concavidade	Cordiforme	Cordiforme
Nº de espinhos braquiais	6-8	7	7	7	7	7	6-8	7	7	7	7-9	7	7	5-6	7

Tabela 3 : Comparações entre diferentes espécies do gênero *Ophiothrix* que ocorrem no Atlântico Oeste.

Caracteres	<i>Ophiothrix brasiliensis</i> (Santana <i>et al.</i> , 2020)	<i>Ophiothrix tommasii</i> (Santana <i>et al.</i> , 2020)	<i>Ophiothrix spiniformis</i> (Santana <i>et al.</i> , 2020)	<i>Ophiothrix angulata</i> (Say, 1825) (Neótipo: Santana <i>et al.</i> , 2017)	<i>Ophiothrix trinidadensis</i> (Tommasi, 1970) (Neótipo: Alitto <i>et al.</i> , 2019)	<i>Ophiothrix cimar</i> (Hendler, 2005)	<i>Ophiothrix stri</i> (Hendler, 2005)	<i>Ophiothrix synoecina</i> (Schoppe, 1996)	<i>Ophiothrix lineata</i> (Lyman, 1860)
Cobertura da região dorsal do disco	Pequenos espinhos ramificados	Pequenos espinhos ramificados	Pequenos espinhos ramificados e grandes espinhos denticulados	Pequenos espinhos bi-trífidos	Pequenos espinhos bi-trífidos	Pequenos espinhos, com aparência rugosa, espaçados no disco	Grânulos médios densamente cobertos	Pequenos grânulos com ramificações densamente cobertos	Pequenos grânulos esparsamente cobertos
Formato da placa braquial dorsal	Losango, leque e diamante	Diamante	Leque e diamante	Leque	Leque e diamante	Leque	Sub-hexagonal	Leque/Sub-hexagonal	Sub-hexagonal
Cobertura da primeira placa braquial dorsal	Lisa	Com pequeno espinho	Lisa	Lisa	Com carena ou com pequeno espinho ramificado	Lisa	Lisa	Lisa	Lisa
Formato da placa braquial ventral	Quadrada com concavidade	Quadrada e retangular com concavidade	Retangular com leve concavidade	Cordiforme	Cordiforme	Retangular	Retangular	Subquadrangular	Sub-oval
Número de espinhos braquiais	6 a 8	6 a 8	7-9	5 a 6	8 a 11	10	10	8 a 10	6 a 9
Distribuição batimétrica	0-110m	0-500m	0-20m	0-66m	7-25m	0-10m	0-10m	0-3m	ND

Fonte: SANTANA *et al.*, 2020, 2017; ALITTO *et al.*, 2019; HENDLER, 2005; SCHOPPE, 1996, LYMAN, 1860. ND: Não descrito em literatura consultada.

5.3 Análise morfológica externa

Na análise morfológica externa, os grupos de espécies aqui delimitados foram comparados entre si com base em três caracteres: cobertura do disco, formato da placa braquial dorsal e formato da placa braquial ventral (Tabela 4). Foram analisados, ao todo, 304 espécimes de *Ophiothrix brasiliensis*, nove indivíduos de *O. tommasii* e de *O. spiniformis*, e 31 espécimes de *O. cf. angulata* (Figura 1, C.1).

Assim, de acordo com o protocolo de Taxonomia Integrativa por Congruência, o grupo de espécies *Ophiothrix brasiliensis* obteve convergência de dados em dois dos três caracteres avaliados com *O. cf. angulata*, e foi completamente congruente com *O. tommasii* morfológicamente. O grupo de espécie *O. tommasii* também teve congruência em dois dos três caracteres avaliados com *O. cf. angulata*. Já o grupo de espécies *O. spiniformis* não obteve congruência de caracteres em dois dos três estudados com *O. brasiliensis* e *O. tommasii*, enquanto que com *O. cf. angulata* foi completamente divergente.

Dessa forma, perante a análise morfológica externa, as espécies *Ophiothrix brasiliensis*, *O. tommasii* e *O. cf. angulata* foram unificadas como uma única espécie. *Ophiothrix spiniformis* permaneceu como uma espécie distinta das demais.

Tabela 4: Descrição dos grupos de espécies quanto aos caracteres morfológicos externos avaliados.

Caracteres	<i>Ophiothrix spiniformis</i>	<i>Ophiothrix brasiliensis</i>	<i>Ophiothrix tommasii</i>	<i>Ophiothrix cf. angulata</i>
Cobertura da região dorsal do disco	Pequenos espinhos bi-trífidos e grandes espinhos denticulados	Pequenos espinhos bi-trífidos	Pequenos espinhos bi-trífidos	Pequenos espinhos bi-trífidos
Formato da placa braquial dorsal	Losango, leque e diamante	Losango, leque e diamante	Losango, leque e diamante	Leque
Formato da placa braquial ventral	Quadrada e retangular com leve concavidade	Quadrada e retangular com concavidade (cordiforme)	Quadrada e retangular com concavidade (cordiforme)	Cordiforme

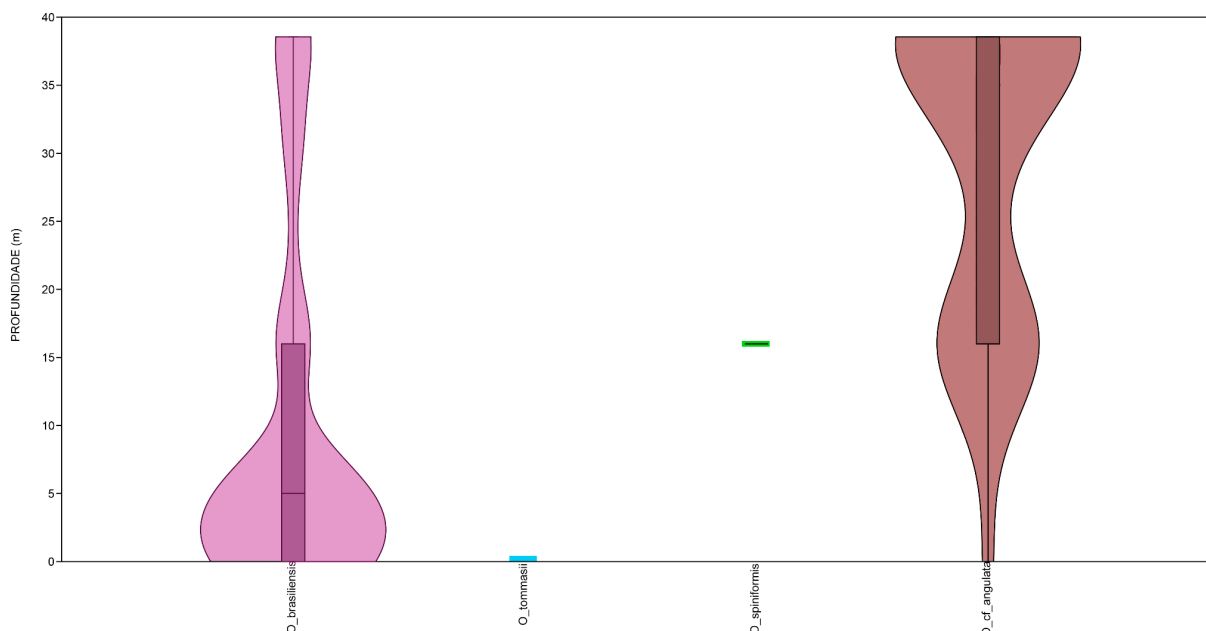
Fonte: própria autora (2023).

5.4 Análise da distribuição batimétrica

Para a análise de distribuição batimétrica, os grupos de espécies foram avaliados entre si de acordo com os registros de profundidade documentados (Anexo D). Nessa etapa, foram estudados 293 indivíduos de *Ophiothrix brasiliensis*, oito espécimes de *O. tommasii* e *O. spiniformis* e 31 indivíduos de *O. cf. angulata* (Figura 1, C.2).

Assim, foi possível observar três padrões de distribuição batimétrica dos grupos de espécies (Figura 3): os que ocorreram restritamente em zona entre-marés (*Ophiothrix tommasii*), em sublitoral raso (16 m) (*O. spiniformis*) e os que foram registrados da zona entre-marés até o final da plataforma continental do Ceará (~40 m) (*O. brasiliensis* e *O. cf. angulata*). É válido ressaltar que houve uma maior densidade de indivíduos ocorrendo na zona entre-marés (0-5 m de profundidade) para o grupo de espécies *O. brasiliensis*, e entre 15-20 m e 35-40 m para os espécimes de *O. cf. angulata*. Alguns indivíduos de *O. brasiliensis* chegaram a 112 m de profundidade, mas na análise do gráfico *boxplot* foram tratados como *outliers* (Anexo D).

Figura 3: Distribuição dos dados de profundidade (m) dos indivíduos pertencentes aos grupos de espécies estudados em modelos *boxplot* e *violin jitter*.



Fonte: a própria autora (2023). O gráfico *boxplot* permite visualizar a distribuição dos dados com máximos e mínimos, enquanto o *violin jitter* permite observar os dados sobrepostos. Rosa: dados referentes à *Ophiothrix brasiliensis*. Azul: dados referentes à *Ophiothrix tommasii*. Verde: dados referentes à *Ophiothrix spiniformis*. Vermelho: dados referentes à *Ophiothrix cf. angulata*.

Dessa forma, perante a análise da distribuição batimétrica, as espécies *Ophiothrix brasiliensis* e *O. cf. angulata* foram unificadas. Já as espécies *O. spiniformis* e *O. tommasii* permaneceram distintas.

5.5 Análise morfométrica linear

Para a realização dos estudos da análise morfométrica linear, foram selecionados 37 indivíduos classificados dentro de *Ophiothrix brasiliensis*, seis espécimes de *O. tommasii*, quatro indivíduos de *O. spiniformis* e oito de *O. cf. angulata* (Figura 1, C.3).

Dos 15 caracteres morfométricos mensurados (Anexo E), o que mais variou entre os grupos de espécies, quanto à média, foi “tamanho do espinho dorsal” (TED), com valores de 0,163 mm (*O. tommasii*) à 1,502 mm (*O. spiniformis*). Já o caractere com os maiores valores de desvio padrão foi “diâmetro da região dorsal do disco” (DDD), chegando a desvios de 1,130, aproximadamente (*O. brasiliensis* e *O. spiniformis*) (Tabela 5). Nove das 15 variáveis estudadas apresentaram distribuição normal: “diâmetro da região oral do disco” (DDO), “largura do escudo oral” (LEO), “comprimento do escudo adoral” (CEA), “largura do escudo adoral” (LEA), “comprimento da placa braquial dorsal” (CPBD), “largura da placa braquial dorsal” (LPBD), “largura da primeira placa braquial ventral” (LPBV1), “comprimento da segunda placa braquial ventral” (CPBV2) e “largura da segunda placa braquial ventral” (LPBV2).

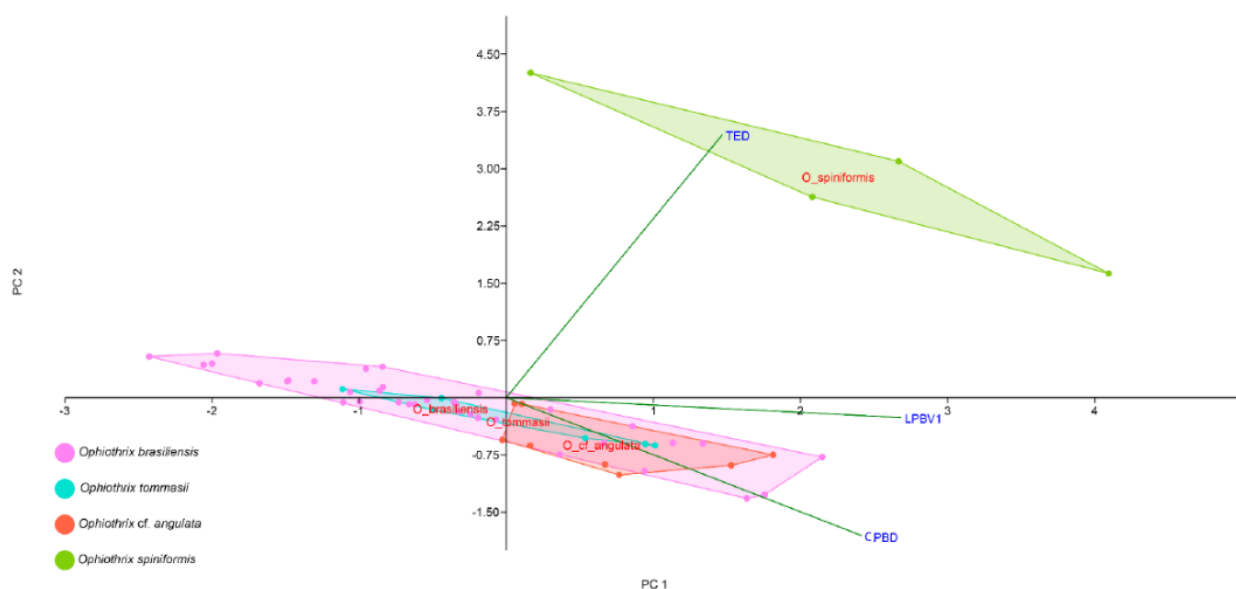
Tabela 5: Estatística descritiva referente às variáveis morfométricas mensuradas no estudo.

Espécie		TED	DDD	CER	LER	DDO	CEO	LEO	CEA	LEA	CPBD	LPBD	CPBV1	LPBV1	CPBV2	LPBV2
<i>O. brasiliensis</i>	Média	0,175	5,271	1,606	0,705	2,332	0,428	0,708	0,51	0,288	0,534	0,632	0,453	0,466	0,44	0,521
	Desvio padrão	0,035	1,132	0,341	0,19	0,507	0,136	0,156	0,089	0,067	0,079	0,106	0,081	0,084	0,075	0,096
<i>O. tommasii</i>	Média	0,163	5,715	1,696	0,74	2,423	0,474	0,771	0,542	0,27	0,553	0,696	0,494	0,512	0,503	0,581
	Desvio padrão	0,031	0,769	0,206	0,165	0,292	0,098	0,108	0,06	0,039	0,058	0,119	0,072	0,061	0,072	0,071
<i>O. spiniformis</i>	Média	1,502	5,783	1,898	0,847	2,513	0,553	0,849	0,626	0,298	0,562	0,727	0,503	0,606	0,519	0,687
	Desvio padrão	0,271	1,133	0,476	0,128	0,171	0,015	0,02	0,045	0,049	0,129	0,071	0,042	0,151	0,024	0,102
<i>O. cf. angulata</i>	Média	0,164	5,22	1,532	0,714	2,305	0,476	0,71	0,55	0,295	0,604	0,811	0,487	0,535	0,499	0,596
	Desvio padrão	0,024	0,69	0,191	0,108	0,4	0,097	0,13	0,079	0,065	0,06	0,055	0,109	0,079	0,092	0,064
Valor de p (Shapiro-Wilk)		5,946E-14	0,03414	0,02834	0,04917	0,06195	0,03649	0,2977	0,6483	0,2506	0,08866	0,145	0,01187	0,08724	0,06842	0,3765

Fonte: a própria autora (2023).

Quanto à Análise de Componentes Principais (PCA), os Componentes Principais (PC) 1 e 2, juntos, explicaram, aproximadamente, 86% da variação dos dados. As variáveis que mais contribuíram para a diversidade encontrada foram “tamanho do espinho dorsal” (TED), “comprimento da placa braquial dorsal” (CPBD) e “largura da primeira placa braquial ventral” (LPBV1) (Figura 4).

Figura 4: Análise de Componentes Principais (PCA) realizada como parte da análise morfométrica linear do presente estudo.



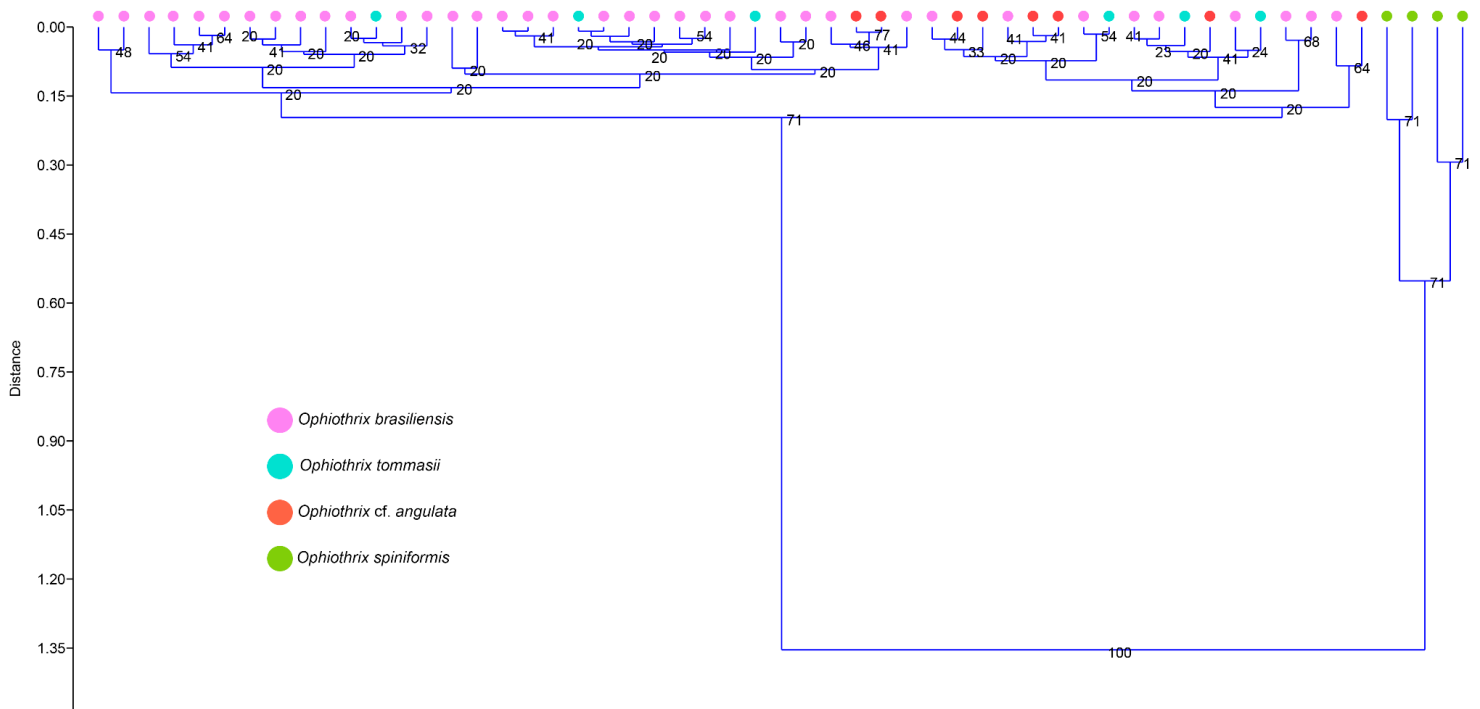
Fonte: a própria autora (2023). PC 1 e 2: Componentes principais 1 e 2. CPBD: comprimento da placa braquial dorsal. LPBV1: largura da primeira placa braquial ventral. TED: tamanho do espinho dorsal.

Ainda acerca da PCA, é notável que as amostras referentes ao grupo de espécies *O. spiniformis* ficaram agrupadas no quadrante superior direito, influenciadas positivamente pela variável TED. Já os representantes referentes aos grupos de espécies *O. brasiliensis*, *O. tommasii* e *O. cf. angulata* foram reunidos densamente nos quadrantes inferiores, influenciados positiva e negativamente pela CPBD. As amostras de *O. cf. angulata* foram agrupadas no quadrante inferior direito, influenciadas positivamente pela CPBD e LPBV1, mas ainda sobrepostas com os representantes de *O. brasiliensis* e *O. tommasii*. Estes últimos ocupam os quadrantes inferior direito, esquerdo e superior esquerdo (Figura 4).

Por fim, quanto à análise de agrupamento visualizada pelo Dendrograma, é notável uma clara separação, com 100% de distância, dos representantes de *O. spiniformis* com os indivíduos de *O. brasiliensis*, *O. tommasii* e *O. cf. angulata*. Por outro lado, as

amostras dos grupos de espécies *O. brasiliensis*, *O. tommasii* e *O. cf. angulata* foram agrupadas em ramos com baixa resolução (politomia) (Figura 5).

Figura 5: Análise de agrupamento em Dendrograma dos grupos de espécies *Ophiothrix brasiliensis*, *O. tommasii*, *O. spiniformis* e *O. cf. angulata* definidos no presente estudo.



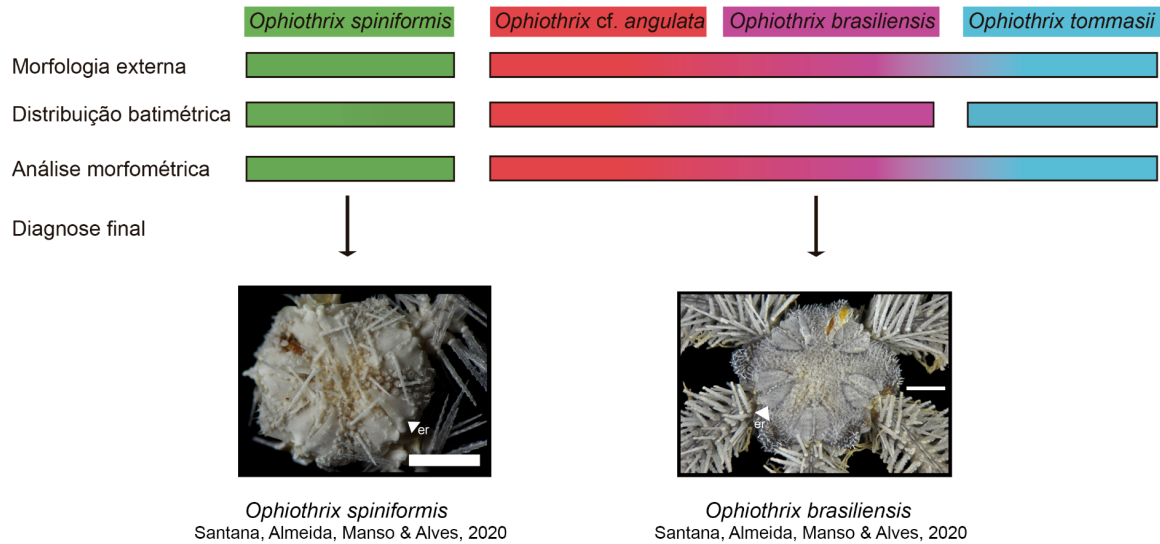
Fonte: a própria autora (2023). Método de construção da árvore filogenética: UPGMA. Índice de distância: Euclidiano.

Dessa forma, considerando os resultados obtidos tanto pela PCA quanto pelo estudo de análise de agrupamento (Dendrograma), as espécies *Ophiothrix brasiliensis*, *O. tommasii* e *O. cf. angulata* foram unificadas perante a análise morfométrica linear. A espécie *O. spiniformis* foi classificada como distintas das demais.

5.6 Taxonomia integrativa

De acordo com o protocolo de Padial *et al.* (2010) para a Taxonomia Integrativa por Congruência (TIC), a congruência de pelos menos duas diferenças taxonômicas entre duas espécies candidatas indicam para a existência de duas espécies distintas. Assim, seguindo essa estrutura e considerando os parâmetros estudados (morfologia externa, distribuição batimétrica e análise morfométrica) (Figura 1, D) para avaliar a delimitação de quatro espécies candidatas, a TIC indicou para a existência de duas espécies (Figura 6).

Figura 6: Representação esquemática das delimitações entre as espécies com a aplicação do protocolo de taxonomia integrativa por congruência.



Fonte: Esquematização baseada em Alitto *et al.* (2019). Barras de escala das fotografias: 2 mm.

A primeira delas, *Ophiothrix spiniformis*, é formada unicamente pelo grupo de espécie de mesmo nome, *O. spiniformis*. Essa espécie foi diferente dos outros grupos de espécies em todos os parâmetros taxonômicos analisados. A segunda espécie, *Ophiothrix brasiliensis*, é formada pelos grupos de espécies *O. brasiliensis*, *O. tommasii* e *O. cf. angulata*. Os grupos de espécies *O. brasiliensis* e *O. tommasii* foram diferentes entre si apenas na distribuição batimétrica, enquanto *O. brasiliensis* e *O. cf. angulata* foram congruentes em todos os caracteres taxonômicos considerados.

5.7 Descrição morfológica

A seguir são apresentadas as descrições morfológicas com as devidas considerações de variações morfológicas, ecológicas e série histórica das espécies do gênero *Ophiothrix* que ocorrem na costa do estado do Ceará, Brasil: *Ophiothrix brasiliensis* e *Ophiothrix spiniformis*. Os lotes estudados correspondentes a cada espécie estão detalhados no Anexo C.

Sistemática

Filo Echinodermata

Classe Ophiuroidea

Ordem Amphilepidida (O'Hara, Hugall, Thuy, Stöhr & Martynov, 2017)

Subordem Gnatophiurina (Matsumoto, 1915)

Superfamília Ophiactoidea Ljungman, 1867

Família Ophiotrichidae Ljungman, 1867

Gênero *Ophiothrix* Müller & Troschel, 1840

Espécie-tipo. *Ophiocoma rosula* Forbes, 1839 = *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard in O.F. Müller, 1789)

Diagnose. (Adaptado de Clark, 1966) Braços flexíveis, principalmente no plano horizontal, cobertos por uma fina pele que não esconde as placas braquiais; disco coberto perifericamente e ventralmente por pequenos grânulos ou espinhos com ramificações no topo, e na porção dorsal por espinhos ou grânulos (grandes ou pequenos) com ramificações no topo ou ao longo da estrutura, algumas vezes em combinação e, por vezes, esparsos, ou ainda, raramente, sem cobertura dorsal, mas a cobertura ventral é sempre presente; escudos radiais achatados, cobertos por pequenos espinhos ou grânulos ramificados, esparsamente cobertos ou sem cobertura; proporção do diâmetro disco pelo comprimento do braço raramente alcança 1:10, usualmente 1:4-8.

Ophiothrix brasiliensis Santana, Manso, Almeida & Alves, 2020

Ophiothrix sp. 1, *Ophiothrix* sp. 2, *Ophiothrix* sp. 3, *Ophiothrix* sp. 5, *Ophiothrix* sp. 9 (*Ophiothrix brasiliensis*), *Ophiothrix* sp. 4, *Ophiothrix* sp. 6, *Ophiothrix* sp. 10 (*Ophiothrix tommasii*), *Ophiothrix* sp. 8 (*Ophiothrix* cf. *angulata*)

(Figuras 7 e 8)

Ophiothrix brasiliensis: Santana *et al.*, 2020, p. 59-60. Figs. 6-7.

Ophiothrix brasiliensis: Gondim *et al.*, 2022, p. 5, 9. Tab. 2.

Material examinado. 344 espécimes (Lotes: LIMCE-ECH: 003, 009, 037, 040, 045, 058, 060, 062, 063, 066, 076, 081, 093, 094, 095, 103, 104, 108, 112, 114, 136, 156, 168, 191, 194, 201, 202, 206, 221, 225, 232, 303, 306, 327, 354, 355, 357, 362, 364, 377, 389, 437, 475, 492, 497, 536, 537, 538, 539, 540, 541, 542, 543, 544, 545, 546, 547, 548, 549, 550, 551, 552, 553, 554, 555, 556, 557, 558, 559, 560, 561, 562, 563, 564, 565, 566, 567, 568, 569, 570, 571, 572, 573, 574, 575, 576, 577, 578, 579; LABOMAR-ECH: 037, 039; UFPB-ECH: 1526) (Anexo C).

Diagnose resumida. (Adaptado de Santana *et al.*, 2020) Disco coberto por pequenos espinhos com ramificações no ápice; escudos radiais cobertos por pequenos espinhos bi-trífidos, triangulares; placas braquiais ventrais quadradas, com borda proximal reta e distal côncava, às vezes cordiforme.

Descrição. (LIMCE-ECH-136). **Região dorsal.** Disco pentagonal (diâmetro: 8,7 mm) coberto por pequenos espinhos bi-trífidos (<1 mm) (Figura 7, A). Escudos radiais em formato triangular, mais longos que largos (comprimento: 2,1 mm; largura: 0,8 mm), unidos distalmente e separados proximalmente, cobertos esparsamente pelos espinhos interradiais. **Região oral.** Cinco mandíbulas. Escudo oral em formato triangular com a borda distal arredondada (comprimento: 0,4 mm; largura: 0,7 mm). Madreporito em formato elipsóide (diâmetro maior: 0,7 mm). Escudos adoriais em formato triangular, mais longos que largos, unidos nas extremidades (comprimento: 0,5 mm; largura: 0,2 mm). Papilas dentais agrupadas no ápice de cada mandíbula. Um poro tentacular oral ao lado de cada mandíbula. São observados os mesmos pequenos espinhos bi-trífidos da porção dorsal nesta porção ventral (Figura 7, B).

Braços. Cinco braços. Proporção aproximada do tamanho do disco:tamanho do braço de 1:5. Placas braquiais dorsais em formato de losango e leque (comprimento: 0,7 mm; largura: 0,8 mm), cobertas por faixas longitudinais claras e escuras (Figura 7, C). Placas

braquiais laterais visíveis na porção dorsal, com sete articulações dos espinhos braquiais. Espinhos braquiais longos, vítreos e denticulados, maiores na porção dorsal do que na ventral. Placas braquiais ventrais quadradas (comprimento: 0,6 mm; largura: 0,7 mm), coloração clara no centro, com borda proximal reta, distal côncava, algumas podendo ser consideradas cordiformes, e bordas laterais com uma escama tentacular (Figura 7, D).

Comentários. *Ophiothrix brasiliensis* é uma espécie que foi descrita recentemente em Santana *et al.* (2020). Antes, era definida dentro de *Ophiothrix angulata*. Porém, diferente dessa, *O. brasiliensis* tem espinhos interradiais com 2-6 ramificações no ápice, enquanto em *O. angulata* os espinhos são apenas bi-trífidos. Espécimes de *O. brasiliensis* têm de 6 a 8 espinhos braquiais, enquanto os de *O. angulata* têm de 5 a 6 espinhos braquiais (SANTANA *et al.*, 2020). Além disso, *O. angulata* tem sua ocorrência limitada ao Atlântico Norte-Occidental (SANTANA *et al.*, 2017). Os espécimes aqui encontrados para *O. brasiliensis* se encaixam nas descrições da espécie, com ressalvas para o padrão de coloração, o que aparentemente não interfere na delimitação da espécie.

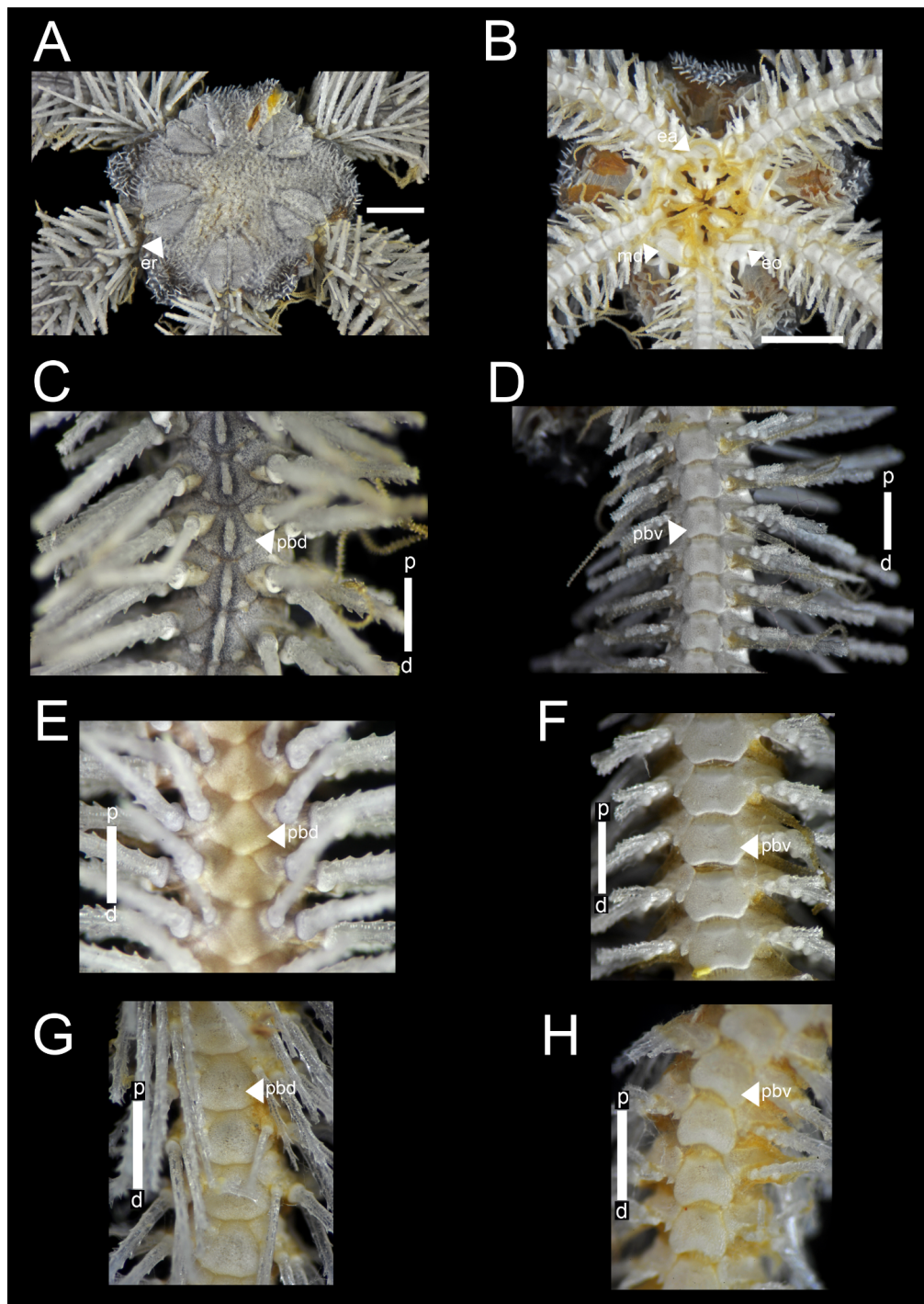
Variações. Tamanho médio do disco central encontrado de 5,31 mm entre 344 indivíduos, com tamanho máximo de 10 mm e mínimo de 0,5 mm. O disco pode variar entre os formatos circular e pentagonal. Os escudos adoriais podem ou não se tocarem. As placas braquiais dorsais podem variar entre os formatos leque (Figura 7, G), diamante (Figura 7, E) e losango. As placas braquiais ventrais podem variar entre os formatos quadrado (Figura 7, D, H) e retangular (Figura 7, E), ambos formatos com concavidade na borda distal, podendo ser proeminentemente abrupta, nomeada de cordiforme. Alguns indivíduos apresentam pequeno espinho bi-trífido, semelhante ao da região dorsal do disco, nas primeiras placas braquiais dorsais, geralmente apenas na primeira (Figura 8). A coloração dos indivíduos pode variar, com diferentes padrões de manchas ou uniformemente creme (após fixação).

Ocorrência. Atlântico Sul-Occidental (Brasil: Pará, Maranhão, Piauí, Ceará, Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco, Alagoas, Bahia, Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul) (SANTANA *et al.*, 2020). No presente estudo: Atlântico Sul-Occidental (Brasil:Ceará).

Ecologia. Encontrados em substratos consolidados, arenosos, lamosos e associados à esponja *Callyspongia (Cladochalina) aculeata* e *Monanchora arbuscula* (presente estudo). Ocorrem desde a zona entre-marés até 500 m de profundidade (SANTANA *et al.*, 2020). No presente estudo: da zona entre-marés até 112 m de profundidade.

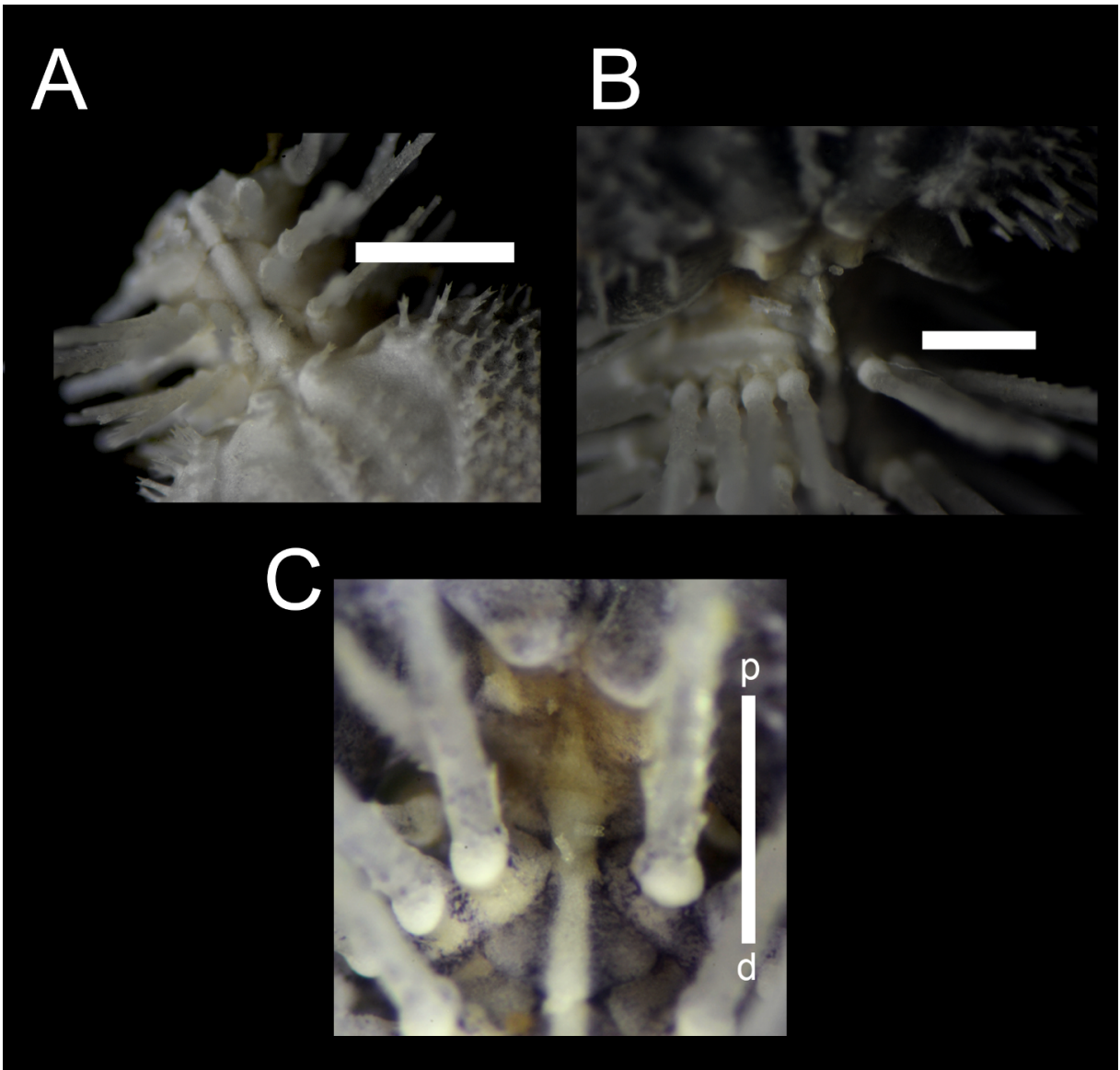
Série histórica. Registrados desde a década de 1950 a de 2010 no Atlântico Sul-Occidental (Brasil) (SANTANA *et al.*, 2020). No presente estudo: desde a década de 1960 a de 2020 (Anexo F).

Figura 7: Morfologia externa de *Ophiothrix brasiliensis* (LIMCE-ECH-136, LIMCE-ECH-492, LIMCE-ECH-009, LIMCE-ECH-574).



Fonte: a própria autora (2023). Edições: Adobe Photoshop CC 2019. A: Vista dorsal do disco. B: Vista ventral do disco. C: Vista dorsal do braço. D: Vista ventral do braço. (LIMCE-ECH-136). E: Vista dorsal do braço (variação da placa braquial, LIMCE-ECH-492). F: Vista ventral do braço (variação da placa braquial, LIMCE-ECH-009). G: Vista dorsal do braço (variação da placa braquial, LIMCE-ECH-574). H: Vista ventral do braço (variação da placa braquial, LIMCE-ECH-574). Barras de escala: (A, B) 2 mm; (C-H): 1 mm. d: distal. ea: escudo adoral. eo: escudo oral. er: escudo radial. p: proximal. pbd: placa braquial dorsal. pbv: placa braquial ventral. md: madreporito.

Figura 8: Exemplos de indivíduos de *Ophiothrix brasiliensis* com espinhos nas primeiras placas braquiais dorsais (LIMCE-ECH-114, LIMCE-ECH-093, LIMCE-ECH-497).



Fonte: a própria autora (2023). Edições: Adobe Photoshop CC 2019. A, B: Detalhe do espinho na primeira placa braquial dorsal (LIMCE-ECH-114, LIMCE-ECH-093). C: Detalhe do espinho na primeira e segunda placa braquial dorsal (LIMCE-ECH-497). Barras de escala: (A-C) 1 mm. p: proximal. d: distal.

Ophiothrix spiniformis (Santana, Manso, Almeida & Alves, 2020)

Ophiothrix sp. 7, *Ophiothrix* sp. 11 (*Ophiothrix spiniformis*)

(Figura 9)

Ophiothrix spiniformis: Santana *et al.*, 2020, p. 62-64. Figs 8-9.

Material examinado. 9 espécimes (Lotes: LIMCE-ECH: 389, 580) (Anexo C).

Diagnose resumida. (Adaptado de Santana *et al.*, 2020) Disco coberto por longos espinhos denticulados; escudos radiais cobertos por pequenos espinhos bi-trífidos; placas braquiais ventrais com borda proximal reta e distal com leve concavidade.

Descrição. (LIMCE-ECH-580). **Região dorsal.** Disco circular (diâmetro: 4,5 mm) coberto por pequenos espinhos bi-trífidos (<1 mm) e espinhos denticulados (>1 mm) (Figura 9, A). É possível observar as diferenças entre as placas que sustentam os espinhos da região dorsal do disco (Figura 9, C). Escudos radiais em formato triangular, mais longos que largos (comprimento: 1,5 mm; largura: 0,8 mm), unidos distalmente e separados proximalmente, cobertos esparsamente pelos mesmos pequenos espinhos interradiais. **Região oral.** Cinco mandíbulas. Escudo oral em formato triangular com a borda distal arredondada (comprimento: 0,4 mm; largura: 0,7 mm). Madreporito em formato elipsóide (diâmetro maior: 0,7 mm). Escudos adorais em formato triangular, mais longos que largos, unidos nas extremidades (comprimento: 0,5 mm; largura: 0,2 mm). Papilas dentais agrupadas no ápice de cada mandíbula. Um poro tentacular oral ao lado de cada mandíbula. São observados os mesmos pequenos espinhos bi-trífidos da porção dorsal nesta porção ventral (Figura 9, B).

Braços. Cinco braços. O maior deles, danificado a partir do 15º segmento. Placas braquiais dorsais em formato de losango (comprimento: 0,3 mm; largura: 0,6 mm) (Figura 9, E). Placas braquiais laterais visíveis na porção dorsal, com sete articulações dos espinhos braquiais. Espinhos braquiais longos, vítreos e denticulados, maiores na porção dorsal do que na ventral. Placas braquiais ventrais quadradas (comprimento: 0,5 mm; largura: 0,5 mm), coloração creme, com borda proximal reta, distal levemente côncava e bordas laterais com uma escama tentacular (Figura 9, D).

Comentários. *Ophiothrix spiniformis* é uma espécie que foi descrita recentemente em Santana *et al.* (2020). A espécie se distingue de todas as outras que ocorrem para o Atlântico Sul-Occidental pelos seguintes caracteres: região dorsal do disco coberta por espinhos longos e denticulados e escudos radiais cobertos por pequenos espinhos bi-trífidos. Os espécimes aqui estudados contemplam todos esses descritores. Porém, eles também contém pequenos

espinhos bi-trífidos na cobertura interr radial, distribuídos sem padrão aparente entre os espinhos maiores denticulados, característica não citada na descrição original de *O. spiniformis*. Por fim, a cobertura com longos espinhos na região dorsal do disco dos espécimes no presente estudo não parece tão densa quanto aos indivíduos documentados em Alitto *et al.* (2019) e Santana *et al.* (2020). Isso se deve ao mau estado de conservação dos espécimes aqui estudados ou pode indicar uma variação intraespecífica da população da costa do Ceará, a qual é a primeira registrada para o Nordeste brasileiro.

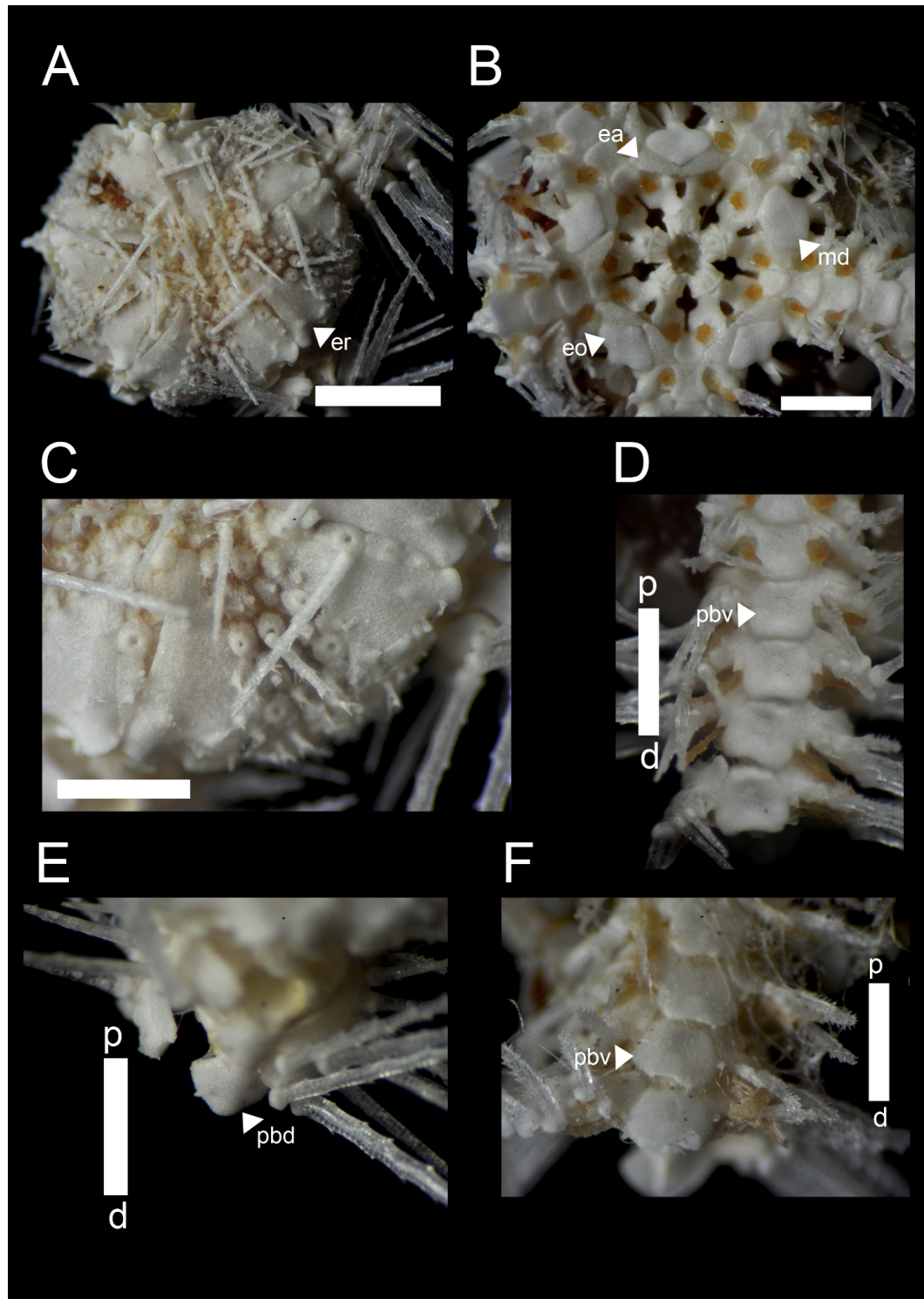
Variações. Tamanho médio do disco central encontrado de 6,7 mm entre 9 indivíduos, com tamanho máximo de 8 mm e mínimo de 4,2 mm. O disco pode variar entre os formatos circular e pentagonal. Os escudos adoriais podem ou não se tocarem. As placas braquiais dorsais podem variar entre os formatos leque, losango e diamante. As placas braquiais ventrais podem variar entre os formatos quadrada e retangular (Figura 9, F), ambos com leve concavidade na borda distal. A coloração dos indivíduos pode variar, com diferentes padrões de manchas ou uniformemente creme (após fixação).

Ocorrência. Atlântico Sul-Occidental (Brasil: Paraná) (SANTANA *et al.*, 2020). No presente estudo: Atlântico Sul-Occidental (Brasil: Ceará).

Ecologia. Encontrados em substratos arenosos e lamosos (presente estudo). Ocorrem desde a zona entre-marés até 168 m de profundidade (SANTANA *et al.*, 2020). No presente estudo: 5-16 m de profundidade.

Série histórica. Registrados durante a década de 2010 no Atlântico Sul-Occidental (Brasil) (SANTANA *et al.*, 2020). No presente estudo: desde a década de 2000 a de 2010 (Anexo F).

Figura 9: Morfologia externa de *Ophiothrix spiniformis* (LIMCE-ECH-580).



Fonte: a própria autora (2023). Edições: Adobe Photoshop CC 2019. A: Vista dorsal do disco. B: Vista ventral do disco. C: Detalhes das placas que sustentam os espinhos da região dorsal do disco. D: Vista ventral do braço. E: Vista dorsal do braço. (LIMCE-ECH-580). F: Vista ventral do braço (variação da placa braquial, LIMCE-ECH-580). Barras de escala: (A) 2 mm; (B-F): 1 mm. d: distal. ea: escudo adoral. eo: escudo oral. er: escudo radial. p: proximal. pbd: placa braquial dorsal. pbv: placa braquial ventral. md: madreporito.

6 DISCUSSÃO

O gênero *Ophiothrix* é de difícil identificação e diferenciação entre suas espécies, ocasionada pela alta variedade de morfotipos apresentados intraespecificamente, levando a uma superfluidade de nomes dentro do gênero (CLARK, 1966; SANTANA *et al.*, 2017). Os morfotipos caracterizados de uma espécie podem ou não representar diferentes linhagens genéticas (ecótipos ou espécies definitivamente distintas) ou adaptações em resposta às diferenças ambientais (MUTHS *et al.*, 2009). Com isso, nos estudos que descrevem e definem espécies dentro do gênero *Ophiothrix*, a Taxonomia Integrativa vem sendo aplicada, especificamente com essa nomenclatura ou não (ALITTO *et al.*, 2019; HENDLER, 2005; TABOADA; PÉREZ-PORTELA, 2016). Esse fato decorre da Taxonomia Integrativa visar delimitar as espécies com maior objetividade, a qual pode evitar a super e/ou subestimação da diversidade biológica (PADIAL *et al.*, 2010).

No Brasil, eram registradas seis espécies pertencentes ao gênero *Ophiothrix*: *Ophiothrix ailsae* Tommasi, 1970, *Ophiothrix angulata* (Say, 1825), *Ophiothrix brachyactis* H. L. Clark, 1915, *Ophiothrix rathbuni* Ludwig, 1882, *Ophiothrix suenisoni* Lütken, 1856, e *Ophiothrix trinidadensis* Tommasi, 1970 (SANTANA *et al.*, 2020). Entretanto, com o estudo de Santana *et al.* (2020), o registro das espécies *O. ailsae*, *O. brachyactis* e *O. angulata* não foram mais reconhecidos para a costa brasileira, e os indivíduos que antes eram identificados como *O. angulata* foram desmembrados em três espécies distintas: *Ophiothrix brasiliensis* Santana, Manso, Almeida & Alves, 2020, *Ophiothrix spiniformis* Santana, Manso, Almeida & Alves, 2020, e *Ophiothrix tommasii* Santana, Manso, Almeida & Alves, 2020. A espécie *O. angulata* teve sua ocorrência limitada ao Atlântico Norte-Occidental. Assim, no Brasil (Atlântico Sul-Occidental), são reconhecidas atualmente sete espécies: *O. brasiliensis*, *O. rathbuni*, *O. spiniformis*, *O. suenisoni*, *O. tommasii*, *O. trinidadensis* e *Ophiothrix troscheli* Santana, Manso, Almeida & Alves.







Na publicação de Santana *et al.* (2020), as espécies novas são descritas robustamente, com riqueza de detalhes. Apesar disso, são descrições baseadas, principalmente, em aspectos morfológicos externos, o que gera incertezas nas delimitações práticas das espécies, em especial de *Ophiothrix brasiliensis* e *Ophiothrix tommasii*. Essas ambiguidades foram refletidas, por exemplo, nos resultados aqui obtidos durante o estudo.











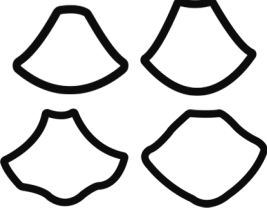
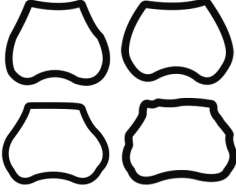


O primeiro destes resultados mencionados foi o grande número de morfotipos iniciais identificados (11 morfotipos, quando há atualmente, no máximo, sete espécies reconhecidas para o gênero *Ophiothrix* na costa brasileira). Esse achado foi um reflexo da

descrição morfológica restritiva para as espécies novas delimitadas em Santana *et al.* (2020) (como, por exemplo, *O. tommasii* possuir o disco estritamente circular), considerando os comentários, variações e discussões documentados na publicação. Os morfotipos aqui delimitados são representantes com caracteres transitórios entre *Ophiothrix brasiliensis* e *Ophiothrix tommasii* (como, por exemplo, *Ophiothrix* sp. 6) e indivíduos com variações não reconhecidas para as espécies descritas (como, por exemplo, *Ophiothrix* sp. 2).

Mais um reflexo das delimitações dúbias das novas espécies de *Ophiothrix*, documentadas para a costa brasileira, nos resultados obtidos do presente estudo é a análise morfológica externa (Tabela 4). Nela, a real diferença entre os grupos de espécies obtidos (*O. brasiliensis*, *O. tommasii*, *O. spiniformis* e *O. cf. angulata*) foi baseada apenas no caractere “cobertura do disco”, visto que as terminologias utilizadas na descrição das placas braquiais das novas espécies não são claras (como o formato “diamante”, por exemplo). Ademais, os formatos dessas placas são, na prática, muito semelhantes entre si e com outros formatos já descritos para a Ciência. Porém, os autores do estudo os definem como distintos. Uma tabela comparativa, utilizando diferentes espécies e indivíduos encontrados no presente estudo, com os formatos das placas braquiais e descrições originais dos mesmos, foi montada para exemplificar a ambiguidade gerada (Tabela 6).

Tabela 6: Representações esquemáticas de placas braquiais dorsais e ventrais pertencentes a diferentes espécies elucidadas, para a Ciência, e as obtidas no presente estudo.

Espécie	Formato da placa braquial	
	Dorsal	Ventral
<i>Ophiothrix synoecina</i> (Schopper, 1996)	 “Leque”	 “Subquadrangular com margem distal côncava”
<i>Ophiothrix cimar</i> (Hendler, 2005)	 “Mais largo que longo, com bordas proximais côncavas, bordas distais convexas”	 “Retangular”
<i>Ophiothrix stri</i> (Hendler, 2005)	 “Sub-hexagonal, mais larga que longa, com bordas proximais e distais retas”	 “Octogonal, mais largas que longas”

<i>Ophiothrix angulata</i> (Say, 1825) (Neótipo: Santana <i>et al.</i> , 2017)	 “Leque”	 “Cordiforme”
<i>Ophiothrix trinidadensis</i> (Tommasii, 1970) (Neótipo: Alitto <i>et al.</i> , 2019)	 “Leque triangular”	 “Quadrada com leve entalhe”; “Cordiforme”
<i>Ophiothrix brasiliensis</i> (Santana, Manso, Almeida & Alves, 2020)	 “Losango com borda proximal alongada”	 “Quadrada com borda proximal reta e distal côncava”
<i>Ophiothrix tommasii</i> (Santana, Manso, Almeida & Alves, 2020)	 “Diamante, mais longo que largo, com projeção distal central”	 “Retangular com borda proximal reta e distal levemente côncava”
<i>Ophiothrix spiniformis</i> (Santana, Manso, Almeida & Alves, 2020)	 “Diamante a leque, mais longo que largo”	 “Retangular com borda proximal reta e distal côncava”
<i>Ophiothrix brasiliensis</i> (presente estudo)	 Leque, diamante e losango	 Quadrada e retangular com concauidade e/ou cordiforme
<i>Ophiothrix spiniformis</i> (presente estudo)	 Leque a losango	 Quadrada e retangular com leve concauidade

Fonte: a própria autora (2023). As representações esquemáticas das placas braquiais foram feitas com base nas fotografias e ilustrações disponibilizadas nas descrições originais das espécies ou de seus neótipos, considerando as deformidades de cada indivíduo. Os nomes dados aos formatos das placas também foram extraídos dos textos de suas descrições originais, de seus neótipos ou de trabalhos de revisão. As referências das descrições de cada placa estão ao lado dos nomes das espécies, na primeira coluna.

A partir da tabela comparativa (Tabela 6), é possível observar a falta de padronização nas terminologias utilizadas para nomear formatos de estruturas anatômicas de

ofiúros, em especial as placas braquiais do gênero *Ophiothrix*. É perceptível a semelhança entre os formatos das placas braquiais ventrais de *O. angulata*, *O. trinidadensis* e *O. brasiliensis* (“cordiforme” x “quadrada com entalhe” x “quadrada com borda proximal reta e distal côncava”, respectivamente), e todas são classificadas como distintas uma das outras. A diferença mais proeminente parece estar na borda proximal destas placas braquiais ventrais, porém não é um aspecto reforçado e discutido pelos autores. Além disso, também são notáveis as semelhanças entre as placas braquiais dorsais entre *O. brasiliensis* (“losango com borda proximal alongada”) e *O. tommasii* (“diamante com projeção distal central”), classificadas como diferentes entre si. São necessários, portanto, estudos morfométricos geométricos para avaliar se há diferença significativa entre os formatos das placas braquiais aqui mencionados. Os estudos morfométricos lineares não compreendem os requisitos necessários para caracterizar os formatos das placas braquiais nesta complexidade.

Assim, a única, de fato, distinção na análise morfológica externa dos organismos do presente estudo foi o tamanho dos espinhos presentes na cobertura da região dorsal do disco. De acordo com esse caractere, os espinhos do disco dos representantes de *O. spiniformis* diferiram daqueles presentes nos indivíduos de *O. brasiliensis*, *O. tommasii* e *O. cf. angulata* no tamanho (*O. spiniformis*: > 1 mm; outros: < 1 mm) (Figuras 7 e 9). Não houve diferença visível (sob estereomicroscópio óptico) entre as ramificações dos espinhos de *O. brasiliensis*, *O. tommasii* e *O. cf. angulata*; todos continham de 2-3 ramificações no ápice (bi-trífidos) (Figura 7). Dessa forma, é necessário observar esse caractere (“número de ramificações do espinho da região dorsal do disco”), utilizando microscopia eletrônica de varredura, nos espécimes aqui estudados.

É válido ressaltar que, apesar da análise morfológica das vértebras braquiais ser historicamente considerada para pesquisas taxonômicas, de altos e baixos níveis (ALITTO *et al.*, 2019, 2020; LECLAIR, 1996; MARTYNOV, 2010; MATSUMOTO, 1915; OKANISHI; FUJITA, 2009, 2011, 2018; SANTANA *et al.*, 2017, 2020; STÖHR, 2011, 2012), os dados mais recentes apontam para o valor taxonômico limitado do estudo das vértebras braquiais (GOHARIMANESH *et al.*, 2022). De acordo com Goharimanesh e colaboradores (2022), o formato das vértebras braquiais parece refletir adaptações ecológicas e funcionais dos ofiuróides pesquisados. Assim, o formato da vértebra braquial é mais correlacionado ao estilo de vida do ofiúro do que ao parentesco filogenético que a espécie apresenta. Dessa forma, por esse caractere, até o momento, ser um forte indício de evolução convergente e, portanto, não apontar para os processos evolutivos reais do grupo (GOHARIMANESH *et al.*, 2022), o

estudo anatômico das vértebras braquiais não foi considerado para o desenvolvimento desta pesquisa.

Outro resultado do presente estudo foi a análise da distribuição batimétrica, a qual indicou uma boa separação entre os grupos de espécies avaliados (Figura 3). A espécie *Ophiothrix spiniformis* teve sua distribuição limitada ao sublitoral raso (16 m), enquanto que *Ophiothrix tommasii* foi restrito à zona entre-marés. Já *O. brasiliensis* e *O. cf. angulata* tiveram abrangências de ocorrência (da zona entre-marés até o final da plataforma continental cearense), porém com diferentes densidades (*O. brasiliensis* foi mais frequente na zona entre-marés, enquanto *O. cf. angulata* foi mais frequente entre 35-40 m de profundidade, no final da plataforma continental do Ceará).

Na literatura, indivíduos de *Ophiothrix spiniformis* foram documentados desde a zona intertidal até o sublitoral raso (aproximadamente 20 m) no local de origem (Atlântico Sul-Occidental: Paraná, Brasil) (ALITTO *et al.*, 2019). Assim, aparentemente, *O. spiniformis* pode ser uma espécie que esteja restrita às águas mais frias do Atlântico-Sul, visto que não foi documentada, até o momento, para zona entre-marés nas áreas mais próximas à linha do Equador. Algumas espécies de ofiúros, de fato, são restritas a determinadas temperaturas e profundidades (BOOLOOTIAN, 1966; STÖHR *et al.*, 2012). Entretanto, esse é um aspecto que precisa ser melhor elucidado para *Ophiothrix spiniformis*, pois a restrição batimétrica encontrada no estado do Ceará pode estar relacionada, também, a um viés de amostragem e ao baixo número de espécimes encontrados.

Já indivíduos de *Ophiothrix brasiliensis*, *O. tommasii* e *O. angulata* foram documentados, na literatura, desde a zona entre-marés até grandes profundidades (110 m, 500 m e 66 m, respectivamente) ao longo da costa brasileira (ALITTO *et al.*, 2019; HENDLER, 2005; SANTANA *et al.*, 2020). De acordo com Boolootian (1966), é comum o fato de espécies litorâneas suportarem grandes profundidades, desde que a disponibilidade de alimento e oxigênio permaneçam inalteradas.

Entretanto, é difícil determinar quando a batimetria será ou não um fator limitante para espécies de ofiúros, visto que no estudo de Taboada e Pérez-Portela (2016), a diferença genética entre morfotipos semelhantes da espécie *Ophiothrix fragilis*, na região oceânica do Atlântico-Mediterrâneo, foi explicada pelas diferenças de profundidade registradas. O mesmo ocorreu no estudo de Stöhr e Muths (2010), onde a diferença genética entre duas espécies crípticas do gênero *Acrocnida* coincidiu com suas diferentes distribuições batimétricas. Assim, os estudos de influência batimétrica para ofiúros em diferentes latitudes, para diferentes Famílias, precisam ser melhor considerados.

Quanto aos resultados da análise morfométrica linear, houve uma evidente união das espécies *Ophiothrix brasiliensis*, *O. tommasii* e *O. cf. angulata* e separação de *O. spiniformis* das demais espécies (Figuras 4 e 5). Na Análise de Componentes Principais (PCA), é possível observar que a variável que mais influenciou na separação de *O. spiniformis* das demais espécies foi “tamanho do espinho do disco” (TED) (Figura 4). O caractere TED possui uma alta variabilidade inerente dentro do presente estudo, visto que não houveram representantes com valores intermediários de tamanho do espinho do disco (Anexo E). Dessa forma, os indivíduos com maiores valores de TED seguiram sua linha de tendência. Assim como ocorreu na análise morfológica externa, o caractere TED parece ser de grande importância na distinção das espécies analisadas.

Já as variáveis “comprimento da placa braquial dorsal” (CPBD) e “largura da primeira placa braquial ventral” (LPBV1) influenciaram a união das outras três espécies, *Ophiothrix brasiliensis*, *O. tommasii* e *O. cf. angulata*, e a separação dessas de *Ophiothrix spiniformis* (Figura 4). De acordo com Alitto *et al.* (2019), as mensurações das placas braquiais dorsais e ventrais são altamente significativas na separação de espécies de *Ophiothrix*. É notável, também, uma tendência à marginalização de *O. cf. angulata* influenciada positivamente pela variável CPBD. Isso se deve ao fato de que a espécie *O. cf. angulata* possui o formato da placa braquial dorsal exclusivamente em leque, tendo um comprimento médio maior com relação às outras espécies (Figura 1, A). Apesar dessa tendência de isolamento das outras espécies, *Ophiothrix cf. angulata* ainda permaneceu dispersa entre *O. brasiliensis* e *O. tommasii* (Figuras 4 e 5).

Comparativamente, no estudo morfométrico de *Ophiothrix trinidadensis* (ALITTO *et al.*, 2019), os caracteres que mais separaram essa espécie dos demais morfotipos encontrados na publicação foram “comprimento da segunda placa braquial ventral” (CPBV2) e “largura da placa braquial dorsal” (LPBD). Já a variável LPBV1, na publicação de Alitto *et al.* (2019), foi a que mais influenciou na separação dos indivíduos pertencentes à espécie *Ophiothrix spiniformis* (CS4, em Alitto *et al.*, 2019) juntamente com o caractere “largura do escudo oral” (LEO). Entretanto, no estudo de Alitto *et al.* (2019), foi realizada uma Análise Discriminante Linear (LDA), a qual não pôde ser realizada no presente estudo pelos dados obtidos não terem apresentado distribuição normal, apesar das tentativas de normalização dos dados (Tabela 5). Assim, possivelmente, a utilização de diferentes análises morfométricas pode ter interferido nas divergências de resultados encontrados.

Na pesquisa de Alitto *et al.* (2020), com morfometria linear para indivíduos de *Ophiothela mirabilis* Verrill, 1867 e seus morfotipos, foi identificado que os caracteres que

mais influenciaram na variabilidade encontrada dos espécimes (apesar de, na conclusão do estudo, não haver qualquer separação entre os morfotipos) foram “largura do terceiro escudo radial”, “comprimento do escudo oral” e “largura da terceira placa braquial ventral”. Já no estudo de Chagas *et al.* (2020), na análise morfométrica linear para indivíduos do gênero *Amphiodia* Verrill 1899, os caracteres que mais impactaram na separação dos espécimes foram: “largura do escudo adoral”, “largura do escudo radial”, “comprimento da segunda placa braquial ventral” e “largura da segunda placa braquial ventral”. Para os espécimes do gênero *Ophiophragmus* Lyman 1865, foi encontrado que os caracteres que mais influenciaram na separação das espécies foram “comprimento do escudo oral”, “comprimento do escudo adoral”, “diâmetro oral” e “largura do escudo oral”.

Assim, apesar dos poucos estudos morfométricos para caracteres anatômicos gerais em ofiúros, é notável o quanto que tais as análises auxiliam na detecção de padrões e caracteres os quais, normalmente, não são perceptíveis e considerados nas análises morfológicas tradicionais. Portanto, ressalta-se uma maior necessidade de inclusão de análises morfométricas, lineares e/ou geométricas, nos futuros estudos taxonômicos de Ophiuroidea.

Ao final de todas as análises realizadas (morfológica externa, batimétrica e morfométrica linear), a Taxonomia Integrativa por Congruência apontou para a existência de duas espécies do gênero *Ophiothrix* no Ceará (Atlântico Sul-Occidental: Brasil): *Ophiothrix spiniformis* e *Ophiothrix brasiliensis*, sendo esta a união dos morfotipos *O. brasiliensis*, *O. tommasii* e *O. cf. angulata* (Figura 6). De acordo com as regras da Comissão Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN, 1999) e com o que consta na literatura (SANTANA *et al.*, 2020), *Ophiothrix brasiliensis* de fato ocorre para a região do estudo e foi primeiramente descrita dentro do estudo de Santana e colaboradores (2020). Assim, foi dada a preferência para o uso do nome dessa espécie em detrimento das demais. A hipótese inicial testada do estudo, portanto, foi refutada, pois a diversidade de espécies do gênero *Ophiothrix* no estado do Ceará não estava subestimada, mas sim distinta de acordo com o que se conhecia previamente (SANTANA *et al.*, 2020).

Com os resultados da Taxonomia Integrativa, foram levantados três tópicos importantes. O primeiro deles são os indícios de *Ophiothrix brasiliensis* e *Ophiothrix tommasii* serem, na realidade, morfotipos de uma mesma espécie. De acordo com as descrições originais de ambas as espécies (SANTANA *et al.*, 2020), levando em consideração as variações e comentários realizados ao longo da publicação, *O. tommasii* se diferencia de *O. brasiliensis* em dois aspectos morfológicos: o formato do disco ser estritamente circular e a presença de um pequeno espinho na primeira placa braquial dorsal.

Nas espécies do gênero *Ophiothrix*, não há registros anteriores de delimitação de espécies do Atlântico Sul pelo formato do disco. A maioria das descrições dessas espécies citam os termos “subpentagonal”, “pentagonal”, “geralmente redondo”, “circular a pentagonal”, etc., para descrever o formato do disco, quando este formato é citado na publicação (ALITTO *et al.*, 2019; HENDLER, 2005; LYMAN, 1860; SCHOPPE, 1996; TOMMASI, 1970). Além disso, é preciso considerar que, após o processo de preservação dos espécimes para posterior tombo em coleções científicas, os indivíduos podem perder a conformação do disco graças à desidratação causada pelo álcool.

Quanto à presença de um pequeno espinho na primeira placa braquial dorsal, Santana e colaboradores (2020) definem esse caractere como exclusivo de *Ophiothrix tommasii*, o distinguindo de todos os seus co-gêneros. Entretanto, na descrição do neótipo de *Ophiothrix trinidadensis*, dentro das variações encontradas nos espécimes adultos, é mencionada a existência de indivíduos que apresentam um pequeno espinho na primeira placa braquial dorsal, o qual é facilmente observado (ALITTO *et al.*, 2019). Assim, o caractere em questão não pode ser definido como único e exclusivo dentro de *O. tommasii*, pois também já foi descrito anteriormente para espécimes *O. trinidadensis* como uma variação. A presença de um pequeno espinho na primeira placa braquial dorsal não representa uma autapomorfia para *Ophiothrix tommasii*.

Dessa forma, devido às sobreposições de caracteres morfológicos (Tabela 3), de distribuição geográfica (do Pará ao Rio Grande do Sul, Brasil, para *O. brasiliensis*; do Maranhão à Santa Catarina, para *O. tommasii*) (SANTANA *et al.*, 2020) e de caracteres morfométricos (Figuras 4 e 5), as diferenças entre as espécies *Ophiothrix brasiliensis* e *Ophiothrix tommasii* devem ser melhor estudadas, com a inclusão de pesquisas ecológicas e moleculares ao longo da costa brasileira. Apesar de raros, alguns estudos taxonômicos integrativos já unificaram espécies reconhecidamente distintas, como no caso dos representantes do gênero *Ophiothela* Verrill, 1867 (ALITTO *et al.*, 2020).

O segundo tópico levantado foi o primeiro registro da espécie *Ophiothrix spiniformis* para a costa do Nordeste brasileiro. Os espécimes descritos para holótipos e parátipos são provenientes do Complexo Estuarino de Paranaguá (Atlântico Sul-Occidental: Brasil, Paraná), associados com esponjas do gênero *Mycale* (*Zygomycale*), em 2014 (ALITTO *et al.*, 2019; SANTANA *et al.*, 2020). Já os indivíduos registrados no presente estudo foram coletados em região oceânica, na Bacia do Ceará, a aproximadamente 7 km da linha de costa e 16 m de profundidade (Anexo C). Além disso, os espécimes do Ceará não foram coletados

em associação com nenhum outro organismo, de acordo com os registros das coleções científicas.

Apesar das distinções morfológicas e morfométricas encontradas em Alitto *et al.* (2019), as quais foram reforçadas com os resultados obtidos no presente estudo, houve uma baixa divergência genética entre os indivíduos de *Ophiothrix spiniformis* (CS4 ou *Ophiothrix cf. angulata*, em Alitto *et al.*, 2019) e *Ophiothrix angulata* próximos da localidade-tipo durante o estudo em questão. Este é um resultado que é contraditório com relação à maioria dos estudos moleculares de ofiuróides, onde quase todos apontam para a existência de espécies crípticas (STÖHR *et al.*, 2012). Assim, estudos multidisciplinares, com enfoques anatômicos, ecológicos, populacionais, etc., são recomendados para compreender as baixas divergências genéticas entre indivíduos de espécies com claras distinções morfológicas. Além disso, devem ser investigadas outras populações de *Ophiothrix spiniformis* ao longo da costa brasileira.

O terceiro tópico levantado a partir dos resultados da Taxonomia Integrativa do presente estudo foram as grandes semelhanças entre as espécies *Ophiothrix angulata* com as brasileiras *Ophiothrix brasiliensis* e *Ophiothrix tommasii*. São espécies com muitos caracteres morfológicos marcantes compartilhados, como a cobertura da região dorsal do disco, os formatos das estruturas da região oral do disco e formatos das placas braquiais dorsais e ventrais. A única diferença morfológica aparente são os números de espinhos braquiais, com 6-8 espinhos braquiais para *O. brasiliensis* e *O. tommasii*, e 5-6 espinhos braquiais para *O. angulata* (SANTANA *et al.*, 2017, 2020). No presente estudo, foram encontrados indivíduos muito semelhantes à descrição do neótipo de *O. angulata* (SANTANA *et al.*, 2017), diferindo justamente no número de espinhos braquiais (*Ophiothrix* sp. 8, Tabela 2) (Figura 7, G, H).

Outra diferença morfológica mencionada nos estudos de Santana *et al.* (2017, 2020) entre as espécies *Ophiothrix brasiliensis*, *O. tommasii* e *O. angulata* é que esta possui espinhos da região dorsal do disco com apenas 2-3 ramificações no ápice (bi-trífidos), enquanto que as espécies brasileiras possuem espinhos da região dorsal do disco com 2-5 e 2-6 ramificações no ápice, respectivamente. Entretanto, no presente estudo, sob estereomicroscópio óptico, somente foram observados espinhos da região dorsal do disco com 2-3 ramificações no ápice. As demais ramificações, possivelmente, são visíveis apenas com o auxílio de microscopia eletrônica de varredura, como aconteceu com os espécimes apresentados em Santana *et al.* (2020). Assim, não há como determinar, por esse caractere sem o uso da microscopia eletrônica de varredura, se as espécies são classificadas como uma das espécies brasileiras de Santana *et al.* (2020) ou *O. angulata*. Sob estereomicroscópio

óptico, há sobreposição na contagem do número de ramificações do espinho da região dorsal do disco para as espécies em questão.

Apesar dos estudos de Santana *et al.* (2017, 2020) não terem objetivado a taxonomia integrativa, as pesquisas não indicam quaisquer outras evidências, em demais parâmetros (morfométricos, ecológicos, batimétricos, etc.), para delimitar as espécies *Ophiothrix angulata* das espécies de *Ophiothrix* similares no Brasil. Esses estudos taxonômicos foram realizados estritamente no âmbito da morfologia externa. Além disso, no trabalho de Alitto *et al.* (2019), foram encontradas semelhanças genéticas entre espécimes de *O. angulata* provenientes próximo do local-tipo e as atuais classificadas *O. tommasii* (chamadas CS3, em Alitto *et al.*, 2019).

É observado, também, que quase 70% das espécies de Echinodermata da costa tropical brasileira são também encontradas na costa caribenha, atravessando a barreira da pluma do Rio Amazonas. Essa é uma das principais barreiras biogeográficas entre o Caribe e o Brasil na costa da região do Atlântico. A superação dessa barreira pelas espécies de Echinodermata ocorre graças às fortes correntes do Nordeste brasileiro em direção ao Oeste e ao longo período no plâncton das larvas pelágicas dos equinodermos (TOSETTO *et al.*, 2022).

Dessa forma, a completa ausência de *Ophiothrix angulata* na costa brasileira deve ser melhor elucidada através de estudos taxonômicos multidisciplinares. Essa recomendação se deve por não haver, até o momento, evidências genéticas significativas (ALITTO *et al.*, 2019), fortes diferenças morfológicas externas, e indícios de possíveis barreiras biogeográficas (SANTANA *et al.*, 2017, 2020) que sejam capazes de diferenciar *O. angulata* das espécies similares de *Ophiothrix* no Brasil.

O uso da Taxonomia Integrativa por Congruência se mostrou de grande valia no desenvolvimento do presente estudo, tanto por registrar a existência de uma espécie do gênero *Ophiothrix* ainda não observada para o Nordeste brasileiro (*O. spiniformis*), quanto por indicar a necessidade de revisão de delimitações entre duas espécies do gênero *Ophiothrix* (*O. brasiliensis* e *O. tommasii*). Nos estudos taxonômicos integrativos de Alitto *et al.* (2019, 2020), houve tanto a diferenciação entre morfotipos semelhantes pertencentes ao gênero *Ophiothrix*, como também a sinonimização de espécies, mas para o gênero *Ophiothela*. Esses fatores ressaltam a importância do uso da taxonomia integrativa no reconhecimento da biodiversidade marinha.

Por fim, no estudo de Di Camillo *et al.* (2018), é proposta uma lista de informações bióticas e abióticas a serem obtidas, desde o momento da coleta até a fixação,

para espécimes bentônicos marinhos. A utilização dessa lista é encorajada não somente para auxiliar nas aplicações de abordagens taxonômicas integrativas e delimitação de espécies; mas também para que as descrições de novas espécies e revisões de tipos já consolidados sejam úteis tanto para taxonomistas quanto para estudiosos de outras áreas, como gestores de áreas protegidas, biogeógrafos, ecólogos, etc. A Taxonomia, como Ciência, é o passo fundamental para o acesso à biodiversidade, e a aplicação de métodos de estudos integrados e padronizados é necessária para promover a importância e a qualidade das pesquisas atuais nessa área (DI CAMILLO *et al.*, 2018).

7 CONCLUSÃO

Concluiu-se que, para indivíduos do gênero *Ophiothrix* coletados na costa do Ceará (Atlântico Sul-Occidental, Brasil), a Taxonomia Integrativa por Congruência reconheceu a existência de duas espécies: *Ophiothrix brasiliensis* e *Ophiothrix spiniformis*, com o primeiro registro de *O. spiniformis* para o Nordeste brasileiro. Assim, a hipótese testada foi refutada. Os resultados não apontaram para a subestimação da diversidade de espécies de *Ophiothrix* para o estado do Ceará, mas sim para a ausência de uma espécie anteriormente reconhecida (*O. tommasii*) e o registro de outra não observada anteriormente (*O. spiniformis*).

8 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Ao final do estudo, foram recomendados, em geral, estudos taxonômicos multidisciplinares, principalmente nos âmbitos morfológicos, genéticos e ecológicos, para melhor elucidar o *status* filogenético do gênero *Ophiothrix* e as definições das espécies do gênero *Ophiothrix* na costa do Atlântico Occidental. Em específico, ressaltou-se a necessidade de compreender 1) as diferenças taxonômicas entre as espécies *Ophiothrix brasiliensis* e *Ophiothrix tommasii*; 2) as semelhanças genéticas entre indivíduos de *Ophiothrix spiniformis* e *Ophiothrix angulata* próximo da localidade-tipo; e 3) as causas da delimitação exclusiva de *Ophiothrix angulata* para o Atlântico Norte-Occidental.

Destacou-se, também, a necessidade de padronização de terminologias de formatos anatômicos utilizados para descrever espécies de ofiuróides, assim como já houve a padronização das terminologias anatômicas gerais, empregadas atualmente. Por fim, foi evidenciado o uso da Taxonomia Integrativa como uma importante ferramenta para delimitar representantes de Ophiuroidea, em especial de gêneros com difícil reconhecimento entre as espécies, como o gênero *Ophiothrix*. Com o maior emprego desta ferramenta nos estudos taxonômicos de ofiúros, será possível conhecer, com maior proximidade da realidade, a riqueza de espécies desse grupo, auxiliando a compreender a biodiversidade marinha como um todo.

REFERÊNCIAS

- ALITTO, R. A. S. *et al.* Shallow-water brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea) from Araçá Bay (Southeastern Brazil), with spatial distribution considerations. **Zootaxa**, v. 4405, n. 1, p. 1-66, 2018.
- ALITTO, R. A. S. *et al.* Atlantic West *Ophiothrix* spp. in the scope of integrative taxonomy: Confirming the existence of *Ophiothrix trinidadensis* Tommasi, 1970. **PloS one**, v. 14, n. 1, p. e0210331, 2019.
- ALITTO, R. A. S. *et al.* Unravelling the taxonomic identity of *Ophiothela* Verrill, 1867 (Ophiuroidea) along the Brazilian coast. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 100, n. 3, p. 413-426, 2020.
- ALVES, O. F. S.; CERQUEIRA, W. R. P. Echinodermata das praias de Salvador (Bahia, Brasil). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 17, p. 543-553, 2000.
- BARBOZA, C. A. M. *et al.* Dissecting the distribution of brittle stars along a sewage pollution gradient indicated by organic markers. **Marine Pollution Bulletin**, v. 100, n. 1, p. 438-444, 2015.
- BARROSO, C. X. *et al.* The Porifera, Cnidaria, Bryozoa and Echinodermata Collections of the Universidade Federal do Ceará: contributions to the marine biodiversity knowledge of Northeastern Brazil. **Arquivos de Ciências do Mar**, v. 55, n. 1, p. 78-90, 2022.
- BEJARANO-CHAVARRO, S.; ZEA, S.; DÍAZ, J. M.. Esponjas y otros microhábitats de ofiuros (Ophiuroidea: Echinodermata) en ambientes arrecifales del archipiélago de San Bernardo (Caribe colombiano). **Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras-INVEMAR**, v. 33, n. 1, p. 29-47, 2004.
- BOISSIN, E. *et al.* Contrasting population genetic structures in *Amphipholis squamata*, a complex of brooding, self-reproducing sister species sharing life history traits. **Marine Ecology Progress Series**, v. 539, p. 165-177, 2015.
- BOISSIN, E.; FÉRAL, J. P.; CHENUIL, A. Defining reproductively isolated units in a cryptic and syntopic species complex using mitochondrial and nuclear markers: the brooding brittle star, *Amphipholis squamata* (Ophiuroidea). **Molecular Ecology**, v. 17, n. 7, p. 1732-1744, 2008.

BOOLOOTIAN, R. A. (Ed.): **Physiology of Echinodermata**. New York–London–Sydney: Interscience Publishers, John Wiley & Sons, 1966.

BORGES, M.; MONTEIRO, A. M. G.; AMARAL, A. C. Z. Taxonomy of Ophiuroidea (Echinodermata) from the continental shelf and slope of the southern and southeastern Brazilian coast. **Biota Neotropica**, v. 2, p. 1-69, 2002.

BORGES, M.; BARBOZA, C. A. M.; GONDIM, A. I. **Ophiuroidea in Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil**. PNUD. 2023. Disponível em: <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/67>. Acesso em: 18 maio 2023.

CALERO, B.; RAMOS, A.; RAMIL, F. An uncommon or just an ecologically demanding species? Finding of aggregations of the brittle-star *Ophiothrix maculata* on the Northwest African slope. **Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers**, v. 131, p. 87-92, 2018.

CERQUEIRA, W. R. P.; SILVA, M. Q. M.; MONTEIRO, F. A. C. **Lista de Equinodermos do Ceará**. Fortaleza: Secretaria do Meio Ambiente do Ceará. 2021. Disponível em <https://www.sema.ce.gov.br/fauna-do-ceara/invertebrados/equinodermos>. Acesso em: 18 maio 2023.

CHAGAS, G. C. S. *et al.* New diagnostic characters for *Amphiodia* and *Ophiophragmus* (Amphiuridae, Ophiuroidea, Echinodermata). **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 100, n. 5, p. 759-781, 2020.

CLARK, A. M. Notes on the family Ophiotrichidae (Ophiuroidea). **Annals and Magazine of Natural History**, v. 9, n. 106-108, p. 637–655, 1966.

CRUZ-FRANCISCO, V. *et al.* Equinodermos del polígono arrecifal Tuxpan, Área de Protección de Flora y Fauna, México/Echinoderms of the Tuxpan reef polygon, Flora and Fauna Protection Area, Mexico. **Revista de Investigaciones Marinas**, v. 37, n. 2, p. 46-60, 2018.

DEHEYN, D. *et al.* Alteration of bioluminescence in *Amphipholis squamata* (Ophiuroidea: Echinodermata) by heavy metals contamination: a field study. **Science of the Total Environment**, v. 247, n. 1, p. 41-49, 2000.

DI CAMILLO, C. G. *et al.* The importance of applying Standardised Integrative Taxonomy when describing marine benthic organisms and collecting ecological data. **Invertebrate Systematics**, v. 32, n. 4, p. 794-802, 2018.

FORTUNATO, H. F. M.; LÔBO-HAJDU, G. Quantification of the non-indigenous ophiuroid *Ophiothela mirabilis* Verrill, 1867 associated with marine sponges with different morphologies. **Aquatic Invasions**, v. 16, n. 1, 2021.

GOHARIMANESH, M. *et al.* The evolutionary relationship between arm vertebrae shape and ecological lifestyle in brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea). **Journal of Anatomy**, v. 240, n. 6, p. 1034-1047, 2022.

GONDIM, A. I. *et al.* Echinodermata da Praia do Cabo Branco, João Pessoa, Paraíba, Brasil. **Biota Neotropica**, v. 8, p. 151-159, 2008.

GONDIM, A. I. *et al.* Annotated checklist of echinoderms from Maranhão and Piauí States, northeastern Brazil. **Check List**, v. 9, n. 3, p. 510-518, 2013.

GONDIM, A. I. *et al.* Catalogue of sponges, cnidarians, and echinoderms from Brazil based on a historical inventory of the Invertebrate Collection Paulo Young (CIPY). **Turkish Journal of Bioscience and Collections**, v. 4, n. 2, p. 30-63, 2020.

HENDLER, G. *et al.* **Sea stars, sea urchins and allies: echinoderms of Florida and the Caribbean**. Washington: Smithsonian Institution Press, 1995.

HENDLER, G. Two new brittle star species of the genus *Ophiothrix* (Echinodermata: Ophiuroidea: Ophiotrichidae) from coral reefs in the southern Caribbean Sea, with notes on their biology. **Caribbean Journal of Science**, v. 41, n. 3, p. 583-599, 2005.

HENDLER, G. New light on the nomenclature, taxonomy, and biology of *Hemipholis* species (Echinodermata: Ophiuroidea: Ophiactidae). **Zootaxa**, v. 3048, n. 1, p. 44–52, 2011.

HENKEL, T. P.; PAWLIK, J. R. Habitat use by sponge-dwelling brittlestars. **Marine Biology**, v. 146, p. 301-313, 2005.

HUMARA-GIL, K. J. *et al.* Overlooked for over a century: *Ophioderma occultum* sp. nov. (Echinodermata), a new species of brittle star from the Eastern Pacific. **Journal of Natural History**, v. 56, n. 5-8, p. 365-384, 2022.

ICZN. **International Code of Zoological Nomenclature**. London: International Trust for Zoological Nomenclature, ed. 4, 1999. Disponível em: <https://code.iczn.org/?frame=1>. Acesso em: 18 maio 2023.

LAWRENCE, J. M. Form, function, food and feeding in stellate echinoderms. **Zoosymposia**, v. 7, p. 33–42-33–42, 2012.

LECLAIR, E. E. Arm joint articulations in the ophiuran brittlestars (Echinodermata: Ophiuroidea): a morphometric analysis of ontogenetic, serial, and interspecific variation. **Journal of Zoology**, v. 240, n. 2, p. 245-275, 1996.

LE GAC, M. *et al.* Identification of allopatric clades in the cosmopolitan ophiuroid species complex *Amphipholis squamata* (Echinodermata). The end of a paradox?. **Marine Ecology Progress Series**, v. 278, p. 171-178, 2004.

LIMA-VERDE, J. S. Primeira contribuição ao inventário dos equinodermas do nordeste brasileiro. **Arquivos de Ciências do Mar**, v. 9, n. 1, p. 9-13, 1969.

LIMA, E. J. B.; FERNANDES, M. L. B. Diversidade de equinodermos (Echinodermata) no estado de Pernambuco (Brasil). **Revista Brasileira de Zoociências**, v. 11, n. 1, 2009.

LIMA, M. L. F. *et al.* New records of Ophiuroidea (Echinodermata) from shallow waters off Maceió, State of Alagoas, Brazil. **Marine Biodiversity Records**, v. 4, 2011.

LYMAN, T. Descriptions of new Ophiuridae, belonging to the Smithsonian Institution and to the Museum of Comparative Zoology at Cambridge. **Proceedings of the Boston Society of Natural History**, v. 1859-61, n. 7, p. 193-204., 1860. Disponível em: <http://biostor.org/reference/61524>. Acesso em: 18 maio 2023.

MARTYNOV, A. Reassessment of the classification of the Ophiuroidea (Echinodermata), based on morphological characters. I. General character evaluation and delineation of the families Ophiomyxidae and Ophiacanthidae. **Zootaxa**, v. 2697, n. 1, p. 1–154, 2010.

MATSUMOTO, H. A new classification of the Ophiuroidea: with descriptions of new genera and species. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, p. 43-92, 1915.

MATTHEWS-CASCON, H.; LOTUFO, T. M. C. **Biota marinha da costa oeste do Ceará**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 2006.

MUTHS, D. *et al.* Large-scale genetic patchiness among NE Atlantic populations of the brittle star *Ophiothrix fragilis*. **Aquatic Biology**, v. 5, n. 2, p. 117-132, 2009.

NETHUPUL, H.; STÖHR, S.; ZHANG, H. New species, redescrptions and new records of deep-sea brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea) from the South China Sea, an integrated morphological and molecular approach. **European Journal of Taxonomy**, v. 810, p. 1-95, 2022.

O'HARA, T. D. *et al.* Restructuring higher taxonomy using broad-scale phylogenomics: the living Ophiuroidea. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 107, p. 415-430, 2017.

O'HARA, T. D. *et al.* Morphological diagnoses of higher taxa in Ophiuroidea (Echinodermata) in support of a new classification. **European Journal of Taxonomy**, v. 2018, n. 416, 2018.

OKANISHI, M.; FUJITA, T. A new species of *Asteroschema* (Echinodermata: Ophiuroidea: Asteroschematidae) from southwestern Japan. **Species Diversity**, v. 14, n. 2, p. 115-129, 2009.

OKANISHI, M.; FUJITA, T. A taxonomic review of the genus *Astrocharis* Koehler (Echinodermata: Ophiuroidea: Asteroschematidae), with a description of a new species. **Zoological Science**, v. 28, n. 2, p. 148-157, 2011.

OKANISHI, M.; FUJITA, T. A taxonomic review of the genus *Astrodendrum* (Echinodermata, Ophiuroidea, Euryalida, Gorgonocephalidae) with description of a new species from Japan. **Zootaxa**, v. 4392, n. 2, p. 289-310, 2018.

OKANISHI, M. *et al.* Redescription of *Amphipholis kochii* (Echinodermata: Ophiuroidea: Ophintegrada) collected from Sagami Bay, including ossicle morphology and COI sequence. **Bulletin of the Kitakyushu Museum of Natural History and Human History, Series A (Natural History)**, v. 19, p. 41-51, 2021.

OLIVEIRA, J. P. *et al.* Inventário da coleção de equinodermos do LABIMAR, Campus Prof^o. Alberto Carvalho, Universidade Federal de Sergipe. **Scientia Plena**, v. 6, n. 12 (b), 2010.

PADIAL, J. M. *et al.* The integrative future of taxonomy. **Frontiers in Zoology**, v. 7, n. 1, p. 1-14, 2010.

- PAIM, F. G. *et al.* Descriptive and illustrated diagnosis of Ophiuroidea fauna (Echinodermata) in the shallow waters of North-eastern Brazil. **Marine Biodiversity Records**, v. 8, 2015.
- POMORY, C. M. Key to the common shallow-water brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea) of the Gulf of Mexico and Caribbean Sea. **Caribbean Journal of Science**, v. 10, p. 1-42, 2007.
- SANTANA, A. *et al.* Redescription and designation of a neotype for *Ophiothrix angulata* (Say, 1825)(Echinodermata: Ophiuroidea: Ophiotrichidae). **Zootaxa**, v. 4344, n. 2, p. 291-307, 2017.
- SANTANA, A. *et al.* Taxonomic review of *Ophiothrix* Müller & Troschel, 1840 (Echinodermata: Ophiuroidea) from Brazil, with the description of four new species. **Zootaxa**, v. 4808, n. 1, p. 051-078, 2020.
- SCHOPPE, S. *Ophiothrix synoecina* new species (Echinodermata: Ophiuroidea) from the Caribbean coast of Colombia. **Bulletin of marine science**, v. 58, n. 2, p. 429-437, 1996.
- SPONER, R.; DEHEYN, D.; ROY, M. S. Large genetic distances within a population of *Amphipholis squamata* (Echinodermata; Ophiuroidea) do not support colour varieties as sibling species. **Marine Ecology Progress Series**, v. 219, p. 169-175, 2001.
- SPONER, R.; ROY, M. S. Phylogeographic analysis of the brooding brittle star *Amphipholis squamata* (Echinodermata) along the coast of New Zealand reveals high cryptic genetic variation and cryptic dispersal potential. **Evolution**, v. 56, n. 10, p. 1954-1967, 2002.
- STÖHR, S.; MUTHS, D. Morphological diagnosis of the two genetic lineages of *Acrocnida brachiata* (Echinodermata: Ophiuroidea), with description of a new species. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 90, n. 4, p. 831-843, 2010.
- STÖHR, S. New records and new species of Ophiuroidea (Echinodermata) from Lifou, Loyalty Islands, New Caledonia. **Zootaxa**, v. 3089, n. 1, p. 1-50, 2011.
- STÖHR, S. Ophiuroid (Echinodermata) systematics—where do we come from, where do we stand and where should we go?. **Zoosymposia**, v. 7, n. 1, p. 147-162, 2012.
- STÖHR, S. *et al.* Global diversity of brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea). **PloS one**, v. 7, n. 3, p. e31940, 2012.

STÖHR, S.; O'HARA, T.; THUY, B. **World Ophiuroidea Database**. 2023. Disponível em: <http://www.marinespecies.org/ophiuroidea>. Acesso em: 18 maio 2023.

SUMMERS, A. C.; NYBAKKEN, J. Brittle star distribution patterns and population densities on the continental slope off central California (Echinodermata: Ophiuroidea). **Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography**, v. 47, n. 5-6, p. 1107-1137, 2000.

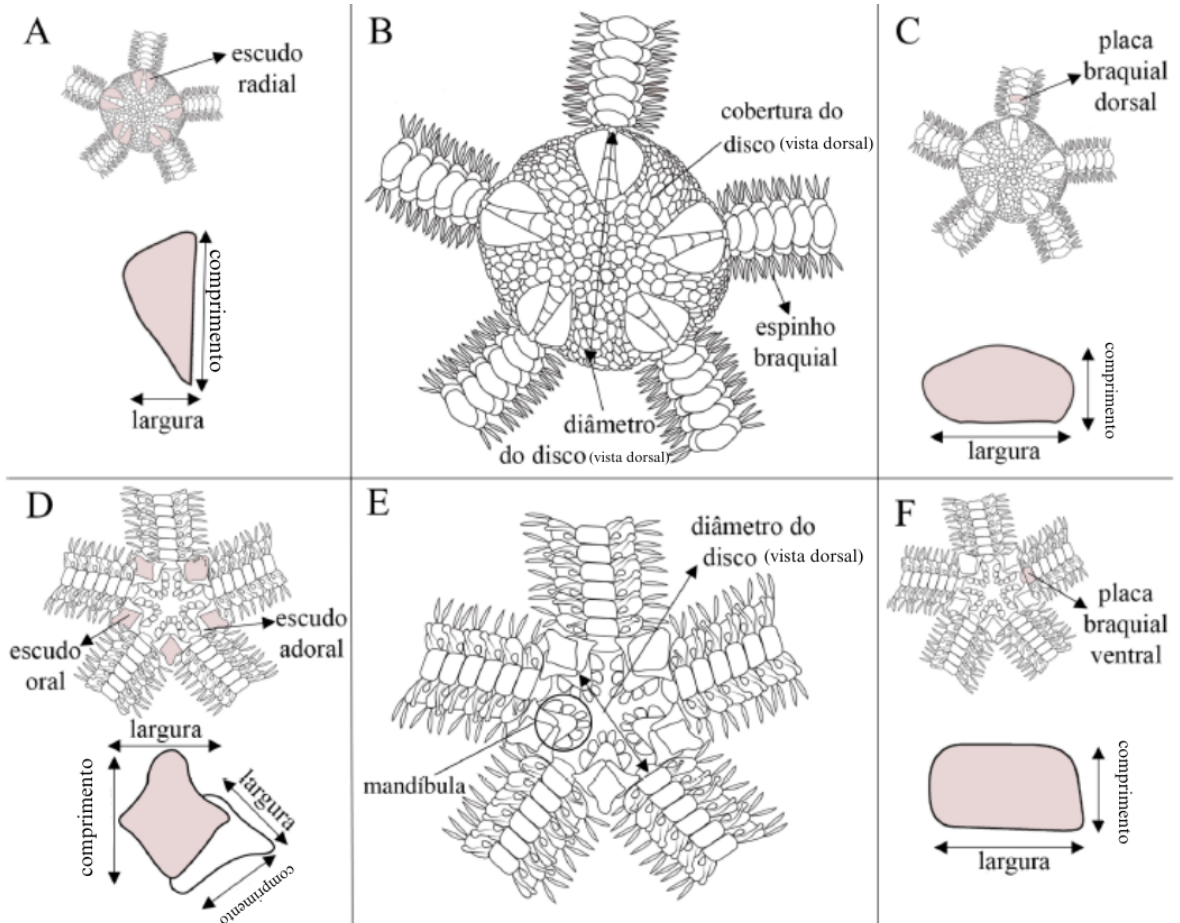
TABOADA, S.; PÉREZ-PORTELA, R.. Contrasted phylogeographic patterns on mitochondrial DNA of shallow and deep brittle stars across the Atlantic-Mediterranean area. **Scientific Reports**, v. 6, n. 1, p. 32425, 2016.

TAVARES, M. R. *et al.* Geographic distribution of *Ophiothela* brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea): substrate use plasticity and implications for the silent invasion of *O. mirabilis* in the Atlantic. **Hydrobiologia**, v. 848, n. 9, p. 2093-2103, 2021.

TOMMASI, L. R. Os ofiuróides recentes do Brasil e de regiões vizinhas. **Contribuições Avulsas do Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo, série Oceanografia Biológica**, n. 20, p. 1-146, 1970.

TOSETTO, E. G. *et al.* The Amazon River plume, a barrier to animal dispersal in the Western Tropical Atlantic. **Scientific Reports**, v. 12, n. 1, p. 537, 2022.

ANEXO A - Ilustrações dos caracteres morfológicos externos de um ofiúro utilizados nas descrições dos morfotipos.



Fonte: adaptado de Alitto *et al.* (2019). A-C: vista dorsal. D-F: vista ventral.

ANEXO B - Tabela de siglas e legendas dos parâmetros morfométricos utilizados no presente estudo.

Sigla	Legenda
TED	tamanho do espinho dorsal
DDD	diâmetro da região dorsal do disco
CER	comprimento do escudo radial
LER	largura do escudo radial
DDO	diâmetro da região oral do disco
CEO	comprimento do escudo oral
LEO	largura do escudo oral
CEA	comprimento do escudo adoral
LEA	largura do escudo adoral
CPBD	comprimento da placa braquial dorsal
LPBD	largura da placa braquial dorsal
CPBV1	comprimento da primeira placa braquial ventral
LPBV1	largura da primeira placa braquial ventral
CPBV2	comprimento da segunda placa braquial ventral
LPBV2	largura da segunda placa braquial ventral

Fonte: a própria autora (2023).

ANEXO C - Tabela de lotes e amostras analisadas para cada espécie estudada.

Espécies	Lotes/Amostras (nº de espécimes)
<i>Ophiothrix brasiliensis</i> (Santana, Manso, Almeida & Alves, 2020)	LIMCE-ECH: 003 (1 espécime), 009 (1 espécime), 037 (2 espécimes), 040 (1 espécime), 045 (1 espécime), 058 (2 espécimes), 060 (9 espécimes), 062 (1 espécime), 063 (1 espécime), 066 (1 espécime), 076 (1 espécime), 081 (2 espécimes), 093 (3 espécimes), 094 (1 espécime), 095 (3 espécimes), 103 (11 espécimes), 104 (1 espécime), 108 (1 espécime), 112 (1 espécime), 114 (11 espécimes), 136 (1 espécime), 156 (1 espécime), 168 (3 espécimes), 191 (1 espécime), 194 (6 espécimes), 201 (3 espécimes), 202 (5 espécimes), 206 (2 espécimes), 221 (1 espécime), 225 (2 espécimes), 303 (3 espécimes), 306 (5 espécimes), 327 (1 espécime), 354 (1 espécime), 355 (3 espécimes), 357 (1 espécime), 362 (11 espécimes), 364 (1 espécime), 377 (1 espécime), 389 (5 espécimes), 437 (1 espécime), 475 (1 espécime) 492 (2 espécimes), 497 (4 espécimes), 537 (6 espécimes), 538 (1 espécime), 539 (2 espécimes), 540 (3 espécimes), 541 (2 espécimes), 542 (2 espécimes), 543 (1 espécime), 544 (1 espécime), 545 (3 espécimes), 546 (1 espécime), 547 (1 espécime), 548 (1 espécime), 549 (1 espécime), 550 (13 espécimes), 551 (4 espécimes), 552 (1 espécime), 553 (1 espécime), 554 (1 espécime), 555 (1 espécime), 556 (2 espécimes), 557 (3 espécimes), 558 (3 espécimes), 559 (2 espécimes), 560 (1 espécime), 561 (1 espécime), 562 (1 espécime), 563 (6 espécimes), 564 (1 espécime), 565 (2 espécimes), 566 (1 espécime), 567 (3 espécimes), 568 (4 espécimes), 569 (8 espécimes), 570 (1 espécime), 571 (2 espécimes), 572 (1 espécime), 573 (2 espécimes), 574 (23 espécimes), 575 (4 espécimes), 576 (15 espécimes), 577 (2 espécimes), 578 (13 espécimes), 579 (25 espécimes); LABOMAR-ECH: 037 (1 espécime), 039 (1 espécime); UFPB-ECH: 1526 (1 espécime).
Morfotipo <i>Ophiothrix tommasii</i> (Santana, Manso, Almeida & Alves, 2020)	LIMCE-ECH: 093 (1 espécime), 103 (1 espécime), 114 (1 espécime), 202 (1 espécime), 232 (1 espécime), 362 (2 espécimes), 497 (1 espécime), 576 (1 espécime).
Morfotipo <i>Ophiothrix</i> cf. <i>angulata</i> (Say, 1825)	LIMCE-ECH: 574 (17 espécimes), 576 (3 espécimes), 579 (10 espécimes); UFPB-ECH: 1526 (1 espécime).
<i>Ophiothrix spiniformis</i> (Santana, Manso, Almeida & Alves, 2020)	LIMCE-ECH: 389 (1 espécime), 580 (8 espécimes).

Fonte: a própria autora (2023).

ANEXO D - Tabela de lotes e profundidades registradas para as amostras analisadas.

Lote	Espécie	Morfotipo	Profundidade (m)	Nº de indivíduos
LIMCE-ECH-003	<i>O. brasiliensis</i>	-	0	1
LIMCE-ECH-009	<i>O. brasiliensis</i>	-	0	1
LIMCE-ECH-037	<i>O. brasiliensis</i>	-	0	2
LIMCE-ECH-040	<i>O. brasiliensis</i>	-	0	1
LIMCE-ECH-045	<i>O. brasiliensis</i>	-	0	1
LIMCE-ECH-058	<i>O. brasiliensis</i>	-	0	2
LIMCE-ECH-060	<i>O. brasiliensis</i>	-	50	9
LIMCE-ECH-062	<i>O. brasiliensis</i>	-	112	1
LIMCE-ECH-063	<i>O. brasiliensis</i>	-	112	1
LIMCE-ECH-066	<i>O. brasiliensis</i>	-	0	1
LIMCE-ECH-076	<i>O. brasiliensis</i>	-	0	1
LIMCE-ECH-081	<i>O. brasiliensis</i>	-	0	2
LIMCE-ECH-093	<i>O. brasiliensis</i>	-	0	3
LIMCE-ECH-093	<i>O. brasiliensis</i>	<i>O. tommasii</i>	0	1
LIMCE-ECH-094	<i>O. brasiliensis</i>	-	0	1
LIMCE-ECH-095	<i>O. brasiliensis</i>	-	0	3
LIMCE-ECH-103	<i>O. brasiliensis</i>	-	0	11
LIMCE-ECH-103	<i>O. brasiliensis</i>	<i>O. tommasii</i>	0	1
LIMCE-ECH-104	<i>O. brasiliensis</i>	-	0	1
LIMCE-ECH-108	<i>O. brasiliensis</i>	-	0	1
LIMCE-ECH-112	<i>O. brasiliensis</i>	-	0	1
LIMCE-ECH-114	<i>O. brasiliensis</i>	-	0	11
LIMCE-ECH-114	<i>O. brasiliensis</i>	<i>O. tommasii</i>	0	1
LIMCE-ECH-136	<i>O. brasiliensis</i>	-	0	1
LIMCE-ECH-156	<i>O. brasiliensis</i>	-	0	1
LIMCE-ECH-168	<i>O. brasiliensis</i>	-	0	3
LIMCE-ECH-191	<i>O. brasiliensis</i>	-	0	1
LIMCE-ECH-194	<i>O. brasiliensis</i>	-	0	6
LIMCE-ECH-201	<i>O. brasiliensis</i>	-	0	3
LIMCE-ECH-202	<i>O. brasiliensis</i>	-	0	5
LIMCE-ECH-202	<i>O. brasiliensis</i>	<i>O. tommasii</i>	0	1
LIMCE-ECH-206	<i>O. brasiliensis</i>	-	0	2
LIMCE-ECH-221	<i>O. brasiliensis</i>	-	0	1
LIMCE-ECH-225	<i>O. brasiliensis</i>	-	0	2

LIMCE-ECH-232	<i>O. brasiliensis</i>	<i>O. tommasii</i>	0	1
LIMCE-ECH-303	<i>O. brasiliensis</i>	-	0	3
LIMCE-ECH-306	<i>O. brasiliensis</i>	-	18	5
LIMCE-ECH-327	<i>O. brasiliensis</i>	-	0	1
LIMCE-ECH-354	<i>O. brasiliensis</i>	-	18	1
LIMCE-ECH-355	<i>O. brasiliensis</i>	-	36	3
LIMCE-ECH-357	<i>O. brasiliensis</i>	-	0	1
LIMCE-ECH-362	<i>O. brasiliensis</i>	-	0	11
LIMCE-ECH-362	<i>O. brasiliensis</i>	<i>O. tommasii</i>	0	2
LIMCE-ECH-364	<i>O. brasiliensis</i>	-	0	1
LIMCE-ECH-377	<i>O. brasiliensis</i>	-	0	1
LIMCE-ECH-389	<i>O. brasiliensis</i>	-	5	5
LIMCE-ECH-389	<i>O. spiniformis</i>	-	5	1
LIMCE-ECH-437	<i>O. brasiliensis</i>	-	6,2	1
LIMCE-ECH-475	<i>O. brasiliensis</i>	-	5,5	1
LIMCE-ECH-492	<i>O. brasiliensis</i>	-	0	2
LIMCE-ECH-497	<i>O. brasiliensis</i>	-	0	4
LIMCE-ECH-497	<i>O. brasiliensis</i>	<i>O. tommasii</i>	0	1
LIMCE-ECH-536	<i>O. brasiliensis</i>	-	0	1
LIMCE-ECH-537	<i>O. brasiliensis</i>	-	5	6
LIMCE-ECH-538	<i>O. brasiliensis</i>	-	5	1
LIMCE-ECH-539	<i>O. brasiliensis</i>	-	5	2
LIMCE-ECH-540	<i>O. brasiliensis</i>	-	38	3
LIMCE-ECH-541	<i>O. brasiliensis</i>	-	5	2
LIMCE-ECH-542	<i>O. brasiliensis</i>	-	5	2
LIMCE-ECH-543	<i>O. brasiliensis</i>	-	5	1
LIMCE-ECH-544	<i>O. brasiliensis</i>	-	5	1
LIMCE-ECH-545	<i>O. brasiliensis</i>	-	5	3
LIMCE-ECH-546	<i>O. brasiliensis</i>	-	5	1
LIMCE-ECH-547	<i>O. brasiliensis</i>	-	5	1
LIMCE-ECH-548	<i>O. brasiliensis</i>	-	5	1
LIMCE-ECH-549	<i>O. brasiliensis</i>	-	5	1
LIMCE-ECH-550	<i>O. brasiliensis</i>	-	5	13
LIMCE-ECH-551	<i>O. brasiliensis</i>	-	5	4
LIMCE-ECH-552	<i>O. brasiliensis</i>	-	5	1
LIMCE-ECH-553	<i>O. brasiliensis</i>	-	5	1
LIMCE-ECH-554	<i>O. brasiliensis</i>	-	5	1

LIMCE-ECH-555	<i>O. brasiliensis</i>	-	5	1
LIMCE-ECH-556	<i>O. brasiliensis</i>	-	5	2
LIMCE-ECH-557	<i>O. brasiliensis</i>	-	5	3
LIMCE-ECH-558	<i>O. brasiliensis</i>	-	5	3
LIMCE-ECH-559	<i>O. brasiliensis</i>	-	5	2
LIMCE-ECH-560	<i>O. brasiliensis</i>	-	5	1
LIMCE-ECH-561	<i>O. brasiliensis</i>	-	5	1
LIMCE-ECH-562	<i>O. brasiliensis</i>	-	5	1
LIMCE-ECH-563	<i>O. brasiliensis</i>	-	5	6
LIMCE-ECH-564	<i>O. brasiliensis</i>	-	5	1
LIMCE-ECH-565	<i>O. brasiliensis</i>	-	5	2
LIMCE-ECH-566	<i>O. brasiliensis</i>	-	5	1
LIMCE-ECH-567	<i>O. brasiliensis</i>	-	5	3
LIMCE-ECH-568	<i>O. brasiliensis</i>	-	5	4
LIMCE-ECH-569	<i>O. brasiliensis</i>	-	5	8
LIMCE-ECH-570	<i>O. brasiliensis</i>	-	5	1
LIMCE-ECH-571	<i>O. brasiliensis</i>	-	5	2
LIMCE-ECH-572	<i>O. brasiliensis</i>	-	5	1
LIMCE-ECH-573	<i>O. brasiliensis</i>	-	5	2
LIMCE-ECH-574	<i>O. brasiliensis</i>	-	38	23
LIMCE-ECH-574	<i>O. brasiliensis</i>	<i>O. cf. angulata</i>	38	17
LIMCE-ECH-575	<i>O. brasiliensis</i>	-	25	4
LIMCE-ECH-576	<i>O. brasiliensis</i>	-	30	15
LIMCE-ECH-576	<i>O. brasiliensis</i>	<i>O. tommasii</i>	30	1
LIMCE-ECH-576	<i>O. brasiliensis</i>	<i>O. cf. angulata</i>	30	3
LIMCE-ECH-577	<i>O. brasiliensis</i>	-	13	2
LIMCE-ECH-578	<i>O. brasiliensis</i>	-	0	13
LIMCE-ECH-579	<i>O. brasiliensis</i>	-	16	25
LIMCE-ECH-579	<i>O. brasiliensis</i>	<i>O. cf. angulata</i>	16	10
LIMCE-ECH-580	<i>O. spiniformis</i>	-	16	8

Fonte: a própria autora (2023).

ANEXO E - Tabela de dados morfométricos registrados para os indivíduos selecionados para a análise morfométrica linear

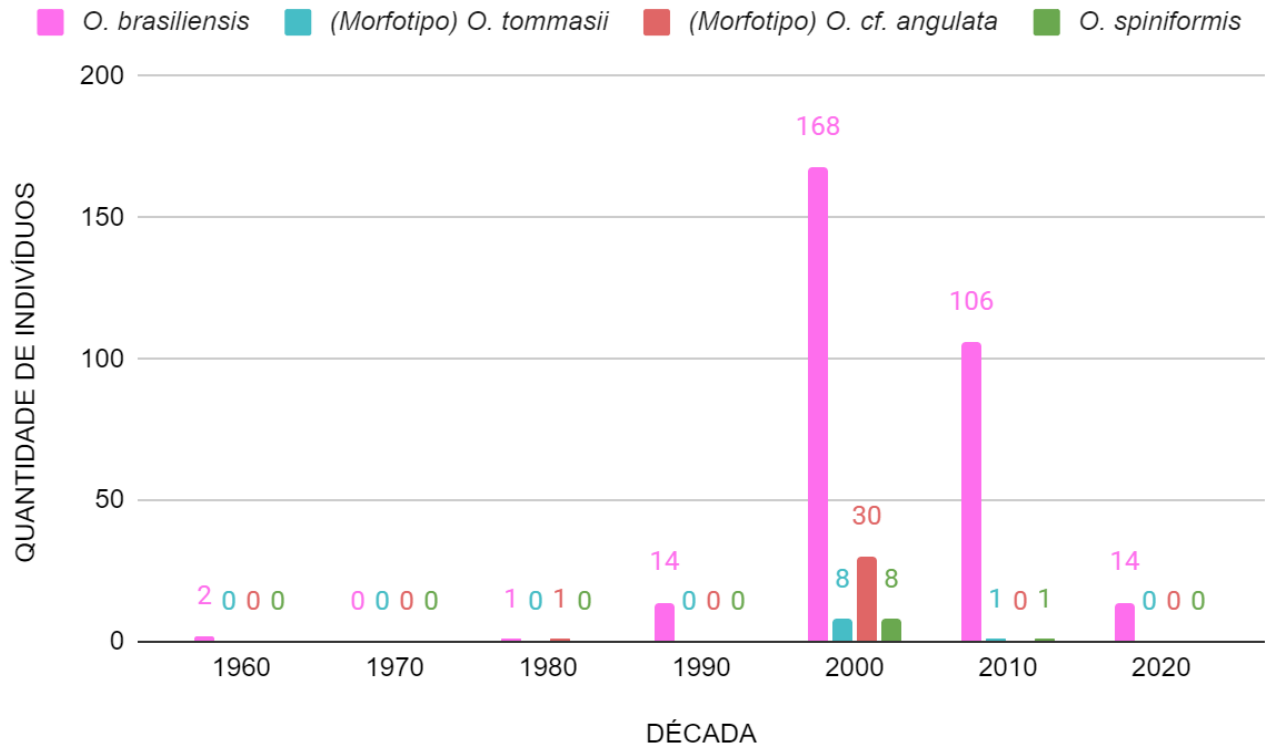
Espécie	Morfotipo	TED	DDD	CER	LER	DDO	CEO	LEO	CEA	LEA	CPBD	LPBD	CPBV1	LPBV1	CPBV2	LPBV2
<i>O. brasiliensis</i>	-	0,257	4,368	1,448	0,525	1,505	0,336	0,574	0,47	0,21	0,541	0,582	0,404	0,383	0,407	0,378
<i>O. brasiliensis</i>	-	0,186	7,14	2,082	0,98	3,005	0,529	0,869	0,658	0,385	0,612	0,796	0,461	0,527	0,522	0,629
<i>O. brasiliensis</i>	-	0,24	4,907	1,447	0,63	2,11	0,362	0,612	0,485	0,235	0,476	0,57	0,403	0,441	0,412	0,497
<i>O. brasiliensis</i>	-	0,217	5,862	1,939	0,802	3,387	0,484	0,931	0,578	0,365	0,742	0,895	0,597	0,536	0,536	0,588
<i>O. brasiliensis</i>	-	0,15	3,623	1,147	0,431	1,794	0,302	0,511	0,368	0,16	0,426	0,512	0,364	0,305	0,37	0,356
<i>O. brasiliensis</i>	-	0,162	4,446	1,438	0,628	1,989	0,282	0,572	0,398	0,242	0,415	0,481	0,423	0,378	0,37	0,423
<i>O. brasiliensis</i>	-	0,185	4,694	1,385	0,623	1,77	0,282	0,565	0,486	0,307	0,44	0,52	0,415	0,502	0,398	0,5
<i>O. brasiliensis</i>	-	0,15	5,687	1,575	0,778	2,18	0,808	0,428	0,503	0,196	0,517	0,754	0,364	0,451	0,373	0,557
<i>O. brasiliensis</i>	-	0,174	4,284	1,197	0,488	1,957	0,29	0,546	0,442	0,315	0,485	0,58	0,403	0,368	0,393	0,421
<i>O. brasiliensis</i>	-	0,16	5,524	1,673	0,721	2,068	0,405	0,774	0,466	0,278	0,526	0,493	0,364	0,379	0,346	0,437
<i>O. brasiliensis</i>	-	0,264	4,355	1,349	0,564	2,341	0,44	0,751	0,502	0,23	0,565	0,651	0,43	0,426	0,444	0,505
<i>O. brasiliensis</i>	-	0,144	4,893	1,77	0,742	2,403	0,479	0,816	0,559	0,295	0,657	0,757	0,496	0,524	0,517	0,609
<i>O. brasiliensis</i>	-	0,191	6,457	1,785	0,721	2,708	0,52	0,839	0,606	0,29	0,741	0,746	0,512	0,524	0,53	0,597
<i>O. brasiliensis</i>	-	0,187	5,411	1,711	0,65	2,425	0,468	0,801	0,558	0,323	0,565	0,681	0,492	0,476	0,458	0,563
<i>O. brasiliensis</i>	-	0,131	3,892	1,187	0,359	1,848	0,284	0,532	0,379	0,221	0,472	0,517	0,354	0,362	0,33	0,409
<i>O. brasiliensis</i>	-	0,138	3,584	1,154	0,535	1,724	0,283	0,525	0,396	0,221	0,43	0,507	0,392	0,361	0,347	0,399
<i>O. brasiliensis</i>	-	0,169	4,256	1,379	0,708	2,266	0,372	0,722	0,49	0,296	0,515	0,455	0,49	0,492	0,422	0,555

<i>O. brasiliensis</i>	-	0,163	4,886	1,607	0,579	2,214	0,374	0,612	0,46	0,267	0,511	0,631	0,451	0,472	0,445	0,507
<i>O. brasiliensis</i>	-	0,143	4,234	1,403	0,51	2,081	0,308	0,639	0,483	0,269	0,437	0,533	0,37	0,345	0,353	0,382
<i>O. brasiliensis</i>	-	0,156	4,579	1,248	0,536	1,993	0,302	0,532	0,454	0,263	0,474	0,559	0,421	0,383	0,42	0,435
<i>O. brasiliensis</i>	-	0,164	5,976	1,734	0,779	2,414	0,389	0,809	0,551	0,338	0,543	0,655	0,472	0,479	0,439	0,499
<i>O. brasiliensis</i>	-	0,147	5,822	1,538	0,655	2,283	0,406	0,649	0,448	0,265	0,515	0,577	0,452	0,459	0,469	0,502
<i>O. brasiliensis</i>	-	0,208	8,298	2,389	1,016	3,296	0,633	1,026	0,685	0,478	0,614	0,78	0,609	0,586	0,545	0,656
<i>O. brasiliensis</i>	-	0,154	5,449	1,742	0,782	2,118	0,468	0,663	0,561	0,271	0,478	0,644	0,464	0,467	0,402	0,506
<i>O. brasiliensis</i>	-	0,165	4,996	1,55	0,673	2,507	0,381	0,713	0,588	0,351	0,486	0,685	0,496	0,546	0,43	0,601
<i>O. brasiliensis</i>	-	0,164	5,416	1,401	0,815	2,321	0,487	0,781	0,421	0,269	0,5	0,577	0,397	0,412	0,435	0,491
<i>O. brasiliensis</i>	-	0,198	7,319	2,201	1,025	3,119	0,535	0,903	0,699	0,36	0,57	0,858	0,528	0,596	0,521	0,632
<i>O. brasiliensis</i>	-	0,134	3,969	1,115	0,554	2,052	0,3	0,704	0,507	0,265	0,461	0,539	0,426	0,424	0,378	0,474
<i>O. brasiliensis</i>	-	0,159	5,761	1,712	0,964	2,394	0,483	0,721	0,544	0,288	0,517	0,658	0,389	0,581	0,476	0,598
<i>O. brasiliensis</i>	-	0,136	6,082	2	0,733	2,673	0,569	0,911	0,645	0,274	0,622	0,743	0,344	0,483	0,385	0,601
<i>O. brasiliensis</i>	-	0,159	5,036	1,553	0,99	1,52	0,216	0,442	0,333	0,176	0,518	0,62	0,427	0,439	0,412	0,474
<i>O. brasiliensis</i>	-	0,201	5,703	1,593	0,764	2,47	0,376	0,734	0,5	0,324	0,557	0,66	0,492	0,448	0,447	0,501
<i>O. brasiliensis</i>	-	0,231	8,061	2,492	1,29	3,839	0,793	1,041	0,608	0,441	0,643	0,701	0,616	0,691	0,648	0,799
<i>O. brasiliensis</i>	-	0,143	4,8	1,515	0,62	2,21	0,371	0,65	0,482	0,303	0,54	0,655	0,403	0,492	0,375	0,494
<i>O. brasiliensis</i>	-	0,127	4,292	1,261	0,551	2,094	0,39	0,608	0,426	0,233	0,505	0,6	0,421	0,421	0,414	0,469
<i>O. brasiliensis</i>	-	0,219	5,895	2,086	0,7	2,734	0,596	0,891	0,588	0,352	0,617	0,628	0,69	0,609	0,616	0,689
<i>O. brasiliensis</i>	-	0,188	5,071	1,624	0,65	2,467	0,517	0,785	0,55	0,283	0,53	0,602	0,547	0,475	0,505	0,55

<i>O. brasiliensis</i>	<i>O. tommasii</i>	0,115	5,616	1,534	0,736	2,228	0,419	0,648	0,498	0,283	0,511	0,616	0,44	0,485	0,427	0,555
<i>O. brasiliensis</i>	<i>O. tommasii</i>	0,168	5,295	1,646	0,642	2,339	0,417	0,788	0,539	0,196	0,506	0,547	0,466	0,49	0,478	0,581
<i>O. brasiliensis</i>	<i>O. tommasii</i>	0,197	6,873	2,001	1,04	2,905	0,533	0,856	0,596	0,29	0,615	0,788	0,613	0,561	0,605	0,639
<i>O. brasiliensis</i>	<i>O. tommasii</i>	0,154	6,224	1,827	0,771	2,596	0,597	0,867	0,55	0,263	0,595	0,793	0,527	0,597	0,561	0,656
<i>O. brasiliensis</i>	<i>O. tommasii</i>	0,148	4,636	1,429	0,556	2,078	0,337	0,624	0,453	0,276	0,485	0,608	0,41	0,423	0,431	0,457
<i>O. brasiliensis</i>	<i>O. tommasii</i>	0,194	5,645	1,738	0,695	2,394	0,542	0,84	0,614	0,309	0,606	0,826	0,506	0,515	0,518	0,598
<i>O. spiniformis</i>	-	1,292	7,362	2,184	0,891	2,756	0,545	0,876	0,658	0,356	0,673	0,795	0,511	0,772	0,519	0,78
<i>O. spiniformis</i>	-	1,799	4,739	1,277	0,714	2,437	0,553	0,829	0,572	0,238	0,669	0,69	0,48	0,508	0,493	0,622
<i>O. spiniformis</i>	-	1,663	5,266	1,785	0,778	2,495	0,54	0,845	0,605	0,286	0,415	0,645	0,462	0,452	0,512	0,577
<i>O. spiniformis</i>	-	1,254	5,763	2,345	1,004	2,363	0,574	0,845	0,668	0,31	0,492	0,778	0,558	0,692	0,551	0,767
<i>O. brasiliensis</i>	<i>O. cf. angulata</i>	0,206	6,03	1,407	0,814	2,843	0,6	0,703	0,633	0,313	0,664	0,859	0,587	0,588	0,654	0,639
<i>O. brasiliensis</i>	<i>O. cf. angulata</i>	0,156	5,91	1,719	0,646	2,665	0,545	0,865	0,611	0,386	0,605	0,896	0,669	0,696	0,611	0,676
<i>O. brasiliensis</i>	<i>O. cf. angulata</i>	0,154	5,07	1,477	0,736	2,319	0,568	0,827	0,605	0,266	0,677	0,82	0,545	0,478	0,476	0,568
<i>O. brasiliensis</i>	<i>O. cf. angulata</i>	0,136	5,113	1,583	0,867	1,984	0,362	0,587	0,478	0,242	0,642	0,848	0,406	0,504	0,476	0,599
<i>O. brasiliensis</i>	<i>O. cf. angulata</i>	0,178	5,523	1,695	0,644	2,524	0,517	0,816	0,628	0,322	0,516	0,758	0,461	0,546	0,482	0,619
<i>O. brasiliensis</i>	<i>O. cf. angulata</i>	0,15	4,676	1,549	0,615	1,773	0,351	0,513	0,458	0,233	0,61	0,806	0,371	0,466	0,432	0,564
<i>O. brasiliensis</i>	<i>O. cf. angulata</i>	0,188	5,518	1,683	0,816	2,507	0,471	0,767	0,541	0,378	0,521	0,754	0,496	0,546	0,487	0,639
<i>O. brasiliensis</i>	<i>O. cf. angulata</i>	0,143	3,921	1,145	0,577	1,828	0,395	0,602	0,447	0,217	0,595	0,747	0,363	0,457	0,37	0,467

Fonte: a própria autora (2023).

ANEXO F - Gráfico da série histórica, em décadas, de registros de indivíduos de *Ophiothrix brasiliensis* (com morfotipos *O. tommasii* e *O. cf. angulata*) e *O. spiniformis* no Ceará.



Fonte: a própria autora (2023).