

Abordagens atuais em biogeografia marinha

Current approaches in marine biogeography

Thaís Pires Miranda, Antonio Carlos Marques

Laboratório de Evolução Marinha, Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, SP Brasil

Resumo. A biogeografia marinha estuda a história da distribuição geográfica dos táxons marinhos, tendo as áreas de endemismo e os traços generalizados como unidades básicas analíticas. Estudos em biogeografia marinha são incipientes para a maioria dos táxons marinhos, principalmente devido às dificuldades de caracterização e compreensão das barreiras que determinam cladogêneses dos grupos. Atualmente, o estudo da distribuição geográfica de táxons marinhos não apresenta uma metodologia analítica estrita e muito das idiosincrasias dessa área são ignoradas em abordagens biogeográficas. Neste artigo, procuramos revisar os conceitos de homologia biogeográfica, barreiras e metodologias em biogeografia marinha, ressaltando a importância dessa disciplina em estudos de biodiversidade e conservação.

Palavras-chave. *Biogeografia, barreiras, biodiversidade, áreas de endemismo, traços generalizados, taxonomia, distribuição geográfica, conservação.*

Abstract. Marine biogeography focuses on the history of geographic distribution of marine taxa, with areas of endemism and generalized tracks as basic units of analysis. Studies in marine biogeography are incipient for the majority of marine taxa, mainly because of difficulties in characterizing and understanding the barriers that causes cladogenesis of the groups. Currently, the study of geographical distribution of marine taxa does not have a strict analytical methodology, and many idiosyncrasies of the realm are ignored in biogeographic approaches. Herein we provided a review of the concepts of biogeographic homology, barriers and methodologies used in marine biogeography, and we stressed the importance of this discipline in studies of biodiversity and conservation.

Key words. *Biogeography, barriers, biodiversity, areas of endemism, generalized tracks, taxonomy, geographic distribution, conservation.*

Introdução à biogeografia: definições e pressupostos

A biogeografia é uma ciência interdisciplinar que se diferencia das outras áreas da ciência pela heterogeneidade de seus princípios e metodologias (Morrone, 2004). Existem vários ramos dentro da biogeografia (*e.g.*, biogeografia ecológica ou histórica, marinha ou terrestre, de conservação), os quais, apesar de suas divergências conceituais, lidam com os mesmos padrões e, portanto, estão integrados espaço-temporalmente. Apesar de sua complexidade e vastidão conceitual-metodológica, o interesse em biogeografia cresceu extraordinariamente nos últimos anos (Morrone, 2009), mesmo em áreas pouco estudadas, como a biogeografia marinha. Esse ramo da biogeografia vem sendo foco de muito interesse atual, principalmente devido às crescentes preocupações com perdas

de habitats e conservação ambiental.

A biogeografia compreende o estudo da história dos seres vivos e sua distribuição geográfica no espaço (Morrone e Crisci, 1995; Crisci e col., 2000), podendo ser dividida em dois principais ramos: a biogeografia histórica e a biogeografia ecológica.

A biogeografia histórica enfoca o efeito dos eventos de grande escala temporal (*e.g.*, evolutivos, tectônicos) sobre os padrões de distribuição e história das espécies e táxons supra-específicos (Nelson e Platnick, 1981; Humphries e Parenti, 1999; Crisci e col., 2000; Morrone, 2009). Já a biogeografia ecológica analisa padrões nos níveis populacional e específico, enfatizando os efeitos dos processos ecológicos (*e.g.*, temperatura, umidade, salinidade, disponibilidade de alimento) que ocorrem em escalas mais curtas de tempo (Nelson e Platnick, 1981; Cox e Moore,

Contatos dos autores:
thaismir@ib.usp.br
marques@ib.usp.br

Apoio: FAPESP, CAPES-
PROAP, CNPq

Recebido 20out10
Aceito 15abr11
Publicado 07nov11

1993, Morrone, 2009). O problema dessa separação está na pouca interação entre essas duas vertentes e isso se reflete em uma predominância de estudos narrativos sobre os analíticos, o que pode gerar conclusões baseadas apenas em divergências de opiniões, não comparáveis em sua essência, e não baseadas em metodologias rigorosas de estudo (Morrone e Crisci, 1995; Crisci e col., 2000).

Historicamente, a dispersão e a vicariância são os principais modelos de explicação para a distribuição dos organismos e, conseqüentemente, os principais causadores de oposições de ideias em biogeografia histórica (Morrone e Crisci, 1995; Morrone, 2009). A ideia de Hennig, de que tanto a dispersão quanto a vicariância podem explicar a distribuição dos organismos, associada à anagênese, cladogênese e paleogeografia, originou a biogeografia filogenética, a qual estuda a história dos grupos monofiléticos hierárquicos no tempo e no espaço (Brundin, 1981). Contraposta à biogeografia filogenética, a pan-biogeografia considera a vicariância como principal modelo explicativo para a distribuição dos organismos, sendo a história geológica da Terra o principal fator para explicar os padrões de subdivisão e isolamento das biotas (Croizat, 1958). A união das ideias de Hennig e Croizat permitiu o surgimento da biogeografia cladística, a qual relaciona as espécies com suas áreas de distribuição por meio do uso de cladogramas (Cox e Moore, 1993; Morrone e Crisci, 1995) buscando, assim, uma compreensão filogenética para as áreas ocupadas pelos táxons.

Estudos biogeográficos iniciam-se por meio de análises de áreas de distribuição geográfica (Crisci e col., 2000), as quais têm as áreas de endemismo ou os traços generalizados como unidades básicas de estudo, também denominadas hipóteses de homologia biogeográfica primária (Morrone, 2001, 2009). Estas hipóteses estão relacionadas à pan-biogeografia de Croizat (1958), na qual os táxons estão integrados espaço-temporalmente numa mesma biota, ou seja, possuem uma história biogeográfica comum. O teste cladístico para os componentes bióticos identificados (*i.e.*, para as hipóteses de homologia biogeográfica primária) constitui a homologia biogeográfica secundária, a qual corresponde o principal objetivo da biogeografia cladística (Morrone, 2001, 2004, 2009).

Dificuldades taxonômicas, independentes do domínio ambiental de interesse, seja esse terrestre ou marinho, constituem entraves aos

estudos biogeográficos. O primeiro obstáculo relaciona-se à confiabilidade das identificações das espécies e, conseqüentemente, à determinação dos pontos geográficos com a presença real de um determinado táxon. O segundo obstáculo é a ausência de cladogramas no nível específico que permitam a inferência das distribuições em um contexto filogenético, mesmo que haja dados fidedignos sobre a distribuição dos táxons. Assim, os estudos taxonômicos e filogenéticos amplos e de qualidade são condições essenciais para análises de distribuição geográfica e inferências de áreas de endemismo e traços generalizados, tanto para a biota como um todo como para comunidades específicas.

Homologia biogeográfica primária e barreiras geográficas no ambiente marinho

Estudos na área marinha precisam ser intensificados e focados sob uma ótica evolutiva, e não simplesmente considerados como “difíceis” ou “impossíveis”, a ponto de se relegar a biogeografia apenas aos grupos continentais. Um exemplo notável de aplicação de um enfoque biogeográfico estrito é o trabalho de van Soest e Hajdu (1997), o qual justamente conclama a necessidade de mais estudos na área, mas este é, sem dúvida, uma exceção.

Briggs (1974) foi um dos primeiros autores a delimitar e caracterizar zonas zoogeográficas e províncias marinhas em nível mundial, considerando-se padrões de distribuição e ciclo de vida de táxons provenientes de plataformas continentais, regiões de mar aberto e de profundidade. Apesar da abordagem baseada em centros de origem, a importância histórica deste trabalho está no pioneirismo relacionado à descrição e sistematização dos conceitos em biogeografia marinha, os quais comumente eram apontados de forma fragmentada em estudos de outras áreas. Como ressaltado pelo autor, o acúmulo de conhecimentos em biologia marinha ainda é escasso, principalmente devido à grande extensão territorial dos oceanos, sua tridimensionalidade e à hostilidade de alguns ambientes, os quais dificultam as atividades observacionais humanas, tais como, as regiões de profundidade e de mar aberto.

Atualmente, os estudos em biogeografia marinha concentram-se, em sua maioria, na caracterização de padrões de distribuição geográfica (*e.g.*, Anderson e col., 2009; Gibbons e col., 2010a, b; Olu e col., 2010) e na delimitação de

homologias biogeográficas primárias (*i.e.*, áreas de endemismo ou traços generalizados). Os estudos em homologia biogeográfica primária estão particularmente mais direcionados à inferência e delimitação de áreas de endemismo por meio de métodos de parcimônia, principalmente em regiões austrais, tais como o sudeste do Pacífico e continente antártico (*viz.*, Glasby e Alvarez, 1999; Moreno e col., 2006; Marques e Peña Cantero, 2010). São poucos os estudos que empregam traços generalizados na delimitação de áreas de endemismo (*e.g.*, Hajdu, 1998; Vargas e col., 2008) ou outras metodologias pan-biogeográficas para a reconstrução da história de áreas no ambiente marinho (*e.g.*, Myers e Lowry, 2009). Estudos comparando diferentes metodologias aplicadas na definição de áreas de endemismo marinhas são preliminares e raros (Vargas e col., 2008), provavelmente por exigir uma grande quantidade de registros taxonômicos fidedignos com dados georreferenciados, o que não ocorre na maioria das bases de dados disponíveis atualmente. Isso demanda que o pesquisador realize todo o trabalho taxonômico preliminar e básico para estas inferências.

Em biogeografia histórica marinha, o número de estudos é até menor que a definição de homologias primárias. Alguns exemplos são Garraffoni e col. (2006) com o uso de análise de parcimônia de endemidade (PAE) na delimitação de padrões biogeográficos mundiais para espécies de terebelídeos e van Soest e Hajdu (1997), que aplicam diferentes metodologias de biogeografia cladística (análise de componentes, análise de parcimônia de Brooks e análise de enunciados de 3-áreas) para a construção de cladogramas gerais de área em nível mundial para espécies de esponjas.

Pelo exposto, podemos supor que a compreensão sobre a distribuição geográfica de táxons marinhos não é uma tarefa simples. A inexistência de estudos em biogeografia para a maioria dos grupos marinhos pode ser creditada ao fato de que a ideia de evolução biológica conjunta à evolução geológica/ambiental não é tão evidente no meio marinho, seja por fatores biológicos ou físicos. Entre os fatores biológicos, há uma compreensão comum de que existe amplo potencial de dispersão no ambiente marinho, causado pelo fato de que a maioria dos organismos possui estágios dispersivos em seus ciclos de vida (sejam esses larvas, como ocorre em decápodes, ou adultos, como em hidrozoários), além da intensa e histórica forésia

humana (por meio de "fouling", água de lastro de navios, etc.). O estudo dos ciclos de vida das espécies é um aspecto pouco explorado e de suma importância para a compreensão da evolução no tempo e espaço, uma vez que abordagens biogeográficas não podem negligenciar a relação entre a biologia dos grupos e suas áreas de endemismo. Um exemplo neste sentido é Gibbons e col. (2010a), que relacionaram dados de riqueza, distribuição geográfica e estratégias de ciclo de vida dentre os Hydrozoa, e concluem que os táxons holoplanctônicos possuem maior capacidade de dispersão em relação aos bentônicos. Posteriormente, Gibbons e col. (2010b) novamente usam dados de presença/ausência de espécies de Hydrozoa associados a diferentes estratégias de ciclo de vida desse grupo para concluir que os táxons holoplanctônicos apresentam menor estrutura biogeográfica em relação aos táxons bentônicos. Ambos os estudos corroboram o paradigma clássico marinho da maior distribuição geográfica em grupos com maior potencial dispersivo.

Dentre os fatores físicos, há uma dificuldade inerente em se compreender a vicariância no ambiente marinho, ou seja, se delimitar a existência de barreiras históricas ou atuais que determinaram a cladogênese dos grupos (Myers, 1997; Heads, 2005). Porém, do ponto de vista teórico (*viz.*, Nelson e Platnick, 1981), não há razão para descartar o modelo vicariante como fator explicativo para compreender os padrões de distribuições dos organismos marinhos. Heads (2005) critica justamente o amplo uso do conceito de dispersão de Darwin-Wallace em estudos do ambiente marinho, discutindo alternativas relacionadas à pan-biogeografia de Croizat e, conseqüentemente, à pressuposição do processo de vicariância como principal fator responsável pelo estabelecimento do endemismo em uma determinada área.

Atualmente, observa-se que inferências sobre a distribuição de organismos marinhos experimentam, em grande medida, uma ausência de metodologia analítica biogeográfica formal, estando, portanto, toda a disciplina em um estágio anterior à própria elaboração dos padrões e/ou de artefatos perpetuáveis concertados de distribuição. Como ressaltado por Myers (1997), embora ainda não compreendamos corretamente o funcionamento das barreiras geográficas no ambiente marinho, sua existência pode ser evidenciada por meio da descontinuidade que elas produzem na distribuição das espé-

cies. Essa incompreensão sobre barreiras pode ser creditada à maior complexidade dos ecossistemas marinhos, os quais são caracterizados por vários regimes de correntes e frentes oceânicas, diferenças de temperatura, salinidade, profundidade, gradientes latitudinais, relevo e composição de fundo, além das distintas comunidades que se estabelecem de acordo com as condições abióticas de cada local (*viz.*, Acha e col., 2004; Lucas e col., 2005, para regimes oceânicos no Atlântico sul). Desta forma, uma variável ambiental que pode funcionar como barreira geográfica para uma comunidade de uma área (*e.g.*, tipo de substrato e/ou composição de fundo oceânico para os hidróides bentônicos do sudoeste do Atlântico), pode não ter qualquer influência para outra comunidade que ocupa esta mesma área e que seja influenciada por outras variáveis ambientais (*e.g.*, temperatura e luminosidade da coluna d'água para o fitoplâncton do sudoeste do Atlântico). Assim, fica evidente que barreiras atuam sobre biologies uniformes dos organismos marinhos, e não sobre táxons ou sobre a biota como um todo.

Entretanto, abordagens relacionadas à existência de barreiras biogeográficas marinhas têm sido mais frequentes na última década (*viz.*, Myers, 1997; McCartney e col., 2000; Heads, 2005), assim como outros estudos em biogeografia marinha (*viz.* Engle e Summers, 2000; De Grave, 2001; Garraffoni e col., 2006; Moreno e col., 2006; Winfield e col., 2006; Myers e Lowry, 2009; Marques e Peña Cantero, 2010). Em um estudo recente, Olu e col. (2010) demonstraram que a profundidade é a variável determinante da estrutura da comunidade da megafauna de áreas mais profundas (abaixo dos 330m) da região Atlântica-Equatorial e, portanto, atua como barreira para a distribuição dessas espécies. Mas este tipo de abordagem é uma exceção nos estudos biogeográficos marinhos.

Metodologias de análises biogeográficas e suas relações com o ambiente marinho

Não há metodologias estritas ou únicas para análises biogeográficas no ambiente marinho. Como consequência, até o momento, a maior parte das propostas de "províncias marinhas" continua sendo baseada em cenários interpretativos/narrativos (*e.g.*, Briggs, 1974; Palacio, 1982) ou em revisões da literatura (*e.g.*, Spalding e col., 2007), sem base metodológica e analítica estrita. Os poucos estudos existentes em

biogeografia marinha usam as metodologias biogeográficas tradicionais que foram primariamente propostas para táxons terrestres, seja na área de pan-biogeografia ou de biogeografia cladística.

Particularmente para as áreas de endemismo, vários métodos foram propostos para sua identificação, tais como modelos nulos (Mast e Nyffeler, 2003; Giokas e Sfenthourakis, 2008), agrupamentos de áreas (Harold e Mooi, 1994; Deo e DeSalle, 2006), análises de parcimônia (Rosen, 1988; Morrone, 1994; Morrone e Escalante, 2002) e algoritmos particulares de otimização (Szumik e col., 2002; Szumik e Goloboff, 2004). Nenhuma dessas metodologias leva em consideração a complexidade e tridimensionalidade do ambiente marinho e suas idiosincrasias abióticas, tais como regimes de correntes oceânicas, temperatura, salinidade, profundidade, entre outras.

A profundidade, por exemplo, é uma das variáveis ambientais que mais influencia na composição de comunidades marinhas. Para Okolodkov (2010), por exemplo, a biogeografia marinha deveria estar dividida em biogeografia do pelagial e biogeografia do bentos, sendo que a biogeografia do pelagial poderia ainda estar dividida em biogeografia oceânica e biogeografia costeira. Essa separação não é sem sentido, já que em uma mesma coluna d'água poderia se encontrar, por exemplo, uma área de endemismo bentônica a 2.000m de profundidade e outra planctônica, nos primeiros 20m de profundidade que, inclusive, podem ser baseadas nos mesmos táxons. Novamente, é determinante se compreender a distribuição das espécies (e suas fases) marinhas sob a ótica das múltiplas biologies encerradas no ambiente.

As correntes e massas de água oceânicas também são variáveis importantes na determinação da distribuição de organismos marinhos. A presença de uma espécie (ou um conjunto delas) em determinado ponto do litoral sudeste do Brasil, por exemplo, poderia simplesmente ser devido à penetração de uma massa de água profunda que flui do litoral argentino em direção ao Brasil em uma determinada época do ano, possibilitando o estabelecimento dessa comunidade de espécies típicas do litoral argentino no litoral sudeste do Brasil, inclusive com distribuições aparentemente descontínuas. Assim, o possível estabelecimento de uma área de endemismo devido à presença dessa espécie, por exemplo, não poderia ser considerada

temporalmente permanente, nem poderia envolver toda a área entre o sudeste do Brasil e Argentina – o correto seria interpretá-la como sazonal e ligada ao movimento da corrente oceânica responsável por sua existência no sudeste do Brasil.

Essas considerações não implicam que as metodologias tradicionais de estudos em biogeografia devam ser simplesmente abandonadas ou descartadas nos estudos de biogeografia marinha. Apenas alertam para a necessidade de uma compreensão e análise que levem em consideração estes aspectos únicos do ambiente. Uma área de endemismo proposta para o meio do Atlântico, por exemplo, faz sentido se tiver também sua posição na coluna d'água localizada, e não simplesmente ser considerada como bidimensional. Ainda, se por acaso essa área for comparada ou discutida em relação à de outras comunidades, essas discussões devem ser feitas sempre levando-se em consideração a batimetria, ou a massa d'água única ou predominante das regiões, por exemplo. Desta forma, as metodologias biogeográficas tradicionais podem e devem ser empregadas em biogeografia marinha, mas isso deve ser feito com cautela, sempre se considerando a tridimensionalidade do ambiente marinho e as variáveis ambientais que podem atuar na distribuição geográfica das espécies. Esses cuidados e prevenções são importantes para o aprimoramento, adequação e uso das metodologias biogeográficas em ambientes complexos e diferenciados, tal como o ambiente marinho, e resultarão em padrões mais congruentes e melhor descritores do ambiente.

O cenário atual dos estudos em biogeografia marinha

Atualmente, a atividade relacionada à biodiversidade marinha tem incentivado a criação de bases de dados, aumento e organização de coleções de museus, formação de taxonomistas, entre outros (*viz.*, O'Dor e col., 2010). Essas medidas são importantes como base para o desenvolvimento de estudos biogeográficos com novas abordagens e também para criar um arcabouço para outras disciplinas, tais como, conservação, ecologia, filogeografia, genética, entre outras. A existência de uma maior diversidade de filós marinhos em relação aos terrestres (Myers, 1997; Okolodkov, 2010) não implica em uma maior quantidade satisfatória de re-

visões sistemáticas para os táxons marinhos, envolvendo desde o levantamento de fauna/flora (seja por coleta em campo e/ou coleções de museus), mapeamento de distribuições geográficas e construção de filogenias. No Brasil, por exemplo, há uma escassez de filogenias no nível específico, mesmo para os táxons marinhos com fauna melhor conhecida (*e.g.*, Copepoda, Chaetognata; *viz.*, Migotto e Marques, 2006), o que dificulta a elaboração de hipóteses de homologia biogeográfica secundária. Dessa forma, podemos afirmar que há uma necessidade urgente de estudos taxonômicos para organismos marinhos antes da delimitação de homologias biogeográficas.

Com relação à área de conservação, estudos e classificações biogeográficas dos ecossistemas são fundamentais para o estabelecimento de áreas de proteção no ambiente marinho, principalmente pela representatividade desse ambiente ser subestimada em relação ao que existe mundialmente para outras regiões (Spalding e col., 2007). Lourie e Vincent (2004) apontam e discutem cinco principais áreas nas quais a biogeografia pode contribuir para estudos em conservação: (1) mapas de distribuição geográfica das espécies, (2) modelos de distribuição, (3) classificações biológicas adequadas para a identificação de áreas, (4) identificação dos processos que determinam e mantêm as distribuições das espécies e (5) ferramentas adequadas para analisar os dados, e todas estas se aplicam ao ambiente marinho.

Whittaker e col. (2005) faz uma revisão crítica às aplicações de alguns aspectos da biogeografia em estudos de conservação e afirma que a ciência biogeográfica ainda é pobre dentro da área de biologia da conservação, sendo uma "Cinderella within Conservation Biology" (Whittaker e col., 2005:3). Entretanto, recentemente, o número de estudos em biogeografia da conservação vem aumentando (*e.g.*, Lourie e Vincent, 2004; Leslie, 2005), incluindo estudos que apresentam classificações biogeográficas baseadas na literatura para áreas costeiras marinhas (*e.g.*, Spalding, 2007) com proposta de conservação de ambientes. Ainda assim, os ambientes para os quais existem estudos nessa área relacionam-se, em sua maioria, às águas costeiras e de plataforma, para as quais a atenção e o interesse humano estão mais voltados (Kochin e Levin, 2003; Spalding, 2007). Como ressaltado por Kochin e Levin (2003), uma maior atenção e disponibilização de recursos devem ser vol-

tados aos estudos no ambiente marinho, para que as falhas e problemas encontrados nessa linha de pesquisa possam ser resolvidos urgentemente.

Considerações finais

A biogeografia é uma ciência que tem se desenvolvido amplamente nos últimos anos, principalmente com relação às diferentes áreas em que pode ser aplicada e às diferentes metodologias propostas (*e.g.*, Brooks, 1981; Nelson e Platnick, 1981; Rosen, 1988; Harold e Mooi, 1994; Morrone, 1994; Nelson e Ladiges, 1996; Szumik e col., 2002; Mast e Nyffeler, 2003; Szumik e Goloboff, 2004; Porzecanski e Cracraft, 2005; Deo e DeSalle, 2006; Giokas e Sfenthourakis, 2008). A ausência de uma teoria biogeográfica unificada e a ampla variedade de metodologias contribuem com a existência de pensamentos opostos e extremos nesta linha de pesquisa (Morrone, 2009).

A biogeografia marinha é o ramo temático da biogeografia que detém o menor número de estudos e metodologias desenvolvidas. Como ressaltado por Tronolone (2008), o conhecimento atual existente para o ambiente marinho concentra-se nos níveis tróficos de topo, devido principalmente à importância econômica direta desses organismos. Essa situação agrava-se com a existência de poucos taxonomistas em muitos grupos marinhos (Marques e Lamas, 2006; Migotto e Marques, 2006), dificultando a existência de conhecimentos suficientes da taxonomia, distribuição geográfica e relações de parentesco da fauna/flora marinha, os quais são a base para o desenvolvimento de estudos biogeográficos. Entretanto, atualmente, incentivos para o aumento dos conhecimentos na área marinha são mais frequentes (*viz.* O'Dor e col., 2010), incluindo estudos em conservação (Amaral e Jablonski, 2005; Leslie, 2005; Anderson e col., 2009) e em biogeografia da conservação (Lourie e Vincent, 2004; Leslie, 2005; Whittaker e col., 2005). Desta forma, como ressaltado por Crisci e col. (2000), os conflitos existentes entre as diferentes linhas de pensamento em biogeografia são comuns e devem ser enfrentados para se encontrar uma solução. Um primeiro passo seria uma maior integração entre a biogeografia ecológica e histórica, já que tanto os fatores ecológicos quanto os históricos são importantes na determinação/modulação dos padrões de biodiversidade (Morrone, 2009). A biogeografia

marinha é uma linha de pesquisa que, apesar de ainda apresentar estudos incipientes, está se desenvolvendo em sua teoria e métodos, principalmente com os constantes incentivos em estudos de biodiversidade e conservação marinha.

Agradecimentos

A Silvio Nihei pelo convite em participar deste número. Aos colegas Gabriel Genzano (Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina) e Hermes Mianzan (Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Argentina) pelas constantes colaborações nesta área de estudo. Aos dois revisores anônimos pelos comentários e sugestões para a melhoria do texto. TPM teve apoio financeiro da FAPESP (Proc. 2006/58226-0, 2010/06927-0), CAPES-PROAP e CNPq (Proc. 142269/2010-7); ACM teve apoio financeiro da FAPESP (Proc. 2004/09961-4, 2010/52324-6, 2011/50242-5), CNPq (557333/2005-9, 305735/2006-3, 490348/2006-8, 562143/2010-6, 563106/2010-7) e CAPES (PRODOC e PRO-CAD).

Contribuição dos autores

Ambos os autores desenvolveram as ideias, conteúdo e discussões do texto.

Bibliografia

- Acha, E.M., Mianzan, H., Guerrero, R.A., Favero, M. e Bava, J. (2004). Marine fronts at the continental shelves of austral South America physical and ecological processes. *Journal of Marine Systems* 44, 83-105.
- Amaral, A.C.Z. e Jablonski, S. (2005). Conservation of marine and coastal biodiversity in Brazil. *Conservation Biology* 19, 625-631.
- Anderson, R.J., Bolton, J.J. e Stegenga, H. (2009). Using the biogeographical distribution and diversity of seaweed species to test the efficacy of marine protected areas in the warm-temperate Agulhas Marine Province, South Africa. *Diversity and Distributions* 15, 1017-1027.
- Briggs, J.C. (1974) *Marine Zoogeography*. New York: McGraw-Hill Book Company.
- Brooks, D.R. (1981). Hennig's parasitological method: a proposed solution. *Systematic Zoology* 30, 229-249.
- Brundin, L.Z. (1981). Croizat's Panbiogeography versus Phylogenetic Biogeography. In: *Vicariance Biogeography: A critique: a symposium of the Systematics Discussion Group of the American Museum of Natural History*. Eds G., Nelson e D.E., Rosen. New York: Columbia University Press.
- Cox, C.B. e Moore, P.D. (1993). *Biogeography: an ecological and evolutionary approach*. Oxford: Blackwell.
- Crisci, J.V., Katinas, L. e Posadas, P. (2000). Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica.

- Buenos Aires: Sociedad Argentina de Botánica.
- Croizat, L. (1958). Panbiogeography. Caracas: published by the author.
- De Grave, S. (2001). Biogeography of Indo-Pacific Pontoninae (Crustacea, Decapoda): a PAE analysis. *Journal of Biogeography* 28, 1239-1253.
- Deo, A.J. e DeSalle, R. (2006). Nested areas of endemism analysis. *Journal of Biogeography* 33, 1511-1526.
- Engle, V.D. e Summers, J.K. (2000). Biogeography of benthic macroinvertebrates in estuaries along the Gulf of Mexico and western Atlantic coasts. *Hydrobiologia* 436, 17-33.
- Garraffoni, A.R.S., Nihei, S.S. e Lana, P.C. (2006). Distribution patterns of Terebellidae (Annelida: Polychaeta): an application of Parsimony Analysis of Endemism (PAE). *Scientia Marina* 70, 269-276.
- Gibbons, M.J., Janson, L.A., Ismail, A. e Samaai, T. (2010a) Life cycle strategy, species richness and distribution in marine Hydrozoa (Cnidaria: Medusozoa). *Journal of Biogeography* 37, 441-448.
- Gibbons, M.J., Buecher, E., Thibault-Botha, D. e Helm, R.R. (2010b) Patterns in marine hydrozoan richness and biogeography around southern Africa: implications of life cycle strategies. *Journal of Biogeography* 37, 606-616.
- Giokas, S. e Sfenthourakis, S. (2008). An improved method for the identification of areas of endemism using species co-occurrences. *Journal of Biogeography* 35, 893-902.
- Glasby, C.J. e Alvarez, B. (1999) Distribution patterns and biogeographic analysis of austral Polychaeta (Annelida). *Journal of Biogeography* 26, 507-533.
- Hajdu, E. (1998) Toward a panbiogeography of the seas: sponge phylogenies and general tracks. In: *Sponge sciences: multidisciplinary perspectives*. Eds Y. Watanabe, N. Fusetani. Tokyo: Springer.
- Harold, A.S. e Mooi, R.D. (1994). Areas of endemism: definition and recognition criteria. *Systematic Biology* 43, 261-266.
- Heads, M. (2005) Towards a panbiogeography of the seas. *Biological Journal of the Linnean Society* 84, 675-723.
- Humphries, C.J. e Parenti, L. (1999). *Cladistic Biogeography. Second Edition: Interpreting Patterns of Plant and animal Distributions*. Oxford: Oxford University Press.
- Kochin, B.F. e Levin, P.S. (2003). Lack of concern deepens the oceans' problems. *Nature* 424, 723.
- Leslie, H.M. (2005). A synthesis of marine conservation planning approaches. *Conservation Biology* 19, 1701-1713.
- Lourie, S.A. e Vincent, A.C.J. (2004). Using biogeography to help set priorities in marine conservation. *Conservation Biology* 18, 1004-1020.
- Lucas, A.J., Guerrero, R.A., Mianzan, H.W., Acha, E.M. e Lasta, C.A. (2005) Coastal oceanographic regimes of the northern Argentine continental shelf (34-43 S). *Estuarine Coastal and Shelf Science* 65, 405-420.
- Marques, A.C. e Lamas, C.J.E. (2006). Taxonomia zoológica no Brasil: estado da arte, expectativas e sugestões de ações futuras. *Papéis Avulsos de Zoologia* 46, 139-174.
- Marques, A.C. e Peña Cantero, A.L. (2010) Areas of endemism in the Antarctic – a case of study of the benthic hydrozoan genus *Oswaldella* (Cnidaria, Kirchenpaueriidae). *Journal of Biogeography* 37, 617-623.
- Mast, A.R. e Nyffeler, R. (2003). Using a null model to recognize significant co-occurrence prior to identifying candidate areas of endemism. *Systematic Biology* 52, 271-280.
- McCartney, M.A., Keller, G. e Lessios, H.A. (2000) Dispersal barriers in tropical oceans and speciation in Atlantic and eastern Pacific sea urchins of the genus *Echinometra*. *Molecular Ecology* 9, 1391-1400.
- Migotto, A.E. e Marques, A.C. (2006). Invertebrados marinhos. In: *Avaliação do estado do conhecimento da diversidade brasileira*. Ed. T.M. Lewinsohn. Brasília: Ministério do Meio Ambiente.
- Moreno, R.A., Hernández, C.E., Rivadeneira, M.M., Vidal, M.A. e Rozbaczylo, N. (2006). Patterns of endemism in south-eastern Pacific benthic polychaetes of the Chilean coast. *Journal of Biogeography* 33, 750-759.
- Morrone, J.J. (1994). On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology* 43, 438-41.
- Morrone, J.J. (2001). Homology, biogeography and areas of endemism. *Diversity and Distributions* 7, 297-300.
- Morrone, J.J. (2004). *Homología Biogeográfica: las coordenadas espaciales de la vida*. Cuadernos del Instituto de Biología. México DF: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Morrone, J.J. (2009) *Evolutionary Biogeography: an integrative approach with case studies*. New York: Columbia University Press.
- Morrone, J.J. e Crisci, J.V. (1995). Historical Biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26, 373-401.
- Morrone, J.J. e Escalante, T. (2002). Parsimony analysis of endemism (PAE) of Mexican terrestrial mammals at different area units: when size matters. *Journal of Biogeography* 29, 1095-1104.
- Myers, A.A. (1997) Biogeographic barriers and the development of marine biodiversity. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 44, 241-248.
- Myers, A.A. e Lowry, J.K. (2009) The biogeography of Indo-West Pacific tropical amphipods with particular reference to Australia. *Zootaxa* 2260, 109-127.
- Nelson, G. e Platnick, N. (1981). *Systematics and Biogeography: cladistics and vicariance*. New York: Columbia University Press.
- Nelson, G. e Ladiges, P.Y. (1996). TASS: three area subtrees, 2.2. New York: distribuído pelos autores.
- O'Dor, R., Miloslavich, P. e Yarincik, K. (2010). Marine biodiversity and biogeography – regional comparisons of global issues, an introduction. *Plos One* 5, 1-7.
- Okolodkov, Y.B. (2010). *Biogeografía Marina*. Campeche: Universidad Autónoma de Campeche.
- Olu, K., Cordes, E.E., Fisher, C.R., Brooks, J.M., Sibuet, M. e Desbruyères, D. (2010) Biogeography and potential exchanges among the Atlantic Equatorial Belt cold-seep faunas. *Plos One* 5, 1-11.
- Palacio, F.J. (1982) Revisión zoogeográfica marina del sur del Brasil. *Boletim do Instituto Oceanográfico* 31, 69-92.
- Porzecanski, A.L. e Cracraft, J. (2005). Cladistic analysis of distributions and endemism (CADE): using raw distributions of birds to unravel the biogeography of the South American arid lands. *Journal of Biogeography* 32, 261-275.
- Rosen, B.R. (1988). From fossils to earth history: applied historical biogeography. In: *Analytical Biogeography*. Eds A.A., Myers e P.S., Gillers. London: Chapman &

- Hall.
- Spalding, M.D., Fox, H.E., Allen, G.R., Davidson, N., Ferdaña, Z.A., Finlayson, M., Halpern, B.S., Jorge, M.A., Lombana, A., Lourie, S.A., Martin, K.D., McManus, E., Molnar, J., Recchia, C.A. e Robertson, J. (2007) Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. *Bioscience* 57, 573-583.
- Szumik, C.A. e Goloboff, P.A. (2004). Areas of endemism: an improved optimality criterion. *Systematic Biology* 53, 968-977.
- Szumik, C.A., Cuezco, F., Goloboff, P.A. e Chalup, A.E. (2002). An optimality criterion to determine areas of endemism. *Systematic Biology* 51, 806-816.
- Tronolone, V.B. (2008). Estudo faunístico e da distribuição das hidromedusas (Cnidaria, Hydrozoa) da região compreendida entre Cabo Frio (RJ) e Cabo de Santa Marta Grande (SC), Brasil. Tese de Doutorado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, 209p.
- van Soest, R.W.M. e Hajdu, E. (1997). Marine area relationships from twenty sponge phylogenies. A comparison of methods and coding strategies. *Cladistics* 13, 1-20.
- Vargas, S., Guzman, H.M. e Breedy, O. (2008) Distribution patterns of the genus *Pacifigorgia* (Octocorallia: Gorgoniidae): track compatibility analysis and parsimony analysis of endemism. *Journal of Biogeography* 35, 241-247.
- Whittaker, R.J., Araújo, M.B., Jepson, P., Ladle, R.J., Watson, J.E.M. e Willis, K.J. (2005). Conservation biogeography: assessment and prospect. *Diversity and Distributions* 11, 3-23.
- Winfield I., Escobar-Briones, E. e Morrone, J.J. (2006). Updated checklist and identification of areas of endemism of benthic amphipods (Caprellidea and Gammaridea) from offshore habitats in the SW Gulf of Mexico. *Scientia Marina* 70, 99-108.