

BIOGEOGRAFIA MARINHA

Sergio R. Floeter, Abílio Soares-Gomes & Eduardo Hajdu

Nesse capítulo nós vamos explorar interpretações ecológicas e evolutivas extraídas da distribuição geográfica dos organismos marinhos. Veremos que muitas distribuições atuais são produtos de fascinantes histórias evolutivas. Serão discutidas as afinidades da biota marinha brasileira. Também será abordada a importância das escalas espaciais e temporais em estudos ecológicos, enfatizando a utilidade dos estudos em grandes escalas (biogeografia ecológica e/ou macroecologia).

18.1 CONCEITOS

18.1.1 O Que é Biogeografia?

Biogeografia é a ciência que busca documentar e entender padrões espaciais da biodiversidade, a partir da avaliação das distribuições dos organismos – passado e presente. Os três processos fundamentais em biogeografia são: evolução, extinção e dispersão. Evolução é qualquer mudança irreversível na composição genética de uma população, enquanto que extinção é o processo em que uma espécie se torna permanentemente eliminada do planeta. Por dispersão entende-se o estabelecimento de uma população em uma nova área (i.e. extensão da área geográfica de uma espécie), usualmente através da transposição de uma barreira ao fluxo gênico. Por exemplo, as ilhas vulcânicas que nunca estiveram em contato com placas continentais só podem ser colonizadas através de dispersão, um fenômeno normalmente raro, neste caso denominado de dispersão por salto (*jump dispersal*).

Em essência, biogeografia não é uma ciência experimental, mas sim comparativa e baseada na observação, porque as escalas espaciais e temporais envolvidas são geralmente muito grandes. As teorias são desenvolvidas com base nos padrões observados, com subsequente teste de hipóteses e previsões a partir de novas observações. Experimentos naturais, como barreiras biogeográficas (com cronologia ou surgimento conhecido), são usados como modelos de como se dá a evolução de grupos de espécies separadas ao longo do tempo. A biogeografia é uma ciência sintética, trazendo aspectos de várias outras ciências, tais como geologia, paleontologia, paleoceanografia, etc.

A biogeografia tem uma longa história, datando da época de Linnaeus (século 18) e de Darwin e Wallace (século 19), quando se começou a explorar o mundo e a observar como as espécies eram distribuídas. Charles Darwin foi o primeiro grande pesquisador a estudar a distribuição dos corais em sua famosa viagem ao redor do mundo a bordo do H.M.S. 'Beagle'. Já Alfred Russel Wallace, com seus vários trabalhos sobre distribuição de espécies realizados na região Indo-Maláia, é considerado por muitos, o pai da (zoo)biogeografia.

Os biogeógrafos analisam questões como: O que a amplitude e a forma das distribuições geográficas dos organismos marinhos podem nos dizer sobre sua ecologia e história evolutiva? Por que as espécies vivem onde vivem e o que as impede de colonizar novas áreas? Por que existem muito mais espécies nos trópicos do que em latitudes temperadas ou polares?

A biogeografia e outras abordagens correlatas de pesquisa englobam aspectos diversificados, tais como: biogeografia histórica, filogeografia e macroecologia.

18.1.2 Biogeografia Histórica

A biogeografia histórica estuda a história dos táxons no espaço através de ferramentas analíticas que buscam estabelecer os prováveis eventos de vicariância, dispersão e extinção que moldaram seus padrões distribucionais. Vicariância é o termo utilizado para a separação ou divisão de um grupo de organismos por uma barreira biogeográfica, resultando na diferenciação do grupo original em novas espécies. Dispersão e extinção foram previamente definidos em 18.1.1.

18.1.3 Filogeografia

A filogeografia é uma linha de pesquisa que estuda os princípios e processos que governam a distribuição geográfica de linhagens genealógicas, incluindo aquelas em nível intraespecífico. A filogeografia propõe uma relação entre a genética de populações e a sistemática (e, conseqüentemente, a organização espacial das populações). Esses estudos baseiam suas hipóteses nos processos de vicariância, dispersão e extinção, e estabelecem relações entre táxons e/ou entre áreas. As análises, baseadas em filogenias, são realizadas geralmente em níveis subespecíficos (subespécies, populações, linhagens), porém, filogenias de espécies dentro de gêneros também são comuns.

18.1.4 Biogeografia Ecológica e Macroecologia

Estuda a distribuição atual dos organismos tentando entender os padrões observados com base nas interações bióticas e nas influências do ambiente físico sobre os organismos. Esta abordagem contrasta com a da biogeografia histórica, que tenta reconstruir a origem, a dispersão e a extinção de taxa e biotas. Os estudos de reconstituição de ambientes pretéritos, no caso dos ambientes marinhos conhecidos como paleoceanografia, fazem uma ligação entre essas duas abordagens biogeográficas.

O conceito de biogeografia ecológica se confunde com o da macroecologia segundo diversos autores. O termo 'macroecologia' foi cunhado por Brown & Maurer (1989), que o definiram como a disciplina que se dedica à análise ecológica da abundância e da distribuição geográfica das espécies em grandes escalas espaciais e temporais, sendo o ponto de interseção entre a ecologia, a biogeografia e a macroevolução. Como podemos observar, as diferenças, se é que existem entre os dois conceitos, são mínimas. Portanto, no presente capítulo ambos os temas serão tratados em conjunto. A macroecologia envolve trabalhos não só com grupos taxonômicos mas também com os grupos funcionais dos ecossistemas (*e.g.* grupos tróficos, grupos com diferentes tamanhos corporais, capacidade de dispersão, etc.). Adicionalmente, a macroecologia também trabalha com escalonamento de propriedades metabólicas, por exemplo, sem conexão direta com áreas geográficas (*e.g.* implicações evolutivas do escalonamento da rede vascular com o tamanho corporal – o que sai do escopo da biogeografia e desse capítulo). A macroecologia tem sua ênfase na análise estatística dos padrões, ao invés da manipulação experimental, sendo então complementar a estudos ecológicos detalhados realizados em pequenas escalas.

18.2 ÁREAS DE ENDEMISMO E PROVÍNCIAS BIOGEOGRÁFICAS

Áreas de endemismo são unidades geográficas naturais que podem ser determinadas de forma objetiva. Por definição, delimitam-se pela distribuição congruente de duas ou mais espécies, onde congruente não implica em completo acordo em todas as possíveis escalas de mapeamento, mas requer simpatria relativamente extensa. Dentre as diversas propostas feitas para seu reconhecimento, podemos destacar a de Morrone (1994) como particularmente prática e objetiva, derivada do método conhecido como Análise Parciomoniosa de Endemismo, originalmente proposta para o reconhecimento de afinidades históricas entre áreas de ocorrência (hierarquia espacial).

Morrone propôs a aplicação de uma quadrícula sobre mapa de determinada região onde se pretende reconhecer as áreas de endemismo. Os quadrados são georeferenciados e escalonados em escala apropriada (graus, minutos ou segundos de latitude e longitude, ou simplesmente em quilômetros). No passo seguinte, elaboram-se uma matriz onde cada linha representa um quadrado, e cada coluna uma espécie, codificando-a com 1 (um), se a espécie estiver presente naquele quadrado, e com 0 (zero), se estiver ausente. Esta matriz é então analisada por parcimônia de Wagner (*e.g.* programas PAUP, PHYLIP), obtendo-se um cladograma que provavelmente apontará alguns grupos de quadrados. Espécies restritas a cada grupo de quadrados (definido por ao menos duas espécies) são mapeadas, visando o delineamento dos limites de cada área de endemismo. Diversos autores já discutiram endemismo na costa brasileira (*e.g.* EKMAN, 1953; BRIGGS, 1974; PALACIO, 1980; HETZEL & CASTRO, 1994; FLOETER & SOARES-GOMES, 1999; FLOETER & GASPARINI, 2000; ROCHA, 2003), mas ainda não se empregou um método objetivo como o de Morrone para o reconhecimento de áreas de endemismo.

É relativamente bem aceito que as principais áreas marinhas brasileiras de endemismo são os costões rochosos das regiões S e SE, os recifes do sul da Bahia e as ilhas e arquipélagos oceânicos. Endemismo já foi também registrado localmente em diversos pontos do litoral brasileiro. Todavia, frequentemente é difícil distinguir entre endemismo verdadeiro (distribuição realmente restrita), ou falso endemismo decorrente de insuficiência amostral. Esse tipo de incerteza é comumente associada às espécies raras, que podem passar despercebidas em inventários preliminares de biodiversidade, ou àquelas pertencentes a grupos de espécies crípticas (= espécies que são indistinguíveis por caracteres morfológicos, todavia, mantêm o *status* de espécie biológica), onde a necessidade de identificação por especialistas torna duvidosa parte dos registros conhecidos.

18.2.1 Um Estudo de Caso: O Endemismo Provisório de *Arenosclera Brasiliensis* na Região do Cabo Frio

A esponja *Arenosclera brasiliensis* Muricy & Ribeiro, 1999 é bastante comum na região do Cabo Frio (Arraial do Cabo, Cabo Frio e Búzios – RJ), podendo se tratar de um endêmico local. Essa espécie não é conhecida do litoral sul do estado, ou mesmo dos litorais paulista e sul do Brasil. Tampouco é conhecida do litoral nordestino ou das ilhas oceânicas brasileiras. Entretanto, por haver praticamente total desconhecimento da fauna de esponjas no Estado do Espírito Santo não se pode afirmar categoricamente que *A. brasiliensis* seja um endêmico local da região do Cabo Frio.

18.2.2 Unidades de Classificação de Distribuições Geográficas

Apesar da dificuldade no reconhecimento de áreas de endemismo, não é difícil perceber que alguma congruência existe nos padrões de distribuição das diferentes espécies, seja por razões históricas, ou por questões puramente adaptativas. Desta forma, onde houver recifes haverá fauna recifal, e onde houver manguezais haverá uma fauna típica destes ecossistemas. Por vezes, entretanto, a razão por trás das distribuições congruentes observadas pode não estar clara de imediato, implicando em análises efetuadas no âmbito da biogeografia histórica ou ecológica para sua compreensão. Independentemente de sua causa, padrões repetitivos merecem nomes, que por sua vez podem estar classificados hierarquicamente. O mesmo ocorre com a distribuição dos organismos marinhos, costumeiramente agrupados em Regiões, Sub-regiões, Províncias, Sub-províncias e Distritos biogeográficos que infelizmente não são definíveis em termos objetivos amplamente aceitos. Briggs (1974, 1995), por exemplo, define ‘Província’, arbitrariamente, como uma unidade biogeográfica baseada em 10% de endemismo. Nos mesmos moldes, Kauffmann (1973), define várias unidades biogeográficas da seguinte forma: ‘Realm’: mais de 75% de endemismo, ‘Região’: 50-75%, ‘Província’: 25-50%, ‘Sub-província’: 10-25% e finalmente ‘centros de endemismo’: 5-10% de endemismo.

O uso de unidades de classificação de distribuições geográficas implica uma hierarquia e algum grau de diferenciação biótica entre as áreas. Atribuiu-se a Sclater (1858) e Wallace (1876) a criação deste sistema para a biota terrestre (Regiões Neártica, Neotropical, Paleártica, Etiópica, Oriental e Australiana). Uma das principais críticas ao sistema dito Wallaceano é que suas classes congregam áreas biogeográficas e geo-

lógicas compostas, tratando-se de artefatos da geografia atual sem qualquer relação com a homologia sistemática, imprescindível a uma classificação natural. Ou seja, muitas áreas representam unidades ecológicas, principalmente em função de sua proximidade geográfica atual, do que em decorrência de co-evolução de suas biotas em amplo segmento do tempo geológico.

Reconhece-se hoje uma Região do Atlântico Tropical Ocidental com base na ampla afinidade entre a biota marinha brasileira e a do Caribe. Não se reconhece, entretanto, uma Região da Gondwana ocidental, haja vista que a afinidade entre a biota marinha brasileira e a biota marinha da África e da Antártida guarda muito pouca semelhança nos dias de hoje. Desta forma o sistema Wallaceano despreza um longo intervalo de tempo geológico responsável por homologia espacial (verdade histórica), onde a América do Sul esteve unida à África e à Antártida e, como tal, compartilhou uma biota marinha com estes continentes. A questão crucial que precisa ser apontada aqui é que a origem da biota marinha brasileira é “gondwânica”, com posterior aquisição de elementos “tethyanos”, supervalorizados em detrimento dos primeiros, quando do reconhecimento de uma Biota Atlântica Tropical ocidental.

Entretanto, o pioneirismo no estabelecimento de uma compartimentalização da biota marinha foi de Dana (1852), que utilizou isócrimas (linhas de temperatura mínima média) no estabelecimento de seu sistema. O menor volume de informação acerca da biota marinha comparativamente à terrestre, a maior homogeneidade do habitat e a costumeiramente maior capacidade de dispersão dos organismos marinhos implicou na necessidade de mais um século até que se alcançasse uma primeira proposta amplamente aceita de classificação das áreas marinhas (figura 18.1). Segundo Pielou (1979, “as regiões marinhas tendem a coincidir com as massas d’água oceânicas, corpos d’água distintos uns dos outros por suas características físicas, especialmente temperatura. Nenhuma barreira impenetrável as separa, e suas posições não são imutáveis.”

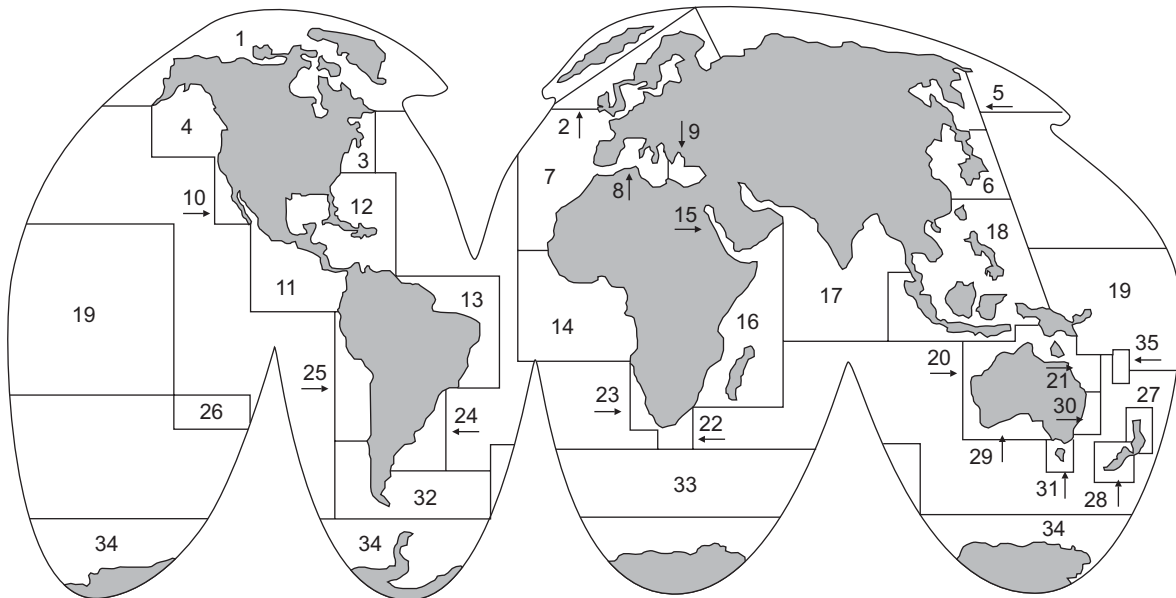


Figura 18.1 Principais áreas marinhas de endemismo (adaptado de Van Soest & Hajdu 1997). Áreas: 1) Ártico; 2) Atlântico Boreal Oriental; 3) Atlântico Boreal Ocidental; 4) Pacífico Boreal Oriental; 5) Pacífico Boreal Ocidental; 6) Japão-China; 7) Nordeste do Atlântico (= Província Lusitana); 8) Mediterrâneo Ocidental; 9) Mediterrâneo Oriental; 10) Califórnia; 11) Pacífico Oriental Tropical; 12) Índias Ocidentais (= Caribe); 13) Brasil; 14) África Ocidental Tropical; 15) Mar Vermelho; 16) Índico Ocidental; 17) Índico Central; 18) Indonésia; 19) Pacífico Central; 20) Noroeste da Austrália (= Província Dampieriana); 21) Nordeste da Austrália (= Província Solanderiana); 22) África do Sul; 23) Sudoeste da África; 24) Sudoeste do Atlântico (= Província Patagônica); 25) Chile-Peru; 26) Ilha da Páscoa; 27) Norte da Nova Zelândia; 28) Sul da Nova Zelândia; 29) Sudoeste da Austrália (= Província Flindersiana); 30) Sudeste da Austrália (= Província Peroniana); 31) Tasmânia (= Província Maugeana); 32) Sul da América do Sul (= Província Magalhânica); 33) Região Subantártica; 34) Antártica; 35) Nova Caledônia. Notar que as áreas de endemismo muitas vezes confundem-se com províncias reconhecidas.

18.2.3 Propostas para a Setorização do Litoral Brasileiro

A título de ilustração, listamos abaixo algumas das propostas existentes para a classificação do litoral brasileiro em conformidade com o sistema Wallaceano. Algumas revisões sobre o tema são as de Vannucci (1964), Coelho & Santos (1980), Palacio (1980) e Floeter & Soares-Gomes (1999).

Alguns autores, com base no estudo dos padrões de distribuição de diversos grupos faunísticos e florísticos marinhos do Atlântico ocidental, propuseram o reconhecimento de uma fauna caribenha que se estende por todo o Brasil Tropical, ou mesmo até parte do Sub-Tropical. Um dos principais argumentos é a distribuição de manguezais até o Estado de Santa Catarina. Alguns dos nomes atribuídos a esta grande área foram: Província Caribenha, Região das Índias Ocidentais, Província Antilhana, Sub-região Caribenha, Região Atlântico Tropical Americana e Fauna Litoral Tropical.

Outros reconheceram uma fauna brasileira Tropical distinta da fauna marinha caribenha. Reforçando esta opção está a constatação da singularidade dos recifes brasileiros, em sua maioria formados por algas calcárias, vermetídeos, arenitos ou corais, estes últimos em boa parte endêmicos do litoral brasileiro (*e.g.* gênero *Mussismilia*).

A tabela 18.1. ilustra o considerável endemismo de diversos grupos faunísticos e florísticos marinhos no Brasil. A área recifal no Brasil é de apenas 0,4% da área recifal global e 5,0% da área recifal do Atlântico, porém a proporção (razão) entre o nível de endemismo para corais e peixes recifais e a área recifal no Brasil é de 6,5 (razão espécies endêmicas/área/100 km²) para peixes e 0,9 para corais enquanto no Caribe é de apenas 1,5 para peixes e 0,26 para corais (MOURA, 2002). O alto endemismo por unidade de área faz com que os recifes brasileiros sejam áreas prioritárias para conservação, o que já vem sendo implementado em áreas tais como o Parcel de Manuel Luiz (MA), o Atol das Rocas (RN), o Arquipélago de Fernando de Noronha (PE), a Costa dos Corais (PE e AL) e o Arquipélago dos Abrolhos (BA).

Tabela 18.1 Diversidade, grau de endemismo de importantes grupos da fauna e flora marinha do Brasil e suas relações com a região Caribenha e o Atlântico Oriental

	Num. de espécies no Brasil	Endemismo (%)	Brasil + Atlântico norte ocidental tropical (%)	Anfiatlânticos (%)	Referências
Porífera ¹	257	35,8	49,4	17,9	E. Hajdu, dados não publicados
Corais ²	20	40,0	55,0	20,0	Castro (2003)
Crustácea (Brachiura)	330	16,7	–	8,5	Mello (1996)
Moluscos	1574	12,5	62,5	4,8	Rios (1994)
Peixes recifais ³	464	18,3 ⁴	59,5 ⁵	16,6 ⁵	Floeter <i>et alii</i> (2008)
	471	25,1 ⁴	68,2 ⁵	17,8	
Algas bentônicas	~700	~11,4	–	–	Horta <i>et alii</i> (2001) Oliveira (2002)

1 = Demospongiae; 2 = Escleractíneos + Hidrocorais; 3 = Teleósteos (<100m prof.); 4 = Atlântico Sul Ocidental; 5 = excluindo as espécies circumtropicais (5.2%).

O setor tropical do litoral brasileiro já recebeu as denominações de Sub-província Brasileira, Distrito Brasileiro e Província Brasileira. Por vezes, foi reconhecida também uma distinção entre a fauna litorânea do norte do Brasil e aquela da costa leste, denominando-se a primeira de Guianense e a segunda de Bahiana.

Os litorais SE e S do Brasil, de característica Subtropical, são costumeiramente considerados como áreas de transição para uma fauna temperada. Como apontado por Ekman (1953), para faunas subtropicais marinhas em geral, a fauna subtropical marinha brasileira também apresenta maior semelhança com a fauna tropical que com a temperada, decorrendo daí as inúmeras propostas de anexá-la à fauna tropical brasileira ou do Atlântico tropical ocidental (biota caribenha) como um todo. Alguns autores, entretanto, reconhecem o caráter de transição dessa fauna, mas ressaltam seu endemismo atribuindo-lhe uma classe à parte. Os nomes utilizados para designar essa área brasileira de transição (que por vezes estendia-se até o Rio da Prata) foram Província Sul-Brasileira, Sub-Província Sul-Brasileira, Distrito Sul-Brasileiro, Setor Sub-Tropical, Região Temperada Quente da Costa Leste da América do Sul, Província Paulista e Província Uruguaio-Bonaireense.

As incertezas existentes no estabelecimento desta setorização do litoral brasileiro decorrem de uma série de fatores que podem ser classificados em dois grupos principais: histórico/evolutivos e ecológico/adaptativos. Esses dois grupos de fatores formam um contínuo, com os primeiros manifestando-se majoritariamente em intervalos mais amplos de tempo (milhares e milhões de anos), e os segundos manifestando-se no dia-a-dia, ano após ano (décadas e séculos), da existência dos organismos marinhos.

O principal fator histórico/evolutivo gerador de incertezas no estabelecimento de fronteiras entre biotas é que, ao contrário dos táxons, áreas ou biotas não precisam ter apenas uma história para contar. Assim era a biogeografia nos tempos da Terra estática de Lyell, antes da descoberta da tectônica de placas e da deriva continental.

18.2.3 Afinidades Históricas Múltiplas da Biota Marinha Brasileira

Sabe-se que o Oceano Atlântico Sul começou a surgir no Cretáceo (135 M.a.), quando a América do Sul ainda pertencia ao mega bloco paleocontinental denominado Gondwana. Neste momento da história geológica do litoral brasileiro, não havendo ainda qualquer ligação marinha com a fauna do norte da América do Sul ocidental (à época, dita “Tethyana” referente ao antigo mar pantropical ‘Mar de Tethys’), equivalente à Caribenha atual, é de se supor que a maior afinidade faunística do jovem oceano fosse com a África, a Antártida e a Austrália - grandes blocos continentais pertencentes a Gondwana. A formação de uma barreira de mar profundo entre a América do Sul e a África só foi ocorrer no Paleoceno (60 M.a.), momento em que se estabeleceu também o livre fluxo entre as biotas marinhas caribenha e brasileira. A separação entre Austrália e Antártida, e entre esta última e a América do Sul só ocorreu no Eoceno (50 M.a.). Cada uma destas fases da evolução continental deve ter deixado uma impressão distinta na biota marinha brasileira de águas rasas, hoje de afinidade predominantemente caribenha. Em uma comparação de métodos de busca de relações entre áreas através da compilação de informações contidas em filogenias para táxons de Porifera, Van Soest & Hajdu (1997) observaram cinco diferentes padrões de afinidade das esponjas marinhas brasileiras: Caribenho, Africano Ocidental Tropical, Patagônico, Magalânico e Pacífico Central, o que sugere que métodos de inferência histórica podem resgatar este mosaico de relações passadas, obscurecido pela maior afinidade caribenha observada nos dias de hoje. Assim, a setorização biótica do litoral brasileiro com base apenas em distribuições recentes, não surpreendentemente, vêm gerando muita discussão. Diferentes organismos podem representar diferentes fases da evolução da biota marinha brasileira, tendo suas distribuições determinadas por aspectos históricos diversificados e potencialmente gerando uma colcha de retalhos de padrões distribucionais sobrepostos, mas muito pouco congruentes.

Estudos recentes têm sugerido que a importância da dispersão oceânica não deve ser subestimada, e essa nova visão implica que as biotas atuais são mais dinâmicas e têm origem mais recente do que se pensava anteriormente. Então, padrões criados por eventos vicariantes são muitas vezes obscurecidos por invasões de espécies de uma região biogeográfica para outra.

Alguns autores, como David Jablonski, reconheceram um padrão histórico de substituição das biotas marinhas de plataforma e do talude por outras mais novas vindas das áreas adjacentes. Estas observações sugerem que, mesmo do ponto de vista histórico, pode haver diferenças na composição da biota marinha brasileira de plataforma e do talude, quando comparada àquela de águas rasas. Some-se aos determinantes

históricos as diferenças notáveis em parâmetros físico-químicos tais como luz e temperatura, e percebe-se que a biota marinha brasileira não pode ser setorizada apenas em uma série de compartimentos costeiros, mas que necessariamente devem também haver compartimentos de plataforma e talude. Estas considerações nos remetem às determinantes distribucionais ecológico/adaptativas.

Os conceitos ecológico/fisiológicos da euri-topia e estenotopia reconhecem diferentes graus de aceitação de variáveis físico-químicas ambientais pelas espécies, respectivamente, adequação a uma ampla ou estreita faixa de variação. Constata-se que diferentes espécies respondem diferentemente aos parâmetros ambientais. Em cima deste leque de possíveis respostas distribucionais inerentes a cada espécie, levando-se em consideração suas distintas habilidades de dispersão, devemos sobrepor ainda o leque de variações nos parâmetros ambientais, em boa parte ainda consideravelmente desconhecidos. Some-se a isso as influências antrópicas mais ou menos localizadas, El Niños e La Niñas, aquecimento global, ou simplesmente alterações do tipo verão-inverno nos padrões de correntes, todos contribuindo para a geração de um sistema dinâmico de padrões distribucionais que podem se manifestar em ciclos anuais, plurianuais, ou ser absolutamente acíclicos e imprevisíveis.

18.2.4 Uma Classificação Objetiva ou Prática de ‘Províncias’?

Pielou (1979) menciona métodos ecológicos multivariados como capazes de escolher objetivamente os limites entre unidades biogeográficas. Esses métodos consistem em se calcular a similaridade entre cada par de biotas (existem vários índices binários – presença/ausência: Jaccard, Simpson, Sorensen, etc). Análises numéricas de agrupamento são, então, aplicadas para dividir as biotas em grupos que refletem uma hierarquia de diferenciação. O problema é que mesmo que se obtenham padrões estatísticos consistentes, a escolha de que níveis de similaridade serão usados para designar diferentes *rankings* biogeográficos, tais como Províncias e Sub-Províncias, etc, ainda terá um componente de subjetividade.

As considerações anteriores não visam demonstrar a impossibilidade de haver um sistema amplamente aceito de setorização da biota marinha brasileira, mas ressaltar as dificuldades em estabelecê-lo. Tal sistema não deve negligenciar a informação contida em padrões distribucionais conflitantes. O arranjo ideal parece situar-se em algum lugar no caminho entre uma Província Brasileira que englobe todo o litoral brasileiro e áreas de endemismo delimitadas para cada duas distribuições relativamente congruentes de organismos marinhos.

Apesar de toda a discussão teórico-filosófica apresentada acima, na prática precisamos de nomes associados às supostas ‘unidades geográficas naturais’ (e.g. Áreas, Regiões, Sub-regiões, Províncias, Sub-províncias e Distritos biogeográficos), mesmo que critérios subjetivos estejam envolvidos. Ekman (1953) e Briggs (1974, 1995) advogam que a distribuição congruente de vários táxons, assim como o nível de endemismo, permitem o delineamento das províncias biogeográficas. Não se pode negar que há uma grande concordância entre a maioria dos estudos filogeográficos e estudos de similaridade entre áreas através de análises multivariadas, como por exemplo análise de agrupamento que apontam para a influência de barreiras presentes e passadas ao fluxo genético e ao intercâmbio de espécies (ver 18.3.1.).

Regiões, Sub-Regiões, Províncias e Sub-Províncias sempre têm nomes, o que facilita a troca de informações a seu respeito, aspecto este importante para o gerenciamento da biodiversidade marinha. As quatro principais Regiões tropicais marinhas reconhecidas por diversos autores são: o Atlântico Tropical Ocidental (AOc), o Atlântico Tropical Oriental (AOOr) ou África Tropical Ocidental, o Indo-Pacífico Ocidental (IPOc) e o Pacífico Tropical Oriental (PO), todas também são geralmente sub-divididas em Sub-Regiões e/ou Sub-Províncias (ver também 18.3.1.).

18.2.5. Compartimentalização Biogeográfica dos Recifes Brasileiros

As afinidades faunísticas entre os recifes brasileiros (baseada na distribuição de peixes recifais) podem ser observadas na figura 18.2. As ilhas oceânicas da região nordeste do Brasil formam um grupo bem definido. Essas ilhas isoladas, de áreas restritas, possuem uma riqueza de espécies bem menor que a registrada na

costa e um ambiente oceânico comum (e.g. águas transparentes e oligotróficas). Os recifes do nordeste do Brasil, assim como as duas localidades do sudeste (Guarapari e Arraial do Cabo), ficaram agrupados devido ao 'tipo' recifal de cada região, ou seja, biogênicos no nordeste e rochosos no sudeste, e devido à diferença de temperatura da água. A localidade mais ao sul, a Reserva Biológica Marinha do Arvoredo, no Estado de Santa Catarina, ficou separada das demais áreas costeiras. Em Santa Catarina muitas espécies da fauna brasileira de peixes recifais, especialmente as com afinidades tropicais, não são encontradas, sugerindo que a temperatura da água seja um fator ainda mais determinante de distribuições que o tipo de substrato (= recifal, duro ou consolidado).

- 1) Ilhas Oceânicas do NE.
- 2) Recifes biológicos do NE.
- 3) Costões rochosos do SE.
- 4) Costões rochosos de Santa Catarina.

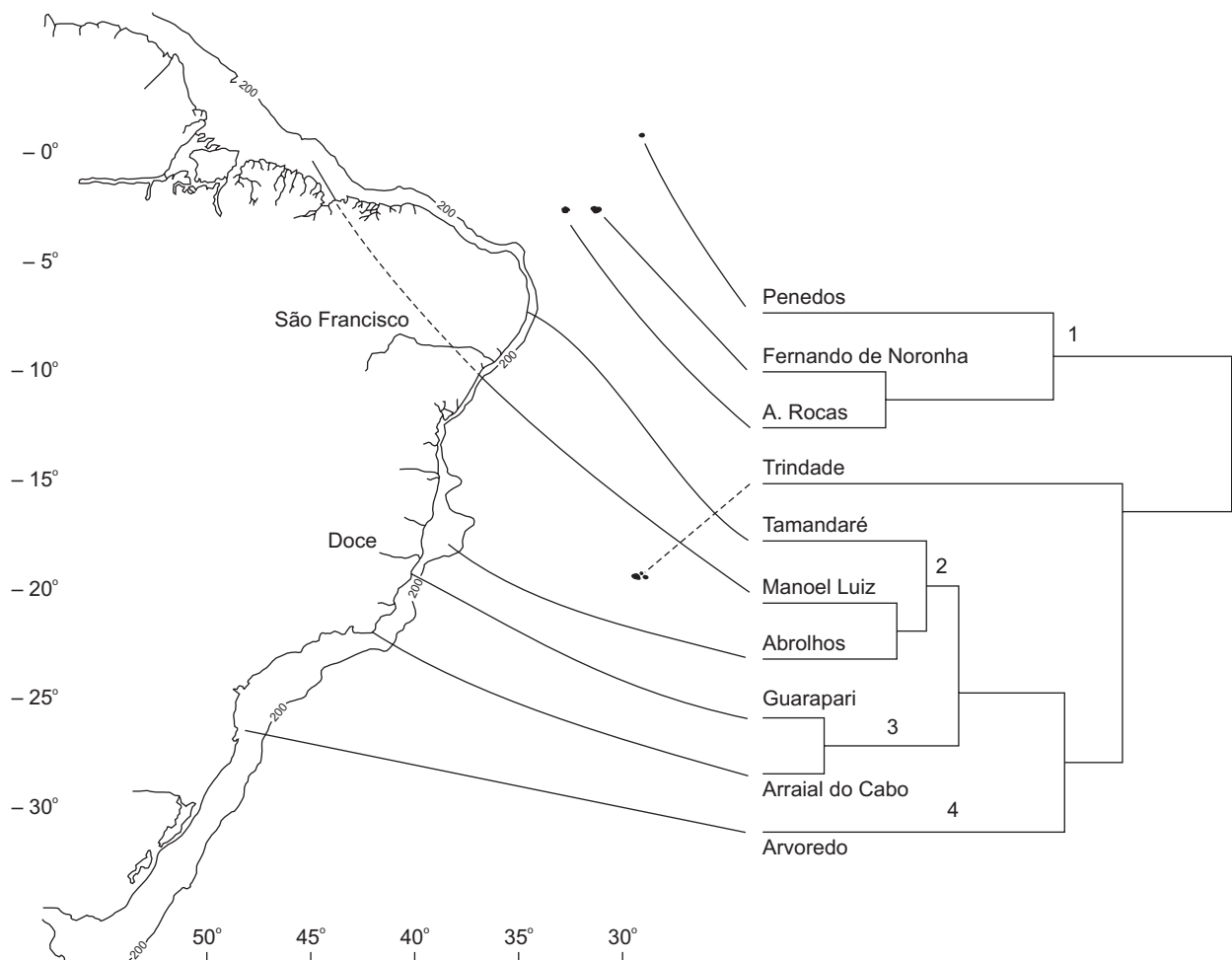


Figura 18.2 Afinidades faunísticas entre os recifes brasileiros, baseadas na análise de agrupamento calculada de uma matriz de presença/ausência de 215 espécies de peixes recifais, pertencentes a oito famílias (Chaetodontidae, Haemulidae, Labridae, Lutjanidae, Pomacanthidae, Pomacentridae, Scaridae e Serranidae). O índice de similaridade utilizado foi o coeficiente de Sorensen, sendo que as localidades foram agrupadas de acordo com o método UPGMA.

18.2.6 Ilhas Oceânicas

Graças ao isolamento geográfico, a fauna e a flora de ilhas oceânicas sempre foram muito interessantes do ponto de vista biogeográfico. O Atol das Rocas, o Arquipélago de Fernando de Noronha, Trindade e Martim Vaz, e o Arquipélago de São Pedro e São Paulo, possuem um número considerável de espécies endêmicas de peixes recifais (5,0; 5,0; 5,7 e 9,3% de endemismo, respectivamente) as quais são muito abundantes localmente. Porém, essas ilhas compartilham a maior parte de suas espécies com o Atlântico Ocidental, incluindo cerca de 14% compartilhadas somente com a costa brasileira. Elas também não possuem espécies pertencentes à fauna do Atlântico Oriental, exceto as anfi-Atlânticas (= trans-Atlânticas, que ocorrem dos dois lados do Atlântico). Até mesmo o Arquipélago de São Pedro e São Paulo na Dorsal Mesoatlântica tem fauna de peixes recifais mais similar às outras ilhas brasileiras do que às outras ilhas mesoatlânticas (Ascensão e Santa Helena). Então, como previamente sugerido por Briggs (1995), as ilhas oceânicas brasileiras devem ser consideradas como postos empobrecidos da 'Província Brasileira', ou alguma subdivisão dentro dessa.

O Atol das Rocas e o Arquipélago de Fernando de Noronha têm uma ictiofauna muito similar e compartilham pelo menos cinco espécies endêmicas. A Ilha de Trindade fica a 1 160 km da costa brasileira e a 2 300 km da Ilha de Ascensão. Contudo, apesar de seu considerável endemismo de peixes (5,7%) apresenta grande afinidade com a fauna costeira brasileira (figura 18.2). Essa afinidade é explicada pela existência de uma cadeia de montanhas submarinas denominada Cadeia Vitória-Trindade, que funcionaria como 'trampolim' para o intercâmbio entre as faunas de águas rasas insular e costeira brasileira em períodos de mar mais baixo (regressões) durante períodos de glaciações.

18.2.7 Principais Barreiras Biogeográficas do Litoral Brasileiro

As duas barreiras atuais mais notáveis à dispersão de organismos marinhos litorâneos ao longo da costa brasileira são o deságue do Amazonas ao norte, e o desaparecimento dos costões rochosos ao sul. Em ambos os casos, a eficiência como filtro é dependente das aptidões dos organismos em consideração. Organismos de substratos não consolidados não respondem à interrupção na ocorrência de costões rochosos, assim como organismos capazes de habitar a plataforma continental mais profunda, sob o leque de água-doce da foz do Amazonas, tampouco respondem a esta barreira.

Collette & Rützler (1977) mostraram que ao largo da foz do Amazonas, sob seu leque de água-doce, e ainda sob influência de considerável sedimentação, desenvolve-se uma rica comunidade de poríferos à qual está associada uma ictiofauna tipicamente recifal. Ou seja, haveria um corredor que permitiria algum contato entre populações de peixes ao sul e ao norte da barreira do Amazonas. Joyeux e colaboradores (2001) e Rocha (2003) sugeriram que em períodos glaciais, com níveis do mar mais baixos, esse corredor poderia ter sua eficiência consideravelmente reduzida, favorecendo eventos de especiação entre populações outrora panmíticas (com fluxo gênico livre de quaisquer filtros) nos períodos interglaciais (ver seção 18.3 Filogeografia).

18.3 FILOGEOGRAFIA

A quantidade e a distribuição da variação genética encontrada numa população dependem do tamanho da população analisada e das taxas de trocas gênicas realizadas (ver Capítulo 2 – Especiação no Ambiente Marinho). Neste sentido, tende-se a encontrar um padrão (pelo menos nos grupos para os quais já foram realizados estes estudos) segundo o qual existe menos variação dentro de uma população do que entre populações distintas. Assim, se cada população possui uma estrutura espacial definida, é possível estimar filogenias dessas linhagens e suas distribuições. A partir dessas hierarquias, podem ser propostas hipóteses biogeográficas que normalmente são elaboradas apenas para taxa de nível superior ao de espécie. Daí, a afirmativa de que a Filogeografia permite um enfoque de biogeografia histórica numa escala de tempo ecológico (inferência de história recente de comunidades). A hipótese básica é que duas ou mais espécies que ocorrem nas mesmas áreas e que têm ciclos de vida comparáveis devem estar estruturadas filogeograficamente da mesma maneira. Filogrupos (intraespecíficos) tendem a concordar com separações propostas por outros métodos biogeográficos, ou seja, separam-se em áreas já reconhecidas como unidades biogeográficas separadas.

A biogeografia histórica clássica se apóia em filogenias morfológicas dos táxons, sejam eles fósseis ou viventes. Porém, para a realização de análises filogeográficas (figura 18.3), obrigatoriamente temos que usar dados moleculares (sequências de genes e/ou proteínas). O chamado “paradigma cronobiogeográfico” é a inclusão do tempo (no caso, calculado através do tempo de divergência ou do relógio molecular) como mais um teste para os dados, permitindo reforçar ou rejeitar hipóteses de causas de eventos filogenéticos (BROMHAM & PENNY, 2003). Passa-se a ser explicitado o tempo calculado para origem de um grupo e/ou o tempo de cladogênese. Por “relógio molecular” entende-se o cálculo da idade de separação entre dois grupos, com base na quantidade de diferenças entre características que eles possuem (no caso, sequências de DNA). No entanto, para se assumir que um relógio molecular é válido, precisa-se saber qual a velocidade em que os caracteres mudam. Se a análise é feita em termos de DNA, precisamos assumir que a taxa de evolução dos genes é constante, o que pode ser testado, mas nem sempre acontece. Um relógio molecular que utiliza DNA tem como seus ‘tic-tacs’ as mutações que ocorrem na sequência. Para cada tipo de mutação é atribuído um valor, baseado na probabilidade de que um desses eventos aconteça. A calibração do relógio (para converter os valores dessas diferenças em valores de tempo) é feita com base em registros fósseis ou datações geológicas de terreno. Assim, não há outra saída a não ser supor, obrigatoriamente, que o gene que está sendo analisado seja neutro, isto é, livre de processos como seleção, para que as mutações permaneçam ali de maneira cumulativa.

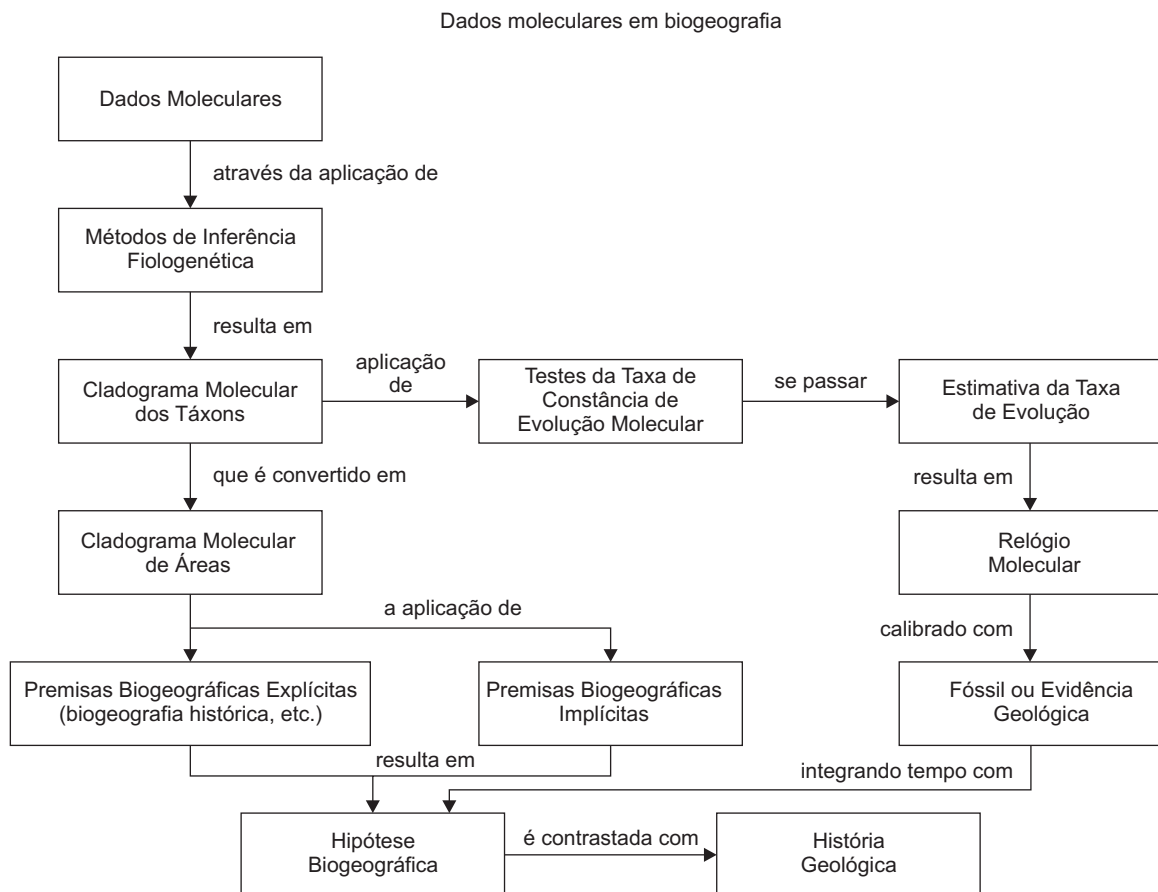


Figura 18.3 Fluxograma das etapas do uso de cladogramas moleculares como dados brutos para formulação de hipóteses biogeográficas (modificado de CRISCI *et alii*, 2003). Notar a aplicação do conceito do ‘relógio molecular’ aos dados moleculares, como maneira de integrar ‘tempo’ ao método.

18.3.1 Barreiras Geográficas no Atlântico Tropical

As barreiras geográficas, atuais ou pretéritas, impedem ou em algum momento impediram a migração entre duas áreas. No caso do Oceano Atlântico (figura 18.4), ele está separado do Indo-Pacífico através de:

- 1) barreiras físicas, como o surgimento do Istmo do Panamá (3,1-3,5 M.a.) e a separação do Mar Vermelho e o Mediterraneo, chamado de evento final da separação do Mar de Tethys (12-19 M.a.).
- 2) filtro de temperatura, como a Corrente de Benguela (2 M.a.). Outras duas barreiras ou filtros importantes são a Barreira Amazônica de água doce e sedimentos (6-10 M.a.) e a Barreira Mesoatlântica de Mar Profundo (60 M.a.). Essas barreiras e filtros moldaram as biotas costeiras do Oceano Atlântico e deixaram impressões nas filogenias morfológicas e moleculares (figura 18.5).

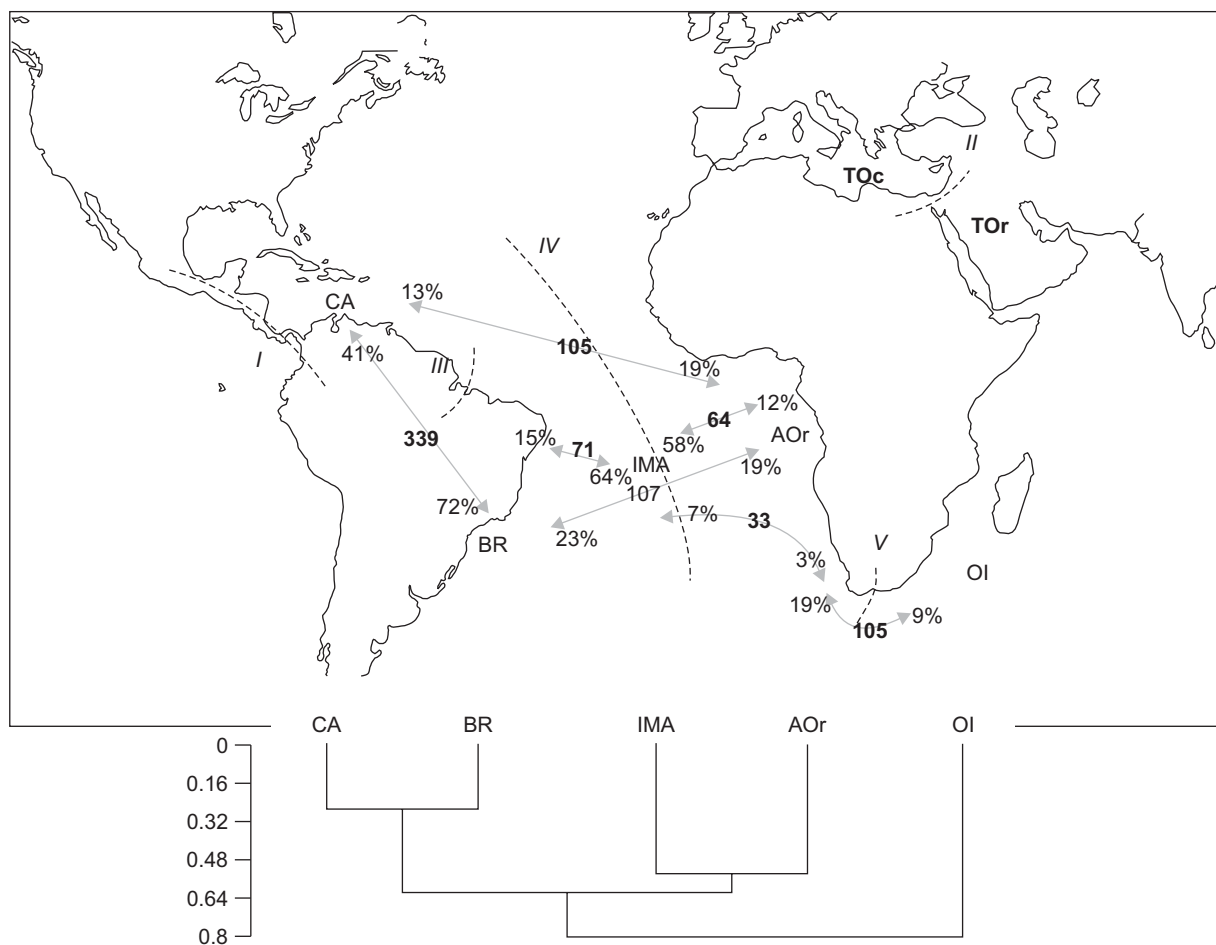


Figura 18.4 Barreiras biogeográficas e relações entre as áreas tropicais do Atlântico baseadas no número de espécies de peixes recifais comuns aos pares de áreas. Barreiras físicas (massas continentais): (I) Istmo do Panamá 3.1–3.5 M.a.; (II) Evento final da separação do Mar de Tethys 12–18 M.a. Barreiras ou filtros de massas d'água; (III) Fóz do Rio Amazonas 6–10 M.a.; (IV) Barreira Mesoatlântica de Mar Profundo 0–60 M.a.; (V) Corrente de Benguela 2 M.a. Áreas/Províncias: TOc = Tethys Ocidental; TOr = Tethys Oriental; CA = Caribe; BR = Brasil (incluindo as ilhas oceânicas brasileiras); IMA = Ilhas Meso-Atlânticas (Ascensão e Santa Helena); AOr = Atlântico Oriental; OI = Oceano Índico. As larguras das setas são proporcionais ao número de espécies comuns às áreas. A proporção de espécies comuns a um dado par de áreas, relativamente à sua fauna total, é dado em cada lado das setas. Uma análise de agrupamento (Bray-Curtis; UPGMA) baseada na matriz dos números de espécies compartilhadas entre as áreas indica a importância das conexões biogeográficas.

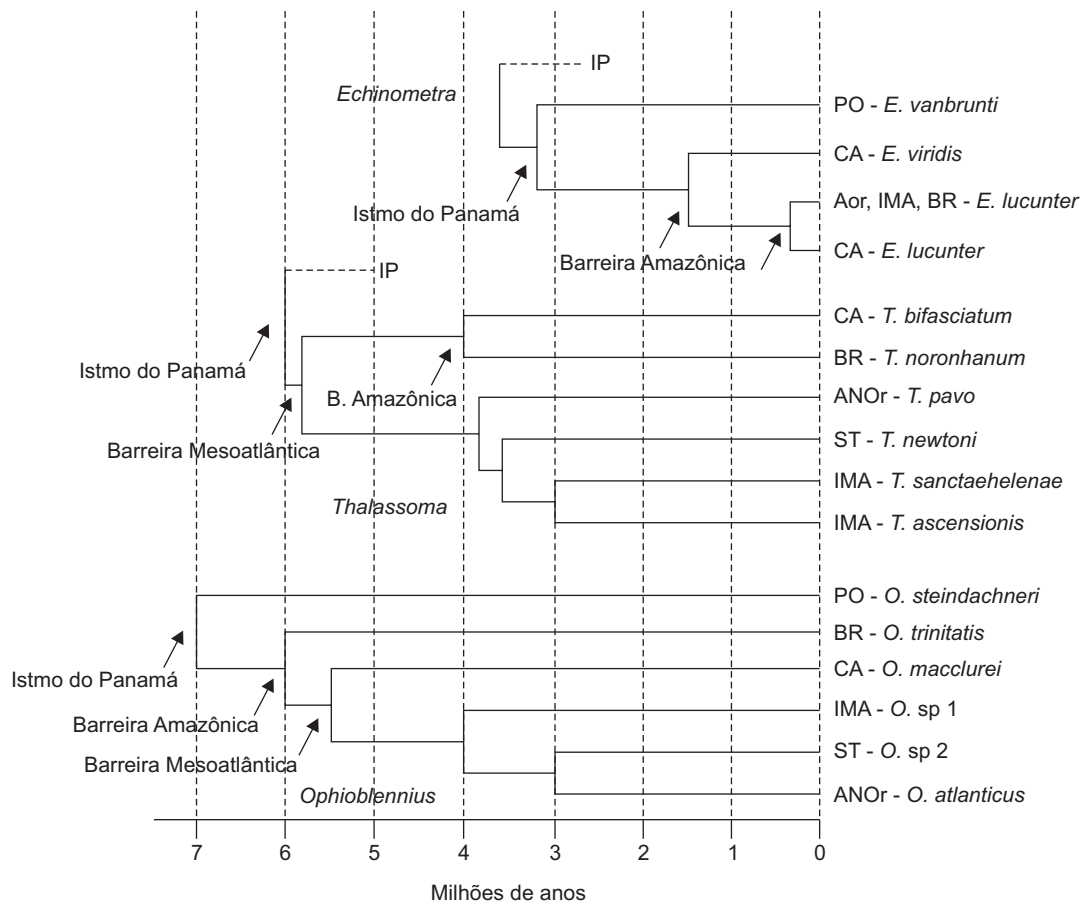


Figura 18.5 Exemplos de filogenias de dois gêneros de peixes recifais (*Ophioblennius* – MUSS *et alii*, 2001; *Thalassoma* – COSTAGLIOLA *et alii*, 2004) e de um gênero de ouriço do mar (*Echinometra* – MCCARTNEY *et alii*, 2000) baseadas em sequenciamento de DNA mitocondrial, apresentando estimativas de divergências baseadas no conceito de 'relógio molecular'. PO = Pacífico Oriental; CA = Caribe; BR = Brasil; IP = Indo-Pacífico; AOr = Atlântico Oriental; ANOr = Atlântico Norte Oriental; IMA = Ilhas Mesoatlânticas; ST = São Tomé; M.a. = milhões de anos. As setas indicam as barreiras biogeográficas.

Em termos de padrões de distribuição geográfica das espécies de peixes recifais, o Brasil (incluindo suas ilhas oceânicas) e o Caribe (incluindo Flórida e Bermudas) têm o maior número de espécies em comum entre as áreas do Atlântico tropical. Essas espécies, amplamente distribuídas no Atlântico Ocidental, representam 72% do total de espécies da fauna de peixes recifais brasileiros e 41% da fauna caribenha (figura 18.4). Outras ligações faunísticas grandes são encontradas entre a fauna do Oceano Índico Tropical da África do Sul e o Atlântico Oriental, e entre o Atlântico Ocidental e Oriental (espécies trans-Atlânticas). Relativo ao total dessas faunas, o número total de espécies em comum compõe uma proporção maior dos peixes do Atlântico Oriental, se comparado com a África do Sul e com o Caribe, porém menor do que o Brasil. O número de espécies comuns às ilhas mesoatlânticas (IMA = Ascensão + Santa Helena) e ao Atlântico oriental, e comuns às IMA e ao Brasil, não é tão alto, mas proporcionalmente à pequena fauna das IMA constitui cerca de 60% dessa fauna de peixes.

Apesar disso não ter sido reconhecido em análises biogeográficas anteriores, 33 espécies de peixes recifais são encontradas tanto na África do Sul quanto no Brasil, assim como 10 espécies de esponjas. Esse número é proporcionalmente baixo com relação ao número total de espécies em cada área, mas revela uma possível (e subestimada) conexão através do giro do Atlântico Sul. Uma análise de agrupamento sintetiza o padrão geral ligando o Brasil ao Caribe e as IMA ao Atlântico Oriental (figura 18.4).

18.3.2 Filogeografia de *Echinometra* (Echinoidea), *Ophioblennius* (Blenniidae) e *Thalassoma* (Labridae)

Como exemplo da cronologia dos eventos de especiação e sua concordância com as Províncias de águas costeiras do Atlântico tropical, existem três estudos recentes, dois baseados em gêneros de peixes teleosteos recifais (*Ophioblennius* e *Thalassoma*) e um em ouriço-do-mar (*Echinometra*) (figura 18.5).

O estabelecimento da cronologia dos eventos cladogenéticos foi baseado no conceito do relógio molecular, assumindo divergências de sequências de DNA mitocondrial (mtDNA) de 1,5-2,5% por milhão de anos. Podemos notar uma grande diferença temporal entre os eventos de especiação, sendo mais antigos em *Ophioblennius* e *Thalassoma* quando comparados com *Echinometra*. Interessantemente, os processos de especiação nestes dois gêneros de peixes os dividiram geograficamente de maneira comparável com as Províncias biogeográficas propostas por Briggs (1974; 1995) e também de maneira muito semelhante ao agrupamento das áreas da figura 18.4. Eventos separando o Brasil do Caribe variaram de 6 M.a. até 0,5 M.a. Apesar de temporalmente distintas, muitas ramificações são idênticas ou apenas ligeiramente diferentes (como no caso do *Echinometra*), mostrando que as barreiras biogeográficas podem ter influência variável ao longo do tempo (e.g. Barreira Amazônica) e/ou que as espécies respondem diferencialmente às barreiras (e.g. diferentes capacidades de dispersão), mas com resultados muitas vezes semelhantes em termos de partições geográficas. Note que a Barreira Mesoatlântica de Mar Profundo teve aparentemente influência muito maior nas partições entre os peixes estudados que para o ouriço-do-mar. Notar também que as partições decorrentes dessa barreira não correspondem com a sua idade geológica (60 M.a.), mas são provavelmente decorrentes de dispersão do Atlântico Ocidental para o Oriental, em época bem mais recente (5-6 M.a.).

18.4 GRADIENTES DE RIQUEZA DE ESPÉCIES

18.4.1 Gradientes Latitudinais

O declínio latitudinal da riqueza de espécies dos trópicos para os pólos representa um padrão espacial geral de diversidade no ambiente terrestre. No ambiente marinho, a generalidade desse padrão tem sido frequentemente questionada.

A complexidade tridimensional (e consequentemente o número de nichos) do sistema pelágico oceânico é bem menor que nos ambientes pelágicos costeiros e bentônicos. A taxa de especiação no ambiente pelágico parece ser bastante lenta quando comparada aos ambientes costeiros e bentônicos. Esses fatores ficam evidentes quando se observa que a diversidade de filos pelágicos é somente 1/3 da bentônica e a diversidade de espécies está em torno de 15%. A circulação oceânica de grande escala, que permite uma rápida mistura das águas (250 anos no Atlântico e no Índico e 500 anos no Pacífico), e a falta de gradientes bem marcados entre as diferentes massas de água, tanto no tempo quanto no espaço, parecem impedir o desenvolvimento de barreiras eficientes que impeçam a dispersão de espécies pelágicas oceânicas. A menor especialização das espécies pelágicas oceânicas em relação à utilização de habitats seria outro fator explicativo para a baixa taxa de especiação. Como resultado desses processos, observa-se entre as espécies pelágicas a maior taxa de cosmopolitismo. Por exemplo, o quetognato *Pterosagitta draco* e o copépode *Chusocalanus paupulus* ocorrem em todos os oceanos de 40°N a 40° S. Como consequência dessas amplas distribuições geográficas, existe pouca variação na composição específica entre oceanos distintos. Por exemplo, a lista de espécies de quetognatos que ocorrem a até 1 200 m de profundidade no noroeste do Atlântico é praticamente a mesma do sudoeste do Pacífico.

Apesar da ampla distribuição das espécies pelágicas, a relação inversa entre diversidade específica e latitude tem sido documentada para os organismos pelágicos como, por exemplo, para os copépodes, ostrácodos, os decápodos, os eufausiáceos, os pterópodos, os quetognatos e os peixes, entre outros, tanto para espécies oceânicas quanto para espécies costeiras. Das 80 espécies pelágicas existentes de quetognatos, por exemplo, entre 1 e 4 espécies ocorrem em águas Antárticas e Árticas, entre 8 e 9 espécies nas regiões subantárticas e subárticas e entre 25 e 34 espécies nos trópicos, dos oceanos Pacífico, Atlântico e Índico. Um recente estudo sobre a distribuição latitudinal de 6.643 espécies pelágicas de diferentes táxons no Atlântico, entre 80°N e 70°S, mostrou um claro gradiente na riqueza de espécies, tanto no hemisfério norte como no sul, incluindo águas Antárticas.

Em relação ao bentos, gradientes latitudinais na riqueza de espécies têm sido descritos para vários grupos, como por exemplo, peixes, gastrópodes, bivalves, crustáceos e foraminíferos, em várias partes do globo, embora os mecanismos que criaram esses gradientes não sejam ainda bem compreendidos. Vários estudos mostram que gradientes latitudinais na riqueza de espécies são bem estabelecidos, sendo também evidentes para outros níveis taxonômicos, como gêneros e famílias.

O gradiente de diversidade do bentos no Atlântico pode ser exemplificado com os moluscos gastrópodes e os crustáceos. Segundo a base de dados eletrônicos Malacolog, existem pelo menos 3.988 espécies de gastrópodes com ocorrência no Atlântico. Destas, 78% ocorrem entre 35°N e 24°S, 10% mais ao norte e 12% mais ao sul. Astorga e colaboradores (2003) trabalharam com uma base de dados de 349 espécies de crustáceos braquiúros e anomuros a partir da qual observaram um declínio de duas ordens de grandeza para os braquiúros e de 50 para 10 espécies de anomuros, entre 10°S e 55°S.

O estudo do registro fóssil tem revelado que um gradiente paleolatitudinal existe há pelo menos 270 milhões de anos (baseado em análise de fósseis de braquiopodas), sendo verificado nas principais eras da história da Terra (Paleozóico, Mesozóico e Cenozóico). Para vários grupos de invertebrados esse padrão persiste há 250 milhões de anos, podendo ser observado em espécies, gêneros e famílias, como no caso dos moluscos bivalves do Jurássico (170 milhões de anos).

Algumas exceções têm sido relatadas na literatura, podendo ser agrupadas nos seguintes casos:

- 1) Estudos realizados em gradientes latitudinais estreitos.
- 2) Espécies parasitas.
- 3) Espécies da flora aquática (incluindo as macroalgas marinhas).
- 4) Aves pelágicas e mamíferos marinhos pinipédios.

A maioria dessas exceções (36%) estão incluídas no primeiro caso, em estudos que consideraram um gradiente menor que 20° de latitude.

Um dos problemas nos estudos sobre padrões latitudinais de diversidade no meio marinho é a diferença no esforço amostral e a falta de padronização das técnicas de amostragem. Diferenças no esforço amostral não permitem uma boa base de comparação da diversidade regional (gama diversidade), uma vez que o inventário de espécies pode ser mais incompleto em uma das regiões comparadas. Já a falta de padronização nas amostragens (como, por exemplo, o tamanho e volume do amostrador e a malha usada para processar as amostras) não permite uma comparação satisfatória da diversidade local (alfa diversidade) entre amostras. Além disso, amostras replicadas de bentos costumam apresentar uma grande variação. Devido a uma impossibilidade prática relacionada à razão custo/benefício em planejamentos amostrais, quase nunca é adotado o número ideal de réplicas em pesquisas sobre a distribuição espacial do bentos. Deste modo, estudos que apresentam resultados negativos quanto a gradientes latitudinais comparando amostras (alfa diversidade) podem representar resultados espúrios, fruto do acaso, apesar do aparente rigor estatístico.

Utilizando uma base de dados com 600 publicações (198 das quais marinhas) e técnicas de meta-análise (= síntese quantitativa visando análise dos resultados de um conjunto de análises), Hillebrand (2004) concluiu que a força do gradiente de diversidade latitudinal marinho é significativamente negativa e de magnitude comparável aos observados para organismos terrestres. Esse estudo revelou também que os gradientes marinhos são em média mais fortes do que os gradientes na água doce.

Os gradientes latitudinais são claramente um fenômeno regional, com gradientes de diversidade mais fortes e agudos quando avaliados em escala regional e comparados com escalas locais. Os gradientes também diferem entre os oceanos e entre diferentes habitats, com gradientes mais agudos relacionados ao ambiente pelágico, se comparados ao bentos. Por outro lado, não há diferença significativa entre os hemisférios, apesar de tal diferença ser muitas vezes presumida. Gradientes mais fortes também foram encontrados no necton e epifauna móvel, enquanto as relações com epifauna sésil e a infauna foram mais fracas. Em conclusão, a biota marinha tem padrões gerais similares ao ambiente terrestre quanto ao declínio de

diversidade com o aumento da latitude, mas a força dos gradientes é claramente influenciada pelo habitat e pelas características dos organismos.

A variação da diversidade com a latitude em amplo número de táxons, habitats e biomas sugere que um (ou mais) fator global seja responsável por este fenômeno. Von Humboldt e Darwin, ainda nos primórdios da história da biogeografia e da evolução, identificaram o clima como controlador da distribuição da vida na Terra. Na história da biologia marinha, Howard Sanders, em 1968, foi um dos primeiros a propor uma hipótese causal para o fenômeno, sugerindo que a estabilidade temporal do ambiente (*stability-time hypothesis*) seria o fator primário responsável pelo estabelecimento dos gradientes latitudinal e vertical da diversidade. Esta hipótese afirma que as espécies de locais com grandes variações ambientais, como as áreas rasas e polares, são adaptadas primariamente ao ambiente físico, enquanto que espécies de ambientes que apresentam menor variação ambiental, como os tropicais e de mar profundo, estão primariamente adaptadas, por mecanismos de competição, a outras espécies. As espécies de áreas rasas (não tropicais) e polares seriam “fisicamente controladas”, ao passo que as de áreas tropicais e profundas seriam “biologicamente acomodadas”. As primeiras hipóteses alternativas que surgiram advogavam como fatores causais os distúrbios causados por predadores e a relação espécie-área. A partir de então, o número de hipóteses explicativas vem crescendo mais e mais, existindo atualmente em torno de 30 hipóteses (muitas não mutuamente exclusivas) que podem ser agrupadas nos seguintes mecanismos causais:

- 1) Interações biológicas.
 - 2) Área.
 - 3) Produtividade-energia.
 - 4) Amplitude de distribuição geográfica (Regra de Rapoport).
 - 5) Limite aleatório de distribuição.
 - 6) Fatores histórico-evolutivos.
1. As teorias baseadas em interações biológicas relacionam os padrões de diversidade com a ação de organismos predadores e a competição entre espécies. O papel da predação seria semelhante ao de distúrbios físicos: impedir a exclusão competitiva por espécies que tenham maior habilidade para explorar recursos limitados. Em ambientes com poucos rigores climáticos a competição interespecífica levaria a uma maior especialização de nichos, permitindo uma maior coexistência de espécies, ou a ação de predadores impediria o monopólio de recursos por espécies competitivamente superiores.
 2. A idéia de que o tamanho da área geográfica pode ser responsável pelos padrões de diversidade surgiu da constatação que a área das bandas latitudinais aumenta em direção ao equador devido à geometria da Terra. Como o número de espécies aumenta com o tamanho da área amostrada (pois áreas maiores abrigam um maior número de indivíduos e um maior número de espécies), as áreas maiores dos trópicos abrigariam mais espécies que as áreas menores dos pólos e regiões temperadas. Da mesma forma, o ambiente de mar profundo seria mais rico em espécies por ocupar uma maior área. O problema com essa hipótese é que a distribuição dos oceanos e continentes é distinta nos hemisférios norte e sul; a área coberta por oceanos aumenta em direção ao pólo no hemisfério sul, enquanto que no hemisfério norte diminui. Deste modo, o padrão de diversidade de pólo a pólo não deveria resultar numa parábola, mas numa curva bimodal, com um pico próximo do equador no hemisfério norte e outro próximo do continente Antártico, no hemisfério sul, o que não acontece.
 3. A hipótese de produtividade-energia baseia-se no fato da energia radiante que incide numa determinada área na superfície da Terra aumentar com a diminuição da latitude em função do ângulo de incidência dos raios solares. Utilizando a temperatura da superfície dos oceanos como um indicador da energia disponível alguns trabalhos mostraram uma clara correlação com a diversidade.

Entretanto, tanto a temperatura da superfície dos oceanos quanto a produtividade apresentam padrões em mosaico devido a correntes de superfície e correntes ascendentes (ressurgências), não necessariamente correspondendo com as latitudes. Porém, gradientes latitudinais na riqueza específica também foram verificados no mar profundo, para os crustáceos isópodos e moluscos bivalves e gastrópodes no hemisfério norte e para os foraminíferos em ambos os hemisférios do Atlântico.

4. De acordo com a Regra de Rapoport, a amplitude de distribuição das espécies decresce em direção a baixas latitudes. Esta hipótese sugere que as espécies de ampla distribuição geográfica se somam àquelas de pequena amplitude de distribuição, aumentando o número de espécies em baixas latitudes. Tem sido verificado que alguns grupos marinhos seguem a Regra de Rapoport, como por exemplo os moluscos gastrópodes, porém, existem exemplos de táxons que não seguem a regra, não sendo ainda possível saber a extensão de sua aplicação.
5. A hipótese do limite aleatório de distribuição (*geometrical constraints* ou *mid-domain models*) não assume um gradiente ambiental, mas tão somente uma associação aleatória entre a amplitude e o ponto médio da distribuição geográfica das espécies. De acordo com essa hipótese o máximo de espécies observado nos trópicos ocorre porque os limites de distribuição norte e sul das espécies se somam nesta latitude.
6. A hipótese sobre fatores históricos evolutivos baseia-se nas taxas de extinção e especiação ao longo do tempo evolutivo. Essa hipótese está baseada no postulado de que as taxas de especiação são maiores (e/ou as extinções são menores) em regiões tropicais e menores (ou menores no caso das extinções) em direção a regiões mais frias (JABLONSKI *et alii*, 2006). Entretanto, como se sabe através do registro fóssil que mais de 90% das espécies que já viveram, se extinguíram, é difícil interpretar os padrões atuais com base na história geológica. Todavia, é possível imaginar que a idade média dos táxons deve diferir entre regiões ricas e pobres em espécies. Locais ricos em espécies seriam centros evolutivos, onde novas espécies se formam e expandem sua distribuição para áreas marginais, apresentando assim uma proporção elevada de táxons jovens. Tal hipótese ainda carece de maiores evidências para ser corroborada. Porém, a ideia mais simples seria a de que existem mais regiões tropicais (maior área) e por isso ocorreria mais especiação em regiões tropicais. Ainda mais porque no passado a região tropical era ainda maior, e o que se observa em grande parte hoje em regiões frias são espécies oriundas de linhagens tropicais que conseguiram se adaptar a estas novas condições, portanto em menor número.

18.4.2 Gradientes de Profundidade

As condições existentes na região profunda dos oceanos impõem mudanças na composição faunística ao longo do gradiente de profundidade, ocorrendo uma zona de transição nos limites das regiões plataforma-talude e talude-abissal. Vários trabalhos realizados desde a década de 60 mostram que a diversidade de peixes e macroinvertebrados bentônicos seguem um modelo unimodal, aumentando com a profundidade a partir de 200 m até um máximo entre 1 500 a 2 500 m e depois decrescendo em direção à região abissal.

A distribuição da abundância relativa entre os indivíduos de diferentes espécies também difere muito entre as comunidades de locais rasos e profundos. Em amostragens do bentos, a dominância das espécies de mar profundo raramente ultrapassa 10%, sendo que a maioria das espécies apresenta dominância abaixo de 2%, enquanto que em águas rasas algumas espécies apresentam dominância entre 10 a 25% do total de indivíduos. O número de espécies raras (aquelas representadas por um único indivíduo – *singletons*) também parece ser maior em águas profundas, apesar destas representarem 30% das espécies, independentemente da profundidade.

A estabilidade do ambiente profundo, a entrada de nutrientes oriundos da superfície, a relação espécies-área e a ocorrência de distúrbios aleatórios têm sido as mais frequentes explicações para o gradiente

vertical de diversidade. Ambientes mais estáveis permitiriam um maior número de espécies. Como imaginava-se que a estabilidade aumentaria em direção às regiões mais profundas, isto seria responsável pelo aumento da diversidade. Entretanto, o gradiente de riqueza com a profundidade não é monotônico, observando-se um pico em torno de 2 000 m. A partir dessa profundidade outro fator (restrição alimentar) passaria a suplantando a estabilidade ambiental.

Mais recentemente foi sugerido que a alta taxa de especialização de habitat na região profunda ocorreu devido a flutuações pretéritas na concentração de oxigênio dissolvido, que teria atingido níveis de anoxia nas glaciações em função da concomitante interrupção da circulação termo-halina. Entretanto, as correlações existentes entre gradientes latitudinais e variáveis explicativas não têm sido observadas em alguns estudos no hemisfério sul, sendo prematuro assumir um amplo gradiente latitudinal de biodiversidade para todos os táxons marinhos.

18.5 BIOGEOGRAFIA ECOLÓGICA E MACROECOLOGIA

18.5.1 O Sistema Pelágico

Devido a sua tridimensionalidade e extensa superfície, o sistema pelágico oceânico é o mais amplo de todos os que existem na terra. O sistema pelágico marinho diferencia-se do bentônico, dentre outras razões, pela sua aparente homogeneidade. Enquanto no bentônico é possível identificar habitats distintos facilmente, como fundos de lama, recifes biológicos e costões rochosos, o sistema pelágico aparenta ser uma única massa d'água sem barreiras para a dispersão dos organismos. Além disso, diferentemente das espécies pelágicas, muitas espécies bentônicas são sésseis ou sedentárias quando adultas, o que limita sua capacidade de dispersão a uma pequena parte do seu ciclo de vida, a fase larval. Como consequência, existem muito mais famílias e gêneros cosmopolitas entre táxons pelágicos que entre os bentônicos, sendo o provincialismo muito mais desenvolvido entre os últimos.

Apesar da aparente homogeneidade e continuidade do ambiente pelágico, várias espécies, tanto as planctônicas quanto as nectônicas, apresentam uma distribuição geográfica restrita. Conjuntos de espécies pelágicas com ocorrência limitada, desde o bacterioplâncton até baleias, podem representar ecossistemas distintos nos oceanos. Entretanto, a tentativa de estabelecer limites de distribuição para as espécies pelágicas apresenta vários problemas, a começar pela identificação das espécies.

A temperatura é considerada um dos principais fatores primários que regulam a distribuição das espécies em escala global (veja também 18.5.3), sendo senso comum a existência de floras e faunas características de regiões polares, tropicais e temperadas. Nos oceanos, além da temperatura, a pressão, a salinidade e a luz seriam variáveis ambientais importantes limitando a distribuição tanto num gradiente horizontal quanto vertical.

Os oceanos podem ser divididos em dois grandes ambientes, o costeiro ou raso e o oceânico ou profundo. A região costeira apresenta, assim como os continentes, uma variação latitudinal expressiva da temperatura. A partir de uma determinada profundidade, entretanto, os oceanos são homogêneos quanto à temperatura, apresentando uma média em torno de 3°C. Deste modo, os fatores primários que regulam a distribuição dos organismos nessas duas regiões podem ser distintos.

As temperaturas de superfície da coluna d'água têm sido utilizadas para delimitar possíveis limites geográficos de distribuição das espécies marinhas, dando origem a regiões biogeográficas e climáticas dos oceanos. Essas regiões encontram-se distribuídas em amplas bandas latitudinais que recebem as seguintes denominações de acordo com a ocorrência no hemisfério austral ou boreal: ártica, subártica, temperada norte, subtropical norte, tropical, subtropical sul, temperada sul, subantártica e antártica. Alguns autores utilizam a seguinte denominação alternativa: ártica (-2 a 6°C), boreal norte (5 a 12°C), boreal sul (10 a 15°C), tropical (18 a 28°C), equatorial (23 a 28°C), tropical (12 a 25°C), austral norte (15 a 20°C), austral sul (5 a 15°C) e antártica (?- a 5°C).

A diferenciação de ambientes marinhos também pode ser feita com base nas suas características tróficas, como, por exemplo, áreas eutróficas de ressurgências e áreas oceânicas oligotróficas. Os limites desses

ambientes, baseados em informações de biomassa fitoplanctônica que reflete o estado trófico, podem ser estabelecidos atualmente de um modo amplo utilizando-se imagens de satélite, que medem a cor dos oceanos, a qual é relacionada à concentração de clorofila. Esses ambientes, denominados biomas por Longhurst (1998), apesar de similares em termos funcionais, podem apresentar biotas distintas em diferentes regiões do globo. Essas subunidades dos biomas, identificadas com base nas biotas representariam as províncias biogeográficas marinhas. A identificação dessas províncias, tendo como base os biomas, é o objeto de estudo da biogeografia ecológica. Longhurst (1998) reconheceu os seguintes biomas marinhos: costeiros, polares, de ventos alísios e de ventos de deriva de oeste, além de zonas de elevada concentração de nutrientes e baixa biomassa clorofiliana, com ampla distribuição geográfica, e ecologia e sazonalidade distintas.

18.5.2 O Uso Diferenciado de Recursos Alimentares

O reconhecimento da importância da perspectiva regional para o entendimento da estrutura e dinâmica das comunidades locais tem estimulado estudos macroecológicos. A análise ecológica da abundância e da distribuição geográfica das espécies em grandes escalas espaciais (biotas regionais ou em escala oceânica) e temporais é cada vez mais comum. Comparações entre estruturas de comunidade – através de atributos ecológico-funcionais dos seus organismos componentes – ao longo de extensos gradientes latitudinais e/ou térmicos podem revelar aspectos importantes da estruturação e evolução das comunidades marinhas. Apesar dos exemplos serem de peixes recifais, eles podem ser aplicados a diversos táxons.

Recentemente, foi levantada a hipótese da existência de uma tendência evolutiva em relação à melhor utilização de itens alimentares de menor valor energético por peixes recifais tropicais. Usualmente, tais itens (*e.g.* algas, gramíneas-marinhas, esponjas, cnidários e ascídias) apresentam defesas químicas e estruturais contra predação, e seu processamento e assimilação é um desafio para o sistema digestivo dos peixes. Floeter e colaboradores (2004, 2005) testaram a hipótese de que existe proporcionalmente um maior número de espécies e maior abundância de peixes recifais utilizando recursos alimentares de baixa qualidade em ambientes tropicais. Os resultados incluem dados coletados através de censos visuais em quatro localidades do Atlântico ocidental (Bocas del Toro – Panamá, Abrolhos – BA, Guarapari – ES, Arvoredo – SC). As espécies de peixes que utilizam alimentos de alta qualidade (alto valor protéico e alta digestibilidade, *ex.* peixes e crustáceos) são a grande maioria em termos de diversidade (~70% do número total de espécies). Já a abundância de peixes que dependem de recursos de baixo teor calórico, como os herbívoros e detritívoros, aumenta significativamente ao longo do gradiente latitudinal – em direção aos trópicos (figura 18.6).

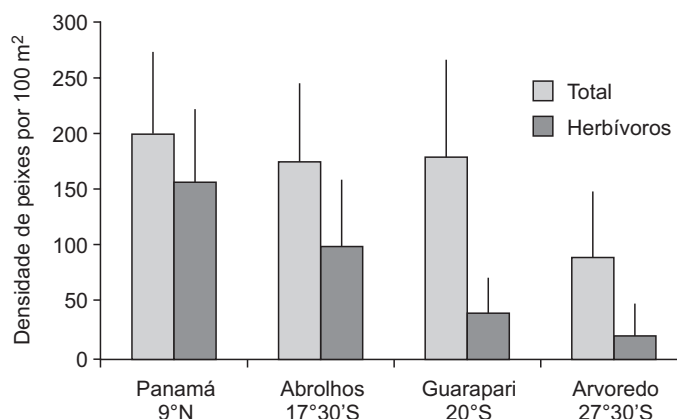


Figura 18.6 Densidade total de peixes (\pm desvio padrão) em quatro localidades em um gradiente latitudinal ao longo do Atlântico Ocidental. Barras brancas representam densidades totais para as comunidades e as negras representam as dos peixes herbívoros apenas. Os dados são derivados de transectos de 20×2 m (censos visuais) realizados em águas rasas (<10 m prof.) e em ambientes abrigados dos ventos e correntes predominantes (modificado de FLOETER *et alii*, 2004).

18.5.3 Gradiente de Temperatura e Sua Relação com Aspectos Fisiológicos

A proporção das espécies de peixes que utilizam recursos alimentares de baixa qualidade cai drasticamente abaixo dos 19-20°C, enquanto os omnívoros aumentam sua proporção em relação ao número total de espécies em cada localidade. Os peixes que se alimentam de recursos de alta qualidade são proporcionalmente mais importantes em todas as localidades (figura 18.7). Esses dados indicam que existe uma maior proporção de peixes utilizando recursos de baixa qualidade em ambientes tropicais quando comparados com ambientes recifais marginais (Ilhas Canárias e o Mediterrâneo, por exemplo), corroborando a hipótese testada (ver 18.5.2).

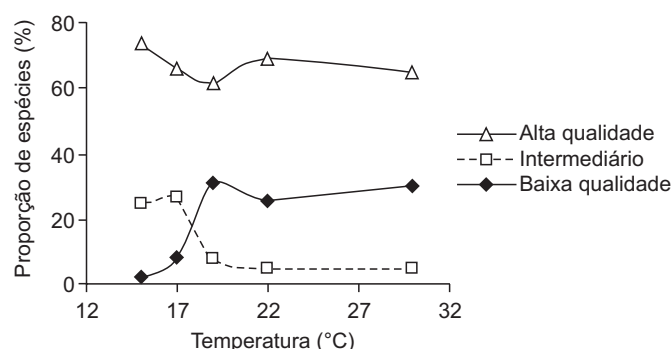


Figura 18.7 Proporção do número total de espécies de peixes recifais que consomem alimentos de relativo alto valor nutritivo (Alta qualidade – piscívoros, carnívoros, invertívoros, planctívoros), baixo valor nutritivo (herbívoros, espongiívoros e os coralívoros) e os intermediários (omnívoros) em cinco localidades (Panamá, Guarapari, Arvoredo, Ilhas Canárias e a costa da Espanha no Mediterrâneo) ao longo do Atlântico e sua possível relação com a temperatura da água (fonte dos dados: FLOETER *et alii*, 2004).

Essas relações parecem ser dependentes de mecanismos fisiológicos relacionados à processos digestivos mediados pela temperatura da água. Há a hipótese de que a taxa alimentar dos peixes herbívoros caia mais rápido com o decréscimo da temperatura do que a taxa metabólica em temperaturas abaixo de 19-20°C. Existiria então um limite fisiológico para a maioria dos peixes herbívoros com relação à temperatura ambiental.

Estudos recentes têm mostrado variações de certas características ao longo de um gradiente térmico. Como exemplo, temos a variação na taxa alimentar e na idade máxima atingida pelo peixe cirurgião ao longo do Atlântico Ocidental (figura 18.8). Os mecanismos fisiológicos e as repercussões ecológicas desses padrões ainda precisam ser investigados, e são colocados aqui como exemplos provocativos de idéias para futuros trabalhos.

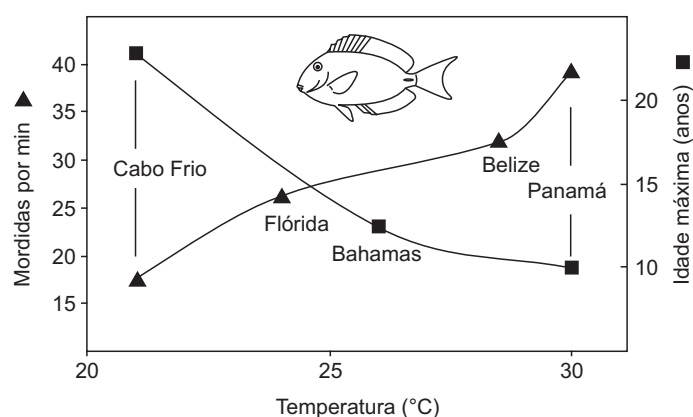


Figura 18.8 Número de mordidas no substrato (algas e sedimento) e a idade máxima do peixe cirurgião (*Acanthurus bahianus*), e sua possível relação com a temperatura da água (fonte dos dados: CHOAT & ROBERTSON, 2002; FLOETER *et alii*, 2005).

18.6 CONCLUSÃO E PERSPECTIVAS FUTURAS

O presente capítulo teve como objetivo mostrar os principais temas que vem sendo estudados pelos biogeógrafos e macroecólogos marinhos no Brasil e no mundo. Como se pode observar, em muitas áreas ainda não há consenso entre os pesquisadores (*e.g.* definição de províncias, determinantes dos gradientes latitudinais). Porém, isso é natural em uma área de investigação científica tão dinâmica.

Futuros trabalhos utilizando metodologia padronizada e em grandes escalas espaciais prometem muitos resultados interessantes e que poderão testar as teorias e predições existentes na literatura. A costa brasileira graças a sua imensa extensão e amplo gradiente latitudinal (além disso, ainda temos as ilhas oceânicas) têm grande potencial como um imenso laboratório natural para estudos biogeográficos e macroecológicos. Em termos práticos, a aplicação de conceitos biogeográficos como *hotspots* (= a simples co-ocorrência geográfica de várias espécies, ou local ou região com um número incomum de espécies endêmicas), gradientes de diversidade, áreas de endemismo, bioinvasões, etc, como ferramentas na avaliação de áreas prioritárias para conservação da biodiversidade é hoje uma questão crucial na biologia da conservação.

18.7 REFERÊNCIAS

- Astorga, A.; Fernández, M.; Boschi, E. E. & Lagos, N. Two oceans, two taxa and one mode of development: latitudinal diversity patterns of South American crabs and test for possible causal processes. *Ecol. Lett.*, 6:420-427, 2003.
- Briggs, J. C. *Marine Zoogeography*. McGraw-Hill, New York, 1974.
- Briggs, J. C. *Global Biogeography*. *Developments in Paleontology and Stratigraphy*, 14. Elsevier, Amsterdam, 1995.
- Bromham, L. & Penny, D. The modern molecular clock. *Nature Reviews Genetics*, 4:216-224, 2003.
- Brown, J. H. & Maurer, B. A. Macroecology: The division of food and space among species on continents. *Science*, 243:1145-1150, 1989.
- Castro, C. B. Recifes de coral no Brasil. *In: Atlas dos recifes de coral nas unidades de conservação brasileiras* (ed. Prates, A.P.L.). MMA/SBF, Brasília, p. 25-27, 2003.
- Choat, J. H. & Robertson, D. R. Age-based studies. *In: Coral reef fishes: dynamics and diversity in a complex ecosystem* (ed. Sale, P.F.). Academic Press, San Diego, p. 57-80, 2002.
- Coelho, P. A. & Santos, M. F. Zoogeografia marinha do Brasil. I. Considerações gerais sobre o método e aplicação à um grupo de crustáceos (Paguros: Crustácea Decápoda, super-famílias Paguroidea e Coenobitoidea). *Bolm. Inst. oceanogr. S. Paulo*, 29:139-144, 1980.
- Collette, B. B. & Rützler, K. Reef fishes over sponge bottoms off the mouth of the Amazon River. *Proc. 3rd Int. Coral Reef Symp.*, 1:305-310, 1977.
- Costagliola, D.; Robertson, D. R.; Guidetti, P.; Stefanni, S.; Wirtz, P.; Heiser, J. B. & Bernardi, G. Evolution of coral reef fish *Thalassoma* spp. (Labridae). 2. Evolution of the eastern Atlantic species. *Mar. Biol.*, 144:377-383, 2004.
- Crisci, J. V.; Katinas, L. & Posadas, P. *Historical biogeography: an introduction*. Harvard University Press, Cambridge, MA, USA, 2003.
- Ekman, S. *Zoogeography of the Sea*. London. Sidgwick & Jackson (Publishers), 417 p., 1953.
- Floeter, S. R. & Gasparini, J. L. The southwestern Atlantic reef fish fauna: composition and zoogeographic patterns. *J. Fish Biol.*, 56:1099-1114, 2000.
- Floeter, S. R. & Soares-Gomes, A. Biogeographic and species richness patterns of Gastropoda on the southwestern Atlantic. *Rev. Bras. Biol.*, 59:567-575, 1999.
- Floeter, S. R.; Ferreira, C. E. L.; Dominici-Arosemena, A. & Zalmon, I. Latitudinal gradients in Atlantic reef fish communities: trophic structure and spatial use patterns. *J. Fish Biol.*, 64:1680-1699, 2004.
- Floeter, S. R.; Behrens, M. D.; Ferreira, C. E. L.; Paddock, M. J. & Horn, M. H. Geographical gradients of marine herbivorous fishes: patterns and processes. *Mar. Biol.*, 147:1435-1447, 2005.
- Hetzel, B. & Castro, C. B. *Corais do Sul da Bahia*. Nova Fronteira, Rio de Janeiro, 192 p., 1994.
- Hillebrand, H. Strength, slope and variability of marine latitudinal gradients. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 273:251-267, 2004.

- Jablonski, D.; Roy, K. & Valentine, J. W. Out of the tropics: evolutionary dynamics of the latitudinal diversity gradient. *Science*, 314:102-106, 2006.
- Joyeux, J. C.; Floeter, S. R.; Ferreira, C. E. L. & Gasparini, J. L. Biogeography of tropical reef fish: the South Atlantic puzzle. *J. Biogeogr.*, 28:831-841, 2001.
- Kauffmann, E. G. Cretaceous bivalvia. *In: Atlas of Palaeobiogeography* (Ed. Hallam, A.). Elsevier, Amsterdam. p. 353-383, 1973.
- Longhurst, A. *Ecological Geography of the Sea*. Academic Press, San Diego, 398 p., 1998.
- Lomolino, M. V.; Riddle, B. R. & Brown, J. H. *Biogeography*. Sinauer, Sunderland, Mass., 2006.
- Macherson, E. Large scale species-richness gradients in the Atlantic Ocean. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 269:1715-1720, 2000.
- McCartney, M. A.; Keller, G. & Lessios, H. A. Dispersal barriers in tropical oceans and speciation in Atlantic and eastern Pacific sea urchins of the genus *Echinometra*. *Mol. Ecol.*, 9:1391-1400, 2000.
- Mello, G. A. S. *Manual de identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do Litoral Brasileiro São Paulo*. Ed. Plêiade/FAPESP, São Paulo, 1996.
- Morrone, J. J. On the identification of areas of endemism. *Syst. Biol.*, 43:438-441, 1994.
- Moura, R. L. Brazilian reefs as priority areas for biodiversity conservation in the Atlantic Ocean. *Proc. 9th Int. Coral Reef Symp.*, 2:917-920, 2002.
- Muss, A.; Robertson, D. R.; Stepien, C. A.; Wirtz, P. & Bowen, B. W. Phylogeography of *Ophioblennius*: the role of ocean currents and geography in reef fish evolution. *Evolution*, 55:561-572, 2001.
- Palacio, F. J. Revisión zoogeográfica marina del sur del Brasil. *Bol. Inst. Oceanogr. S. Paulo*, 31:69-92, 1980.
- Pielou, E. C. *Biogeography*. Wiley-Interscience, New York, 351 p., 1979.
- Rios, E. C. *Seashells of Brazil*. Rio Grande, 2^a edição, Museu Oceanográfico da Fundação Universidade de Rio Grande, 331 p. + 102 plates, 1994.
- Rocha, L. A. Patterns of distribution and processes of speciation in Brazilian reef fishes. *J. Biogeogr.*, 30:1161-1171, 2003.
- Van Soest, R. W. M. & Hajdu, E. Marine area relationships from twenty sponge phylogenies. A comparison of methods and coding strategies. *Cladistics*, 13:1-20, 1997.
- Vannucci, M. Zoogeografia marinha do Brasil. *Bol. Inst. Biol. Mar.*, 7:113-121, 1964.

