

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE ALAGOAS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM DIVERSIDADE BIOLÓGICA E
CONSERVAÇÃO NOS TRÓPICOS**

NATALY ALMEIDA DE CASTRO

**Padrões distribucionais das espécies da família Leucosiidae Samouelle (1919)
(Crustacea: Decapoda: Brachyura) no Atlântico Ocidental baseados na
Distribuição Potencial e Análise de Parcimônia de Endemismo.**

Maceió
2012

NATALY ALMEIDA DE CASTRO

**Padrões distribucionais das espécies da família Leucosiidae Samouelle (1919)
(Crustacea: Decapoda: Brachyura) no Atlântico Ocidental baseados na
Distribuição Potencial e Análise de Parcimônia de Endemismo.**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Conservação nos Trópicos, do Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde - Universidade Federal de Alagoas, como requisito para obtenção do título de Mestre em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS, área de concentração em Diversidade e Ecologia de Organismos Tropicais.

Orientador: Prof. Dr. Petrônio A. Coelho Filho;
Co-orientação Prof. Dr. Marcos V. Carneiro Vital.

Maceió

2012

Catálogo na fonte
Universidade Federal de Alagoas
Biblioteca Central
Divisão de Tratamento Técnico
Bibliotecária: Helena Cristina Pimentel do Vale

C355p Castro, Nataly Almeida de.

Padrões distribucionais das espécies da família Leucosilidae Samouelle (1919) (Crustacea: Decapoda: Brachyura) no Atlântico Ocidental baseados na distribuição potencial e na análise de parcimônica de endemismo / Nataly Almeida de Castro. Maceió – 2012.

45 f. : il.

Orientador: Petrônio Alves Coelho Filho.

Coorientador: Marcos Vinicius Carneiro Vital

Dissertação (Mestrado em Diversidade Biológica e Conservação) – Universidade Federal de Alagoas. Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde, 2012.

Inclui bibliografia e apêndices.

1. Caranguejo – Atlântico ocidental, oceano. 2. Modelagem preditiva. 3. Biogeografia marinha. 4. Barreiras biogeográficas. I. Título.

CDU: 595.384.2(261)

DEDICATÓRIA

A minha mãe Maria Emília C. Campos de Almeida, que sempre me incentivou a lutar por minhas conquistas e nunca desistir da luta, por mais dolorosa e árdua que seja a batalha. E ao meu pai Jorge Pereira de Castro Filho, que mesmo sem perceber fez com que eu me apaixonasse pela minha profissão, Engenharia de Pesca, desde pequenininha. Esse título é pra vocês Mãe e Pai!!!

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Petrônio Alves Coelho Filho, orientador e ao Prof. Dr. Marcos Vinícius Vital, co-orientador desta dissertação por todo empenho, sabedoria e compreensão.

Ao Prof. Dr. Petrônio Alves Coelho, que contribuiu na construção deste trabalho e alegrou quase todas as minhas tardes com seu lindo sorriso e seus chás. Saudade e admiração são o que me resta sentir deste grande profissional, pai, marido, amigo e professor.

A minha família, em especial ao meu marido Danilo Peixoto pela paciência, incentivo e companheirismo durante todo processo e a minha Mãe, Maria Emília Cesar Campos de Almeida, que me ligou todos os dias durante esses 24 meses que passei longe de casa, cuidando de mim mesmo de longe. Obrigada mãe por tanto amor e dedicação.

Não poderia deixar de agradecer ao casal Lauro e Gisele Mendes, que me acolheram em seu lar, viabilizando a realização de mais este sonho, a conclusão do meu Mestrado.

Não poderia deixar de agradecer também, a secretária da coordenação Melânia (a nossa Mel), que sempre tratou a todos os discentes com muito carinho e paciência, ajudando a todos nós sempre que esteve ao seu alcance.

Ao meu amigo Mateus Gonzalez, companheiro de turma, e sua mulher Luana Spotorno pelos belos dias que passamos juntos e pela linda amizade que levarei pra sempre comigo. Aos colegas de mestrado pelo apoio e cumplicidade, nos momentos difíceis e nos bons momentos de descontração.

Aos membros da minha banca avaliadora, que tão pertinentemente contribuíram para a melhoria deste trabalho: Prof. Dr. Ludgero Cardoso, Prof. Dr. Carlos Ruberto Fragoso Jr. e a Prof. Dr^a Cristiane Farrapeira e a todas as pessoas que, direta ou indiretamente, contribuíram para a execução do mesmo.

“Eu gosto do impossível porque lá a concorrência é menor”.

Walt Disney

RESUMO

Os caranguejos da família Leucossidae possuem 21 espécies distribuídas na plataforma continental da costa brasileira, e representam um interessante grupo para estudos de biogeografia. Para a realização deste trabalho, foram avaliados 531 pontos de ocorrência de espécies desta família. Este levantamento foi feito com o intuito de estimar a distribuição geográfica das espécies, e para isto a técnica de modelagem preditiva foi utilizada, através do programa *Maxent*. A fim de maximizar os resultados, foram analisadas dentre as áreas de ocorrência quais seriam centro de endemismo utilizando a Análise de Parcimônia de Endemismo. Quinze espécies da família foram modeladas originando mapas de distribuição potencial, que por fim determinaram padrões de distribuição biogeográficos e apontaram uma área de endemismo no Atlântico ocidental, além de considerar esta porção do oceano, como um centro de dispersão secundário. Apesar da modelagem preditiva nunca ter sido utilizada em ambientes marinhos de plataforma continental, a mesma se mostrou coerente com estudos anteriores na determinação de limites de distribuição das espécies.

Palavras-Chave: Modelagem Preditiva, Biogeografia Marinha, Barreiras Biogeográficas.

ABSTRACT

The Brazilian coast holds 21 species of crabs from the Leucosiidae family, being an interesting group for biogeographical studies. This work gathered 531 occurrence points from these species. This data survey was done to allow the usage of a predictive modeling technique implemented by Maxent software, in order to estimate the species geographical distribution. Those models were then subject of a Parsimony endemism analysis. Maps from the potential distribution of 15 species from this family were generated and used to determine biogeographical distributional patterns, that indicated an endemism area at the western Atlantic ocean, that was also considered a secondary dispersion center. Even though predictive modeling was never used before at continental shelf environments, it proved to show results that match the species distributional limits proposed in previous studies.

Key-word: Predictive Modeling, Biogeography Marine, Biogeographical Barriers.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Esquema da definição de nicho ecológica proposta por Huntchison (1957), para uma variável (1a), duas (2a) e três (3a)14
- Figura 2.** Quadrados de 10° x 10° ao longo da costa leste americana utilizados nesse estudo.....27
- Figura 3.** Distribuição Potencial (DP) de *Acanthilia intermedia* Miers, 1886; *Ebalia stimpsonii* A. Milne Edwards, 1880, *Lithadia brasiliensis* (von Martens, 1872), *Lithadia conica* (Coelho, 1973), *Lithadia obliqua* (Coelho, 1973), *Lithadia vertiginosa* (Coelho, 1973).31
- Figura 4.** Distribuição Potencial (DP) de *Speloeophorus elevatus* Rathbun, *Speloeophorus nodosus* (Bell, 1855), *Myropsis quinquespinosa* Stimpsoni, 1871; *Persephona lichtensteinii* Leach, 1817; *Persephona mediterrânea*; *Persephona punctata* (Linneaus, 1758).....32
- Figura 5.** Distribuição Potencial (DP) de *Callidactylus asper* Stimpson, 1871; *Iliacantha liodactylus* Rathbun, 1898; *Iliacantha sparsa* Stimpson, 1871.....33
- Figura 6.** Árvore da análise de endemismo mais parcimoniosas com quadrados (Q1 – Q12) e espécies (1 a 15). Bolas brancas representam espécies endêmicas para as áreas e bolas pretas as que ocorrem em áreas divididas. Espécies: 1. *Acanthilia intermedia*; 2. *Callidactylus asper* 3. *Ebalia stimpsoni*; 4. *Iliacantha liodactylus*; 5. *Iliacantha sparsa*; 6. *Lithadia brasiliense* 7. *Lithadia cônica*; 8. *Lithadia obliqua*; 9. *Lithadia vertiginosa*; 10. *Myropsis quinquespinosa*; 11. *Persephona lichtensteinii*; 12. *Persephona mediterrânea*; 13. *Persephona punctata*; 14. *Speloeophorus elevatus*; 15. *Speloeophorus nodosus*.35
- Figura 7.** Análise de similaridade das espécies da família Leucosiidae com relação a sua distribuição potencial. Em destaque os padrões apresentados: 1) Tropical contínuo tolerante, 2) Tropical contínuo, 3) Tropical disjunto, 4) Brasileiro.....36

SUMÁRIO

| | |
|--|----|
| 1 FUNDAMENTAÇÃO CIENTÍFICA | 10 |
| 1.1 Biogeografia histórica | 10 |
| 1.2 Biogeografia ecológica..... | 11 |
| 1.3 Modelagem da Distribuição potencial | 13 |
| REFERÊNCIAS | 17 |
| 3 PADRÕES DISTRIBUCIONAIS DAS ESPÉCIES DA FAMÍLIA LEUCOSIIDAE SAMOUELLE (1919) (CRUSTACEA: DECAPODA: BRACHYURA) NO ATLÂNTICO OCIDENTAL BASEADOS NA DISTRIBUIÇÃO POTENCIAL E ANÁLISE DE PARCIMÔNIA DE ENDEMISMO. | 20 |
| 3.1 INTRODUÇÃO | 21 |
| 3.2 MÉTODOS..... | 24 |
| 3.2.1 Obtenção dos dados | 24 |
| 3.2.2 Modelagem da Distribuição Potencial | 24 |
| 3.2.3 Variáveis ambientais e substrato | 26 |
| 3.2.4 Análise de Parcimônia de Endemismo (PAE) | 26 |
| 3.2.4 Análise de Similaridade Distribucional..... | 27 |
| 3.3 RESULTADOS | 28 |
| 3.3.1 Distribuição Potencial..... | 28 |
| 3.3.2 Análise de Parcimônia de Endemismo (PAE) | 35 |
| 3.3.3 Análise de Similaridade Distribucional..... | 36 |
| 3.4 DISCUSSÃO | 37 |
| REFERENCIAS | 41 |

1 FUNDAMENTAÇÃO CIENTÍFICA

1.1 Biogeografia Histórica

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 idéias em biogeografia histórica (Morrone e Crisci, 1995; Morrone, 2009).

Dentre os diferentes métodos para se estudar a história distribucional dos organismos, como os modelos nulos (Mast e Nyffeler, 2003; Giokas e Sfenthourakis, 2008), agrupamentos de áreas (Harold e Mooi, 1994; Deo e DeSalle, 2006), e algoritmos particulares de otimização (Szumik et al., 2002; Szumik e Goloboff, 2004), destaca-se a Análise de Parcimônia de Endemismo (PAE) (Rosen e Smith, 1988; Morrone, 1994; Morrone e Escalante, 2002). A PAE resultou da união da biogeografia filogenética com a pan-biogeografia (ver mais detalhes em Brundin (1981); Croizat (1958) e Miranda e Marques (2011)), permitindo o surgimento da biogeografia cladística.

Analogamente às análises taxonômicas, a biogeografia cladística utiliza as localidades desempenhando o papel dos táxons, que são agrupadas de acordo com a distribuição das espécies, representando os caracteres. Os dados são então analisados através de parcimônia e resultam em um cladograma com as unidades geográficas hierarquizadas (Crisci et al., 2003; Bezerra, 2009).

De acordo com Prevedello e Carvalho (2006), além de apontar áreas de endemismo, o cladograma demonstra áreas de dispersão. Para realizar a análise dessas áreas, é necessária a observância da existência de traços individuais que se sobreponham, dando origem a traços generalizados, representando padrões de distribuição de biotas ancestrais, que foram fragmentados no passado por eventos vicariantes (Craw ET AL., 1989; Morrone e Crisci, 1995; Morrone, 2004; Prevedello e Carvalho, 2006). Os pontos que ligam dois ou mais traços generalizados, são denominados de nós biogeográficos, que por sua vez, são pontos de confluência de biotas de diferentes origens, sendo por isto, locais de grande complexidade histórica-biogeográfica e potencial riqueza taxonômica (Prevedello e Carvalho, 2006).

De acordo com Bezerra, a PAE foi inicialmente proposta em um contexto paleontológico (Rosen e Smith, 1988; Morrone e Crisci, 1995) e melhor desenvolvido em Rose e Smith (1988), tornando-se popular depois dos melhoramentos metodológicos feitos por Morrone (1994).

Porém, Miranda e Marques (2011), particularmente para as áreas de endemismo, alegam que nenhuma das metodologias supracitadas 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. Porém, visto que as variáveis abióticas ocorrem em escalas mais curtas de tempo (biogeografia ecológica), a união das duas escolas poderia contribuir de forma satisfatória para o conhecimento dos padrões de distribuição e suas causas.

1.2 Biogeografia Ecológica

A biogeografia ecológica nasceu em meados do século de 1800 e apresentava dois aspectos particulares. De acordo com Coelho et al. (1980) os estudos de distribuição das espécies apresentavam dois aspectos particulares, o primeiro era o agrupamento de acordo com sua classificação zoológica ou botânica e o segundo se referiu ao estudo das unidades ecológicas (comunidades ou biocenose).

Um dos pioneiros neste estudo, Dana (1853) propôs a divisão biogeográfica dos mares do mundo e, desde então diversos autores têm proposto divisões zoogeográficas do litoral brasileiro baseando-se no conhecimento faunístico de sua época, seja com relação a grupos restritos (Henderson, 1965; Tommasi, 1965; Forest e de Saint Laurent, 1967; Laborel, 1967; Coelho e Ramos, 1972; e Boschi, 2000), seja levando em conta vários grupos da fauna marinha (Briggs, 1974; Knox, 1960; Semenov, 1978). Os métodos de análise, de interpretação e os nomes dados pelos autores, a essas divisões zoogeográficas, foram os mais diversos (Coelho e Santos, 1980).

Dana (1853) dividiu os mares reinos que, por sua vez, foram subdivididos em sub-reinos e por fim, em Províncias, que são as unidades de menor ordem. Segundo

este autor, o litoral ocidental do Atlântico está subdividido em três sub-reinos: Tórrido, Temperado Norte e Tempera do Sul.

O sub-reino Temperado Norte está localizado inteiramente no Atlântico Norte, e os demais localizados a margem da América do Sul, no Oceano Atlântico. O sub-reino Tórrido, por sua vez, foi subdividido em três Províncias: 1. Flórida, que se estendia desde o Sul da Flórida até a latitude 27°30'00"N; 2. Caraíba, que se estendia desde a latitude de 27°30'00"N, até algum ponto do litoral da Bahia; 3. Brasileira, desde a Bahia até o Rio de Janeiro (23°00'00"S). O Sub-reino Temperado Sul continha as Províncias: 1. Paulista; 2. Platense e 3. Norte da Patagônia (Coelho et al., 1980).

Sistemas mais simples foram apresentados por Cooke (1895) estudando a distribuição dos moluscos. De acordo ele, a América do Sul era subdividida nas Províncias: 1. Magalhânica, desde o extremo Sul do continente (no Chile) até a latitude de 45°00'00"S; 2. Argentina, desde 45°00'00"S até 28°00'00"S e 3. Caraíba, porção ao Norte da latitude 28°00'00"S.

Balech (1951) alegou a existência do distrito (Província) Guianense e da Província das Antilhas. Vários autores aceitaram a distribuição de Balech (1951) (e.g. Hedgpeth, 1957; Knox, 1960, Pérès, 1961 e Tommasi, 1965), fazendo apenas pequenas modificações. Apesar de estabelecerem limites biogeográficos, Hedgpeth (1957) e Pérès (1961) alegaram a necessidade de um maior conhecimento da fauna para aumentar a precisão de suas propostas. Forest e de Saint-Laurent (1967), afirmaram que a fauna entre a região guianense e o Recife era pouco conhecida, e que apenas uma exploração metódica desta região seria capaz de fornecer dados faunísticos suficiente para um estudo biogeográfico. Desta forma, várias expedições oceanográficas foram realizadas a partir de 1965 buscando o maior conhecimento da biodiversidade e do ecossistema marinho ("*Akaroa*"; "*Calypso*"; "*Canopus*"; Navio Oceanográfico "Almirante Saldanha" com as comissões "Norte/ Nordeste I e II", "Pesca Norte I", "Geomar I, II e III", "Pavasas"; além de outras pequenas expedições de menor amplitude) (Coelho-Filho e Coelho, 1998).

Fruto destas expedições, Laborel (1967), estudando os madreporários, reconheceu no litoral equatorial brasileiro a existência de duas unidades biogeográficas e posicionou o limite das Províncias guianense e brasileira nas proximidades de São Luis. Já Coelho e Ramos (1972), estudando os decápodos reptantes, reconheceu uma vasta área de transição entre essas duas unidades

biogeográficas, compreendendo o setor entre Salinópolis, Tutóia e o Piauí. Coelho e Ramos (1972) afirmaram que a linha de divisão entre as duas Províncias correspondiam ao limite da área de influência dos grandes rios equatoriais, também caracterizado pelo substrato lamoso e arenoso.

Mais tarde, Coelho et al. (1980), dividiu o Atlântico Sul americano nas Províncias Guianense, Brasileira, Paulista, Argentina e Patagônia. Boschi (2000) dividiu o Atlântico Ocidental nas Províncias Ártica, Boreal, Virginiana, Texana, Caroliniana, Caribenha, Brasileira, Argentina e Magalhânica, já Spalding (2007) dividiu em ecorregiões.

1.3 Modelagem da Distribuição Potencial

Visando reunir o máximo de informações referente aos fatores que limitam a distribuição das espécies (base da biogeografia ecológica) e as relações com seu habitat, pesquisadores desenvolveram várias definições de nicho ecológico. De fato, entender o nicho ecológico, na atualidade, se tornou uma tarefa difícil, pois a palavra, não raramente, vem sendo usada para expressar tantos significados, que se tornou genérica e, portanto, uma expressão superficial (Vital, 2005).

A idéia de nicho ecológico surgiu no século XIX com Rosell H. Johnson, (Hutchinson, 1978), contudo, só se consolidou tempos mais tardes no século XX. Fazendo referencia ao assunto, Liebig, um importante químico do século XIX, em 1840 publicou uma obra denominada: *Die Organische Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie* (Química Orgânica e sua Aplicação na Agricultura e Fisiologia), que investigou como as variações espaciais de um conjunto de parâmetros ambientais poderiam agir criando restrições eco-fisiológicas no crescimento de plantas; a “lei do mínimo”, aproximando-se bastante do conceito de nicho multidimensional (Vital, 2005).

Já no século XX, vários conceitos foram criados, destacando-se entre eles, três idéias de nicho (Statzner et al., 2001). O primeiro elaborado por R. Hesse e A. S. Pearse na primeira metade do século XX, estabeleceu que o nicho seria: as respostas fisiológicas dos organismos as condições ambientais. Em paralelo a essa afirmação, Grinnell (1917), alega que o nicho estaria ligado não às condições, mas sim ao tipo de ambiente no qual o organismo é capaz de sobreviver. Finalmente, em

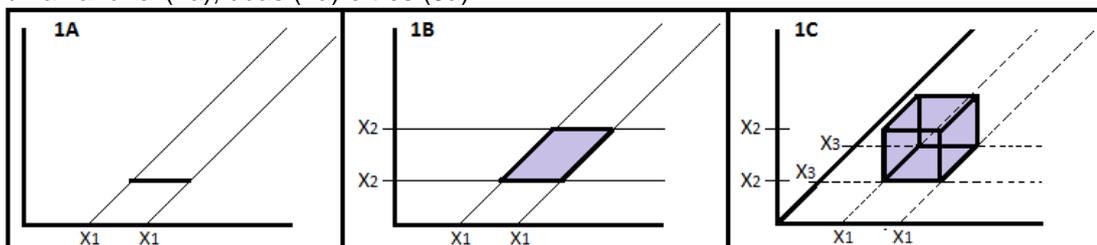
1927, Elton apresentou uma definição mais completa e funcional de nicho, baseado nas interações tróficas entre os organismos. “O nicho de Elton” seria o “papel” de uma espécie em seu habitat.

Tempos mais tarde, George Evelyn Hutchinson (1903-1991) foi considerado um dos fundadores da Ecologia moderna, e unificou, até certo ponto, os diferentes conceitos de nicho (Real e Levin, 1991). Em seu artigo, Hutchinson aplicou o princípio da exclusão competitiva de Gause (Hardin, 1960) para fundamentar o conceito de nicho.

O princípio da exclusão de Gause, segundo Castro e Garcia (1996), demonstra que quando duas espécies competem pelo mesmo nicho ecológico, uma destas espécies acabará sendo eliminada devido à competição. Conforme esse princípio, os nichos ecológicos são exclusivos a uma espécie e a coexistência de duas ou mais espécies em um determinado habitat só ocorre quando suas exigências ecológicas (o nicho) são bem diferentes.

A definição desenvolvida por Hutchinson pode ser apresentada da seguinte forma (figura 1): uma variável ambiental x_1 , exposta no eixo das ordenadas define os valores mínimo (x_1') e máximo (x_1'') entre os quais indivíduos de uma determinada espécie são capazes de sobreviver e se reproduzir (Figura 1a), acrescido de uma segunda variável, x_2 (independente da primeira), também com seus próprios valores de mínimo (x_2') e Máximo (x_2'') em um eixo perpendicular ao primeiro. Tem-se então um retângulo, cuja área representa as possíveis combinações entre as duas variáveis que permitem a sobrevivência da espécie estudada (Figura 1b). Da mesma forma, podemos continuar a acrescentar variáveis ambientais (Figura 1c), até atingirmos um sistema ortogonal com as n variáveis que são importantes para uma determinada espécie. Daí que o nicho de uma espécie é definido como o conjunto de pontos que se encontra dentro deste espaço n -dimensional (Vital, 2005).

Figura 1. Esquema da definição de nicho ecológica proposta por Huntchison (1957), para uma variável (1a), duas (2a) e três (3a)



Fonte: Autor, 2012.

A definição desenvolvida por Hutchinson (1957) foi de grande importância, pois permitiu a quantificação das variáveis que compõem o nicho, possibilitando assim a criação de modelos matemáticos que representam de forma estimada o mesmo. Porém, os modelos não representam de forma fidedigna o que ocorre na natureza, pois os mesmos não permitem a sobreposição dos nichos (competição).

Apesar de teoricamente a competição não ser possível, ela ocorre na natureza, e devido a isto, a espécie dominante poderá deslocar o nicho ecológico de outra espécie, levando-a a uma adaptação a outro nicho. Não sendo possível essa adaptação, a espécie entrará em processo de extinção.

Logo, o conceito de nicho foi subdividido em dois: a) Nicho realizado: encontrado na natureza, donde existe a busca por um equilíbrio e por isso as espécies estão em conflito pela determinação do seu nicho ecológico, entrando em competição com outras espécies pelo mesmo, ou por parte dele; b) Nicho fundamental: seria observado na natureza, se a mesma pudesse atingir um estágio ideal de equilíbrio, donde todas as espécies pertencessem a um nicho diferente, não havendo mais competição.

A possibilidade de estimar os nichos fez surgir uma nova linha na ciência, a modelagem preditiva, que faz a determinação de funções que descrevem o nicho das espécies com base em pontos de ocorrência conhecidos e dados ambientais (Guisan e Zimmermann, 2000). Existem alguns programas computacionais que realizam essa tarefa, dentre eles os mais utilizados são o *Rule-set Prediction (GARP)* e o *(Maximum Entropy) Maxent*.

O *GARP* vem sendo cada vez menos utilizado, pois a metodologia do mesmo, além de estimar pontos da presença das espécies, também estima pontos de ausência. As informações referentes à ausência das espécies são criadas automaticamente por programação, através de amostragem aleatória de 1.250 pontos de pseudo-ausência (pontos donde a espécie não foi registrada), a partir disto, o programa cria um conjunto de pixels com predições de onde a espécie não foi detectada (Peterson et al., 2007)

O *Maxent*, por sua vez, utiliza uma abordagem estatística chamada “Máxima Entropia” para fazer previsões a partir de informações incompletas. Conhecida como uma técnica de *Machine-learn* (máquina de aprendizado) o *Maxent* estima a distribuição mais uniforme (no máximo entropia) em toda a área de estudo, dada à

restrição que cada valor predito corresponde a média ambiental das variáveis estimada de forma empírica pelo programa. Sendo mais utilizado atualmente por utilizar apenas dados de presença.

REFERÊNCIAS

- Balech E (1951) Division geográfica del litoral sudamericano. *Rev Biol. Mar*4: 184-95
- Bezerra LHA (2009) Taxonomia, filogenia e biogeografia das espécies de caranguejos do gênero *Uca* Leach, 1814 (Decapoda: Ocypodidae) no oceano Atlântico e Pacífico Oriental. *Tropical Oceanography* 37:58-79
- Boschi EE (2000) Species of Decapod Crustaceans and their distribution in the American Marine Zoogeographic Provinces. *Rev Invest Desarr Pesq.* 13:7-63
- Briggs JC (1974) *Marine zoogeography*. New York, McGraw-Hill
- Brundin LZ Croizat's (1981) 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. Columbia University Press, New York
- Castro CRT, Garcia R (1996) Competição entre plantas com ênfase no recurso de luz. *Cienc Rural* 26:167-174
- Coelho PA, Ramos MA (1972) A Constituição e a distribuição da fauna de decápodos do litoral leste da América do Sul entre as latitudes de 5 ° N e 39 ° S. *Trab Oceanogr da Univ Fed Pe* 13:133-236
- Coelho PA, Ramos-porto M, Koenig ML (1980) Biogeografia e Bionomia dos crustáceos do litoral Equatorial Brasileiro. *Trab Oceanogr da Univ Fed Pe* 15:7-138
- Coelho-filho PA, Coelho PA (1998) Descrição de três espécies novas de *Chasmocarcinus* rathbun (Crustacea, Decapoda, Goneplacidae), do litoral brasileiro. *Rev Brasil Zool* 15(3):799-814
- Cooke AH (1895) Molusco In: Hamer SF, e Shioley AE (ed) *The Cambridge natural history*. London, Macmilian
- Craw RC, Grehan JR, Heads MJ (1989) *Panbiogeography tracking the history of life*. Oxfo, Cambridge
- Crisci JV, Katinas L, Posadas P (2003) *Historical biogeography. An introduction* (ed) Harvard: Cambridge and London
- Croizat L (1958) *Panbiogeography*. Caracas, published by the author
- Dana DJ (1853) On the geographical distribution of crustácea. In: *Crustacea*. Lochem, Antiquariat Junk. 451-592
- Deo AJ, DeSalle R (2006) Nested areas of endemism analysis *J Biogeogr* 33:1511-1526

Elton CS (1927) Animal ecology. Sidgwick and Jackson, London

Ekman S (1935) Tiergeographie des Meeres. Lochem, Leipzig Akademische Verlags

Forest J, Saint Laurent DM (1967) Campagne de la Calypso au largo des Cotes Atlantique de l'Amérique Du Sud (1961-62) Première partie (suite). 6. Crustacés décapodes: pagurides. Ann. Inst. Oceanogr Results Scientifiques des Campagnes de la Calypso. 45(2):47-169

Giokas S, Sfenthourakis S (2008) An improved method for the identification of areas of endemism using species co-occurrences. J Biogeogr 35:893-902

Grinnel J (1917) The Niche-Relationships of the California Thrasher. Am Ornithol Union 34(4):427-433

Guisan A, Zimmerman NE (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. Ecol Model 135:147-186

Hardin E (1960) The reactions of employees to office automation. Mon Labor Rev. 83:925-932

Harold AS, Mooi RD (1994) Areas of Endemism: Definition and Recognition Criteria. Syst Biol 43(2):261-266

Hedgepeth J (1957) Classification of marine environments and concepts of marine ecology. In: The treatise on marine ecology and paeoecology. Vol. 1, Ecology. Memoir 67 Geol Soc Am, New York.

Henderson, JR (1965) Report on the anomura collectd by H.M.S. Challenger during the years 1873-76. In: Report on the Scientific Results of the Voyage of H.M.S. Challenger during the years 1873-76. (ed) Jonson Repr, New York. 27:1-121

Hutchinson GE (1978) An introduction to population ecology. New Haven, Yale University Press

Knox GA (1960) Littoral ecology and biogeography of the Southern oceans. *Proc R Soc* 152 (949): 577-624

Laborel JL (1969) Les peuplements de madreporaires des côtes tropicales du Brésil. Ann Univ d'Abidjan 3:1-260

Mast AR, Nyfeler R (2003) Using a null model to recognize significant co-occurrence prior to identifying candidate areas of endemism. Syst Biol 52(2):271-280

Miranda TP, Marques AC (2011) Abordagens atuais em biogeografia marinha. Revista da Biologia. Vol esp:41-48

Morrone JJ On the identification of areas of endemism. Syst Biol 43:438-441

Morrone JJ (2004) Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. Rev Bras Entomol 48(2):149-162

Morrone JJ (2009) *Evolutionary Biogeography: an integrative approach with case studies*. New York, Columbia University Press

Morrone JJ, Crisci JV (1995) Historical Biogeography: introduction to methods. *Annu Rev Ecol Syst* 26:373-401

Morrone JJ, Escalante T (2002) Parsimony analysis of endemism (PAE) of Mexican terrestrial mammals at different area units: when size matters. *J Biogeogr* 29(8):1095–1104

PÈRÈS JM (1961) *Océanographie biologique ET biologie marine. I. La vie benthique*. Paris, Presses, Univ. de France

Peterson AT, Papes M, Eaton M (2007) Transferability and model evaluation in ecological niche modeling: a comparison of GARP and Maxent. *Ecography* 30:550-560

Prevedello JA, Carvalho CJB (2006) Conservação do Cerrado brasileiro: O Método pan-biogeográfico Como ferramenta Pará a Seleção de áreas prioritárias. *Natureza e Conservação* 4:39-57

REAL, LA, LEVIN SA (1991) The role of theory in the rise of modern ecology. In *Foundations of ecology: Classic papers and commentaries*, ed. L. A. Real and J. H. Brown. Cambridge, MIT Press

Rosen BR, Smith AB (1988) Tectonics from fossils? Analysis of reef-coral and sea-urchin distribution from late Cretaceous to Recent, using a new method. *Geol Soc* 37:275-306

Semenov VM (1978) Chorology of benthos from the South American shelf as dependent on the distribution of coastal waters. *Oceanology*. 18 (1):118-136

Statzner B, Bis B, Dolédec S, Usseglio-Polatera P (2001) Perspectives for biomonitoring at large spatial scales: a unified measure for the functional composition of invertebrate communities in European running waters. *Bas Appl Ecol* 2:73-85

Szumik CA, Cuezco F, Golobof PA, Chalup A (2002) An optimality criterion to determine areas of endemism. *Syst Biol* 51:806-816

Szumik CA, Golobof PA (1965) Areas of endemism: an improved optimality criterion. *Syst Biol* 53:968-977

Tommasi LR (1965) Faunistic province of the Western South Atlantic littoral regions. *An Acad Bras C.* 37:62-261

Vital MVC (2005) Conservação filogenética de nicho e conservação da biodiversidade de *Partamona* (Apidae: Meliponini) em um panorama de mudanças climáticas globais. Dissertação de Doutorado, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG

3 PADRÕES DISTRIBUCIONAIS DAS ESPÉCIES DA FAMÍLIA LEUCOSIIDAE SAMOUELLE (1919) (CRUSTACEA: DECAPODA: BRACHYURA) NO ATLÂNTICO OCIDENTAL BASEADOS NA DISTRIBUIÇÃO POTENCIAL E ANÁLISE DE PARCIMÔNIA DE ENDEMISMO.

Nataly A. de Castro ¹, Petrônio A. Coelho Filho ², Marcos V. Carneiro Vital ³, Carlos R. Fragoso Júnior⁴

RESUMO: Os caranguejos da família Leucosidae possuem 21 espécies distribuídas na plataforma continental da costa brasileira, e representam um interessante grupo para estudos de biogeografia. Para a realização deste trabalho, foram avaliados 531 pontos de ocorrência de espécies desta família. Este levantamento foi feito com o intuito de estimar a distribuição geográfica das espécies, e para isto a técnica de modelagem preditiva foi utilizada, através do programa *Maxent*. A fim de maximizar os resultados, foram analisadas dentre as áreas de ocorrência quais seriam centro de endemismo utilizando a Análise de Parcimônia de Endemismo. Quinze espécies da família foram modeladas originando mapas de distribuição potencial, que por fim determinaram padrões de distribuição biogeográfico e apontaram uma área de endemismo no Atlântico ocidental, além de considerar esta porção do oceano, como um centro de dispersão secundário. Apesar da modelagem preditiva nunca ter sido utilizada em ambientes marinhos de plataforma continental, a mesma se mostrou coerente com estudos anteriores na determinação de limites de distribuição das espécies.

Palavras-Chave: Modelagem Preditiva, biogeografia marinha, barreiras biogeográficas.

ABSTRACT: The Brazilian coast holds 21 species of crabs from the Leucosidae family, being an interesting group for biogeographical studies. This work gathered 531 occurrence points from these species. This data survey was done to allow the usage of a predictive modeling technique implemented by *Maxent* software, in order to estimate the species geographical distribution. Those models were then subject of a Parsimony endemism analysis. Maps from the potential distribution of 15 species from this family were generated and used to determine biogeographical distributional patterns, that indicated an endemism area at the western Atlantic ocean, that was also considered a secondary dispersion center. Even though predictive modeling was never used before at continental shelf environments, it proved to show results that match the species distributional limits proposed in previous studies.

Key-word: Predictive Modeling, Biogeography Marine, Biogeographical Barriers.

3.1 INTRODUÇÃO

Conhecer o número total de espécies no planeta tem sido uma questão de grande interesse, motivado em parte pela curiosidade coletiva sobre a diversidade da vida na Terra (Mora et al., 2011). Em nosso planeta, os oceanos cobrem aproximadamente 71% da superfície, representando mais de 300 vezes o volume habitável da terra (Robison, 2004; Brierley e Kingsford, 2009). Podendo ainda ser encontrados nos oceanos representantes de 36 dos 38 filos de animais metazoários conhecidos (Field et al., 1998; Jennings et al., 2008; Brierley e Kingsford, 2009) mas, apesar disto, em geral, grande parte dos estudos sobre biodiversidade tem sido em ambientes terrestres (Lanari e Coutinho, 2010).

A discrepância entre a quantidade de pesquisas realizadas em ambientes marinhos pode ser explicada devido a entraves encontrados quanto ao local de pesquisa ser ermo e limitações de recursos financeiros. Apesar disto, sabe-se que os ecossistemas costeiros abrigam grande diversidade de habitats e uma enorme diversidade de espécies (Mann, 2000), a onde a região bentônica é essencialmente conhecida pela alta riqueza de espécies, dentre as quais o grupo dos crustáceos está presente.

Parte da fauna dos crustáceos, a ordem Decapoda (Latreille, 1802), representada pelos caranguejos, siris, camarões, lagostas e ermitões, é considerada a mais rica em espécies (Bracken et al., 2009). E, segundo Magalhães (2000), é um grupo de extrema importância nos processos ecológicos dos ambientes aquáticos, pois atuam em diferentes níveis da cadeia trófica, como herbívoros, predadores, necrófagos ou presas de outros grupos.

Vários foram os autores que estimaram o quantitativo desta ordem, dentre eles, Chace (1951) e Galil e Ng (2009) estimaram a existência de 8.321 e 14.756 espécies pertencentes aos Decapoda, onde 53% e 46%, respectivamente, pertenciam a infraordem Brachyura, os caranguejos e siris. Logo, a quantidade descrita de espécies quase dobrou nesses 58 anos. Essas modificações podem ser explicadas devido à descoberta de novas espécies e/ou revisões taxonômicas. Dentre os caranguejos, a família Leucosiidae, detém 79 gêneros, 447 espécies existentes e 103 fósseis (de Grave et al., 2009). Apontando registros de 21 espécies para o litoral brasileiro, ocorrendo exclusivamente em plataforma continental, e em padrões variados de tipo de fundo, profundidade e temperatura.

Buscando entender como ocorre a distribuição dos crustáceos no ambiente marinho, Dana (1852) propôs a divisão biogeográfica dos mares do mundo e, em seguida, diversos autores propuseram essas divisões baseados no conhecimento faunístico de sua época, seja com relação a grupos restritos (Henderson, 1965; Tommasi, 1965; Forest e de Saint Laurent, 1967; Laborel, 1967; Coelho e Ramos, 1972; Boschi, 2000), seja levando em conta vários grupos da fauna marinha (Briggs, 1974; Ekman, 1935; Knox, 1960 e Semenov, 1978, Spalding, 2007). Esses estudos apresentam não apenas diferenças metodológicas e em suas conclusões, mas principalmente, diferenças filosóficas, estando englobados nos dois principais ramos da biogeografia marinha: a biogeografia ecológica e a biogeografia histórica.

A biogeografia histórica enfoca o efeito dos eventos de grande escala temporal sobre os padrões de distribuição e história das espécies e táxons supra-específicos (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 (Cox e Moore, 1993; Morrone, 2009; Miranda e Marques, 2011).

O problema dessa separação está na pouca interação entre essas duas vertentes, refletindo assim em estudos predominantemente narrativos sobre os métodos, gerando conclusões baseadas apenas em divergências de opiniões, não comparáveis em sua essência (Morrone e Crisci, 1995; Crisci e Col., 2000; Miranda e Marques, 2011). De acordo com Miranda e Marques (2011), os conflitos existentes dentro da biogeografia são comuns, entretanto eles devem ser enfrentados, buscando uma maior interação entre a biogeografia ecológica e a histórica, visto que tanto os fatores históricos quanto ecológicos são importantes na determinação/modulação dos padrões de biodiversidade (Morrone, 2009).

Atualmente, corroborando com desenvolvimento da biogeografia ecológica, outra vertente de estudos tem auxiliado no conhecimento da distribuição biológica, baseada na modelagem de nicho ecológico, a Modelagem Preditiva, que descreve onde as condições ecológicas são adequadas para a sobrevivência das espécies (Phillips et al, 2004), baseado nas condições ambientais dos locais de ocorrência conhecida (Neves, 2011). Segundo Peterson et al. (2007), a aceitação deste método deve-se à abrangência discursiva que o método permite, sendo utilizado mais

freqüentemente para estudar a propagação de espécies invasoras (Thuiller et al. 2005), os impactos da mudança climática (Thomas et al. 2004), determinar áreas prioritárias para conservação (Vital, 2005) e padrões espaciais de diversidade de espécies (Graham et al. 2006), e para apontar regiões que possuem lacunas em relação ao esforço de coletas, permite estimar a ocorrência das espécies em áreas onde a biodiversidade é pouco conhecida. Abrangendo portanto, áreas relevantes como a ecologia, biologia da conservação e biogeografia (Peterson e Eaton, 2007).

Em relação à biogeografia histórica, dentre os diferentes métodos para se estudar a história distribucional dos organismos, como os modelos nulos (Mast e Nyffeler, 2003; Giokas e Sfenthourakis, 2008), agrupamentos de áreas (Harold e Mooi, 1994; Deo e DeSalle, 2006), e algoritmos particulares de otimização (Szumik et al., 2002; Szumik e Goloboff, 2004), destaca-se a Análise de Parcimônia de Endemismo (PAE) (Rosen, 1988; Morrone, 1994; Morrone e Escalante, 2002). A PAE foi inicialmente proposta em um contexto paleontológico (Rosen e Smith, 1988; Morrone e Crisci, 1995) e analogamente as análises taxonômicas, o método utiliza as localidades desempenhando o papel dos taxos, que são agrupadas de acordo com a distribuição das espécies, representando os caracteres. Os dados são então analisados através de parcimônia e resultam em um cladograma com as unidades geográficas hierarquizadas (Crisci et al., 2003). O método tornou-se popular depois dos melhoramentos metodológicos feitos por Morrone (1994).

Miranda e Marques (2011), alegam porém, no que concerne as áreas de endemismo, que nenhuma das metodologias supracitadas leva em consideração a complexidade e tridimensionalidade do ambiente marinho e suas idiossincrasias abióticas, tais como regimes de correntes oceânicas, temperatura, salinidade, profundidade, entre outras. Lembrando que as variáveis referentes à temperatura, salinidade e outros parâmetros, ocorreram em escalas mais curtas de tempo (biogeografia ecológica), a união das duas escolas poderia contribuir de forma satisfatória para o conhecimento dos padrões de distribuição e suas causas, minimizando assim complexidade e tridimensionalidade do ambiente marinho supracitada.

Assim, esse trabalho visa determinar os padrões de distribuição das espécies da família Leucosiidae (Crustacea, Decapoda, Brachyura), com ocorrência na costa brasileira, através da distribuição potencial e da Análise de Parcimônia de Endemismo.

3.2 MÉTODOS

3.2.1 Obtenção dos dados

Este estudo baseou-se na análise nos pontos de ocorrência conhecidas da família Leucosiidae Samouelle, 1819 (Crustacea, Decapoda, Brachyura) registradas para o litoral do Brasil. Os dados sobre a ocorrência das espécies (coordenada geográfica, profundidade, tipo de fundo e salinidade) foram extraídos dos arquivos das Coleções Carcinológicas do Departamento de Oceanografia da Universidade Federal de Pernambuco, do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo e do Museu Nacional de História Natural do *Institute Smithsonian*, e na bibliografia pertinente (e. g. Powers, 1977; Torres, 1998; Almeida et al., 2008; Melo, 2008). Foram consideradas válidas apenas as citações que existiam as coordenadas do local de ocorrência da espécie, totalizando 531 pontos.

Das 21 espécies citadas para o litoral brasileiro, 6 não participaram deste estudo: *Lithadia rotunda* A. Milne Edwards, 1880; *Lithadia* sp., *Speleophoroides capixaba* Melo e Torres, 1998; *S. brasiliensis* Melo e Torres, 1998 e *Randallia laevis* (Borradaile, 1916), pela falta de dados georreferenciados consistentes, e *Iliacantha subglobosa* Stimpson, 1871, cujo modelo gerado (ver a seguir) não demonstrou a confiabilidade necessária (AUC < 0,70). As espécies utilizadas nesse estudo encontram-se na tabela 1.

3.2.2 Modelagem da Distribuição Potencial

A distribuição potencial utiliza o conceito da modelagem preditiva, que faz a determinação de funções que descrevem o nicho das espécies com base em pontos de ocorrência conhecidos e dados ambientais (Guisan e Zimmermann, 2000). Para a modelagem da distribuição Potencial (DP), foi utilizado o programa *Maxent* (“*Maximum Entropy*”), que realiza procedimentos de otimização, através de uma abordagem estatística baseada na máxima entropia. Este método permite a construção de modelos de distribuição potencial a partir de localidades conhecidas de ocorrência das espécies, gerando pontos de pseudo-ausência para avaliar a eficiência do modelo a partir da curva ROC (*receiver operating characteristic*) e a área abaixo desta curva (AUC) (Phillips et al. 2006). O valor da AUC pode variar de

0 a 1; a onde o valor de 0.5 representa um modelo com a mesma eficiência de uma previsão aleatória, enquanto um valor igual a 1 representa um ajuste perfeito. Neste trabalho, os modelos foram considerados adequados apenas quando apresentaram um valor de AUC maior do que 0.7 (Elith et al. 2006).

Os modelos foram gerados a partir de variáveis de temperatura de fundo do oceano (ver seção a seguir), e os resultados foram limitados por um limiar mínimo (“minimum threshold”) para determinar a presença potencial da espécie. Este limiar considera como minimamente adequados ambientes com características similares à localidade de ocorrência, e seu uso visa minimizar os erros de sobre-previsão. Em seguida, a escala de adequabilidade ambiental a partir do valor do limiar mínimo foi dividida em três classes (adequabilidade baixa, média e alta) de tamanhos aproximadamente iguais. Por fim, a distribuição potencial obtida para cada espécie foi filtrada de acordo com sua respectiva exigência ao tipo de fundo.

Os mapas gerados de distribuição potencial foram analisados e ajustados individualmente, quando necessário. Esses ajustes foram efetivados quando reconhecida barreiras biogeográficas para as espécies (através de análises preliminares referentes à biogeografia ecológica), gerando mapas de Distribuição Potencial Ajustada (DPA), que serão a base das análises dos padrões de distribuição das espécies. Com os mapas de distribuição potencial e potencial ajustada, as espécies foram classificadas segundo Coelho et al. (1980) quanto a sua distribuição latitudinal em: Brasileiras – A área de abundância coincide com o Noreste do Brasil, podendo, no entanto, apresentar ocorrência mais ao Norte, no setor guianense, e para o Sudeste ou Sul do Brasil; Tropical Contínua – Distribuição geográfica interrupta desde as Antilhas até o Nordeste do Brasil (várias delas ocorrem também no Leste dos Estados Unidos, no Golfo do México, na Flórida e no Sudoeste do Brasil); Tropical Disjunta ou Descontínua – Semelhante as espécies de distribuição tropical contínua, porém com um hiato correspondendo ao setor guianense.

3.2.3 Variáveis ambientais e substrato

Os dados da temperatura de fundo foram obtidos no banco de dados do *National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) - National Oceanographic Data Center (NODC)*, que forneceu as médias mensais de temperatura do Oceano Atlântico Ocidental entre os anos de 1990 a 1997, em 24 níveis de temperatura (profundidade), sendo extraídas as temperaturas mais próximas ao fundo em cada ponto de interesse. Com base nas médias mensais da temperatura de fundo, foram calculadas as variáveis de temperatura: máxima média do trimestre mais quente, mínima média do trimestre mais frio, média anual, desvio padrão da média anual, mínima média do mês mais frio e a máxima média do mês mais quente.

As informações sobre tipo de substrato foi organizada com a criação de um banco de dados georeferenciados, em quadrados de 30 minutos de lado, com a distribuição dos tipos de sedimento na plataforma continental do Atlântico Ocidental. Os dados sobre os tipos de sedimento foram obtidos em Milliman et al. (1972); Francisconi et al. (1974); Coutinho e Vicalvi (1974); Milliman e Amaral (1974); Barreto et al. (1975); Sammerhayes et al. (1975); Milliman (1975).

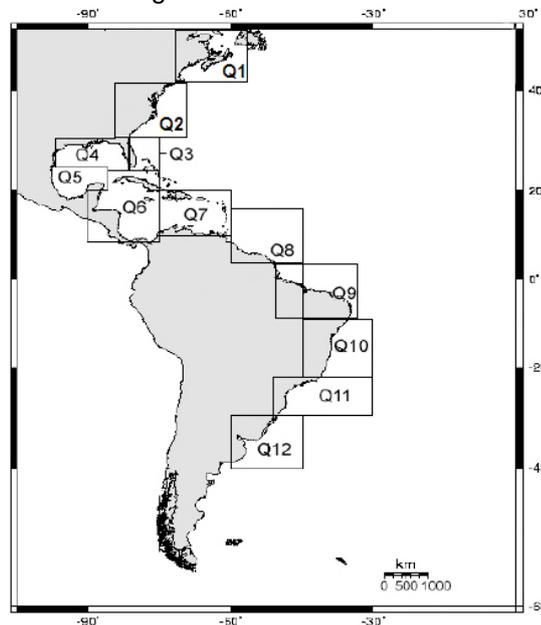
3.2.4 Análise de Parcimônia de Endemismo (PAE)

A Análise de Parcimônia de Endemismo (PAE) foi utilizada nesse estudo para identificar as áreas de endemismo de acordo com as espécies estudadas, seguindo as modificações propostas por Morrone (1994) onde as faixas costeiras são divididas em quadrados de latitude x longitude. De acordo com a metodologia inicialmente proposta por Morrone (1994), os quadrados devem ter tamanhos similares. Entretanto, nesse estudo foi utilizada uma adaptação a esta metodologia, proposta por Bezerra (2009) para se evitar que quadrados que abrangem áreas com características biogeográficas reconhecidamente diferentes fossem tratados como uma unidade, o que resultaria no agrupamento de espécies alopátricas dentro de uma mesma área de ocorrência. Esse tipo de arranjo têm sido feito por alguns autores para se evitar esse tipo de problema (Posadas et al., 1997, Bezerra, 2009).

Com isso, foi elaborada uma matriz com os dados de presença/ausência potencial ajustada das espécies estudadas em 12 quadrados de aproximadamente

10° de lado (figura 2). Uma área arbitrária com zero em todos variáveis foi utilizada para enraizar a árvore, como recomendado por Morrone (1994) e Morrone e Escalante (2002). Foi utilizado o programa *Past - Palaeontological Statistics* para gerar os cladogramas de parcimônia entre as áreas de ocorrência (quadrados).

Figura 2. Quadrados de 10° x 10° ao longo da costa leste americana utilizados nesse estudo.



Fonte: Autor, 2012.

3.2.4 Análise de Similaridade Distribucional

Para avaliar similaridades no padrão de distribuição das espécies, foi realizada uma análise de Agrupamento pelo método de UPGMA com o índice de similaridade de Jaccard através do programa computacional *Past - Palaeontological Statistics*, realizando o agrupamento das espécies de acordo com sua área de ocorrência. Para isto, foi elaborada uma matriz com dados de presença/ausência das espécies estudadas de acordo com a sua distribuição latitudinal nos quadrados pré estabelecidos (figura 2), uma espécie arbitrária com zero em todos os quadrados foi utilizada para enraizar a árvore.

3.3. RESULTADOS

3.3.1 Distribuição Potencial

Analisando a distribuição geográfica (DG) das espécies estudadas pôde-se verificar uma maior ocorrência entre as Províncias do Texas e Brasileira, correspondendo à porção tropical e equatorial do Atlântico Ocidental (Tabela 2). O mesmo padrão foi evidenciado na análise da distribuição potencial (DP), porém apresentando um aumento do número de espécies que potencialmente podem ocorrer em cada Província (Tabela 1).

Tabela 1. Ocorrência das espécies da família Leucosiidae, por Províncias, baseada na distribuição geográfica e distribuição geográfica potencial. Províncias: Vir (Virginiana), Crl (Caroliniana), Tex (Texana), Crb (Caribenha), Gui (Guianense), Br (Brasileira), Pa (Paulista), Ar (Argentina) e Pat (Patagônica).

| Espécies | Províncias | | | | | | | | |
|--|------------|-----|-----|-----|-----|-----|----|----|----|
| | Tipo | Vir | Crl | Tex | Crb | Gui | Br | Pa | Ar |
| <i>Acanthilia intermedia</i> (Miers, 1886) | DG | | X | X | X | X | X | | |
| | DP | | X | X | X | X | X | | |
| <i>Ebalia stimpsoni</i> A. Milne Edwards, 1880 | DG | | X | X | X | X | X | | |
| | DP | | X | X | X | X | X | X | X |
| <i>Lithadia brasiliensis</i> (von Martens, 1872) | DG | | | | | X | X | X | |
| | DP | | X | X | X | X | X | X | X |
| <i>Lithadia conica</i> (Coelho, 1973) | DG | | | | | X | X | | |
| | DP | | | | | X | X | | |
| <i>Lithadia obliqua</i> (Coelho, 1973) | DG | | | | | X | X | | |
| | DP | | | | | X | X | | |
| <i>Lithadia vertiginosa</i> (Coelho, 1973) | DG | | | | | X | X | | |
| | DP | | | | | X | X | | |
| <i>Speloeophorus elevatus</i> Rathbun, 1898 | DG | | X | X | X | | X | | |
| | DP | | X | X | X | X | X | | |
| <i>Speloeophorus nodosus</i> (Bell, 1855) | DG | | X | X | X | | X | | |
| | DP | | X | X | X | | X | | |
| <i>Myropsis quinquespinosa</i> Stimpsoni, 1871 | DG | X | X | X | X | X | | X | X |
| | DP | X | X | X | X | X | X | X | X |
| <i>Persephona lichtensteinii</i> Leach, 1817 | DG | | | | X | X | X | X | X |
| | DP | | X | X | X | X | X | X | X |
| <i>Persephona mediterranea</i> (Herbest, 1794) | DG | X | X | | X | X | X | X | X |
| | DP | X | X | X | X | X | X | X | X |
| <i>Persephona punctata</i> (Linnaeus, 1758) | DG | | | | X | X | X | X | X |
| | DP | | X | X | X | X | X | X | X |
| <i>Callidactylus asper</i> Stimpson, 1871 | DG | | X | X | X | X | X | | |
| | DP | | X | X | X | X | X | | |
| <i>Iliacantha liodactylus</i> Rathbun, 1898 | DG | | X | X | X | X | X | | |
| | DP | X | X | X | X | X | X | X | X |
| <i>Iliacantha sparsa</i> Stimpson, 1871 | DG | | X | X | X | | X | | |
| | DP | | X | X | X | | X | | |
| Total | DG | 2 | 9 | 8 | 11 | 12 | 14 | 6 | 4 |
| | DP | 4 | 12 | 12 | 12 | 13 | 15 | 7 | 7 |

Fonte: Autor, 2012

A DP de *Persephona mediterranea* (AUC = 0,92) (figura 4) não apresentou áreas de adequabilidade nem ao Sul nem ao Norte do limite já estabelecido pela DG (tabela 3). A DP de *Acanthilia intermedia* (AUC = 0,95) (figura 3) também não apresentou modificações para o limite Norte da DG, entretanto, ao Sul, a DP aponta regiões de adequabilidades climáticas até o extremo Sul do Uruguai e parte da Argentina. Pode-se observar no modelo da DP que a região compreendida entre as latitudes de 22-24° Sul (região da ressurgência de Cabo Frio) não apresentou adequabilidade ecológica, devendo funcionar então como uma barreira na distribuição meridional para esta espécie. Logo a distribuição Potencial de *A. intermedia* tem a necessidade de ser ajustada (DPA – Distribuição Potencial Ajustada), coincidindo com o limite meridional da DG (tabela 3). Pelos mesmos motivos, *I. liodactylus*, *I. sparsa* e *S. elevatus* apresentaram o mesmo limite meridional (DPA) que *A. Intermedia*. *I. liodactylus* (AUC = 0,88) e *I. sparsa* (AUC = 0,83) tiveram seus limites setentrionais estendidos para a Carolina do Norte.

Persephons lichtensteinii, estendeu seu limite setentrional (DP) (AUC = 0,90) para a Flórida, nas mediações do Cabo Carnaveral, e meridional para a Argentina (figura 4). *Lithadia conica* (AUC = 0,98), *L. obliqua* (AUC = 0,77) e *L. vertiginosa* (AUC = 0,76) (figura 3), ocorrem em águas quentes e são típicas de fundos de algas calcárias, o que limita suas DP ao Norte, no Amapá, e ao Sul, na Bahia (*L. vertiginosa*) e Cabo Frio (*L. conica* e *L. obliqua*), correspondendo à porção da plataforma continental onde é encontrado esse tipo de fundo.

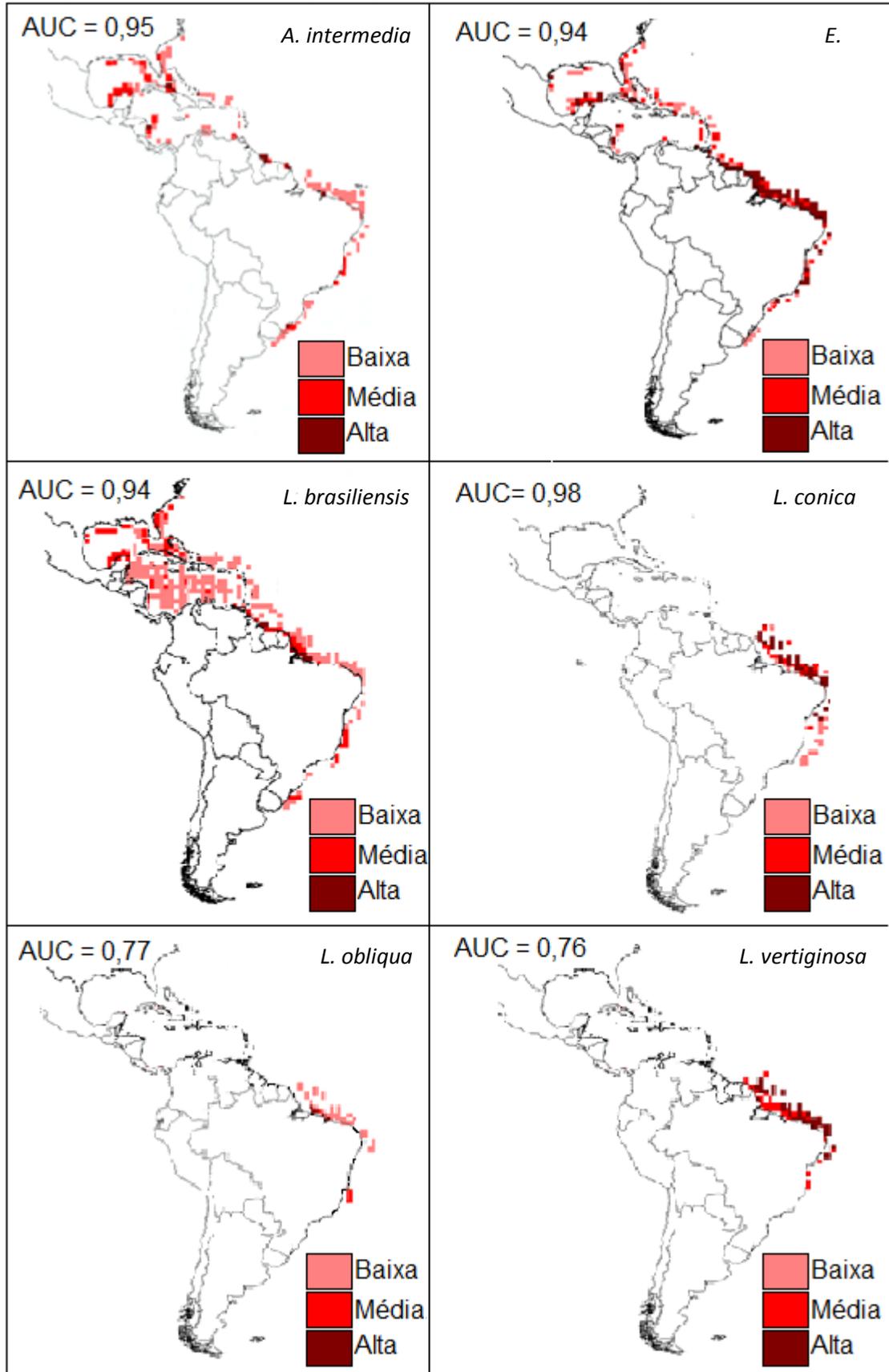
A DP da *Lithadia brasiliensis* (AUC = 0,94) apresenta áreas de adequabilidade ecológica ao Norte e ao Sul da DG (figura 3). Apesar do limite setentrional da DG ser no Pará, a DP estende esse limite até a Carolina do Norte. A foz do Rio Amazonas não deve ser considerada uma barreira geográfica para a espécie. Em relação ao limite Sul, a DP demonstra a possível extensão da faixa de distribuição da espécie de São Paulo (limite DG) para o Uruguai.

Speloeophorus elevatus e *S.nodosus* são consideradas disjuntas pelas suas DG's. Para *S. elevatus* (AUC = 0,84) a DP apresentou áreas de adequabilidade ecológica entre as Antilhas e o Maranhão, demonstrando uma distribuição contínua. Já para *S. nodosus* a DP (AUC = 0,75) confirma a disjunção da distribuição apresentada pela DG devido à ausência de substrato organogênico e arenoso na área correspondendo ao hiato de sua distribuição. Em relação ao limite Sul, a DP de

S. nodosus manteve o já estabelecido pela DG, enquanto que para *S. elevatus*, a DP estendeu sua distribuição para o Rio de Janeiro por motivos semelhantes ao de *A. Intermedia*, *I. Liodactylus*, *I. sparsa* e *S. elevatus* (figuras 4 e 5).

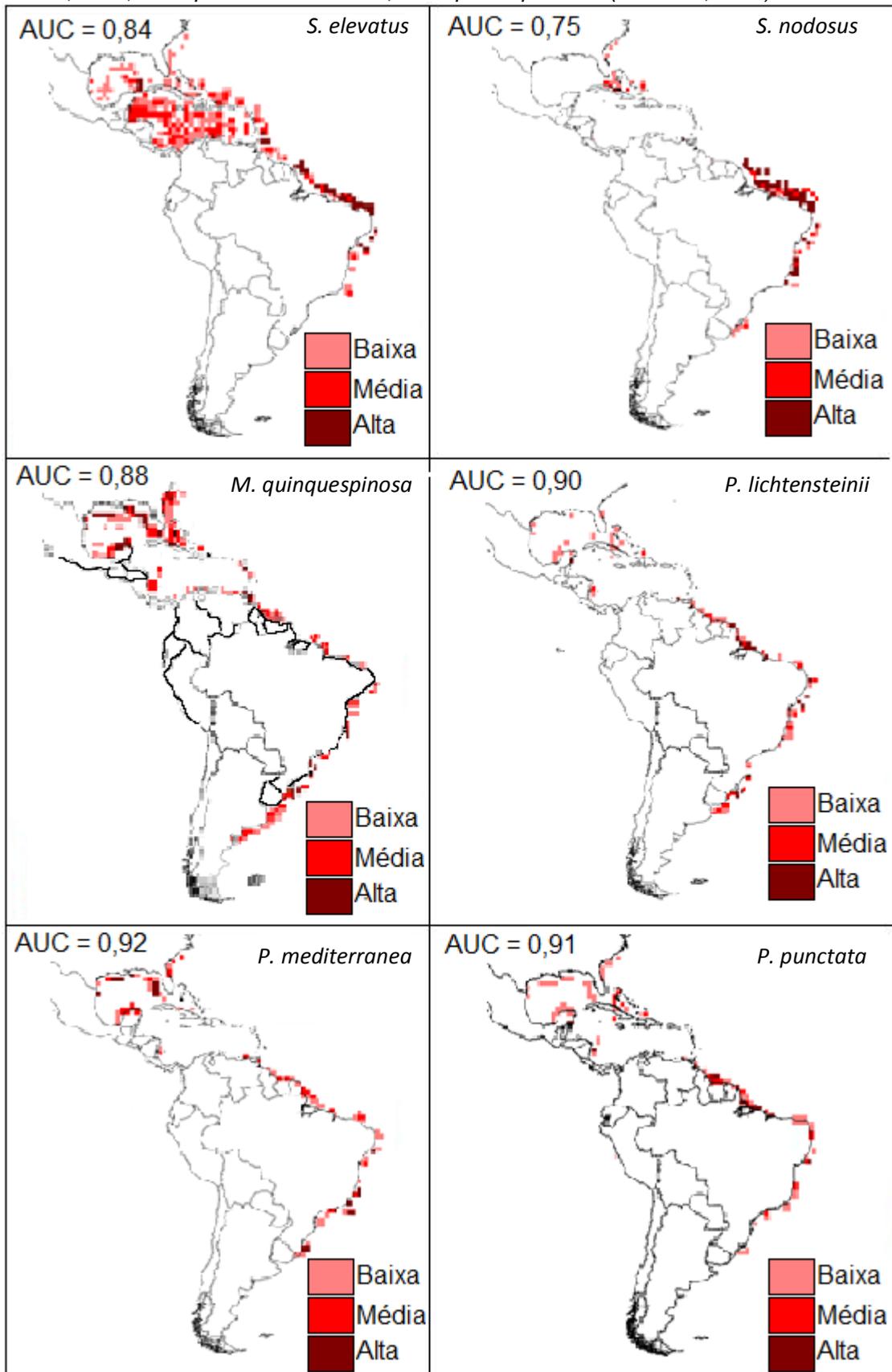
A espécie *Ebalia stimpsoni* não apresentou áreas de adequabilidade ecológica acima do limite Norte da DG, porém em relação ao limite Sul, a DP (AUC = 0,94) aponta áreas de adequabilidade ecológica até o estado do Rio Grande do Sul (figura 3). A DP de *Persephona punctata* (figura 4) obteve áreas de adequabilidade ecológica (AUC = 0,91) apenas ao Norte da DG (tabela 3), enquanto que para *M. quinquespinoso* (AUC = 0,88) e *C. asper* (AUC = 0,81), a DP apontou áreas de adequabilidade ecológica apenas ao Sul de suas DG's (figuras 3), resultando na extensão dos seus limites meridionais para a Argentina e Espírito Santo, respectivamente (tabela 3).

Figura 3. Distribuição Potencial (DP) de *Acanthilia intermedia* Miers, 1886; *Ebalia stimpsonii* A. Milne Edwards, 1880, *Lithadia brasiliensis* (von Martens, 1872), *Lithadia conica* (Coelho, 1973), *Lithadia obliqua* (Coelho, 1973), *Lithadia vertiginosa* (Coelho, 1973).



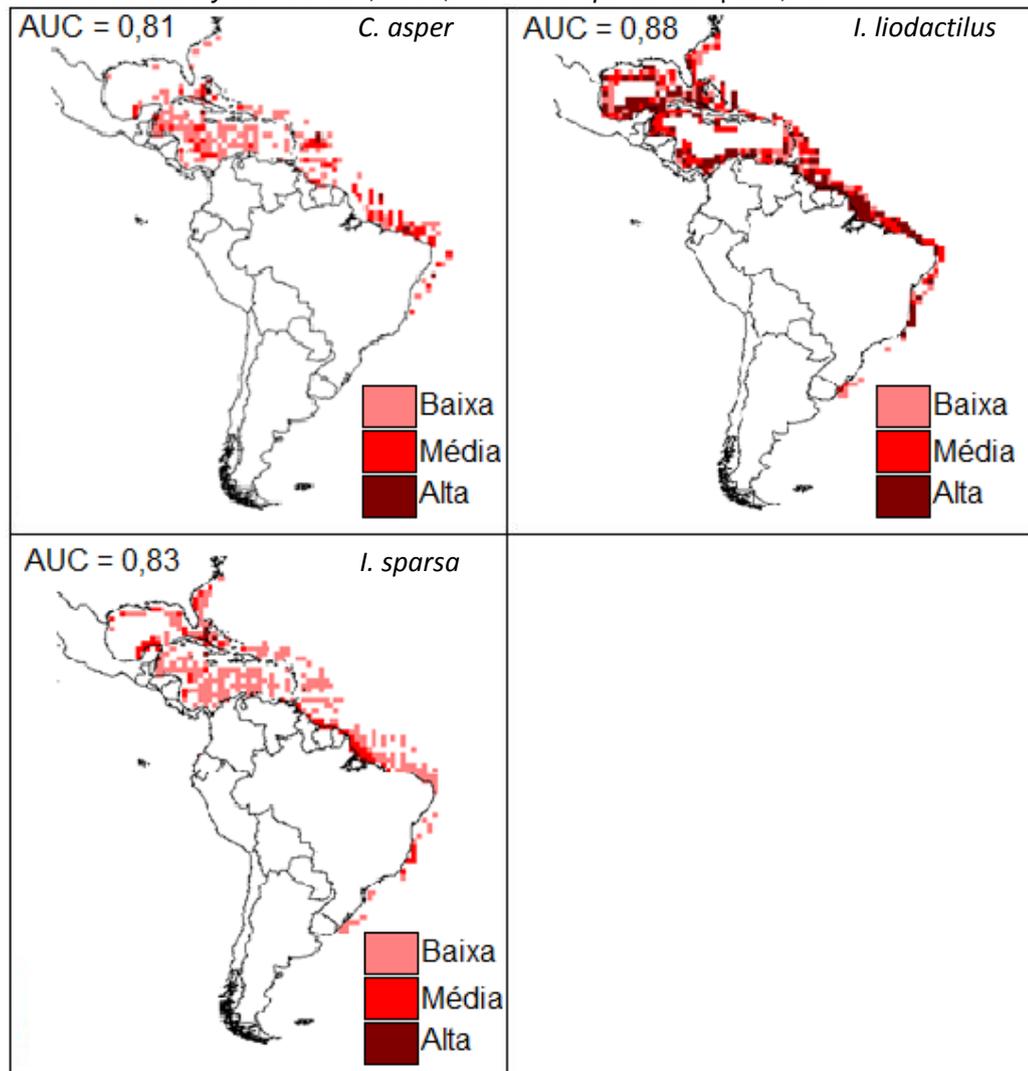
Fonte: Autor, 2012

Figura 4. Distribuição Potencial (DP) de *Speloeophorus elevatus* Rathbun, *Speloeophorus nodosus* (Bell, 1855), *Myropsis quinquespinosa* Stimpsoni, 1871; *Persephona lichtensteinii* Leach, 1817; *Persephona mediterrânea*; *Persephona punctata* (Linneaus, 1758).



Fonte: Autor, 2012

Figura 5. Distribuição Potencial (DP) de *Callidactylus asper* Stimpson, 1871; *Iliacantha liodactylus* Rathbun, 1898; *Iliacantha sparsa* Stimpson, 1871.



Fonte: Autor, 2012

Tabela 2. Limites da Distribuição Geográfica, Potencial e Potencial Ajustada de espécies contínuas da família Leucosiidae. Localidades: An (Antilhas), Ar (Argentina), BA(Bahia), CN (Carolina do Norte), ES (Espírito Santo), FI (Flórida), Mas (Massachusetts), NJ (Nova Jersay), PA (Pará), PE (Pernambuco), RJ (Rio de Janeiro), RS (Rio grande do Sul), SP (São Paulo), Ur (Uruguai).

| Espécies | DG | | DP | | DPA | | Considerações |
|--------------------------|--------------|------------|--------------|------------|--------------|----------------|-----------------------------------|
| | Setentrional | Meridional | Setentrional | Meridional | Setentrional | Meridional | |
| <i>A. intermedia</i> | CN | RJ | CN | Ar | CN | Cabo Frio (RJ) | DG = DPA |
| <i>C. asper</i> | CN | BA | CN | ES | * | * | Limite Sul estendido (DP) |
| <i>E. stimpsoni</i> | CN | SP | CN | RS | * | * | Limite Sul estendido (DP) |
| <i>I. liodactylus</i> | CN | BA | CN | RS | CN | Cabo Frio (RJ) | Limites Norte/Sul estendidos (DP) |
| <i>I. sparsa</i> | FI | ES | CN | RS | CN | Cabo Frio (RJ) | Limite Sul estendido (DP) |
| <i>L. brasiliense</i> | PA | SP | CN | RS | * | * | Limite Sul estendido (DP) |
| <i>L. conica</i> | PA | ES | PA | RJ | * | * | Limites Norte/Sul estendidos (DP) |
| <i>L. obliqua</i> | PA | PE | PA | RJ | * | * | Limites Norte/Sul estendidos (DP) |
| <i>L. vertiginosa</i> | PA | BA | PA | BA | * | * | Limite Norte estendido (DP) |
| <i>M. quinquespinosa</i> | Mas | UR | Mas | Ar | * | * | Limite Sul estendido (DP) |
| <i>P. lichtensteinii</i> | An | UR | FI | Ar | * | * | Limites Norte/Sul estendidos (DP) |
| <i>P. mediterrânea</i> | NJ | UR | NJ | UR | * | * | DG = DP |
| <i>P. punctata</i> | An | RS | CN | RS | * | * | Limite Norte estendido (DP) |

Fonte: autor 2012. * Não houve ajuste na DP (DPA)

Tabela 3. Limites da Distribuição Geográfica, Potencial e Potencial Ajustada das espécies disjuntas da família Leucosiidae. Localidades: An (Antilhas), BA(Bahia), CN (Carolina do Norte), FI (Flórida), MA (Maranhão), RJ (Rio de Janeiro), RS (Rio Grande do Sul).

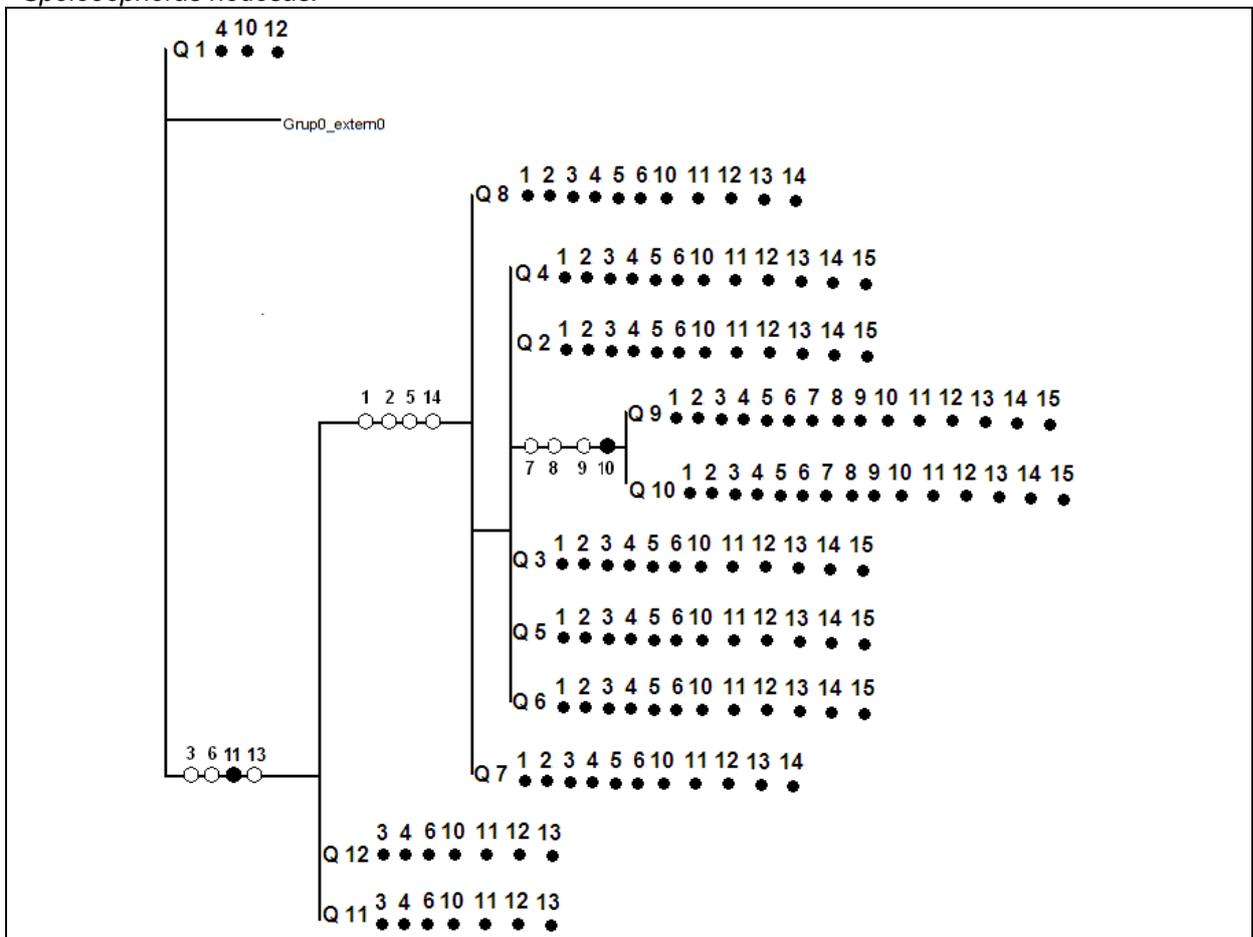
| Espécies | Distribuição geográfica | | Distribuição Potencial | | DPA | | Considerações |
|-------------------|-------------------------|------------|------------------------|----------------|--------------|------------|-------------------|
| | Setentrional | Meridional | Setentrional | Meridional | Setentrional | Meridional | |
| <i>S.elevatus</i> | FI-Na | MA-BA | CN | Cabo Frio (RJ) | * | * | Fim da Disjunção |
| <i>S. nodosus</i> | CN-An | MA-RJ | CN-An | MA- RS | CN-An | MA- RS | Manteve Disjunção |

Fonte: autor, 2012. * Não houve ajuste na DP (DPA).

3.3.2 Análise de Parcimônia de Endemismo (PAE)

A busca heurística, baseada na distribuição potencial, produziu uma árvore de comprimento (L) = 15, índice de consistência (IC) = 1 e índice de retenção (IR) = 1, onde quinze caracteres (espécies) foram os informativos e/ou variáveis. A PAE demonstrou uma clara área de endemismo correspondente aos quadrados Q9 e Q10 (figura 6), contendo três espécies endêmicas (*L. conica*, *L. obliqua* e *L. vertiginosa*). Demonstrou também que, além do endemismo, os quadrados supracitados são centros de dispersão, visto a formação de traços generalizados disposto no cladograma para esta região.

Figura 6. Árvore da análise de endemismo mais parcimoniosas com quadrados (Q1 – Q12) e espécies (1 a 15). Bolas brancas representam espécies endêmicas para as áreas e bolas pretas as que ocorrem em áreas divididas. Espécies: 1. *Acanthilia intermedia*; 2. *Callidactylus asper* 3. *Ebalia stimpsoni*; 4. *Iliacantha liodactylus*; 5. *Iliacantha sparsa*; 6. *Lithadia brasiliense* 7. *Lithadia cônica*; 8. *Lithadia obliqua*; 9. *Lithadia vertiginosa*; 10. *Myropsis quinquespinosa*; 11. *Persephona lichtensteinii*; 12. *Persephona mediterrânea*; 13. *Persephona punctata*; 14. *Speloeophorus elevatus*; 15. *Speloeophorus nodosus*.

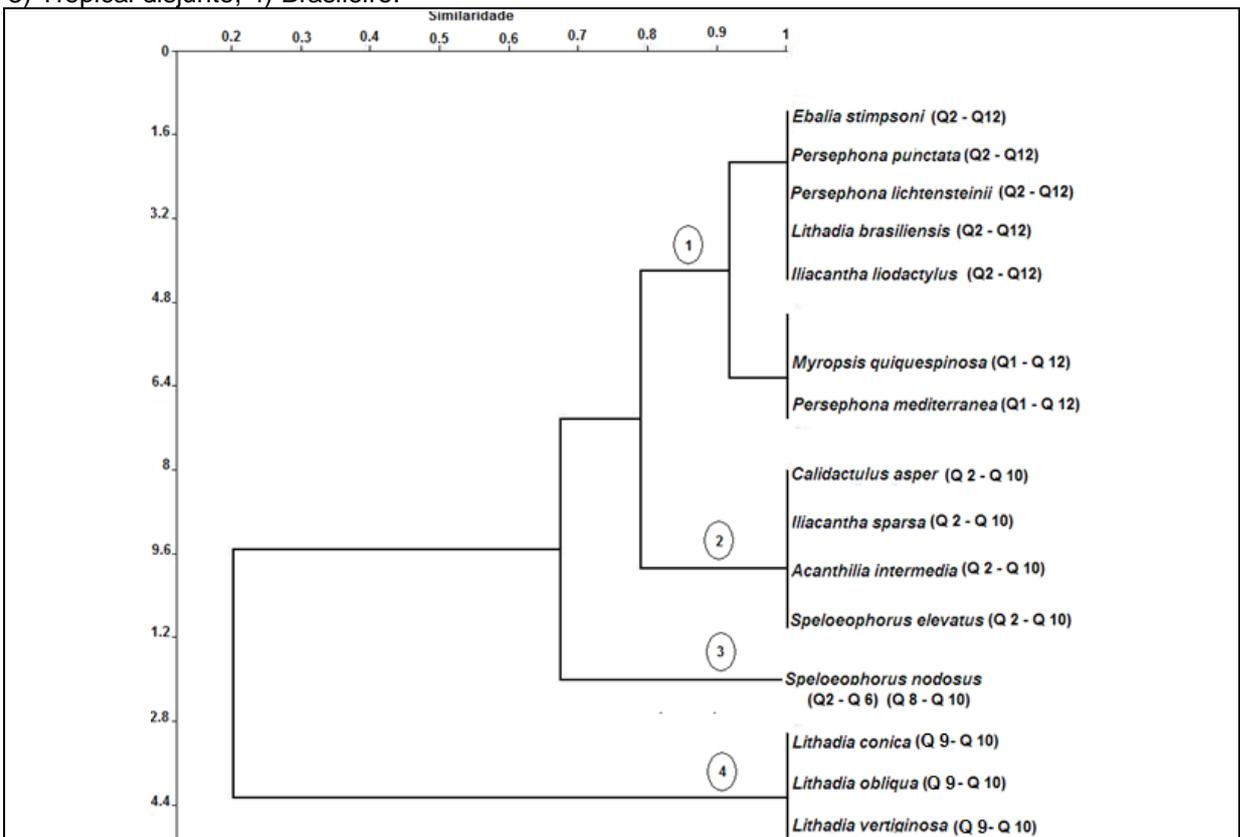


Fonte: autor, 2012

3.3.3 Análise de Similaridade Distribucional

Demonstrou a existência de quatro padrões de distribuição de espécies: Tropicais contínuas tolerantes, tropicais contínuas, tropicais disjuntas brasileiro (figura 7). 1) **Tropical contínuo tolerante** – Formado pelas espécies *M. quinquespinoza*, *P. mediterranea*, *E. stimpsoni*, *I. liodactylus*, *P. punctata*, *P. lichtensteinii* e *L. brasiliensis*, que ocorrem ininterruptamente desde o Q1/Q2 até Q12, área compreendida entre a Massachussets/ Carolina do Norte até a Argentina 2) **Tropical contínuo** - Padrão encontrado para *A. intermédia*, *C. asper*, *S. elevatus* e *I. spasa*, com distribuição ininterrupta do quadrado Q2 até Q10. 3) **Tropical disjunto** – Encontrado para a espécie *S. nodosus*, com distribuição semelhante ao tropical contínuo, porém, apresentando uma faixa de descontinuidade referente ao quadrado 7. 4) **Brasileiro** – Representado a distribuição de *L. conica*, *L. obliqua* e *L. vertiginosa*, ocorrendo apenas na faixa do litoral brasileiro correspondente aos quadrados Q8 e Q9.

Figura 7. Análise de similaridade das espécies da família Leucosiidae com relação a sua distribuição potencial. Em destaque os padrões apresentados: 1) Tropical contínuo tolerante, 2) Tropical contínuo, 3) Tropical disjunto, 4) Brasileiro.



Fonte: autor, 2012

3.4 DISCUSSÃO

As espécies da família Leucosiidae que ocorrem no Brasil são exclusivas do Atlântico Ocidental. Este fato pode ser explicado devido à recente especiação do grupo no fim do Plioceno, início do Pleistoceno pois, como afirma Withe (1953), a formação do Istmo do Panamá promoveu o isolamento da fauna anfi-americana permitindo atingir certo grau de diferenciação, resultando que muitos gêneros e famílias são comuns aos dois oceanos, ao contrário das espécies recentes (White, 1953).

Em relação à distribuição latitudinal, os limites estabelecidos nas áreas de ocorrência das espécies têm sido interpretados por vários autores. Várias foram as teorias para explicar esses limites, levando em consideração principalmente a temperatura (Ekman, 1953; Boltovskoy, 1964; Stuardo, 1964; Semenov e Berman, 1977; Semenov, 1978; Coelho e Santos, 1980; Palacio, 1980) alegando que os limites de ocorrência das espécies devem ser interpretados através de comparação com as massas d'água. Segundo esses autores, a distribuição geográfica das espécies, inclusive bentônicas, está limitada pelas fronteiras de verão e inverno ou médias anuais de temperatura. Verneber e Verneber (1970) alegaram que os limites eram estabelecidos por um complexo ambiental inteiro sobre todos os estágios de vida dos organismos. Já Chirstoffersen (1980) afirmou que, além da temperatura outros fatores abióticos limitam as áreas de ocorrência (e. g. substrato, penetração de luz e competição).

Observando a análise da similaridade distribucional, fica evidenciada a existência de barreiras biogeográficas delimitando as distribuições. O primeiro limite (barreira/filtro biogeográfico) coincidiria com o início do limite setentrional da Província Caroliniana, no Cabo Hatteras (Boschi, 2000). A região foi considerada como barreira geográfica para 56% das espécies estudadas de acordo com a DP. Esta região é caracterizada principalmente pela mudança térmica das camadas d'água, entre o Sul do Cabo Hatteras (média da temperatura superficial da água entre 20° e 25°C no inverno e 28° e 30°C no verão), enquanto que ao Norte do cabo a temperatura varia entre -1° e 30°C em Massachusetts e 3° e 30° na Carolina do Norte (Boschi, 2000). Logo, a distinção faunística desta região ocorre predominantemente devido ao fator térmico. Havendo oito espécies com limite setentrional nesta região: *A. intermedia*, *C. asper*, *E. stimpsoni*, *I. sparsa*, *L.*

brasiliensis, *S. elevatus* e *S. nodosus*. Esse limite faunístico também foi evidenciado por Hazel (1970) estudando os ostrácodos e Briggs (1974) estudando vários grupos faunísticos. Hale (2010) quando estudou os macroinvertebrados na costa dos Estados Unidos, também evidenciou esta região como barreira biogeográfica para várias espécies, demonstrando uma diminuição faunística em direção ao Norte do Cabo Hatteras.

A segunda principal barreira delimita a distribuição de 46% das espécies estudadas (*S. elevatus*, *A. intermedia*, *I. liodactylus*, *I. sparsa*, *L. cônica*, *L. obliqua*, *L. vertiginosa* e *S. nodosus*) e está localizada na zona de influência da ressurgência de Cabo Frio. De acordo com Boschi (2000) este, limite estaria localizado na latitude de 23°S, entretanto, vários autores alegam que essa barreira corresponde a uma faixa, cujos limites poderiam flutuar um pouco, tanto em direção ao Norte quanto ao Sul (Dana, 1953; Coelho e Koenig, 1972; Coelho e Ramos, 1972; Coelho et al., 1980; Coelho e Santos, 1980).

Outro limite bem definido é encontrado nas proximidades da foz do rio Amazonas, pois a água doce proveniente do rio se mistura com águas costeiras formando uma pluma superficial de baixa salinidade ($S < 34$) (Silva et al., 2007; Silva et al., 2009) que tem a sua intensidade e direção influenciadas diretamente pelos ventos alísios Lentz (1995), atingindo até as imediações da isóbata de 15 metros (Torres, 1998). Porém este não é o único fator que delimita a distribuição das espécies nesta região, sendo a mudança na tipologia do substrato outro fator de extrema importância.

Muitos autores reconheceram a existência da Província Guianense, porém, a determinação do seu limite com a Província brasileira sempre foi motivo de controvérsia (Laborel, 1969; Coelho et al., 1971; Coelho e Ramos-Porto 1972), devendo ser considerados fatores hidrológicos e sedimentológicos (Coelho et al., 1980). Para Coelho et al. (1980), na longitude de 44°W existiria uma barreira biogeográfica originada por extremas modificações nas características hidrológicas (região recebe influência da descarga de água doce do rio Amazônas) e no tipo de sedimento; os fundos predominantemente arenosos (na porção interna da plataforma) e organogênico (na média e externa plataforma) passam a ser predominantemente lamosos devido ao aporte dos rios equatoriais (Barreto et al., 1975). Em relação as espécies estudadas (*L. conica*, *L. obliqua* e *L. vertiginosa*), quem delimitou o avanço das suas distribuições ao Norte, foi a mudança no tipo de

fundo, pois as mesmas possuem capacidade de fugir da influência da pluma de baixa salinidade ocupando regiões mais profundas do que 15 m na plataforma continental. Esta mudança também foi a responsável pela disjunção de *S. nodosus*, não ocorrendo na Província Guianense devido a falta de substrato adequado.

Outra barreira biogeográfica importante está localizada no estado brasileiro do Rio Grande do Sul, (limite meridional da Província Paulista), delimitando 26% de espécies estudadas (*E. stimpsoni*, *I. liodactylus*, *I. sparsa*, *L. brasiliensis* e *P. punctata*). Dana (1953) demarcou a Província Paulista desde a latitude de 26°S a 28°S. Estudando moluscos, Boltovskoy (1964) concordou com a existência de uma área limítrofe da dispersão (subprovíncia brasileira) entre os paralelos de 32° e 33°S. Vannucci (1994) e Floeter e Soares-Gomes (1999) reconheceu a Província paulista como uma região de transição de fauna tropical e subtropical da América do Sul. Coelho e Ramos (1972) concordaram que a fauna da Província Paulista é mista, alegando que esta é uma área de transição devido ao regime térmico das águas, e que por isto abrigaria espécies com diferentes requisitos ecológicos. Logo, semelhante ao limite Norte da Província Caroliniana, a Província Paulista limita a distribuição das espécies de acordo com a tolerância térmica.

A análise de Parcimônia apresenta como área de endemismo a região compreendida entre parte da região guianense e o Nordeste do Brasil (Q9 e Q10), com as espécies endêmicas *L. conica*, *L. obliqua* e *L. vertiginosa*. Bezerra (2009), estudando a distribuição dos Brachyura do gênero *Uca*, apontou a região como sendo centro de endemismo, mesmo não ocorrendo espécies endêmicas do gênero para a região. Vale observar ainda, que de acordo com Prevedello e Carvalho (2006), traços individuais das espécies sobrepostos dão origem a um traço generalizado, caracterizando um centro de dispersão. De acordo com o cladograma gerado além da região supracitada, o atlântico ocidental tropical, foi apontado como centro de dispersão, comprovando o que já havia sido observado por Briggs (1967), quando o mesmo alegou que atlântico ocidental se tornou um centro de dispersão secundário (pós formação da Barreira do Novo Mundo).

Logo, de acordo com os padrões de distribuição apresentados pela análise de similaridade, os limites da distribuição foram estabelecidos. Para as espécies tropicais tolerantes, o limite de suas distribuições, tanto ao Sul quanto ao Norte, são estabelecidos pela mudança térmica que ocorre ao Norte do Cabo Hatteras, podendo entender um pouco a sua distribuição, e ao Sul na divisa do Rio Grande do

Sul e Uruguai, podendo-se estender um pouco ao Sul. Para as espécies tropicais contínuas, o limite setentrional é evidenciado devido a mudanças térmicas, permitindo que a distribuição atinja até o Cabo Hatteras (Carolina do Norte) enquanto o limite meridional é caracterizado tanto por mudanças térmicas, quanto por indisponibilidade de substrato adequado nas mediações da ressurgência de Cabo Frio. Para as espécies tropicais disjuntas, o hiato na disjunção é proveniente da inadequabilidade sedimentológica, e em relação as espécies com padrão de destruição Brasileiro a limitação ocorre exclusivamente devido a falta de disposição de fundos de algas calcárias, encontrada na Província brasileira.

De acordo com os limites obtidos pela DP e DPA, fica clara a existência dessas barreiras (filtros) biogeográficas, e que apesar de alterar o limite de espécies em individual, o método manteve os limites já estabelecidos anteriormente, evidenciando que o método apesar de nunca ter sido utilizado para estudos na plataforma continental, se mostrou eficiente para a realização de estudos biogeográficos neste ambiente com caranguejos bentônicos.

REFERENCIAS

- Braken et al. (2009) The Decapoda tree of life: Compiling the Data and Moving toward a Consensus of Decapoda Evolution. *Arthropod Systematics & Phylogeny* 67(1):99-116
- Brierley AS, Kingsford MJ (2009) Impacts of Climate Change on Marine Organisms and Ecosystems. *Current Biology*. 19(14):602-614
- Barreto L, Milliman S, Amaral CA, Francisconi O. (1975) Upper continental margin sedimentation off Brazil. *Contrib Sedimentology*. 4:11-43
- Bezerra LHA (2009) Taxonomia, filogenia e biogeografia das espécies de caranguejos do gênero *Uca* Leach, 1814 (Decapoda: Ocypodidae) no oceano Atlântico e Pacífico Oriental. Tese de doutorado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE
- Boschi EE (2000) Species of Decapod Crustaceans and their distribution in the American Marine Zoogeographic Provinces. *Rev Invest Desarr Pesq* 13:7-63
- Boltovskoy E (1964) Provincias zoogeográficas da América de Sur y su sector antártico según los foraminíferos bentônicos. *Bol Inst Biol Mar* 7:43-50
- Briggs, J. C. (1974) *Marine zoogeography*. (ed) McGraw-Hill, New York
- Chace FA (1951) The number of species of decapod and stomatopod Crustacea. *J Wash Acad Sci* 41(11):370-372
- Coelho PA, Koenig ML (1972) A Distribuição dos Crustáceos Pertencentes às Ordens Stomatopoda, Tanaidacea, Isopoda no Norte e Nordeste do Brasil. *Trab Oceanogr Univ Fed PE* 13:245-260
- Coelho PA, Koenig ML, Ramos MA (1971) Distribuição geográfica dos crustáceos marinhos do litoral leste da América do Sul entre 5 graus N e 39 graus S. *Cienc Cult* 23(6):394-394
- Coelho PA, Ramos MA (1972) A Constituição e a Distribuição da Fauna de Decápodos do Litoral Leste da América do Sul entre as Latitudes de 5 Graus Norte e 39 Graus Sul. *Trab Oceanogr Univ Fede PE* 13:133-236
- Coelho PA, Ramos-Porto R, Koenig ML (1980) Biogeografia e Binomia dos crustáceos do Litoral Equatorial Brasileiro. *Trab Oceanogr Univ Fed PE* 15:7-138
- Coelho PA, Santos MAC (1980) Zoogeografia marinha do Brasil. II. Condições ecológicas e biogeográficas sobre a família Leucosiidae (Decapoda, Brachyura). *Rev Nord Biol* 3:67-77
- Cox CB, Moore PD (1993) *Biogeography - An ecological and evolutionary approach*. (ed) Blackwell Science Ltd, London

Crisci JV, Katinas L, Posadas P. (2000) Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica. Bol Soc Argent Bot 169

Cristoffersen ML (1980) Taxonomia e distribuição dos Alpheidea (Crustacea, Decapoda, Natantia) do Brasil, Uruguai e Norte da Argentina, incluindo considerações sobre a divisão do sul do continente em províncias biogeográficas Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo, SP

Dana DJ (1853) On the geographical distribution of crustácea. In: *Crustacea*. Lochem, Antiquariat Junk. 451-592

Deo AJ, DeSalle R (2006) Nested areas of endemism analysis. J Biogeogr 33:1511-1526

Ekman S (1935) Tiergeographie des Meeres. Lochem, Leipzig Akademische Verlags

Floeter SR, Soares-Gomes A (1964) biogeographic and species richness patterns of gastropoda on the southwestern atlantic. Rev Bras Biol 59(4):567-575

Field CB, Behrenfeld MJ, Randerson JT, Falkowski P (1998) Primary production of the biosphere: Integrating terrestrial and oceanic components. Science 281:237–240

Forest J, Saint Laurent DM (1967) Campagne de la Calypso au largo des Cotes Atlantique de l'Amérique Du Sud (1961-62) Première partie (suite). 6. Crustacés décapodes: pagurides. Ann. Inst. Oceanogr Results Scientifiques des Campagnes de la Calypso. 45(2)47-169

Galil BS, Ng PKL (2009) Calappoidea and Leucosioidea (Crustacea: Decapoda: Brachyura) from Luzon, Philippines, with descriptions of two new species of Mursia. Zootaxa 2085:45-60

Giokas S, Sfenthourakis S (2008) An improved method for the identification of areas of endemism using species co-occurrences. J Biogeogr 35:893-902

Graham CH, VanDerWal J, Phillips SJ, Moritz C, Williams SE (2010) Dynamic refugia and species persistence: tracking spatial shifts in habitat through time. Ecography 33:1062-1069

Gray JS (1997) Marine biodiversity: patterns, threats and conservation needs. Biodiversity Conserv 6:153-175

Grinnel J (1917) The Niche-Relationships of the California Thrasher. Am Ornithol Union 34(4):427-433

HAZEL, JE. 1970. Atlantic continental shelf and slope of the United States-Ostracode zoogeography in the southern Nova Scotian and Northern Virginian faunal provinces. U S Geol Survey Prof Paper 520:1-21

Harold AS, Mooi RD (1994) Areas of Endemism: Definition and Recognition Criteria. *Syst Biol* 43(2):261-266

Henderson JR (1965) Report on the anomura collected by H.M.S. Challenger during the years 1873-76. In: Report on the Scientific Results of the Voyage of H.M.S. Challenger during the years 1873-76. (ed) Johnson Repr, New York

Humphries CJ, Parenti LR (1999) Cladistic biogeography: Interpreting patterns of plant and animal distributions. (ed) Oxford University Press, New York:

Jennings S, Melin F, Blanchard JL, Forster RM, Dulvy NK, Wilson RW (2008) Global scale predictions of community and ecosystem properties from simple ecological theory. *Proc R Soc B Biol Sci* 275:1375-1383

Knox GA (1960) Littoral ecology and biogeography of the Southern oceans. *Proc R Soc* 152(949):577-624

Laborel JL (1969) Les peuplements de madreporaires des côtes tropicales du Brésil. *Ann Univ d'Abidjan* 3:1-260

Lanari MO, Coutinho R (2010) Biodiversidade e funcionamento de ecossistemas: síntese de um paradigma e sua expansão em ambientes marinhos. *Oecologia Australis* 14(4):959-988

Lentz S (1995) The Amazon river plume during AMASSEDS: Subtidal current variability and the importance of wind forcing. *J Geophys Res.* 100(2):2377-2390

Magalhães C (2000) Caracterização da comunidade de crustáceos Decápodos do Pantanal. Mato Grosso do Sul. In: Chenoff, B.; Alonso, L.E.; Montambaut, J.R. e Lourival, R. (Eds.), A biological assessment of the aquatic ecosystems of the Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brazil. *Conservation International* 18:175-182

Mann KH (2000) Ecology of coastal waters: with implications for management. (ed) Blackwell Science, Oxford 406

Mast AR, Nyfeler R (2003) Using a null model to recognize significant co-occurrence prior to identifying candidate areas of endemism. *Syst Biol* 52(2):271-280

Miranda TP, Marques AC (2011) Abordagens atuais em biogeografia marinha. *Rer. Biol* 41-48

Mora C, Tittensor DP, Adl S, Simpson AGB, Worm B (2011) How Many Species Are There on Earth and in the Ocean? *PLoS Biol* 9(8):100-127

Morrone JJ (1994) On the identification of areas of endemism. *Syst Biol* 43:438-441

- Morrone, JJ (2009) *Evolutionary Biogeography: an integrative approach with case studies*. (ed) Columbia University Press, New York
- Morrone JJ, Crisci JV (1995) Historical Biogeography: introduction to methods. *Annu Rev Ecol Syst* 26:373-401
- Morrone JJ, Escalante T (2002) Parsimony Analysis of Endemicity (PAE) of Mexican terrestrial mammals at different area units: when size matters. *J Biogeogr* 29:1095-1104
- Nabout JC (2009) *Macroecologia do gênero Uca (Crustacea, Decapoda): padrões de diversidade, distribuição e respostas a mudanças climáticas globais*. Tese de Doutorado, Universidade Federal de Goiás, Goiás
- Palacio FJ (1982) Revision zoogeografica marina del sur del Brasil. *Bol Inst Oceanogr* 31:69-92
- Peterson AT, Papes M, Eaton M (2007) Transferability and model evaluation in ecological niche modeling: a comparison of GARP and Maxent. *Ecography* 30:550-560
- Philips SJ, Dudík M, Schapire RE (2004) A Maximum Entropy Approach to Species Distribution Modeling. Appearing in *Proceedings of the 21st International Conference on Machine Learning, Banff, Canada, 2004*.
- Prevedello JA, Carvalho CJB (2006) Conservação do Cerrado brasileiro: O Método pan-biogeográfico Como ferramenta Pará a Seleção de áreas prioritárias. *Natureza e Conservação* 4:39-57
- Robison BH (2004) Deep pelagic biology. *J Exp Mar Biol Ecol* 300:253-272
- Rosen BR, Smith AB (1988) Tectonics from fossils? Analysis of reef-coral and sea-urchin distribution from the Cretaceous to Recent, using a new method. *Geol Soc* 37:275-306
- Semenov VM (1978) Chorology of benthos from the South American shelf as dependent on the distribution of coastal waters. *Oceanology* 18(1):118-136
- Semenov VM, Berman IS (1977) Biogeographic aspects of the distribution and dynamics of water masses of the south America coast. *Oceanology* 17(6):8-710
- Silva AC, Araújo M, Bourlès B (2007) Seasonal variability of the Amazon River plume during REVIZEE Program. *Trop Oceanogr* 1:1-22
- Silva AC, Santos MLS, Araujo MC, Bourlès B (2009) Hydrological observations and modeling results of the seasonal and spatial spread of the Amazonian water plume. *Acta Amaz* 39:361-369
- Stuardo J (1964) Distribucion de los moluscos marinos litorales en Latinoamerica. *Bol Inst Biol Mar* 7:79-81

Szumik CA, Cuezco F, Golobof PA, Chalup A (2002) An optimality criterion to determine areas of endemism. *Syst Biol* 51:806-816

Thomas CD, Cameron A, Green RE, Bakkenes M, Beaumont LJ, Collingham YC, Erasmus BFN, Siquiera FM, Grainger A, Hannah L, Hughes L, Huntley B, van Jaarseveld AS, Midgley GF, Miles L, Ortega-Huerta MA, Peterson AT, Phillips OL, Williams SE (2004) Extinction risk from climate change. *Nature* 427:145-148

Thuiller W, Lavorel S, Araújo MB (2005) Niche properties and geographic extent as predictors of species sensitivity to climate change. *Global Ecol Biogeogr* 14:347-357

Tommasi LR (1965) Faunistic province of the Western South Atlantic littoral regions. *An Acad Bras Ci* 37:62-261

Vannuci M (1964) Zoogeografia marinha do Brasil. *Bol Inst Biol Mar* 7:113-121

Vernberg FJ, Vernberg WB (1970) Lethal limits and the zoogeography of the faunal assemblages of costal Carolina Waters. *Mar Biol* 6(1):26-32

Spalding MD, Fox HE, Allen GR, Davidson N, Ferdaña ZA, Finlayson M, Halpern BS, Jorge MA, Lombana A, Lourie SA, Martin KD, Mcmanus E, Molnar J, Recchia CA, Robertson J (2007) Marine Ecoregions of the World: A Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas. *BioScience* 57(7): 573-583