

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESTADO DO RIO DE JANEIRO
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
BIODIVERSIDADE NEOTROPICAL

Isabella Campos Vieira Araújo

PADRÕES MACROECOLÓGICOS DE SCAPHOPODA (MOLLUSCA)
EM DIFERENTES ESCALAS NA PLATAFORMA CONTINENTAL DO
ATLÂNTICO OESTE

RIO DE JANEIRO
2016

Isabella Campos Vieira Araújo

Padrões macroecológicos de Scaphopoda (Mollusca) em diferentes escalas na plataforma continental do Atlântico Oeste

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Biodiversidade Neotropical), Instituto de Biociências do Centro de Ciências Biológicas e da Saúde da Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Biodiversidade Neotropical).

Orientador: Prof. Dr. Carlos Henrique Soares Caetano (Depto. Zoologia – UNIRIO)
Coorientador: Prof. Dr. Rafael da Rocha Fortes (Depto. de Ecologia e Recursos Marinhos – UNIRIO)

RIO DE JANEIRO
2016

FICHA CATALOGRÁFICA

Araújo, Isabella Campos Vieira

Padrões macroecológicos de Scaphopoda (Mollusca) em diferentes escalas na plataforma continental do Atlântico Oeste

Rio de Janeiro, 2016

54 pp. + XI

Orientador: Dr. Carlos Henrique Soares Caetano

Coorientador: Dr. Rafael da Rocha Fortes

Dissertação – Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Biodiversidade Neotropical), 2016.

1. Macroecologia
2. Scaphopoda
3. Escalas
4. Regra de Rapoport

I. Araújo, Isabella Campos Vieira

II. Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, Instituto de Biociências

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESTADO DO RIO DE JANEIRO
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

Isabella Campos Vieira Araújo

Macroecologia de Scaphopoda (Mollusca) em águas rasas do Atlântico Oeste

Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências

Biológicas

Área de concentração: Biodiversidade Neotropical

Aprovada em ___/___/___.

BANCA EXAMINADORA

Dr. Carlos Henrique Soares Caetano - Presidente
Depto. Zoologia – UNIRIO

Dr. Cleo Dilnei de Castro Oliveira
Depto. Zoologia – UFRJ

Dr. Igor Christo Miyahira
Depto. Zoologia – UNIRIO

Dr. Carlos Alberto de Moura Barboza
Depto. Ecologia e Recursos Marinhos – UNIRIO

Dra. Maria Lúcia Lorini – Suplente
Depto. Ciências Naturais – UNIRIO

RIO DE JANEIRO

2016

AGRADECIMENTOS

Antes de qualquer coisa agradeço aos meus pais, Aydil e Samuel, por terem sido meus grandes incentivadores e exemplos vida. Sempre me deram forças, sempre me forneceram críticas construtivas quando achavam que elas poderiam me ajudar a chegar mais longe e jamais me negaram tempo. Mesmo nas situações mais triviais e chatas.

Agradeço à minha irmã Isadora por todo apoio e disposição para atenderem aos meus chamados de ajuda. Me emprestou seus ouvidos com muita compreensão e, surpreendentemente, com muita paciência e calma. Me transformou em uma grande fã do dicionário de sinônimos e do salvamento automático do Windows.

Ao Professor Carlos Henrique Soares Caetano que durante todos esses anos dividiu seus conhecimentos e acreditou na minha capacidade. Eu estou convicta depois dessa jornada que nada além do Apocalipse vai realmente abalar a serenidade dessa pessoa. Um obrigado muito especial pela enorme paciência, incentivo e disponibilidade.

Ao Prof. Rafael da Rocha Fortes por todas as ideias, sugestões e ensinamentos que foram fundamentais para o desenvolvimento desse trabalho. Agradeço pela boa vontade que sempre demonstrou apesar dos apesares.

Aos meus amigos, tantos os que conheci na Unirio quanto aqueles que chegaram na minha vida por outras fontes. Obrigado por sempre estarem comigo não só nos momentos bons mas também nas horas de crise e dificuldade.

Ao Jack que aguentou bravamente essa jornada até o fim mesmo com todos os superaquecimentos, chutes, quedas, programas corrompidos e sobrecarga de informação.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de mestrado concedida durante esse período.

Encerro agradecendo à Deus pois sem a presença Dele nada na minha vida teria sido possível e por sempre ter colocado pessoas maravilhosas no meu caminho.

RESUMO

O presente estudo teve como objetivo avaliar o comportamento de dois padrões macroecológicos clássicos, riqueza latitudinal e Regra de Rapoport, em diferentes escalas geográficas e taxonômicas para Atlântico Oeste, utilizando o sistema de províncias sugerido por SPALDING et al. (2007) e a classe Scaphopoda (Mollusca) como modelo. A partir disso foram feitas inferências acerca das possíveis causas por trás de tais padrões. Primeiramente realizou-se uma compilação de dados da literatura os quais foram utilizados para obter informações da amplitude de distribuição geográfica e batimétrica táxons. Para análise de riqueza foram construídas matrizes de presença/ausência através das províncias e de bandas latitudinais. Para a Regra de Rapoport foi utilizado o método de Stevens (1989) tanto no gradiente geográfico quanto no batimétrico. Uma análise de agrupamento com o índice de Jaccard seguido de ANOSIM foi realizada com a intenção de averiguar o quanto da distribuição desses moluscos é compatível com o sistema de províncias adotado nesse trabalho. A maior riqueza foi encontrada nos trópicos, embora o pico seja um pouco deslocado para o norte do equador, e a riqueza dos táxons mais inclusivos são congruente com a riqueza de espécies. Gêneros e famílias corroboram a Regra de Rapoport em ambos os hemisférios, contudo, espécies exibiram o padrão inverso dessa regra no Hemisfério Norte (onde a diferença na amplitude de distribuição é mais pronunciada). Para o Hemisfério Sul o aumento na amplitude de distribuição foi bem mais discreto validando a Regra de Rapoport somente quando uma espécie endêmica no limite do gradiente é retirada da análise de regressão. Considerando as escalas hierarquizadas, a Regra de Rapoport é validada até o nível de províncias. Escalas regionais menores não são capazes de detectar esse padrão ou ele simplesmente não é significativo, com raras exceções. Quando o gradiente batimétrico é considerado, todos os níveis taxonômicos em todas as escalas estão de acordo com a Regra de Rapoport. A temperatura tem grande influência nos padrões de distribuição observados embora a hipótese da variabilidade climática como mecanismo responsável pelas diferenças de amplitude entre latitudes altas e baixas não foi corroborada. A história evolutiva dos táxons bem como as glaciações pode ter influência em ambos os padrões macroecológicos. De forma geral as ecorregiões se agruparam de acordo com as províncias às quais pertencem, com algumas poucas exceções. No entanto, os domínios não corresponderam a grupos discretos.

Palavras-chave: Macroecologia, Escafópodes, Regra de Rapoport, Escalas, Atlântico Oeste

ABSTRACT

The main purpose of this study was to evaluate the behavior of two classical macroecological patterns, latitudinal richness and Rapoport's rule, at different geographical and taxonomic scales for the Western Atlantic, using the province systems proposed by Spalding et al. (2007) and the class Scaphopoda (Mollusca) as models. Based on this, inferences were made about probable causes behind such patterns. First of all a compilation of data from literature were carried out and then used to obtain information of latitudinal and bathymetrical range of taxa. For the richness analyses matrix of presence/absence through provinces and latitudinal bands were made. To test the Rapoport's rule we used the method proposed by Stevens (1989) for both, latitudinal and bathymetrical gradient. A cluster analyses using Jaccard's indice followed by an ANOSIM was performed, intending to investigate how much the distribution of these mollusks is compatible with the system of provinces adopted in this work. The greatest richness was found in the tropics, although the peak is slightly shifted northward from the Equador, and the richness of more inclusive taxa are congruent with the species richness. Genera and families corroborate the Rapoport's rule in both hemispheres, however, species exhibited the reverse pattern of this rule at the North Hemisphere (where the shift in ranges is more pronounced). For the South Hemisphere the increase of latitudinal range was very discrete validating the Rapoport's rule only when an endemic species belonging to the southern limit of the gradient is removed from the regression analyses. Considering the hierarchical scales, the Rapoport's rule is validated until the level of provinces. Smaller regional scales are not capable of detect this pattern or it is simply not significant, with rare exception. When the bathymetric gradient is considered, all the taxonomic levels through every geographical scale agrees with the Rapoport's rule. Temperature has a major influence on the observed patterns of distribution although the climate-variability hypothesis the mechanism responsible for the difference between range of high and low latitudes was not corroborated. The evolutionary history of the taxa as well as the glaciations may have an influence on both macroecological patterns. Overall the ecoregions were grouped according to the provinces to which they belong, with few exceptions. However, the realms did not correspond to separated groups

Key words: Macroecology, Scaphopoda, Rapoport's rule, Scales, Western Atlantic

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 Mapa mostrando as unidades geográficas marinhas ao redor do continente americano. Setas indicam as províncias utilizadas nesse estudo. Mapa retirado de SPALDING et al. (2007)...7

Figura 2 Riqueza de táxons (a) nos domínios e (b) nas províncias do Atlântico Oeste Colunas: (a)  Atlântico Norte Temperado,  Atlântico Tropical e  América do Sul Temperada; (b)  Atlântico Noroeste Temperado Frio,  Atlântico Noroeste Temperado Quente,  Atlântico Noroeste Tropical,  Plataforma Norte do Brasil,  Atlântico Sudoeste Tropical,  Atlântico Sudoeste Temperado Quente e  Magelânica..... 10

Figura 3: Riqueza (colunas listradas) e endemismo (colunas sólidas) nas ecorregiões. Siglas: GSL - Golfo de São Lourenço, GBS - Grandes Bancos do Sul/Sul de Newfoundland, PS - Plataforma Soctia, GMAIN - Golfo de Maine, VIRG - Virginiana, CAROL - Caroliniana, BER - Bermuda, BAH - Bahamiana, FL - Floridiana, N GMEX - Norte do Golfo do México, S GMEX - Sul do Golfo do México, O CAR - Oeste do Caribe, GA - Grandes Antilhas, L CAR - Leste do Caribe, SO CAR - Sudoeste do Caribe, S CAR - Sul do Caribe, GUI - Guiana, AM - Amazonia, SPED - Ilhas de São Pedro e São Paulo, NOR - Fernando de Noronha e Atol das Rocas, NE BRA - Nordeste do Brasil, L BRA - Leste do Brasil, TRIND - Ilhas de Trindade e Martin Vaz, SE BRA - Sudeste do Brasil, RG - Rio Grande, RP - Rio de la Plata, URU - Plataforma Uruguai/Buenos Aires, GN PAT - Golfo Norte da Patagônia, PAT - Plataforma da Patagônia, MALV - Malvinas/Ilhas Falkland. 12

Figura 4: Riqueza de espécies (losangos), gêneros (quadrados) e famílias (triângulos) ao longo do gradiente geográfico..... 13

Figura 5: Regra de Rapoport (RR) para espécies (losangos), gêneros (quadrados) e famílias (triângulos) ao longo do Atlântico Oeste 14

Figura 6: Regra de Rapoport (RR) para espécies (losangos), gêneros (quadrados) e famílias (triângulos) ao longo do Hemisfério Norte. 14

Figura 7: Regra de Rapoport (RR) para espécies (losangos), gêneros (quadrados) e famílias (triângulos) ao longo do Hemisfério Sul completo (superior).e Hemisfério Sul sem os últimos pontos de latitude (inferior)..... 16

Figura 8: Regra de Rapoport (RR) para espécies (losangos), gêneros (quadrados) e famílias (triângulos) nos três domínios. Linhas verticais e setas indicam limite das províncias: Atlântico Noroeste Temperado Frio (ANTF), Atlântico Noroeste Temperado Quente (ANTQ), Atlântico Noroeste Tropical (ANT), Plataforma Norte do Brasil (PNB), Atlântico Sudoeste Tropical (AST), Atlântico Sudoeste Temperado Quente (ASTQ), Magelânica (MAG). 18

Figura 9: Regra de Rapoport (RR) para as ecorregiões Grandes Antilhas ($\beta = - 1,13/ r^2 = 0,69$) e Bahamas ($\beta = 0,7/ r^2 = 0,66$). 20

Figura 10: Regra de Rapoport (RR) ao longo do gradiente batimétrico para os domínios Atlântico Norte Temperado (losangos / $\beta = 3,98$; $r^2 = 0,85$; $p < 0,01$), Atlântico Tropical (quadrados / $\beta = 2,97$; $r^2 = 0,82$; $p < 0,01$) e América do Sul Temperada (triângulos / $\beta = 3,33$; $r^2 = 0,82$; $p < 0,01$)..... 21

Figura 11: Riqueza de espécies ao longo do gradiente batimétrico para os domínios Atlântico Norte Temperado (losangos), Atlântico Tropical (quadrados) e América do Sul Temperada (triângulos). 22

Figura 12: Análise de agrupamento baseada nas espécies de Scaphopoda (Coeficiente de correlação cofenético = 0.98). Retângulos representam diferentes províncias. Ecorregiões: GSL - Golfo de São Lourenço, GBS - Grandes Bancos do Sul/Sul de Newfoundland, PS - Plataforma Soctia, GMAIN - Golfo de Maine, VIRG - Virginiana, CAROL - Caroliniana, BER - Bermuda, BAH - Bahamiana, FL - Floridiana, N GMEX - Norte do Golfo do México, S GMEX - Sul do Golfo do México, O CAR - Oeste do Caribe, GA - Grandes Antilhas, L CAR - Leste do Caribe, SO CAR - Sudoeste do Caribe, S CAR - Sul do Caribe, GUI - Guiana, AM - Amazonia, SPED - Ilhas de São Pedro e São Paulo, NOR - Fernando de Noronha e Atol das Rocas, NE BRA - Nordeste do Brasil, L BRA - Leste do Brasil, TRIND - Ilhas de Trindade e Martin Vaz, SE BRA - Sudeste do Brasil, RG - Rio Grande, RP - Rio de la Plata, URU - Plataforma Uruguai/Buenos Aires, GN PAT - Golfo Norte da Patagônia, PAT - Plataforma da Patagônia, MALV - Malvinas/Ilhas Falkland. Valores do teste ANOSIM: R global = 0,95 / $p < 0,01$; A x B - $p < 0,01$; A x C - $p < 0,01$; B x C - $p < 0,01$ 23

Figura 14: Temperatura média em diferentes isóbatas para os intervalos de Janeiro/Março (superiores) e Julho/Setembro (inferiores). Mapas obtidos através do World Ocean Atlas (WOA) disponível em <https://www.nodc.noaa.gov/cgi-bin/OC5/woa13fv2/woa13fv2.pl> 34

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1:** Riqueza de espécies nas famílias e gêneros encontrados no Atlântico Oeste 9
- Tabela 2:** Regressão Linear (latitude x amplitude de distribuição latitudinal) para famílias, gêneros e espécies de Scaphopoda em cada um dos Hemisférios (Norte e Sul). O asterisco indica que pontos de latitude foram retirados da análise 16
- Tabela 3:** Regressão Linear (latitude x amplitude de distribuição latitudinal) para famílias, gêneros e espécies de Scaphopoda nos Domínios biogeográficos (sensu Spalding et al., 2007). 17
- Tabela 4:** Valores de p da regressão linear para famílias, gêneros e espécies de Scaphopoda nas províncias evidenciando o tipo de padrão encontrado. Legenda: - = resultado foi significativo porém o padrão observado para aquele nível taxonômico é outro; ns = não significativo..... 19
- Tabela 5:** Valores de p da regressão linear para famílias, gêneros e espécies de Scaphopoda nas ecorregiões evidenciando o tipo de padrão encontrado. Legenda: - = resultado foi significativo porém o padrão observado para aquele nível taxonômico é outro; ns = não significativo..... 19

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	1
OBJETIVOS	5
METODOLOGIA	6
Revisão da literatura.....	6
Províncias biogeográficas	6
Análise dos dados.....	7
RESULTADOS.....	9
Riqueza e endemismo no gradiente geográfico.....	10
Regra de Rapoport.....	13
Regra de Rapoport no gradiente batimétrico.....	20
Similaridade das ecorregiões.....	22
DISCUSSÃO.....	24
1.1 Riqueza no gradiente geográfico.....	24
1.2 Regra de Rapoport.....	27
1.2.1 Os extremos da distribuição	29
1.2.2 As regiões Tropicais e Subtropicais	31
1.2.3 A temperatura.....	32
1.2.4 História evolutiva e glaciação	35
1.3 A questão das escalas	37
1.4 Similaridade das ecorregiões.....	39
CONCLUSÕES.....	41
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	42
APÊNDICE A	49
APÊNDICE B	52
APÊNDICE C	54

INTRODUÇÃO

Tradicionalmente os oceanos encontram-se divididos em unidades biogeográficas que foram propostas por diversos autores (BRIGGS, 1995; BAILEY, 1998; LONGHURST, 1998; HEMPEL & SHERMAN, 2003). A determinação dessas unidades baseia-se no arranjo espacial dos oceanos, padrão de circulação das correntes, temperatura da água, índice de endemismo, entre outras características (SPALDING *et al.*, 2007). Dessa forma, as regiões biogeográficas apresentam caracteres semelhantes que possuem importância no padrão de distribuição de animais e plantas, uma vez que afetam a dispersão dos mesmos. Devido a essa característica, estudos com foco nessas regiões de província, em comparação com áreas políticas e econômicas, são mais coerentes e apresentam maior probabilidade de fornecer hipóteses sobre aspectos da biologia de diferentes grupos taxonômicos.

Com o estudo da distribuição em unidades biogeográficas é mais fácil inferir e, posteriormente, direcionar esforços para entender a relação do táxon estudado com o fator que provavelmente apresenta maior influência sobre ele. Diversos fatores podem influenciar na distribuição das espécies sendo eles bióticos ou abióticos (COX & MOORE, 2009). Entre os fatores abióticos pode-se citar temperatura, espaço e luz. Por outro lado, a predação e a competição por recursos podem ser considerados os fatores bióticos mais expressivos (BEGON *et al.*, 2007). Espécies que exploram recursos diferentes ou que exploram o mesmo recurso de forma diferente apresentam maior probabilidade de coexistência dentro de uma área.

Um padrão biogeográfico de variação latitudinal muito discutido é o gradiente de riqueza de espécies em relação à latitude, que prevê um aumento da riqueza em latitudes menores e é considerado um dos mais universais (FUHRMAN *et al.*, 2008). Sua validade em ambos os hemisférios, assim como a dependência com o tamanho da área que está sendo analisada, também podem ser questionados (RHODE, 1996; GASTON *et al.*, 1998; RUGGIERO & WERENKRAUT, 2007). De acordo com STEVENS (1989), a riqueza excepcionalmente alta nos trópicos se deve à pequena amplitude de distribuição geográfica dessas espécies em comparação com as espécies de latitudes altas. Em outras palavras, espécies de regiões temperadas possuem amplitudes de distribuição maiores que as espécies de regiões tropicais, um padrão que ele denominou Regra de Rapoport (RR). A RR foi alvo de muitos estudos, cujos resultados são contraditórios pois alguns confirmaram a presença do padrão (e.g. FORTES &

ABSALÃO, 2004, 2010; SAX, 2001; FOLGARAIT *et al.*, 2005) enquanto outros o refutaram (ROHDE *et al.*, 1993; RIBAS & SCHOEREDER, 2006; CHEN & SRIVASTAVA, 2015).

Apesar disso a RR é um padrão bem aceito e explicações para o seu aparecimento foram muito além da tolerância diferenciada às variações climáticas, em que se observa uma maior tolerância das espécies que habitam as maiores latitudes, que desta forma teriam a possibilidade de ampliar a sua distribuição geográfica. A hipótese inicialmente sugerida por STEVENS (1989) foi corroborada em diversos trabalhos posteriores (WHITTON *et al.*, 2012; PINTOR *et al.*, 2015). Entre as explicações adicionais sugeridas podem ser citados: competição, taxas de extinção diferenciadas devido à glaciação em altas latitudes, tamanho da área, tamanho das unidades biogeográficas e complexidade topográfica (ROY *et al.* 1994; JANSSON, 2003; MORENO *et al.*, 2008; WHITTON *et al.*, 2012). Embora sejam explicações diferentes, tais hipóteses não são mutuamente exclusivas e podem estar agindo ao mesmo tempo na formação de padrões em diferentes grupos taxonômicos.

STEVENS (1996), observou que a Regra de Rapoport também poderia ser aplicada a outros gradientes além da latitude tais como altitude e batimetria. A RR aplicada em gradiente batimétrico prevê que a amplitude de distribuição dos organismos aumentaria em profundidades maiores. Ainda no mesmo trabalho STEVENS relacionou a amplitude de distribuição geográfica com a amplitude de distribuição batimétrica (Regra Batimétrica de Rapoport – RRb), validando assim a hipótese de tolerância climática (STEVENS, 1989). De acordo com essa hipótese espécies que vivem em ambientes sazonais estão sujeitas a grandes variações de temperatura, portanto possuem maior amplitude de tolerância térmica. As duas afirmações acerca da distribuição batimétrica exibem certa contradição, pois se por um lado a RRb realmente coincide com a hipótese de tolerância, por outro, a RR aplicada à batimetria a contradiz, pois prevê maior amplitude de distribuição em águas profundas, ambientes que são caracterizados por uma maior estabilidade dos fatores ambientais (SMITH & BROWN, 2002).

Padrões de diversidade e distribuição podem variar dependendo do local, da escala geográfica (SFENTHOURAKIS & PANITSA, 2012) e do grupo estudado, de acordo com as características intrínsecas de cada táxon (HAWKINS, 2012). Por exemplo, padrões biogeográficos tendem a variar bastante entre bacias oceânicas (BRANDT *et al.*, 2007; FORTES & ABSALÃO, 2010) e existem dúvidas quanto à possibilidade do

efeito do gradiente latitudinal da biodiversidade ser observado em ambos os hemisférios, ou seja, se é possível ou não observar aumento no número de espécies em direção ao equador em ambos os lados desse paralelo (LINCE *et al.*, 2006).

Dentro dessa discussão sobre a diferença entre as escalas geográficas dos estudos, o uso das unidades espaciais de regionalização dos oceanos proposta por SPALDING *et al.* (2007) pode facilitar o desenvolvimento de trabalhos, uma vez que permite que análises sejam feitas em diferentes compartimentos hierarquizados (domínios se dividem em províncias que, por sua vez, se dividem em ecorregiões). Ainda, cada nível de unidade espacial foi definido sob a influência de diversos fatores ambientais predominantes o que pode vir a refinar a busca de explicações para a distribuição dos táxons. De acordo com esses autores cada um desses níveis hierárquicos foi baseado nas seguintes características:

- 1 Domínios: Regiões amplas nas quais as biotas são coerentes em níveis taxonômicos mais inclusivos, possuindo história evolutiva única e endemismo alto (inclusive para famílias e gêneros). Temperatura da água e isolamento histórico são fatores importantes;
- 2 Províncias: Regiões onde a biota tem ao menos alguma coesão no tempo evolutivo, possuindo algum endemismo em nível de espécie. Os fatores mais importantes são abióticos, incluindo características hidrográficas, geomorfológicas e geoquímicas;
- 3 Ecorregiões: são as unidades de menor extensão com composição de espécies homogênea porém distintas de regiões adjacentes. Os fatores de maior importância vão variar localmente, podendo ser oceanográficos ou topográficos.

Ou seja, se o objetivo for entender a distribuição através da história evolutiva, o estudo dos domínios poderá ser mais esclarecedor, enquanto que províncias evidenciarão mais as características abióticas entre suas fronteiras. As ecorregiões dependerão de características mais locais como, por exemplo, regime de temperatura ou nutrientes.

Em última instância o estudo da diversidade e distribuição em unidades biogeográficas fornece informações de base confiável para estudos futuros em macro dimensões. Contribuem com a preservação de informação sobre a biodiversidade de forma mais abrangente, e não focada apenas em grupos de maior importância econômica ou que estejam ameaçados, assim é possível obter uma imagem acurada da dinâmica dos ecossistemas (BOAKES *et al.*, 2010).

Pensando nessa lógica, alguns táxons que receberam pouca atenção em estudos biogeográficos e ecológicos deveriam ser foco de maiores esforços na tentativa de explicar seus padrões. Os moluscos da Classe Scaphopoda se encaixam em tal realidade pois apesar de possuírem menor riqueza de espécies (em torno de 565 espécies válidas atuais) quando comparados com táxons como Gastropoda e Bivalvia, podem atingir densidades populacionais elevadas em regiões do fundo oceânico (GAGE & TYLER, 1991; AMARAL & JABLONSKI, 2005, SOUZA *et al.*, 2013), porém pouco é conhecido acerca de sua ecologia.

A Classe Scaphopoda é constituída por moluscos exclusivamente marinhos, de hábito endofaunístico, portadores de uma concha univalve, tubular e aberta em ambas às extremidades (REYNOLD, 2002). São cosmopolitas, ocorrendo desde o Equador até altas latitudes (LAMPRELL & HEALY, 1998) e possuem ampla distribuição batimétrica. Essas características os tornam um objeto de estudo interessante para testar os diferentes padrões de biogeografia em escala mundial.

Nos últimos anos, alguns estudos proporcionaram importantes avanços para a taxonomia do grupo (CAETANO, 2007; SCARABINO & SCARABINO, 2010, 2011; SOUZA *et al.*, 2013), no entanto, ainda persistem lacunas de conhecimento quanto à biologia e ecologia do grupo, bem como a sua biogeografia. No que se refere à distribuição geográfica e batimétrica desses moluscos pode-se destacar REYNOLDS (2002), que ao compilar todo o conhecimento sobre os escafópodes disponível na literatura mundial, dedicou uma seção para expor os poucos estudos feitos na área de biogeografia. Nessa revisão foram apresentados alguns padrões descritivos e o autor concluiu que para explorar qualquer hipótese sobre as causas desses padrões seria necessária uma maior quantidade de trabalhos e descrições, inclusive em diferentes bacias oceânicas.

Nessa dissertação será abordada a biogeografia dos Scaphopoda da plataforma continental do Atlântico Oeste, investigando como os diferentes compartimentos das unidades geográficas (domínios, províncias e ecorregiões) e a latitude podem ter influencia na distribuição dos organismos em diferentes níveis taxonômicos.

OBJETIVOS

GERAL

Analisar a distribuição de Scaphopoda em águas rasas do Atlântico Oeste, considerando diferentes escalas espaciais de acordo com o sistema de reinos, províncias e ecorregiões estabelecido por SPALDING *et al.*, (2007), em diferentes níveis taxonômicos.

ESPECÍFICOS

- Verificar o gradiente geográfico (latitude) de riqueza para Scaphopoda no Atlântico Oeste;
- Verificar a validade da Regra de Rapoport (Amplitude de Distribuição Geográfica e Batimétrica) nessa classe de moluscos
- Avaliar a similaridade entre as ecorregiões propostas por SPALDING *et al.*, (2007) a partir da diversidade de Scaphopoda;
- Inferir os possíveis fatores que influenciam na biogeografia de escafópodos na costa atlântica do continente americano.

METODOLOGIA

Revisão da literatura

As informações acerca dos locais de ocorrência das espécies bem como o de suas batimetrias foram obtidas através de um levantamento bibliográfico. STEINER & KABAT (2004) publicaram uma lista com todas as espécies de Scaphopoda conhecidas até aquele momento que serviu como fonte primária de consulta utilizada no presente estudo. Adicionalmente, alguns trabalhos clássicos foram consultados (*e.g.* PILSBRY & SHARP, 1897-1898; HENDERSON, 1920) além de outras fontes publicadas nos dez anos posteriores a essa lista, incluindo artigos científicos, catálogos de moluscos e bancos de dados online (*e.g.* ROSENBERG, 2009, SOUZA *et al.*, 2013, MOLLUSCABASE, 2015).

Para as análises dos dados foram consideradas apenas espécies do Atlântico Oeste cuja distribuição está total ou parcialmente incluída na plataforma continental – até 200 metros de profundidade. Por fim, considerou-se que as espécies ocorrem em toda a área entre a latitude máxima e mínima em que já foram encontradas.

Províncias biogeográficas

As províncias utilizadas nesse trabalho (Figura 1) foram estabelecidas no trabalho de SPALDING *et al.* (2007), por ser a proposta mais recente e desenvolvida por diversos autores, considerando diferentes táxons e realizada em nível global. A funcionalidade desse sistema de províncias baseia-se principalmente no fato de o mesmo ser essencialmente hierárquico.

A escolha desse sistema de províncias é o motivo pelo qual apenas as espécies que ocorrem na plataforma continental foram consideradas nessa análise, uma vez que os limites dessas províncias não foram delineados considerando o oceano profundo. Os domínios e províncias foram considerados apenas em suas porções do Atlântico Oeste.

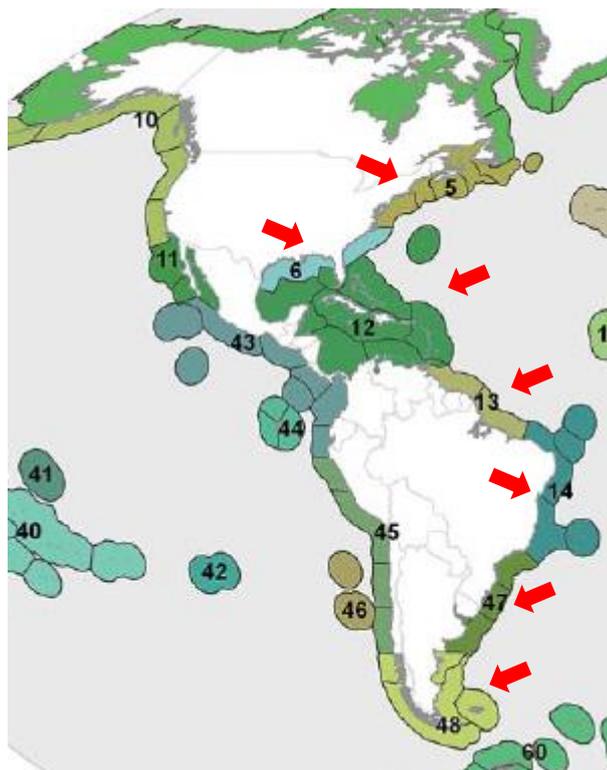


Figura 1: Mapa mostrando as unidades geográficas marinhas ao redor do continente americano. Setas indicam as províncias utilizadas nesse estudo. Mapa retirado de SPALDING et al. (2007).

Análise dos dados

Foram analisados os dados de distribuição espacial de escafópodes em escalas distintas. Todas as análises foram realizadas ao nível de reinos, províncias e ecorregiões e no que se refere à Classe Scaphopoda, foram observados os padrões não só para espécies, mas também para táxons mais inclusivos como gêneros e famílias.

Seguidamente, procederam observações de alguns dos principais padrões macroecológicos e biogeográficos encontrados na literatura: curvas de amplitude de distribuição ao longo dos gradientes geográfico e batimétrico (Regra de Rapoport) e riqueza ao longo desses mesmos gradientes.

Os padrões da variação de diversidade (riqueza) foram analisados ao longo dos gradientes ambientais de profundidade considerando intervalos de 10 metros entre as isóbatas, e de latitude, onde a riqueza foi analisada para cada uma das variáveis categóricas das províncias bem como para bandas de 2° de latitude.

Para a análise da Regra de Rapoport utilizou-se a metodologia de STEVENS (1989), através de uma regressão linear, onde a média da amplitude de distribuição geográfica seria a variável dependente e as bandas de latitude a variável independente.

Cada uma das regiões biogeográficas consideradas foram divididas em intervalos iguais de dois graus de latitude. Para cada faixa de latitude, calculou-se a média das amplitudes de distribuição geográfica de todas as espécies que as habitavam. Essa mesma metodologia também foi aplicada para os Hemisférios Norte e Sul além das áreas delimitadas no sistema de regiões biogeográficas adotado. A mesma metodologia descrita acima, foi aplicada para o gradiente batimétrico com intervalos de 10 m de profundidade.

A fim de avaliar as associações entre as ecorregiões utilizou-se o programa PAST onde foi feita uma análise de agrupamento utilizando-se o método UPGMA e o índice de Jaccard. Após o agrupamento foi feita uma análise de similaridade (ANOSIM), para testar a significância estatística dos grupos.

RESULTADOS

Ao todo foram registradas 52 espécies de Scaphopoda com ocorrência em águas rasas para o Atlântico Oeste. Essas espécies pertencem a duas Ordens – Dentaliida (22 espécies) e Gadilida (30 espécies) – em sete famílias (mais uma espécie/gênero tidos como de posição taxonômica incerta) e 14 gêneros. Apesar da Ordem Dentaliida apresentar menor quantidade de espécies, ela é a mais diversa nos níveis taxonômicos de gênero e família, uma vez que 24 das 30 espécies de Gadilida pertencem a uma única família. Os gêneros com maior riqueza de espécies foram *Polyschides* (9), *Cadulus* (8), *Antalis* (8) e *Gadila* (7) conforme pode ser observado na Tabela 1. A listagem das espécies em ordem taxonômica encontra-se no Apêndice A.

Tabela 1: Riqueza de espécies nas famílias e gêneros encontrados no Atlântico Oeste

Família	Gênero	Total de espécies
DENTALIIDAE		17
	<i>Dentalium</i>	1
	<i>Paradentalium</i>	4
	<i>Antalis</i>	8
	<i>Graptacme</i>	3
	<i>Coccodentalium</i>	1
CALLIODENTALIIDAE		1
	<i>Calliodentalium</i>	1
FUSTIARIIDAE		2
	<i>Fustiaria</i>	2
GADILINIDAE		2
	<i>Episiphon</i>	2
ENTALINIDAE		1
	<i>Entalina</i>	1
PULSELIIDAE		2
	<i>Pulsellum</i>	2
GADILIDAE		24
	<i>Polyschides</i>	9
	<i>Cadulus</i>	8
	<i>Gadila</i>	7
<i>Incertae sedis</i>		
	<i>Compressidens</i>	3

Riqueza e endemismo no gradiente geográfico

Em todos os níveis taxonômicos a riqueza foi maior no domínio Atlântico Tropical. Esse também é o único domínio que apresenta endemismo de gêneros (*Entalina*, *Fustiaria* e *Compressidens*) e famílias (*Entalinidae* e *Fustiariidae*). O Atlântico Norte Temperado é o segundo domínio mais rico com seis espécies endêmicas (*Antalis agilis*, *Antalis entalis*, *Antalis occidentalis*, *Cadulus agassizii*, *Cadulus minusculus* e *Pulsellum occidentale*). Quanto às províncias o Atlântico Noroeste Tropical é o que apresenta maior riqueza (42 spp.) além de nove spp endêmicas (Figura 2). Nesse nível biogeográfico, bem como para ecorregiões, família ou gênero não apresentam qualquer tipo de endemismo e inclusive exibem a mesma composição de táxons ao longo de uma faixa que se estende do Caribe até o Leste do Brasil.

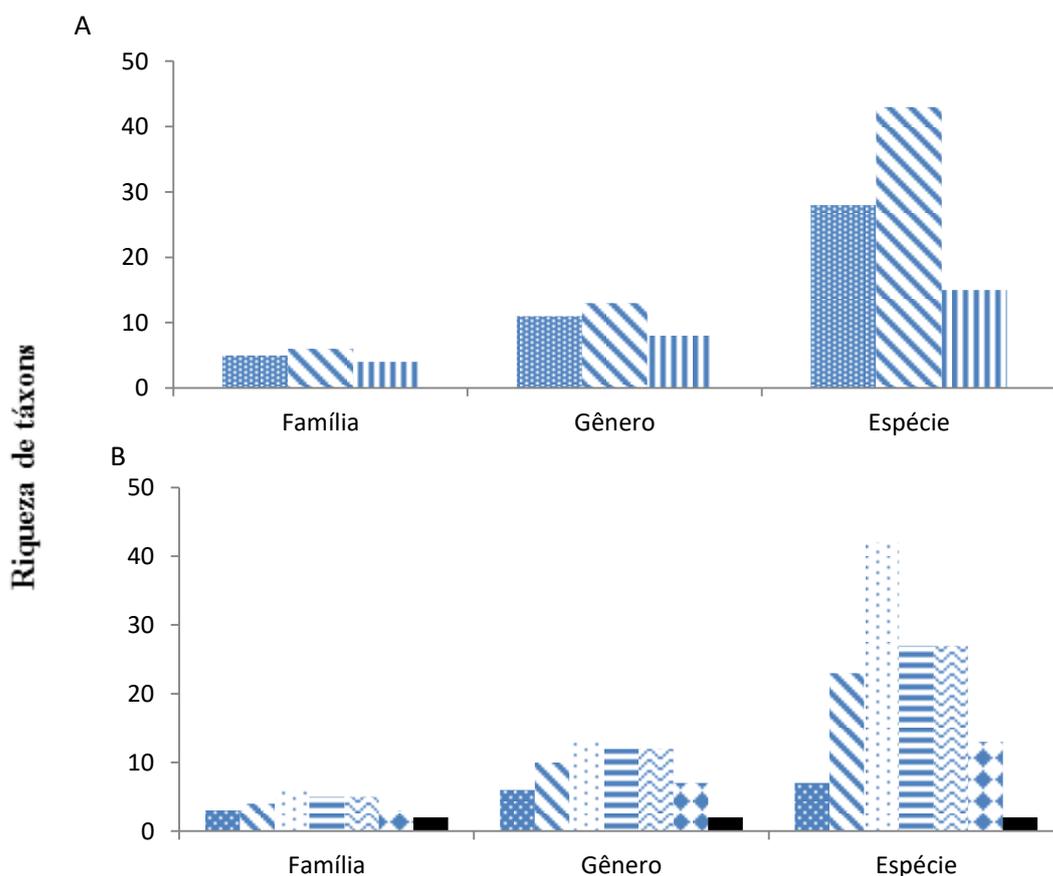


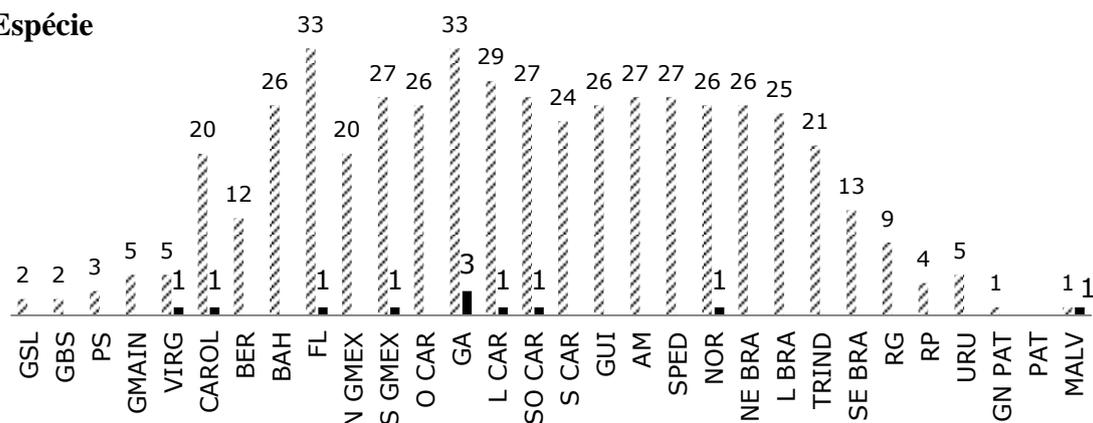
Figura 2: Riqueza de táxons (a) nos domínios e (b) nas províncias do Atlântico Oeste Colunas: (a) ■ Atlântico Norte Temperado, ▨ Atlântico Tropical e ▤ América do Sul Temperada; (b) ■ Atlântico Noroeste Temperado Frio, ▨ Atlântico Noroeste Temperado Quente, ▤ Atlântico Noroeste Tropical, ▥ Plataforma Norte do Brasil, ▦ Atlântico Sudoeste Tropical, ▧ Atlântico Sudoeste Temperado Quente e ■ Magelânica.

Considerando as ecorregiões (Figura 3) alguns pontos se destacam por possuírem maior diversidade como, por exemplo, as ecorregiões ‘Floridiana’ e ‘Grandes Antilhas’. A ecorregião Bermudas exibe um número relativamente baixo de táxons quando comparada com as demais ecorregiões da província Atlântico Noroeste Tropical. As ecorregiões nos extremos Norte e Sul do gradiente apresentam menor diversidade de táxons (‘Golfo de São Lourenço’ – duas espécies, dois gêneros e uma família; ‘Malvinas’ – uma espécie, um gênero e uma família) em profundidades menores de 200m.

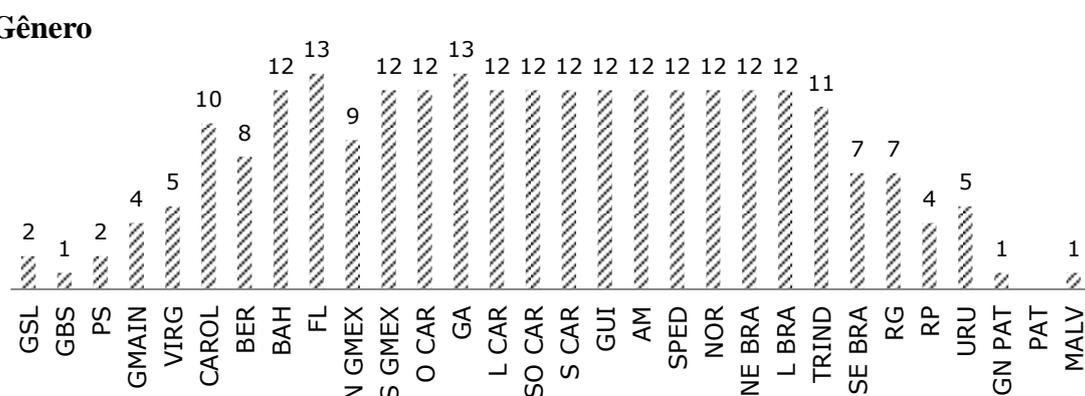
Ao observar a riqueza ao longo do gradiente de latitude foi possível observar que o pico de riqueza ocorre em latitudes intermediárias do Hemisfério Norte (correspondente às ecorregiões ‘Floridiana’ e ‘Grandes Antilhas’). O mesmo ocorre para gêneros e famílias embora a diferença de riqueza nesses casos não seja tão expressivamente diferente do platô observado ao longo de toda a região tropical (Figura 4).

A tabela com os valores de latitude mínima e máxima, bem como profundidade mínima e máxima de ocorrência das espécies, encontra-se disponível no Apêndice B. Já as tabelas constando valores de riqueza, endemismo, média e mediana da amplitude de distribuição, em cada um dos níveis biogeográficos, para as três níveis taxonômicos, encontra-se no Apêndice C.

Espécie



Gênero



Família

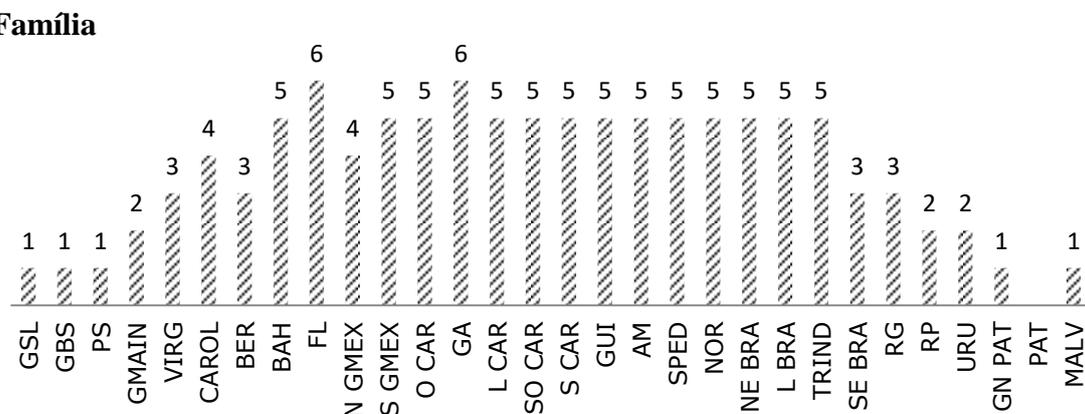


Figura 3: Riqueza (colunas listradas) e endemismo (colunas sólidas) nas ecoregiões. Siglas: GSL - Golfo de São Lourenço, GBS - Grandes Bancos do Sul/Sul de Newfaoundland, PS - Plataforma Soctia, GMAIN - Golfo de Maine, VIRG - Virginiana, CAROL - Caroliniana, BER - Bermuda, BAH - Bahamiana, FL - Floridiana, N GMEX - Norte do Golfo do México, S GMEX - Sul do Golfo do México, O CAR - Oeste do Caribe, GA - Grandes Antilhas, L CAR - Leste do Caribe, SO CAR - Sudoeste do Caribe, S CAR - Sul do Caribe, GUI - Guiana, AM - Amazonia, SPED - Ilhas de São Pedro e São Paulo, NOR - Fernando de Noronha e Atol das Rocas, NE BRA - Nordeste do Brasil, L BRA - Leste do Brasil, TRIND - Ilhas de Trindade e Martin Vaz, SE BRA – Sudeste do Brasil, RG – Rio Grande, RP – Rio de la Plata, URU – Plataforma Uruguai/Buenos Aires, GN PAT – Golfo Norte da Patagônia, PAT – Plataforma da Patagônia, MALV – Malvinas/Ilhas Falkland.

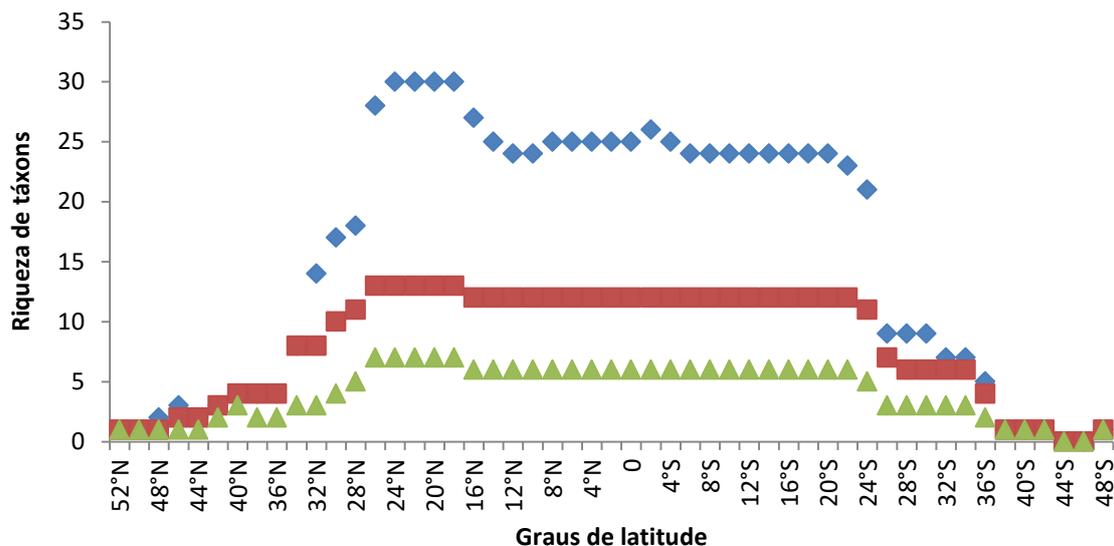


Figura 4: Riqueza de espécies (losangos), gêneros (quadrados) e famílias (triângulos) ao longo do gradiente geográfico (latitude)

Regra de Rapoport

Quando todo o Atlântico Oeste é considerado sem subdivisões, não foi possível observar um padrão que corrobore a Regra de Rapoport (RR) no nível taxonômico de espécie (Figura 5). O gráfico deveria exibir uma curva parabólica com valores mais altos próximos ao Equador, no entanto o que ocorre é um aumento progressivo da amplitude de distribuição até aproximadamente 44°S, quando ocorre uma queda abrupta na amplitude de distribuição a partir deste ponto. As altas latitudes do Hemisfério Norte apresentam as menores médias de amplitude de distribuição geográfica, enquanto os picos podem ser observados entre 38°S e 42°S. Já para o caso de gênero e família os resultados estão de acordo com a RR. Em todos os três casos é possível observar um platô na região intertropical, com valores de média próximos ou idênticos ao longo de toda a faixa entre as latitudes 16° N e 22° S.

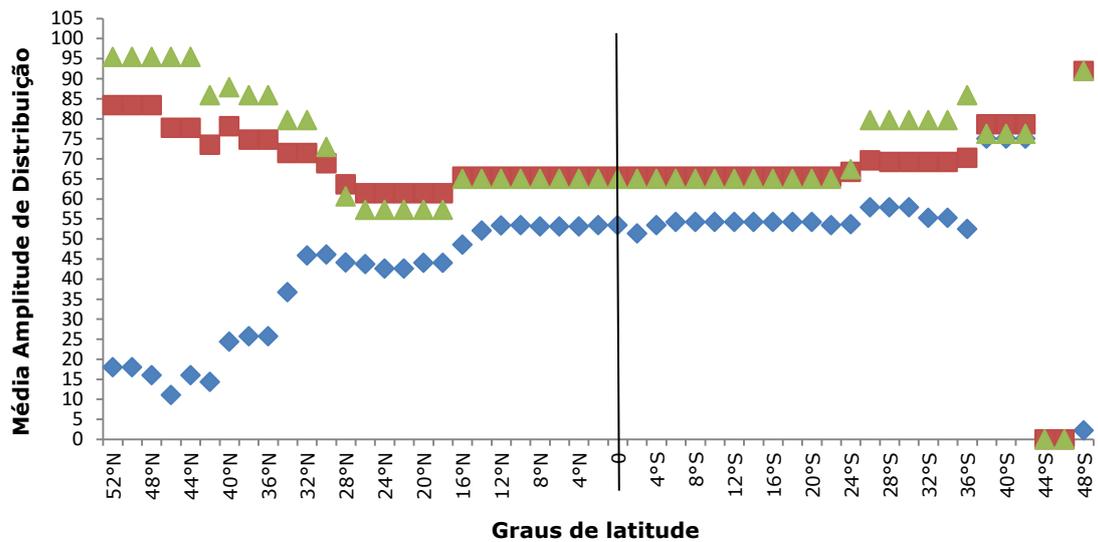


Figura 5: Regra de Rapoport (RR) para espécies (losangos), gêneros (quadrados) e famílias (triângulos) ao longo do Atlântico Oeste.

Separando-se os dois hemisférios, é possível observar que as espécies do Hemisfério Norte exibem o padrão inverso de Rapoport, com maiores médias de amplitude de distribuição em latitudes baixas (Figura 6).

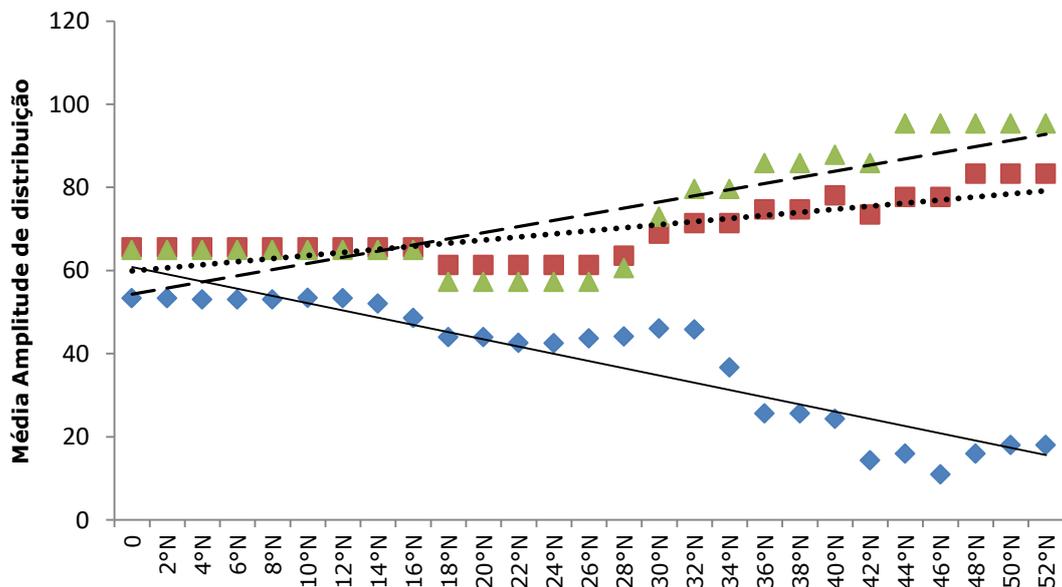


Figura 6: Regra de Rapoport (RR) para espécies (losangos), gêneros (quadrados) e famílias (triângulos) ao longo do Hemisfério Norte.

Quanto ao Hemisfério Sul, em todos os casos os resultados exibem um leve padrão inverso de RR (Figura 7), com valores baixos para o coeficiente de determinação (r^2). Alguns pontos não apresentaram nenhuma espécie, totalizando uma média de valor zero, enquanto que a latitude 48°S possui apenas a espécie *Pulsellum falklandicum*, que é endêmica da região e portanto apresenta uma distribuição geográfica restrita. Ao retirar esses pontos (eliminando $\frac{1}{3}$ da ecorregião ‘Plataforma Uruguai Buenos Aires’ e toda a província Magelânica) os resultados passam a exibir valores de r^2 mais fortes para gêneros e famílias, embora continue sendo muito baixo para espécies (Figura 7). Além disso, o Hemisfério Sul passa a exibir resultados indicando um leve efeito da RR. Os valores de inclinação (β), r^2 e de significância (p) dos hemisférios são fornecidos na Tabela 2.

Quando a análise é feita subdividindo não em hemisférios, mas em domínios, a RR inversa pode ser observada ao nível de espécie no Atlântico Norte Temperado (Figura 8). No Atlântico Tropical é possível observar uma tendência de crescimento ao Sul do Equador e de declínio ao norte dessa latitude ao nível de espécie. Apenas América do Sul Temperada não exibe padrão consistente observável. Para gêneros e famílias todos os três domínios validaram a RR embora o Atlântico Tropical exiba uma região em latitudes intermediárias onde as médias da amplitude de distribuição são mais baixas, formando uma concavidade no gráfico. Valores estatísticos fornecidos na Tabela 3.

Considerando as províncias os resultados variaram bastante, em todos os níveis taxonômicos, com algumas possuindo padrão congruente a RR enquanto outras não exibiam o padrão, apresentando regularidade na média das amplitudes de distribuição ao longo de todas, ou quase todas, as faixas latitudinais. O padrão inverso ao Rapoport (i.e. maiores amplitudes de distribuição em latitudes baixas) não foi observado em nenhum caso. Três províncias foram significativas ao nível de família e gênero (Atlântico Noroeste Temperado Frio, Atlântico Noroeste Temperado Quente e Atlântico Noroeste Tropical) e quatro ao nível de espécie (Atlântico Noroeste Temperado Frio, Atlântico Noroeste Tropical, Plataforma Norte do Brasil e Atlântico Sudoeste Temperado Quente).

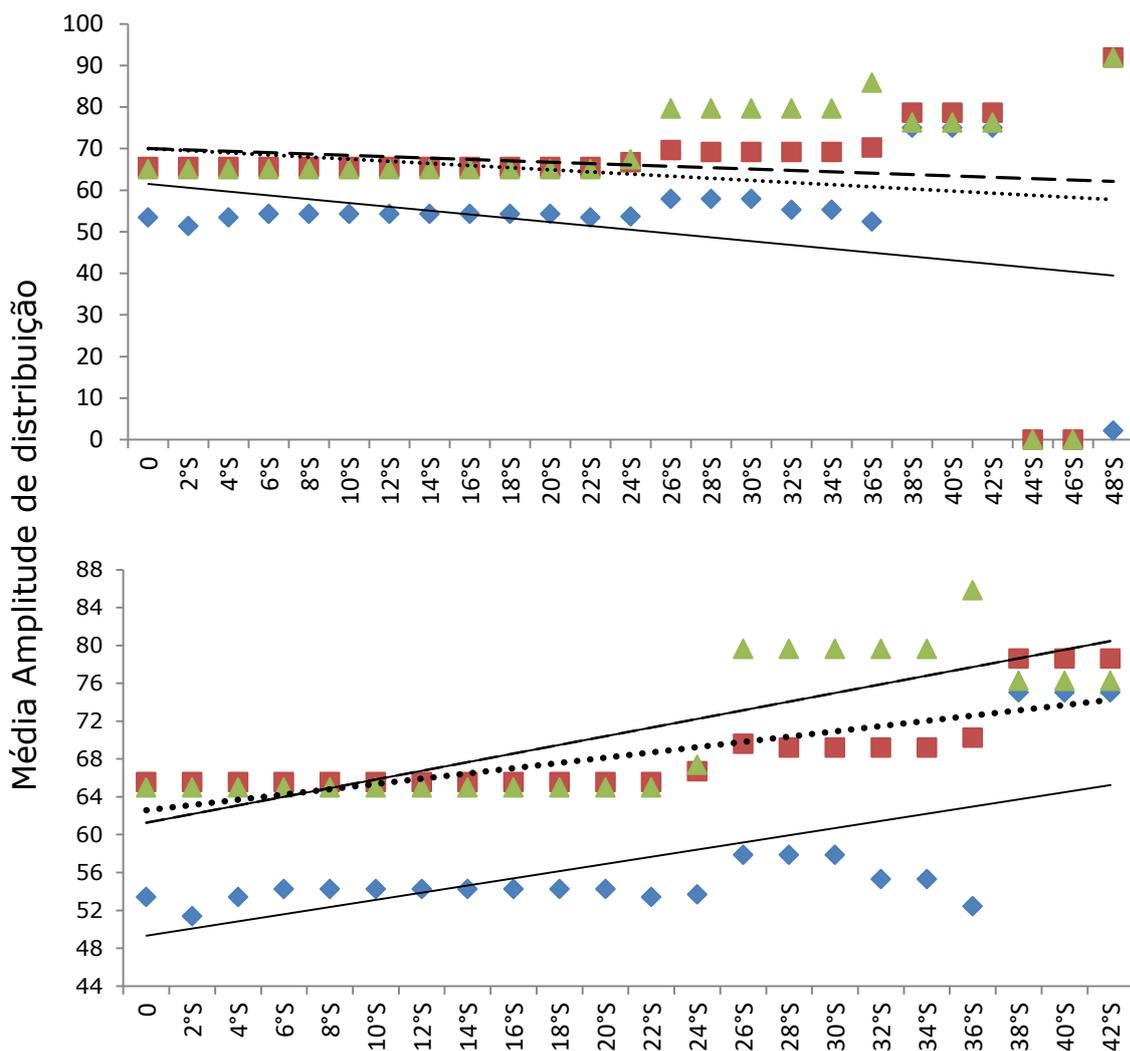


Figura 7: Regra de Rapoport (RR) para espécies (losangos), gêneros (quadrados) e famílias (triângulos) ao longo do Hemisfério Sul completo (superior), e Hemisfério Sul sem os últimos pontos de latitude (inferior).

Tabela 2: Regressão Linear (latitude x amplitude de distribuição latitudinal) para famílias, gêneros e espécies de Scaphopoda em cada um dos Hemisférios (Norte e Sul). O asterisco indica que pontos de latitude foram retirados da análise

	Hemisfério Norte			Hemisfério Sul			Hemisfério Sul*		
	Fam	Gên	Esp	Fam	Gên	Esp	Fam	Gên	Esp
β	1,48	0,74	-1,74	-0,33	-0,51	-0,92	0,91	0,56	0,76
R ²	0,68	0,65	0,85	0,01	0,03	0,11	0,66	0,65	0,44
p	< 0,01	< 0,01	< 0,01	0,31	< 0,01	< 0,01	< 0,01	< 0,01	< 0,01

Tabela 3: Regressão Linear (latitude x amplitude de distribuição latitudinal) para famílias, gêneros e espécies de Scaphopoda nos Domínios biogeográficos (sensu Spalding et al., 2007).

	Atlântico Norte Temperado			Atlântico Tropical			América do Sul Temperada		
	Fam	Gên	Esp	Fam	Gên	Esp	Fam	Gên	Esp
β	2,56	1,18	-2,84	-0,17	-0,12	0,46	-3,25	-2,18	-3,54
R ²	0,87	0,95	0,79	0,05	0,19	0,72	0,21	0,11	0,3
p	< 0,01	< 0,01	< 0,01	0,2	0,01	< 0,01	0,1	0,25	0,04

O resultado para ecorregiões também foi bastante variado e para a análise feita com espécies foi possível observar o efeito inverso da Regra de Rapoport (Tabela 5). Já nos táxons mais inclusivos, predominantemente, não foi possível observar nenhum dos padrões, seja RR ou RR inverso. Do total de 33 ecorregiões, apenas duas foram estatisticamente significativas ao nível de família (Bahamas e Grandes Antilhas), três ao nível de gênero (Golfo de São Lourenço, Bahamas e Grandes Antilhas) e quatro ao nível de espécie (Bahamas, Grandes Antilhas, Sudoeste do Caribe e Nordeste do Brasil). Os resultados para gênero e família não serão discutidos mais adiante, pois foram observadas comunidades de moluscos idênticas em algumas bandas de latitude. Dessa forma ocorre dependência estatística dos dados apresentados pela regressão linear. O mesmo acontece com Sudoeste do Caribe e Nordeste do Brasil para as espécies.

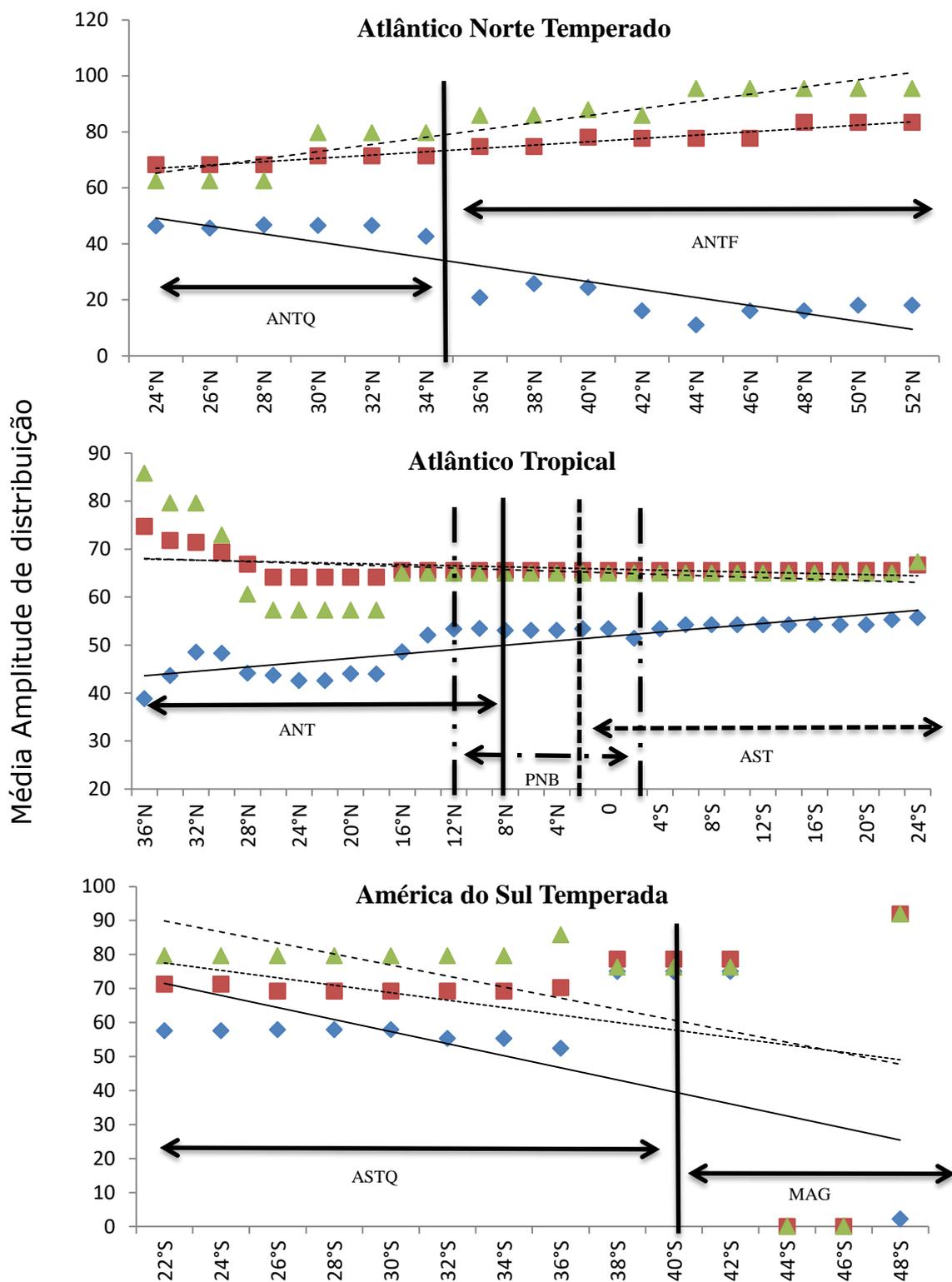


Figura 8: Regra de Rapoport (RR) para espécies (losangos), gêneros (quadrados) e famílias (triângulos) nos três domínios. Linhas verticais e setas indicam limite das províncias: Atlântico Noroeste Temperado Frio (ANTF), Atlântico Noroeste Temperado Quente (ANTQ), Atlântico Noroeste Tropical (ANT), Plataforma Norte do Brasil (PNB), Atlântico Sudoeste Tropical (AST), Atlântico Sudoeste Temperado Quente (ASTQ), Magelânica (MAG).

Tabela 4: Valores de p da regressão linear para famílias, gêneros e espécies de Scaphopoda nas províncias evidenciando o tipo de padrão encontrado. Legenda: - = resultado foi significativo porém o padrão observado para aquele nível taxonômico é outro; ns = não significativo

	Regra de Rapoport			Sem padrão visível		
	Fam	Gên	Esp	Fam	Gên	Esp
Atlântico Noroeste Temperado Frio	<0,01	<0,01	0,01	-	-	-
Atlântico Noroeste Temperado Quente	0,02	0,02	-	-	-	ns
Atlântico Noroeste Tropical	0,03	-	-	-	0,05	0,03
Plataforma Norte do Brasil	-	-	0,02	ns	ns	-
Atlântico Sudoeste Temperado Quente	-	-	<0,05	ns	ns	-

Tabela 5: Valores de p da regressão linear para famílias, gêneros e espécies de Scaphopoda nas ecorregiões evidenciando o tipo de padrão encontrado. Legenda: - = resultado foi significativo porém o padrão observado para aquele nível taxonômico é outro; ns = não significativo

	Regra de Rapoport			Rapoport Inverso			Sem padrão visível		
	Fam	Gên	Esp	Fam	Gên	Esp	Fam	Gên	Esp
Golfo de São Lourenço	ns	0,02	ns	ns	-	ns	ns	-	ns
Bahamas	0,03	0,03	0,03	-	-	-	-	-	-
Grandes Antilhas	-	-	-	0,04	0,04	0,04		-	-
Sudoeste do Caribe	ns	ns	-	ns	ns	0,01	ns	ns	-
Nordeste do Brasil	ns	ns	0,01	ns	ns	-	ns	ns	-

No caso das quatro ecorregiões com resultado significativo ao nível de espécie, duas apresentaram RR inversa: Grandes Antilhas e Sudoeste do Caribe. As outras duas exibiram um padrão congruente com a RR: Bahamas e Nordeste do Brasil (Figura 9). Pelo mesmo motivo apresentado anteriormente de dependência estatística, somente detalhes sobre Grandes Antilhas e Bahamas serão apresentados.

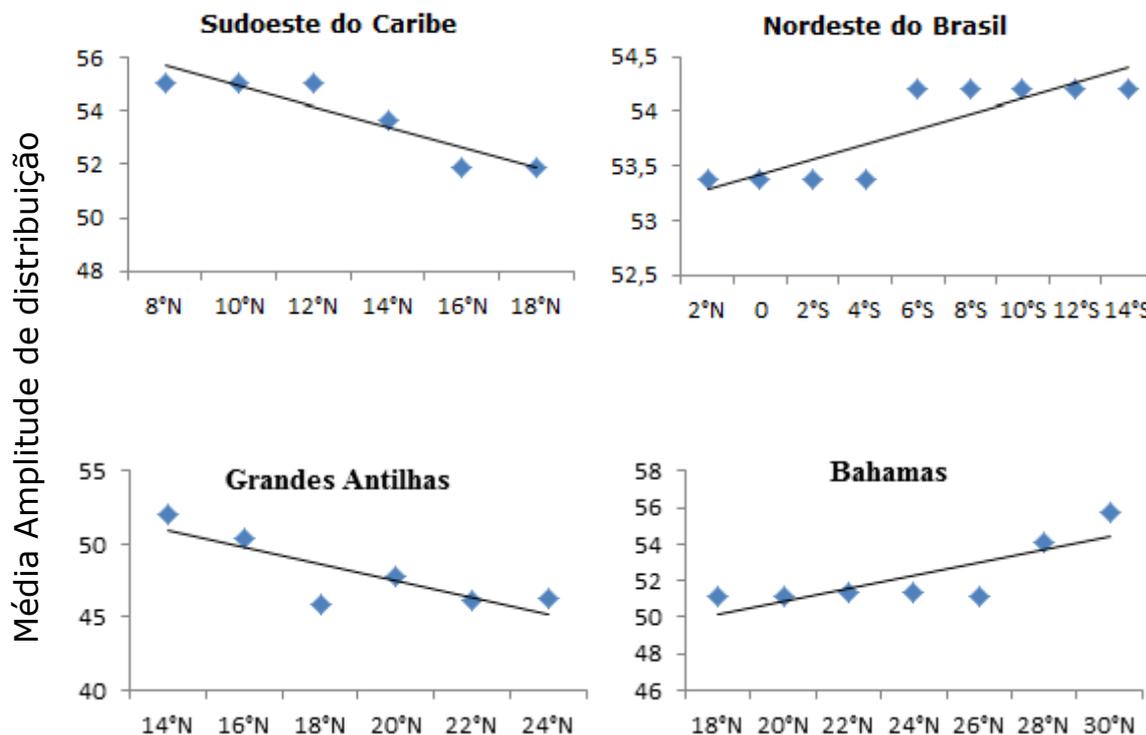


Figura 9: Regra de Rapoport (RR) para as ecorregiões Grandes Antilhas ($\beta = -1,13 / r^2 = 0,69$) e Bahamas ($\beta = 0,7 / r^2 = 0,66$). As ecorregiões Sudoeste do Caribe e Nordeste do Brasil apresentaram autocorrelação dos dados.

Regra de Rapoport no gradiente batimétrico

Os resultados corroboram a Regra de Rapoport ao longo do gradiente batimétrico, uma vez que a amplitude de distribuição dos táxons é maior em regiões mais profundas da plataforma continental. De fato, a Regra de Rapoport no gradiente batimétrico é mais evidente do que aquele observado no gradiente geográfico, além de ser consistente em todos os domínios, províncias e ecorregiões. Em nenhum dos níveis geográficos ou taxonômicos foi observada a RR inversa e as regressões lineares foram significativas (geralmente $p < 0,01$).

Apesar disso, no que se refere à estatística, ao longo de várias isóbatas definidas, em todos os níveis geográficos, a composição dos táxons foi a mesma, tanto no nível de gênero quanto de família. O mesmo ocorreu para espécies quando foram consideradas províncias e ecorregiões, porém nesse nível taxonômico, o problema foi equacionado, na maioria dos casos, utilizando-se bandas de 50m de profundidade no lugar de bandas de 10m de profundidade.

Ao considerar o nível taxonômico de espécies ao longo dos domínios, todas essas questões foram evitadas podendo ser mantidas as bandas de 10m de profundidade (Figura 10). De uma forma geral, as espécies do Atlântico Norte apresentaram os maiores valores médios de amplitude de distribuição batimétrico ao longo de toda a plataforma.

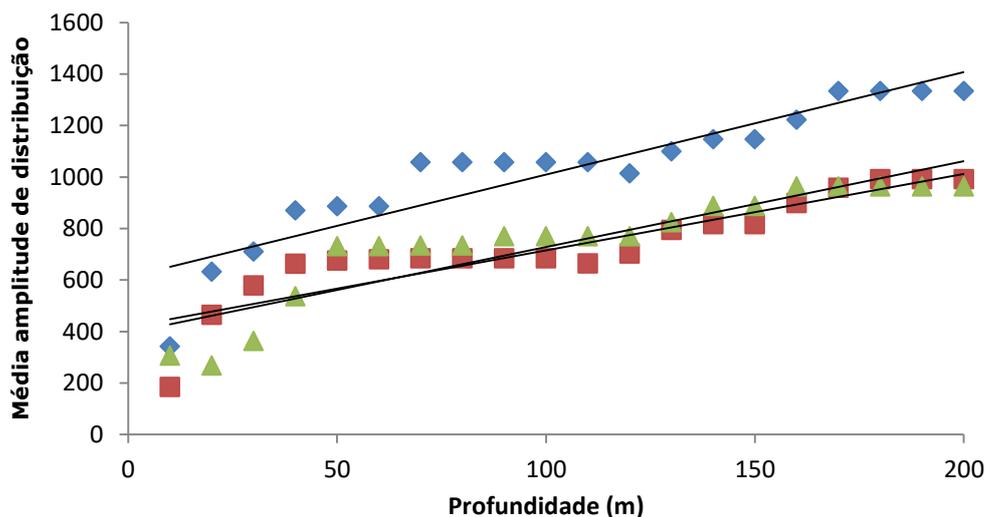


Figura 10: Regra de Rapoport (RR) para espécies ao longo do gradiente batimétrico para os domínios Atlântico Norte Temperado (losangos / $\beta = 3,98$; $r^2 = 0,85$; $p < 0,01$), Atlântico Tropical (quadrados / $\beta = 2,97$; $r^2 = 0,82$; $p < 0,01$) e América do Sul Temperada (triângulos / $\beta = 3,33$; $r^2 = 0,82$; $p < 0,01$).

Em relação ao gradiente de riqueza de espécies foi observada maior quantidade de espécies na região intermediária da plataforma continental (Figura 11). Independentemente, a quantidade de espécies no início da plataforma interna é menor do que a quantidade encontrada no final da plataforma externa.

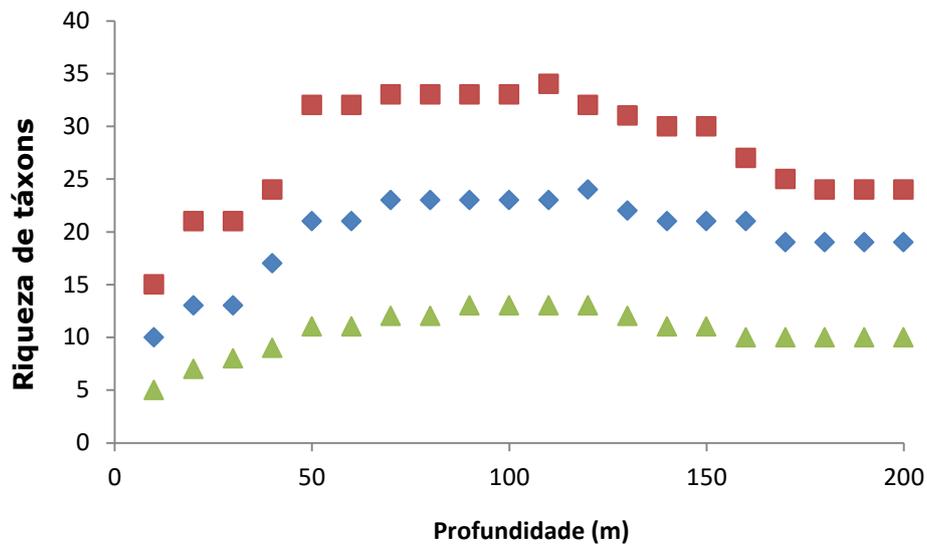


Figura 11: Riqueza de espécies ao longo do gradiente batimétrico para os domínios Atlântico Norte Temperado (losangos), Atlântico Tropical (quadrados) e América do Sul Temperada (triângulos).

Similaridade das ecorregiões

A análise de similaridade permite observar três grupos faunísticos: grupo A – composto de ecorregiões pertencentes às províncias Atlântico Noroeste Temperado quente, Atlântico Noroeste Tropical, Plataforma Norte do Brasil e Atlântico Sudoeste Tropical; grupo B – composto por ecorregiões pertencentes à província Atlântico Sudoeste Temperado Quente; grupo C – composto por ecorregiões da província Atlântico Noroeste Temperado Frio (Figura 12).

A província Magelânica e o domínio América do Sul Temperada, não são sustentados de acordo com os resultados mostrados no dendrograma. O domínio Atlântico Norte Temperado também apresentou problemas pois, apesar das ecorregiões de cada uma das suas províncias serem mais próximas entre si, a província Atlântico Noroeste Temperado Quente é mais similar àquelas do domínio Atlântico Tropical.

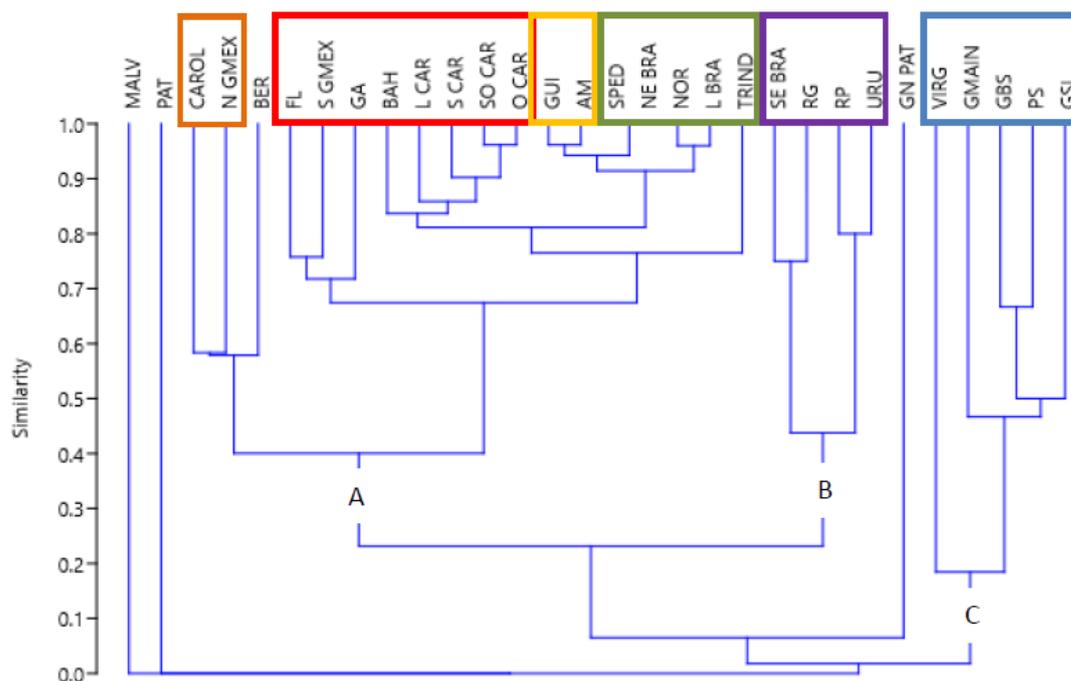


Figura 12: Análise de agrupamento baseada nas espécies de Scaphopoda (Coeficiente de correlação cofenético = 0.98). Retângulos representam diferentes províncias. Ecorregiões: GSL - Golfo de São Lourenço, GBS - Grandes Bancos do Sul/Sul de Newfoundland, PS - Plataforma Soctia, GMAIN - Golfo de Maine, VIRG - Virginiana, CAROL - Caroliniana, BER - Bermuda, BAH - Bahamiana, FL - Floridiana, N GMEX - Norte do Golfo do México, S GMEX - Sul do Golfo do México, O CAR - Oeste do Caribe, GA - Grandes Antilhas, L CAR - Leste do Caribe, SO CAR - Sudoeste do Caribe, S CAR - Sul do Caribe, GUI - Guiana, AM - Amazonia, SPED - Ilhas de São Pedro e São Paulo, NOR - Fernando de Noronha e Atol das Rocas, NE BRA - Nordeste do Brasil, L BRA - Leste do Brasil, TRIND - Ilhas de Trindade e Martin Vaz, SE BRA – Sudeste do Brasil, RG – Rio Grande, RP – Rio de la Plata, URU – Plataforma Uruguai/Buenos Aires, GN PAT – Golfo Norte da Patagônia, PAT – Plataforma da Patagônia, MALV – Malvinas/Ilhas Falkland. Valores do teste ANOSIM: R global = 0,95 / $p < 0,01$; A x B – $p < 0,01$; A x C – $p < 0,01$; B x C – $p < 0,01$.

DISCUSSÃO

1.1 Riqueza no gradiente geográfico

O gradiente de riqueza reflete o previsto pela literatura, onde há maior riqueza na região tropical, próximo ao equador, e esse valor diminui em direção aos polos. Alguns pontos com alto valor de riqueza, em latitudes intermediárias no Hemisfério Norte, são uma exceção à tendência geral. Isso pode acontecer por essa região se tratar de um ecótono (FORTES & ABSALÃO, 2004). O nível de endemismo (28%) é maior no domínio Atlântico Tropical, que compreende exatamente essa faixa do globo, onde inclusive ocorrem espécies endêmicas de ecorregiões (e.g. *Cadulus tersus*/Sudoeste do Caribe, *Cadulus lunulus*/Grandes Antilhas, *Polyschides noronhensis*/Fernando de Noronha e Atol das Rocas).

A temperatura costuma ser um fator determinante da diversidade. Em concordância com os resultados encontrados para Scaphopoda, outros estudos observaram que os padrões encontrados em águas rasas estão intimamente ligados com o clima e a temperatura de superfície dos oceanos (ERWIN, 2009; BELANGER et al., 2012). Os dados para escafópodes corroboram com esse argumento não só pela alta riqueza próximo ao Equador como também pelo pico de diversidade encontrado entre os paralelos 26 e 18 ao Norte (Figura 4). Isso porque o mesmo padrão não pode ser observado nos paralelos equivalentes do Hemisfério Sul onde a temperatura ao longo do ano e em profundidades distintas é menor (Figura 13).

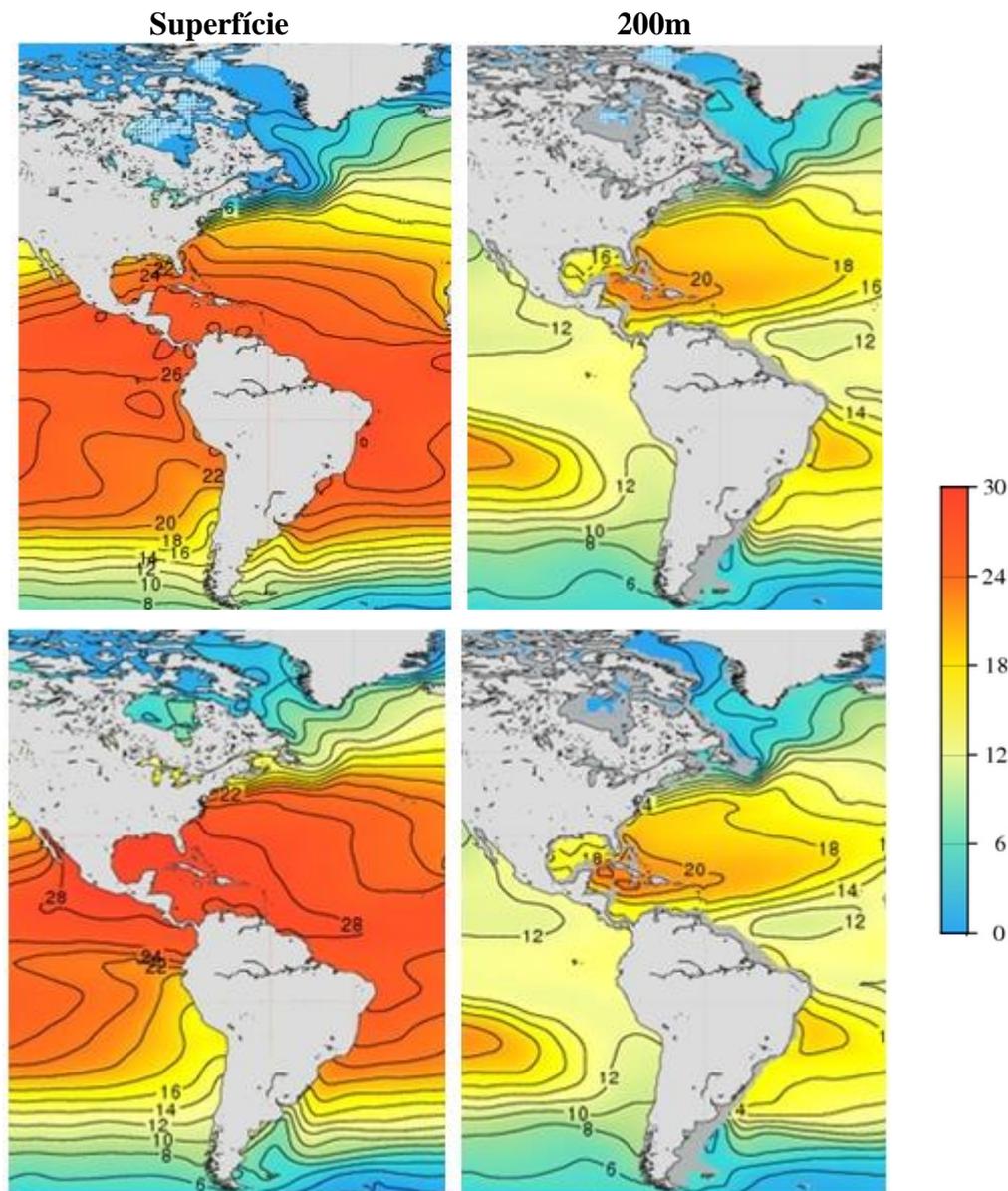


Figura 13: Temperatura média na superfície e na isóbata de 200m para os intervalos de Janeiro/Março (superiores) e Julho/Setembro (inferiores). Retângulos ressaltam os paralelos de maior diversidade no Hemisfério Norte e os paralelos equivalentes no Hemisfério Sul. Mapas obtidos através do World Ocean Atlas (WOA) disponível em: <https://www.nodc.noaa.gov/cgi-bin/OC5/woa13fv2/woa13fv2.pl?parameter=t>

Uma proposta para entender a maior riqueza encontrada nos trópicos é a do controle da cinética térmica. De acordo com essa proposta, temperaturas mais quentes favorecem reações bioquímicas que, por sua vez, estão envolvidas com a alta taxa de mutação, permitindo um acúmulo de altos níveis de diversidade. Testes indiretos comparando temperatura, aumento do número de espécies e aumento do número de indivíduos, foram realizados com comunidades arbóreas dos EUA, Porto Rico e Panamá com resultados positivos (BROWN, 2014). Infelizmente não há, atualmente, suficientes

estudos moleculares, bioquímicos e evolutivos feitos com escafópodes para que seja possível testar essa hipótese.

O efeito do domínio médio é outra proposição que busca explicar o padrão latitudinal de diversidade (PLD). Basicamente essa ideia postula que, caso não exista gradientes ambientais, o posicionamento aleatório das distribuições das espécies em um domínio previamente definido vai gerar maior sobreposição, e com isso maior riqueza, no centro desse domínio (COLWELL & LEES, 2000). Essa foi uma hipótese bastante debatida com trabalhos que confirmaram a existência desse efeito e outros com forte oposição à premissa de ausência de um gradiente ambiental, mas apesar disso, o grande número de trabalhos testando essa hipótese na segunda década do século XXI, mostra como ela ainda tem influência no discurso de pesquisadores (LETTEN et al., 2013).

Frequentemente ignora-se o fato de que um modelo de domínio médio possa ser aplicado para outros gradientes que não sejam espaciais e como as teorias de diversidade-productividade ou hipótese de distúrbio intermediário também relacionam picos de riqueza em domínios medianos (LETTEN et al., op cit.). O trabalho de BEAUGRAND et al. (2013) é um exemplo de caso onde o efeito de domínio médio aplicado a um gradiente de temperatura evidenciou uma correlação positiva.

A princípio o PLD observado para Scaphopoda não parece corresponder com o efeito de domínio médio, pois quando este é aplicado ao gradiente de temperatura os picos de riqueza estariam onde o valor desta é intermediário. Isso significa que ao sobrepor o resultado esperado para o gradiente térmico em um gradiente de latitude, a riqueza deveria apresentar uma curva bimodal, com picos em latitudes medianas, mas isso só é observado em um lado do gradiente. Contudo, testes utilizando modelos estatísticos apropriados devem ser feitos a fim de obter respostas mais conclusivas para essa classe de moluscos.

Não foram encontradas espécies de águas rasas de Scaphopoda para a ecorregião da Plataforma da Patagônia. Algumas espécies de ampla distribuição tem seu limite no Golfo Norte da Patagônia e mais ao sul, nas Ilhas Falkland, foi observada a espécie endêmica *Pulsellum falklandicum*. FORTES & ABSALÃO (2011) já haviam mencionado que a província Magelânica possui uma riqueza baixa de moluscos, em comparação com as demais províncias do Atlântico Sudoeste, ao passo que sua porcentagem de endemismo é a maior (35%). Desta forma, é salutar pensar que os dados referentes a esta região do Atlântico podem estar sub amostrados e com

enviesados para pontos específicos onde ocorreram estudos pontuais (FORTES & ABSALÃO, 2011).

A baixa riqueza observada na ecorregião de Bermudas pode ser explicada pelo seu posicionamento geográfico. A ilha se encontra relativamente isolada ao norte das demais ilhas do Atlântico Tropical (aproximadamente 1.310 km do ponto mais próximo das Bahamas) e da costa dos EUA onde fica a ecorregião Caroliniana (aproximadamente 1.000 km do ponto mais próximo da Carolina do Norte). BRIGGS & BOWEN (2013) propõem que Bermuda seja originalmente povoada por espécies do Caribe que se dispersaram através da Corrente do Golfo. Considerando que espécies de Scaphopoda também se dispersariam através dessa corrente e que o táxon possui larvas (estágio de maior dispersão) com desenvolvimento lecitotrófico, larvas que não se alimentam durante a fase larvar e portanto possuem curta duração, a distância de Bermuda pode de fato representar uma barreira de dispersão.

Já as ecorregiões Floridiana e Grandes Antilhas apresentaram a maior riqueza nos três níveis taxonômicos analisados e correspondem exatamente ao pico latitudinal mencionado acima. Nessas duas ecorregiões muitos táxons apresentam alta riqueza e grau de endemismo devido às suas posições no noroeste do Caribe. Correntes vindas de diferentes localidades passam por essa região, que é constituída por espécies não só do mar do Caribe, mas também do Golfo do México e da província Caroliniana (MILOSLAVICH et al., 2010). O Norte de Cuba (que pertence à ecorregião Grandes Antilhas) também possui muitas espécies de moluscos que persistiram nessa região depois de suas amplitudes de distribuição terem retraído no final do Plioceno (VERMEIJ, 1978 *apud* MILOSLAVICH et al., 2010).

1.2 Regra de Rapoport

Os resultados obtidos apontam para a validação da RR em ambos os hemisférios, quando considerados gêneros e famílias (Figura 6). Maiores latitudes realmente apresentam táxons inclusivos com amplitudes de média distribuição geográfica maiores. No caso de espécies foi possível observar o padrão característico de Rapoport inverso no Hemisfério Norte, que se apresentou muito mais acentuado do que a RR observada no Hemisfério Sul (Figura 7) onde apesar da significância estatística o r^2 é baixo (Tabela 2). Em todos os casos há uma estabilização das médias de amplitude (que são iguais ou muito próximas) a partir do Equador e se estendendo até 16° N e 22° S.

Quando a análise é feita no nível dos domínios biogeográficos (Figura 8), o Atlântico Norte Temperado continua a exibir os mesmos padrões observados para o Hemisfério Norte apresentando RR inversa. O Atlântico Tropical continua tendo um aumento progressivo da amplitude no sentido norte-sul do gradiente para espécie. Para gênero o padrão não é evidente ($\beta = -0,12$; $r^2 = 0,19$) sendo a RR visível somente na extremidade norte apresentando uniformidade nos demais valores de média. O resultado para família não foi significativo.

O domínio América do Sul Temperada possui padrões menos evidentes no nível de espécie ($\beta = -3,54$; $r^2 = 0,3$), e os resultados para gênero e família não foram significativos. A dificuldade de observar os padrões na América do Sul Temperada se deve ao extremo sul da distribuição e a sua baixa riqueza de espécies ao longo da Plataforma da Patagônia e Malvinas como foi mencionado anteriormente. Mantendo esses pontos na análise a linha de tendência tende a apresentar relação negativa entre latitude e amplitude de distribuição geográfica, influenciada por esses pontos anômalos. Ao retirá-los a tendência linear passa a ser positiva com médias maiores em latitudes mais altas.

Quanto menor a escala de observação e maior o nível taxonômico, menos evidente é o padrão. Isso ocorre porque todas (ou quase todas) as faixas de latitude passam a exibir a mesma composição de táxons com poucas exceções. Uma das explicações possíveis é a constância do regime climático quando áreas menores são utilizadas de forma que a comunidade é a mesma em toda extensão delas.

No entanto, alguns dados interessantes podem ser observados ao nível de províncias e ecorregiões. A província Atlântico Noroeste Temperado Quente, por exemplo, exibiu o padrão da RR para gênero e família, mas não para espécies (Tabela 4). Essa região compreende as províncias Caroliniana e o Norte do Golfo do México que junto com a província Atlântico Noroeste Temperado Frio forma o extremo norte da região geográfica analisada no presente estudo. Esses resultados evidenciaram que a fauna de tais localidades é composta de táxons inclusivos de ampla distribuição, porém espécies distribuição geográfica mais restritas.

A própria província Atlântico Noroeste Temperado Frio possui um padrão que está de acordo com a RR, mesmo sendo a extremidade de um domínio e no hemisfério que apresentaram RR inverso (Figura 8 e Tabela 4). Isso ocorre porque algumas espécies que são amplamente distribuídas possuem seu limite norte de distribuição na ecorregião

Caroliniana, aumentando a média da amplitude de distribuição nas latitudes menores deste domínio. No caso da análise do hemisfério, pode estar relacionado a um artefato da metodologia, pois a média foi calculada com base em todas as espécies para cada banda de latitude. Como Bermuda é uma ilha que se localiza em latitudes altas, suas espécies também foram contadas na média mesmo que essa ecorregião faça parte de outro domínio.

As Grandes Antilhas e Bahamas são ecorregiões muito próximas no norte do Caribe e exibiram, respectivamente, RR inverso e RR (Figura 9). Considerando o fator regime climático como constante, é possível inferir que alguma outra característica particular na oceanografia, sedimento, fatores bióticos ou evolutivos estejam em ação nessas localidades. As Grandes Antilhas, por exemplo, possuem junto com a Flórida a maior riqueza de espécies e é a ecorregião com maior quantidade de espécies endêmicas (*Cadulus lunulus*, *Compressidens wellsiana* e *Polyschides nitidus*). Essas espécies se encontram em bandas de latitude medianas ou mais ao norte da ecorregião, o que pode ter participação no aparecimento do padrão inverso de RR (Figura 2).

Quando considerado o gradiente batimétrico, em todas as escalas geográficas, os resultados estiveram de acordo com RR, porém não expressaram uma contraposição entre amplitude de distribuição e riqueza de espécies. No gradiente batimétrico, a maioria dos táxons que ocorrem na plataforma interna ocupam toda a extensão da plataforma continental ou grande parte dela, porém as espécies com maior amplitude de distribuição batimétrica dificilmente tem seu limite mínimo de distribuição em isóbatas mais rasas que 30 m.

1.2.1 Os extremos da distribuição

A correlação negativa entre riqueza e amplitude de distribuição geográfica conforme o trabalho de STEVENS (1989) foi observado de forma inconsistente para Scaphopoda (Figuras 4 e 5). Tal correlação ocorreu para gêneros e famílias, porém para espécies isso só foi observado em poucas bandas de latitude. De acordo com a hipótese de variabilidade climática fornecida pelo autor, as espécies que habitam maiores latitudes estariam sujeitas a maior variação sazonal e, portanto são capazes de estender a sua distribuição geográfica, uma vez que seriam tolerantes as variações de temperatura.

No Hemisfério Norte, a partir de 32° de latitude é possível observar uma queda acentuada na riqueza dos táxons. Isso compreende a faixa que vai desde a parte da província Caroliniana até o Atlântico Noroeste Temperado Frio. Essa queda de riqueza acompanha do aumento da amplitude de distribuição em gêneros e famílias, como era esperado. Contudo para espécies ocorreu exatamente o oposto, a amplitude de distribuição geográfica diminui junto com a riqueza. O próprio pico de riqueza no hemisfério norte corresponde apenas parcialmente à queda na amplitude de distribuição entre 18 e 30° N (Figuras 4 e 6). Essas latitudes correspondem a um ecótono onde há transição entre as zonas subtropical e temperada e espécies de ambos os locais são observadas nessas faixas de latitude. Com isso a riqueza é alta e as médias na amplitude de distribuição não diminuem muito devido a influência das espécies amplamente distribuídas que ocorrem em águas mais quentes.

No Hemisfério Sul existe um pico na amplitude de distribuição entre 38°S e 42° S (equivalente Plataforma Uruguai Buenos Aires) que realmente corresponde a presença de poucas espécies amplamente distribuídas. Na banda de 24°S também há queda na riqueza dos táxons acompanhado por aumento nas amplitudes de distribuição (Figuras 4 e 7). Nesse caso a descontinuidade da fauna foi observada na primeira banda depois de Cabo Frio (23°S) local reconhecido como ecótono entre fauna tropical e temperada. Foi sugerido que essa região funcionaria como um filtro ecológico que apresenta maior permeabilidade às espécies termófilas (ABSALÃO, 1989). Os resultados de Scaphopoda corroboram com essa afirmação visto que várias espécies do Atlântico Tropical estendem sua distribuição através da América do Sul Temperada sendo que o inverso não ocorre.

Logo em seguida ocorre diminuição acentuada da riqueza compatível com a ausência de espécies em águas rasas na Plataforma da Patagônia (entre 44 e 48°S) seguida da existência de uma única espécie endêmica mais ao Sul, *Pulsellum falklandicum*. Ao consultar a plataforma online OBIS, a fim conferir a falta de espécies para essa ecorregião, o sistema retornou sete registros correspondentes a cinco espécies. Os motivos delas não terem sido contabilizadas na riqueza da Plataforma da Patagônia foram: (a) Duas espécies só ocorrem em águas profundas (*Rhabdus perceptum* e *Wemersoniella duartei*); (b) *Polyschides tetraschistus* que ocorre no limite com o Golfo Norte da Patagônia e portanto foi registrada apenas para esta ecorregião. Como a latitude de ocorrência é a mesma, a espécie aparece de qualquer forma no cálculo das

médias e a averiguação da RR permanece inalterada; (c) Duas espécies (*Dentalium majorinum* e *Siphonodentalium dalli*) apresentam histórico de várias sinonímias geralmente associadas ao Antártico e ao Pacífico, seus registros estão nas bordas da ecorregião Plataforma da Patagônia e por essas complicações foram excluídas das análises. Como nessa ecorregião existem faixas latitudinais com média de amplitude de distribuição igual a zero, além do endemismo, foi possível observar relação positiva entre riqueza e amplitude de distribuição. No caso dos táxons mais inclusivos o aumento na amplitude de distribuição sempre correspondeu aos pontos em que houve diminuição da riqueza. Mesmo que *Dentalium majorinum* e *Siphonodentalium dalli* fossem incluídas nas análises, as bandas de latitude que apresentaram média valor zero continuariam iguais, pois se encontram no meio do gradiente espacial da ecorregião.

Nas três ecorregiões mais ao norte (Golfo de São Lourenço, Grandes Bancos do Sul e Plataforma Escócia) os endemismos são responsáveis pela RR inversa. Há a presença das espécies de distribuição geográfica restrita *Antalis occidentalis*, *Antalis entalis* e *Antalis agilis*. As duas últimas são endêmicas da Província Atlântico Noroeste Temperado Frio. Essa província ainda possui outras três espécies com distribuição geográfica estreita (*Cadulus agassizii*, *Polyschides carolinensis* e *Pulsellum occidentale*), cujo limite sul de distribuição se localiza no Golfo de Maine.

1.2.2 As regiões Tropicais e Subtropicais

O Atlântico Tropical possui maior quantidade de espécies endêmicas, porém o alto número de espécies amplamente distribuídas faz com que as médias nas latitudes desse domínio sejam maiores do que aquelas observadas mais ao norte. Espécies endêmicas exercem maior influência nas médias de distribuição das províncias com baixa riqueza, como visto na seção anterior, contudo, ainda podem influenciar, em menor escala, os valores médios de distribuição Atlântico Tropical. Um bom exemplo para ilustrar o valor dessas espécies endêmicas na média de uma região biogeográfica é a província Atlântico Noroeste Tropical, onde se observa uma concavidade na curva de amplitude de distribuição. Isso basicamente se deve à presença da espécie *Calliodentalium callipeplum*, presente apenas na região intermediária dessa província (Figura 8).

Juntamente com os táxons que se distribuem ao longo de todo o domínio Atlântico Tropical também são encontrados alguns grupos que se expandem para além dos seus limites. Quase todas as espécies encontradas na América do Sul Temperada também

ocorrem no Atlântico Tropical, sendo *Gadila braziliensis* e *Pulsellum falklandicum* as únicas exceções.

Em vista dessas afirmações é possível entender o platô observado no gráfico de amplitudes de distribuição para Atlântico Tropical e parte da América do Sul Temperada (Figura 8). Principalmente para gêneros e famílias, os táxons de escafópodes presentes no Atlântico Tropical (e conseqüentemente nas suas províncias e ecorregiões) são parecidos ou constantes e por isso exibem médias de amplitude de distribuição semelhantes (no caso de algumas ecorregiões os valores de média são inclusive iguais). As diferenças observadas nos táxons possivelmente são causadas por fatores locais e regionais (e.g. tipos de substrato, interações bióticas, correntes oceânicas).

Além da questão da temperatura, outros fatores devem estar agindo em conjunto para explicar os padrões encontrados uma vez que dificilmente um único fator é responsável pela distribuição de um táxon (WHITTON et al., 2012). A presença de famílias e gêneros exclusivos do domínio Atlântico Tropical, aliado ao alto endemismo aponta para uma questão de história evolutiva diferenciada dessa região o que está de acordo com a definição de domínios fornecida por SPALDING et al. (2007).

1.2.3 A temperatura

A temperatura é considerada um dos fatores mais importantes na caracterização de habitats marinhos e delineamentos de padrões de distribuição dos organismos (ROWE, 2009). Regiões com pouca variabilidade climática tenderiam a ter espécies com distribuição geográfica mais restrita, porém o Atlântico Tropical apresentou espécies mais amplamente distribuídas do que aquelas de regime climático temperado. Isso fica mais evidente no Atlântico Norte Temperado, cujas províncias são predominantemente formadas por espécies de distribuição geográfica restrita. Para aceitar a hipótese da variabilidade climática, as médias de amplitude de distribuição deveriam ser maiores em latitudes medianas. Isso realmente acontece no hemisfério sul, porém não ocorre no hemisfério norte.

A variação sazonal da temperatura superficial é muito baixa próximo ao equador, principalmente em regiões banhadas pelas correntes do limite oeste dos giros oceânicos, e essa baixa variação é difundida por várias latitudes (Figura 12). Em consequência disso, espécies de águas tropicais podem apresentar grandes amplitudes de distribuição mesmo sendo estenotêrmicos (GASTON & CHOWN, 1999; VALENTINE &

JABLONSKI, 2015). Os resultados para espécies de Scaphopoda validam esse argumento não só pela grande amplitude de distribuição das espécies tropicais, mas também pela análise das espécies de ecorregiões mais boreais, da província Atlântico Noroeste Temperado Frio.

. As temperaturas de superfície observadas em altas latitudes também apresentam pouca sazonalidade, sendo constantemente baixas, e se estendem por uma pequena faixa latitudinal. Por outro lado, longitudes diferentes em uma mesma faixa latitudinal podem apresentar as mesmas características e, principalmente, essas águas vão ser menos estratificadas com relação à temperatura ao longo de um gradiente batimétrico (Figura 14). A média de amplitude batimétrica das espécies que ocorrem desde o Golfo de São Lourenço até Plataforma Escócia, nas Malvinas e no Rio da Prata realmente é maior corroborando a importância de temperaturas homogêneas na capacidade de dispersão e ampliação da distribuição dos táxons.

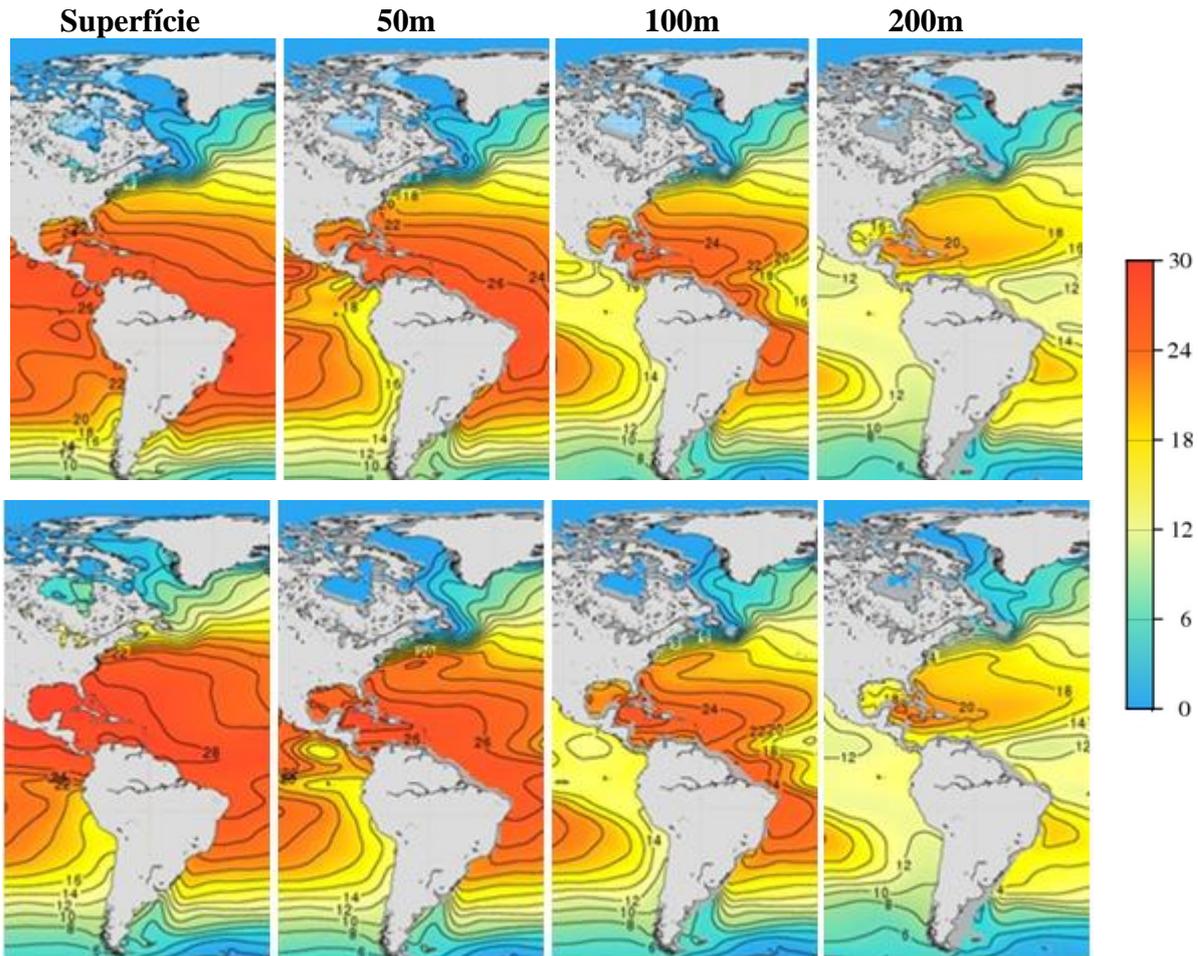


Figura 14: Temperatura média em diferentes isóbatas para os intervalos de Janeiro/Março (superiores) e Julho/Setembro (inferiores). Mapas obtidos através do World Ocean Atlas (WOA) disponível em <https://www.nodc.noaa.gov/cgi-bin/OC5/woa13fv2/woa13fv2.pl>

A RR aplicada ao gradiente batimétrico também contradiz a hipótese de variabilidade climática como explicação para as amplitudes de distribuição batimétrica. De forma consistente nas diferentes escalas espaciais, a amplitude de distribuição média era menor em águas mais rasas e sazonais. Já nas regiões mais profundas da plataforma, menos sujeitas a variações climáticas, a amplitude média de distribuição batimétrica é maior. Conclusões semelhantes acerca da forma como a temperatura pode influenciar a distribuição dos organismos foram alcançadas com bivalves da plataforma continental (TOMAŠOVÝCH et al., 2015).

A RR foi invertida ao longo das latitudes e maiores amplitudes de distribuição não foram explicadas por maior tolerância térmica e sim por grandes áreas com temperaturas similares. Os autores propõem uma hipótese de temperatura limitada em lugar da hipótese de variabilidade climática para explicar os padrões de amplitude de

distribuição (TOMAŠOVÝCH et al., op cit.). Nesse modelo a temperatura ainda é um fator muito importante na determinação da expansão de distribuição das espécies, porém é mais realista porque não assume uma relação linear entre temperatura e latitude, uma vez que várias latitudes podem exibir temperaturas médias semelhantes (Figura 14).

Considerando a falta de estudos que abordem tolerâncias fisiológicas das espécies de escafópodes, expostas mais assertivas podem se provar difíceis de serem obtidas no atual estado de conhecimento do grupo. No entanto, o presente estudo pode apontar táxons de maior interesse em serem estudados com a finalidade de obter respostas acerca da influência da temperatura e da variação climática na distribuição. Esse é o caso do gênero *Pulsellum*.

Um estudo mais aprofundado desse gênero poderia revelar uma relação entre temperatura e distribuição. Isso porque duas espécies de *Pulsellum* foram encontradas na plataforma continental do Atlântico Oeste. Elas ocorrem apenas nas regiões temperadas e com distribuição restrita dando a impressão de uma distribuição disjunta do gênero, pois cada uma estava em um dos extremos do gradiente. Contudo o gênero é amplamente distribuído e parece ser bem sucedido em águas profundas (caracteristicamente mais frias). Das 17 espécies atuais válidas, a maioria ocorre exclusivamente em águas profundas e apenas uma é exclusiva da plataforma do Canadá e Norte dos EUA (onde as temperaturas também são baixas). A espécie que ocorre no Caribe, portanto no meio do gradiente geográfico utilizado, só é encontrada a partir da isóbata de 2000 m.

1.2.4 História evolutiva e glaciação

Três espécies de distribuição geográfica restrita citadas para as ecorregiões do limite norte do Atlântico, servem como provável evidência de que uma história evolutiva seria um dos fatores responsáveis pelo padrão de distribuição nessa região. Elas representam a totalidade dos Scaphopoda de água rasa desde o Golfo de São Lourenço até a Plataforma Escócia, e pertencem a um único gênero (*Antalis*). Esse gênero possui outras espécies que ocorrem na plataforma e são mais amplamente distribuídas no gradiente de latitude, embora todas elas possuam parte ou totalidade da sua distribuição no domínio Atlântico Norte Temperado.

Ao pensar que os domínios são regiões amplas que apresentam história evolutiva única, faz sentido abordar essa escala geográfica na presente discussão. Embora não haja gêneros e famílias endêmicas no Atlântico Norte Temperado, a quantidade de espécies endêmicas é relativamente alta quando comparada com outros domínios. Em termos de porcentagem o Atlântico Norte Temperado possui aproximadamente 21% de endemismo, em comparação o Atlântico Tropical possui aproximadamente 28%. Uma diferença de endemismo pequena quando se considera a diferença de área total dos dois domínios.

As três espécies de *Antalis* (*A. occidentalis*, *A. entalis* e *A. agilis*) possuem um padrão de distribuição anfi atlântica. Isto é, apesar de apresentarem distribuição geográfica restrita ao longo do gradiente de latitude, ao considerarmos a longitude, as suas distribuições podem ser consideradas bastante amplas. As espécies podem ser encontradas tanto no lado oeste quanto no lado leste do domínio Atlântico Norte Temperado, sem estender a distribuição para outros domínios.

Quando comparamos a distribuição dessas espécies com a cobertura de gelo marinho no último máximo glacial, conforme apresentado por HEWITT (2000), percebemos que a região do Golfo de São Lourenço até a Plataforma Escócia tinha seus mares cobertos por gelo sazonal. Durante períodos de oscilações climáticas severas, espécies são extintas, algumas se dispersam, outras sobrevivem em refúgios e todos esses mecanismos devem ter ocorrido repetidas vezes deixando marcas tanto na distribuição quanto na genética das populações (HEWITT, 2000). Alguns refúgios periglaciais que ocorrem na área de distribuição de *Antalis* foram identificados e podem ter permitido a permanência de bolsões de diversidade (MAGGS et al., 2008).

O próprio padrão de amplitude geográfica das famílias e gêneros é uma possível evidência da importância da história evolutiva nos padrões de distribuição atuais. Os táxons mais inclusivos apresentam uma relação positiva entre amplitude de distribuição e latitude sendo que nenhum deles é exclusivo de domínios em regiões temperadas. É possível supor que a padrão atual observado seja resultado da expansão da distribuição de táxons vindos de regiões tropicais (JABLONSKY et al., 2013). A América do Sul Temperada fornece uma possível evidência de expansão a partir dos trópicos. Uma vez que a maioria dos táxons presentes nesse domínio também ocorre no Atlântico Tropical, e são mais amplamente distribuídos nele, pode-se supor uma origem tropical desses organismos.

Como Scaphopoda é uma classe com membros amplamente distribuídos, e de forma geral, aparentemente homogênea, existem poucos dados comparativos disponíveis para a biologia e ecologia desses animais. Ainda existem poucas análises filogenéticas e as informações disponíveis são também limitadas. Embora o monofiletismo das ordens seja bem suportado, qualquer nível taxonômico mais baixo apresenta resoluções variadas (REYNOLDS & STEINER, 2008). O próprio gênero *Antalis* foi considerado polifilético no trabalho de STEINER & DREYER (2003).

A diferença no gradiente da amplitude de distribuição entre as províncias ao norte e ao sul do Equador pode ser uma evidência indireta da importância das glaciações na formação dos padrões macroecológicos atuais. De acordo com JANSSON (2003) isso ocorre porque o histórico de variação climática durante as glaciações foi muito mais pronunciado no hemisfério norte.

A fim de assumir essa hipótese de expansão da distribuição bem como influência das glaciações, faz-se necessário um estudo compreensivo dos registros fósseis e de como esses táxons se distribuíam no passado. Um registro paleontológico da própria RR, por exemplo, pode ajudar a determinar se as glaciações ou simplesmente sazonalidade são fatores importantes.

1.3 A questão das escalas

Comparações de padrões em escalas diferentes podem demonstrar se os mecanismos utilizados para explicar padrões são sensíveis ao tamanho dessas escalas. Podem ainda evitar um erro de interpretação dos processos por trás de um padrão observado simplesmente pelo desencontro entre a escala de observação e a escala de ação dos fatores ambientais (ROWE, 2015). Podem ainda, ajudar a encontrar explicações e fornecer evidências acerca das diferenças dos padrões encontrados em áreas geográficas distintas (LOMOLINO et al., 2006).

Ao menos para a classe Scaphopoda a RR de uma forma geral é sensível à escala utilizada, perdendo resolução quanto menor for o tamanho da unidade provincial considerada. Esse efeito é ainda mais evidente quando o táxon aplicado na análise é mais inclusivo. Nenhuma ecorregião apresentou um padrão estatisticamente significativo para o nível taxonômico de família, porém para espécies houve duas exceções.

Existe na literatura uma grande discussão quanto ao uso de táxons mais inclusivos nos estudos como substitutos para o uso de espécies em si. Essa questão pode ter importância, por exemplo, na conservação e análise ambiental onde fazer um empreendimento usando gêneros e famílias, é mais rápido, menos custoso e com menos riscos de identificações erradas. Contudo, especula-se que eles possam deixar o trabalho menos preciso além de não refletir realmente a riqueza de espécies da região estudada (BEVILACQUA et al., 2012).

Os resultados de riqueza de Scaphopoda nas diferentes escalas propostas por SPALDING (2007) apontam para uma congruência entre esses três níveis taxonômicos. Tanto nos domínios, quanto nas províncias e ecorregiões, as unidades que possuíam maior quantidade de espécies também apresentam maior quantidade de gêneros e famílias (Figura 2). Isto pode ser um indicativo de que a escala espacial não é o fator mais determinante nos padrões de riqueza em Scaphopoda. RR pode ser observada em todos os níveis taxonômicos, porém, os resultados para família foram menos significativos.

Estudos recentes têm utilizado gêneros na investigação de padrões de distribuição geográfica, pois estes podem representar clados, linhagens monofiléticas, com potencial para ajudar a entender mecanismos intrínsecos, históricos e evolutivos dos grupos que formam tais padrões (PINTOR et al., 2015, AMORI et al., 2009). Variações espécie-específicas a diferenças climática podem dificultar a extrapolação dos resultados obtidos, em níveis taxonômicos mais altos, essa mesma variação pode ajudar a entender os papéis da influência climática e respostas evolutivas do grupo como um todos. Adicionalmente, POWELL (2007) indica o uso de gêneros em lugar de espécies quando registros fósseis forem incorporados nas análises, pois o nível de incerteza na taxonomia será menor. Estudos focados em gêneros de Scaphopoda possivelmente ajudarão a evidenciar alguns mecanismos por trás de sua distribuição atual como foi o caso do gênero *Antalis* mencionado em seções anteriores.

Os resultados apresentados neste estudo, nos permite inferir que a plataforma continental não é a melhor resolução para estudos de distribuição batimétrica, visto que a comunidade se repete ao longo de vários metros de profundidade. Além disso, é incerto se os padrões batimétricos de diversidade serão sustentados uma vez que análises incluam também táxons de águas profundas.

1.4 Similaridade das ecorregiões

A abordagem de províncias é indicada como forma de estudar padrões ecológicos em uma meso e macro escala, e deve ser preferencialmente utilizada no lugar de limites políticos, uma vez que tais limites são aleatórios ou resolvidos por questões exclusivamente humanas. Já as províncias são definidas de acordo com comunidades biológicas e fatores abióticos importantes para essas comunidades, formando unidades coesas (FORTES & ABSALÃO, 2011). Dessa forma é razoável supor que em uma análise de agrupamento, ecorregiões de uma mesma província sejam mais próximas entre si do que ecorregiões de províncias distintas. Similarmente, províncias de um mesmo domínio deveriam apresentar assembleias de espécies mais semelhantes.

A análise de agrupamento revelou que de uma forma geral ecorregiões de uma mesma província são realmente mais semelhantes entre si, porém as províncias não se agruparam em seus domínios (Figura 12). Podem-se observar três grupos no cluster, além de três ecorregiões que não agruparam. Como os agrupamentos não corresponderam aos domínios estabelecidos por SPALDING *et al.* (2007), faz-se necessário observar as exceções a esse sistema.

As ecorregiões da província Magelânica não se agruparam, duas ecorregiões (Malvinas e Plataforma da Patagônia) apareceram inclusive como grupo externo. Essa separação ocorre devido à presença de uma única espécie nas Malvinas sendo esta endêmica (*Pulsellum falklandicum*). A Plataforma da Patagônia realmente iria aparecer como grupo externo uma vez que sua extensão foi considerada como ausente de espécies. O único motivo para o Golfo Norte da Patagônia ter aparecido em outra posição no dendrograma, é a presença da espécie *Polyschides tetraschistus* que é compartilhada com uma grande quantidade de ecorregiões.

A outra província que, junto com a Magelânica, formaria o domínio América do Sul Temperada, é o Atlântico Sudoeste Temperado Quente. As ecorregiões dessa província formam o grupo B, apresentando diferença significativa das províncias ao sul em função da queda abrupta de riqueza e falta de compartilhamento de espécies como sugerido no parágrafo anterior. Também apresenta diferença significativa das províncias mais ao norte, submetidas ao domínio Atlântico Tropical. O limite da província onde ocorre essa divisão encontra-se na latitude 23°S, uma latitude que corresponde a uma ecótone entre águas quentes e frias. Esta ecótone funciona como um filtro para a

passagem das espécies resultando em descontinuidade da fauna, embora isso não seja verdade para todos os grupos (MORENO et al., 2014).

O grupo C é formado pela província Atlântico Noroeste Temperado Frio. As dissimilaridades dessa província em particular foram alvo de discussão em sessões anteriores e a junção entre temperaturas baixas e provável história evolutiva distinta justifica a maior distância desse grupo na análise de similaridade. Caso as províncias de um mesmo domínio tivessem agrupado, as ecorregiões Caroliniana e Norte do Golfo do México deveriam ser similares ao grupo C. No entanto essas duas ecorregiões foram mais próximas de Bermuda e fazem parte do grupo A.

O grupo A é o que apresenta maior coerência entre províncias e o domínio. A única exceção é a presença da província Atlântico Noroeste Temperado Quente e a proximidade desta com a ecorregião Bermuda. A semelhança entre as faunas nesse caso pode decorrer das correntes oceânicas que passam por essas ecorregiões. Se Bermuda realmente for povoada por espécies dispersadas pela Corrente do Golfo, isso justificaria a semelhança com as ecorregiões do Atlântico Noroeste Temperado Quente uma vez que tal corrente passa através delas antes de chegar em Bermuda.

CONCLUSÕES

Esforços para identificar os padrões de diversidade e distribuição em diferentes grupos taxonômicos permitem uma aproximação cada vez maior da compreensão de processos em escala global que definem a distribuição da biodiversidade nas distintas regiões do oceano. O presente estudo contribui com esse objetivo apresentando os seguintes diagnósticos:

1. De forma geral, o gradiente de riqueza latitudinal concorda com o previsto na literatura, com maiores valores na região tropical. Contudo o pico de diversidade encontra-se no limite com a região subtropical, em latitudes um pouco mais intermediárias, e não próximo ao equador;
2. Os resultados para gênero e família validaram a RR em ambos os hemisférios. Para espécies o padrão é mais pronunciado no Hemisfério Norte onde, se apresenta invertido;
3. O caráter regional da RR fica evidente quando observado através dos domínios em todos os níveis taxonômicos. O padrão é mais significativo e forte no Atlântico Norte Temperado do que no Atlântico Tropical;
4. Riqueza e amplitude de distribuição não possuem necessariamente uma correlação negativa como proposto por Stevens (1989);
5. Os registros para Scaphopoda não corroboram a hipótese de variabilidade climática. Contudo, a temperatura tem papel fundamental nos padrões de distribuição observados;
6. Além da temperatura, é possível que regimes climáticos passados e a história evolutiva dos grupos desempenhem um papel importante na formação dos padrões de distribuição atuais;
7. Escalas geográficas de tamanho inferior às províncias não se mostraram apropriadas para a análise de RR;
8. Táxons mais inclusivos (gênero e família) refletem a riqueza de espécies ao longo das províncias. No entanto não existe conformidade entre os padrões de amplitude de distribuição de exibidos para o nível de espécie, com aqueles exibidos por táxons maiores.
9. Os dados para a classe Scaphopoda validam as províncias definidas por Spalding et al. (2007), porém não validam os domínios.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABSALÃO, R. S. 1989. Padrões distributivos e zoogeografia dos moluscos da plataforma continental brasileira. Parte III. Comissão oceanográfica Espírito Santo I. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*. 84 (4): 1-6.
- AMARAL, A.C.Z. & JABLONSKI, S. 2005. Conservation of marine and coastal biodiversity in Brazil. *Conservation Biology*, 19(3): 625-631.
- AMORI, G.; GIPPOLITI, S.; LUISELLI, L. & BATTISTI, C. 2009. Sciuridae, Rapoport's effect and the mismatch between range size, conservation needs, and scientific productivity: an approach at the genus level. *Web Ecology*. 9: 1- 7.
- BAILEY, RG. 1998. *Ecoregions: The Ecosystem Geography of the Oceans and Continents*. Nova York: Springer.
- BEAUGRAND, G., ROMBOUITS, I. & KIRBY, R.R. 2013. Towards an understanding of the pattern of biodiversity in the oceans. *Global Ecology and Biogeography*. 22: 440–449.
- BEGON, M.; TOWNSEND, C.R. & HARPER, J.L. 2007. *Ecologia: De Indivíduos a Ecosystemas*. 4ª ed. Porto Alegre: Artmed.
- BELANGER, C.L., JABLONSKI, D., ROY, K., BERKE, S.K., KRUG, A.Z. & VALENTINE, J.W. 2012. Global environmental predictors of benthic marine biogeographic structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 110: 14046–14051.
- BEVILACQUA, S.; TERLIZZI, A.; CLAUDET, J.; FRASCHETTI, S. & BOERO, F. 2012. Taxonomic relatedness does not matter for species surrogacy in the assessment of community responses to environmental drivers. *Journal of Applied Ecology*. 49: 357 – 366.
- BHATTARAI, K.R. & VETAAS, O.R. 2006. Can Rapoport's rule explain tree species richness along the Himalayan elevation gradient, Nepal? *Diversity Distribution*. 12: 373–378.

- BOAKES, E.H.; MCGOWAN, P.J.K.; FULLER, R.A.; CHANG-QING, D.; CLARK, N.E.; O'CONNOR, K.; MACE, G.M. 2010. Distorted views of biodiversity: spatial and temporal bias in species occurrence data. *PLoS Biology*, 8(6): 1-11.
- BRANDT, A.; DE BROYER, C.; DE MESEL, I.; ELLINGSEN, K.E.; GOODAY, A.J.; HILBIG, B.; LINSE, K.; THOMSON, M.R.A. & TYLER, P.A. 2007. The biodiversity of the deep Southern Ocean benthos. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 362: 39-66.
- BRIGGS, J.C. 1995. *Global Biogeography*. Amsterdam: Elsevier
- BRIGGS, J.C. & BOWEN, B.W. 2013. Marine shelf habitat: biogeography and evolution. *Journal of Biogeography*. 40:1023–1035.
- BROWN, J.H. 2014. Why are there so many species in the tropics? *Journal of Biogeography*. 41: 8–22.
- BROWN, J.H.; GILLOOLY, J.F.; ALLEN, A.P.; SAVAGE, V.M. & WEST, G.B. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*. 85: 1771–1789.
- CAETANO, C.H.S. 2007. Sistemática da classe Scaphopoda (Mollusca) do Brasil. Tese de doutorado. Departamento de Zoologia UERJ, Rio de Janeiro, Brasil. 201p.
- CHEN, Y. & SRIVASTAVA, D.S. 2015. Latitudinal concordance between biogeographic regionalization, community structure, and richness patterns: a study on the reptiles of China. *The Science of Nature*. 102:5
- COLWELL, R.K. & LEES, D.C. 2000. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology and Evolution*. 15: 70–76.
- COX, C.B. & MOORE, P.D. 2009. *Biogeografia: Uma abordagem ecológica e evolucionária*. 7ª ed. Rio de Janeiro: LTC.
- ERWIN, D.H. 2009. Climate as a driver of evolutionary change. *Current Biology*. 19: 575–583.
- FOLGARAIT, P.J.; BRUZZONE, O.A.; PORTER, S.D.; PESQUERO, M.A. & GILBERT, L.E. 2005. Biogeography and macroecology of phorid flies that attack fire ants in southeastern Brazil and Argentina. *Journal of Biogeography*. 32: 353 – 367.

- FORTES, R. R.; & ABSALÃO, R. S. 2004. The applicability of Rapoport's Rule to the American marine mollusks. *Journal of Biogeography*, 31: 1909-1916.
- FORTES, R.R. & ABSALÃO, R.S. 2010. The latitudinal and bathymetric ranges of marine fishes: a global analysis to test the application of Rapoport's Rule. *Marine Ecology*, 31: 483-493
- FORTES, R.R. & ABSALÃO, R.S. 2011. Biogeography and connectivity between western South American and Antarctic marine mollusks. *Oecologia Australis*. 15(1): 111 – 123
- FUHRMAN, J. A., STEELE, J. A.; HEWSON, I.; SCHWALBACH, M. S.; BROWN, M. V.; GREEN, J. L. & BROWN, J. H. 2008. A latitudinal diversity gradient in planktonic marine bacteria. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 105: 7774–7778.
- GAGE, J.D. & TYLER, P.A. 1991. Deep-sea biology: a natural history of organisms at the deep-sea floor. Cambridge University Press. 504pp.
- GASTON KJ, BLACKBURN TM, SPICER JI. 1998. Rapoport's rule: time for an epitaph? *Trends Ecol. Evol.* 13: 70–74.
- GASTON, K.J. & CHOWN, S.L. 1999. Why Rapoport's rule does not generalise. *Oikos*. 84: 309–312.
- HAWKINS, B.A. 2012. Eight (and a half) deadly sins of spacial analysis. *Journal of Biogeography*, 39 (1): 1-9.
- HEMPEL, G. & SHERMAN, K. (eds). 2003. *Large Marine Ecosystems of the World: Trends in Exploitation, Protection and Research*. Amsterdam: Elsevier.
- HENDERSON, J.B. 1920. A monograph of the east American scaphopod mollusks. *United States National Bulletin*, 111: 1-177.
- HEWITT, G. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*. 405:907-913
- JABLONSKI, D.; BELANGER, C.L.; BERKE, S.K.; HUANG, S.; KRUG, A.Z.; ROY, K.; TOMASOVYCH, A. & VALENTINE, J.W. 2013. Out of the tropics, but how? Fossils, bridge species, and thermal ranges in the dynamics of the marine latitudinal

diversity gradient. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 110(26): 10487 – 10494.

JANSSON, R. 2003. Global patterns in endemism explained by past climatic change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 270: 583–590.

LAMPRELL, K.L. & HEALY, J.M. 1998. A Revision of the Scaphopoda from Australian Waters (Mollusca). *Records of the Australian Museum*, 24: 1-189

LETTEN, A.D.; LYONS, S.K. & MOLES, A.T. 2013. The mid-domain effect: it's not just about space. *Journal of Biogeography*. 40: 2017 – 2019.

LINSE, K.; GRIFFITHS, H.J.; BARNES, D.K.A.; CLARKE, A. 2006. Biodiversity and biogeography of Antarctic and sub-Antarctic mollusca. *Deep Sea Research II*, 53: 985–1008.

LOMOLINO, M. V., FAX, D. F., RIDDLE, B. R., BROWN, J. H. 2006. The island rule and a research agenda for studying ecogeographical patterns. *Journal of Biogeography*. 33: 1503-1510.

LONGHURST, A. 1998. *Ecological Geography of the Sea*. San Diego: Academic Press.

MAGGS, C. A., CASTILHO, R., FOLTZ, D., HENZLER, C., JOLLY, M. T., KELLY, J., OLSEN, J., PEREZ, K. E., STAM, W., VÄINÖLÄ, R., VIARD, F. & WARES, J. 2008. Evaluating Signatures of Glacial Refugia for North Atlantic Benthic Marine Taxa. *Ecology*. 89(11): S108–S122.

MILOSLAVICH, P.; DÍAZ, J.M.; KLEIN, E.; ALVARADO, J.J.; DÍAZ, C.; GOBIN, J.; ESCOBAR-BRIONES, E.; CRUZ-MOTTA, J.J.; WEIL, E.; CORTES, J. BASTIDAS, A.C.; ROBERTSON, R.; ZAPATA, F.; MARTIN, A.; CASTILLO, J.; KAZANDJIAN, A. & ORTIZ, M. 2010. Marine Biodiversity in the Caribbean: Regional Estimates and Distribution Patterns. *PLoS ONE*. 5(8): e11916.

MOLLUSCABASE. 2015. Acessado em Janeiro de 2015. <http://www.molluscabase.org>

MORENO, R.A.; RIVADENEIRA, M.M.; HERNÁNDEZ, C.E.; SAMPÉRTEGUI, S. & ROZBACZYLO, N. 2008. Do Rapoport's Rule, the mid-domain effect or the source-

sink hypotheses predict bathymetric patterns of polychaeta richness on the Pacific coast of South America? *Global Ecology and Biogeography*, 17: 415-423.

MORENO, T.R.; FARIA, S.B. & ROCHA, R.M. 2014. Biogeography of Atlantic and Mediterranean ascidians. *Marine Biology*. 161: 2023 – 2033.

PILSBRY, H.A. & SHARP, B. 1897–1898. Class Scaphopoda. In: Tryon, G.W. Manual of Conchology, structural and systematic, with illustration of the species. Vol. XVII. xxxii + 280p., 39 pls. (1897: pp. 1–144, pls. 1–26; 1898: pp. i–xxxii, 145–280, pls. 27–39).

PINTOR, A.F.V.; SCHWARZKOPF, L. & KROCKENBERGER, A.K. 2015. Rapoport's Rule: Do climatic variability gradients shape range extent? *Ecological Monographs*. 85(4): 643–659.

POWELL, M.G. 2007. Latitudinal diversity gradients for brachiopod genera during late Palaeozoic time: links between climate, biogeography and evolutionary rates. *Global Ecology and Biogeography*. 16: 519 – 528.

REYNOLDS, P.D. 2002. The Scaphopoda. In: SOUTHWARD, A., TYLER, P., YOUNG, C. & FUIMAN, L. (eds.). *Advances in Marine Biology- Molluscan Radiation*. vol. 42, pp: 139-236. Elsevier Science Ltd.

REYNOLDS PD & STEINER G. 2008. Scaphopoda. In: PONDER W & LINDBERG DL (eds.). *Phylogeny and Evolution of the Mollusca*, Chap. 7, pp. 143–159. University of California Press.

RIBAS, C.R. & SCHOEREDER, J.H. 2006. Is the Rapoport effect widespread? Null models revisited. *Global Ecology and Biogeography*. 15: 614–624.

ROHDE, K., 1996, Rapoport's Rule is a local phenomenon and cannot explain latitudinal gradients in species diversity. *Biodiversity Letters*. 3: 10-13.

ROHDE, K.; HEAP M.; HEAP, D. 1993. Rapoport's rule does not apply to marine teleosts and cannot explain latitudinal gradients in species richness. *The American Naturalist*. 142: 1–16.

ROY, K.; JABLONSKI, D. & VALENTINE, J.W. 1994. Eastern Pacific molluscan provinces and latitudinal diversity gradient: no evidence for 'Rapoport's rule'. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 91: 8871– 8874.

ROSENBERG, G. 2009. Malacolog 4.1.1: A Database of Western Atlantic Marine Mollusca. [WWW database (version 4.1.1)] Disponível em: <http://www.malacolog.org>.

ROWE, R.J.; HEANEY, L.R. & RICKART, E.A. 2015. Scale effects on the pattern and predictors of small mammal diversity along a local elevational gradient in the Great Basin. *Journal of Biogeography*. 42: 1964- 1974.

RUGGIERO, A. & WERENKRAUT, V. 2007. One-dimensional analyses of Rapoport's rule reviewed through meta-analysis. *Global Ecology and Biogeography*. 16: 401–414.

SAX, D.F. 2001. Latitudinal gradients and geographic ranges of exotic species: implications for biogeography. *Journal of Biogeography*. 28:139–150.

SCARABINO, V. & SCARABINO, F. 2010. A new genus and thirteen new species of Scaphopoda (Mollusca) from the tropical Pacific Ocean. *Zoosystema*. 32(3): 409- 423.

SCARABINO, V. & SCARABINO, F. 2011. Ten new bathyal and abyssal species of Scaphopoda from the Atlantic Ocean. *The Nautilus*. 125(3): 127–136.

SFENTHOURAKIS, S. & PANITSA, M. 2012. From plots to islands: species diversity at different scales. *Journal of Biogeography*, 39(4): 750-759.

SMITH, K.F., BROWN, J.H. 2002. Patterns of diversity, depth range and body size among pelagic fishes along a gradient of depth. *Global Ecology and Biogeography*. 11(4): 313–322.

SOUZA, L.S.; ARAÚJO, I.C.V. & CAETANO, C.H.S. 2013. A commented list of Scaphopoda (Mollusca) found along the Brazilian coast, with two new synonymies in the genus *Gadila* Gray, 1847. *Biota Neotropica*, 13(2): 227-235.

SPALDING, M.D.; FOX, H.E.; ALLEN, G.R.; DAVIDSON, N.; FERDANA, Z.A.; FINLAYSON, M.; HALPERN, B.S.; JORGE, M.A.; LOMBANA, A.; LOURIE, S.A.; MARTIN, K.D.; McMANUS, E.; MOLNAR, J.; RECCHIA, C.A. & ROBERTSON, J.

2007. Marine Ecoregions of the World: A Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas. *BioScience*, 57(7): 573-583.

STEINER, G. & DREYER, H. 2003. Molecular phylogeny of Scaphopoda (Mollusca) inferred from 18S rDNA sequences: support for a Scaphopoda–Cephalopoda clade. *Zoologica Scripta*. 32(4): 343–356.

STEINER, G. & KABAT, A.R. 2004. Catalogue of species-group names of Recent and fossil Scaphopoda (Mollusca). *Zoosystema*. 26(4): 549-726.

STEVENS, G.C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *The American Naturalist*. 133: 240–256.

STEVENS, G.C. 1996. Extending Rapoport's rule to Pacific marine fishes. *Journal of Biogeography*. 23: 149-154.

TOMAŠOVÝCH, A.; JABLONSKI, D.; BERKE, S.K.; KRUG, A.Z. & VALENTINE, J.W. 2015. Nonlinear thermal gradients shape broad-scale patterns in geographic range size and can reverse Rapoport's rule. *Global Ecology and Biogeography*. 24: 157- 167.

VALENTINE, J.W. & JABLONSKI, D. 2015. A twofold role for global energy gradients in marine biodiversity trends. *Journal of Biogeography*, 42: 997 – 1005.

VETER, N.M.; DESANTIS, L.R.G.; YANN, L.T.; DONOHUE, S.L.; HAUPT, R.J.; CORAPI, S.E.; FATHIEL, S.L.; GOOTEE, E.K.; LOFRREDO, L.F.; ROMER, J.L. & VELKOVSKY, S.M. 2013. Is Rapoport's rule a recent phenomenon? A deep time perspective on potential causal mechanisms. *Biology Letters*. 9:

WHITTON, F.J.S.; PURVIS, A.; ORME, C.D.L. & OLALLA-TÁRRAGA, M.A. 2012. Understanding global patterns in amphibian geographic range size: does Rapoport rule? *Global Ecology and Biogeography*. 21: 179 – 190.

APÊNDICE A

Listagem em ordem sistemática dos táxons incluídos no presente estudo. Classificação baseada em Scarabino (1995), Steiner (1998, 1999).

Classe SCAPHOPODA Keferstein *in* Bronn, 1862

Ordem DENTALIIDA da Costa, 1776

Família DENTALIIDAE Gray, 1847

Gênero *Dentalium* Linnaeus, 1758

Dentalium laqueatum Verril, 1885

Gênero *Paradentalium* Cotton & Godfrey, 1933

Paradentalium americanum (Chenu, 1843)

Paradentalium disparile (d'Orbigny, 1853)

Paradentalium gouldii (Dall, 1889)

Paradentalium infractum ((Odhner, 1931)

Gênero *Antalis* H. & A. Adams, 1854

Antalis agilis (G.O. Sars, 1872)

Antalis antillaris (d'Orbigny, 1853)

Antalis bartletti (Henderson, 1920)

Antalis cerata (Dall, 1881)

Antalis entalis (Linnaeus, 1758)

Antalis occidentalis (Stimpson, 1851)

Antalis pilsbryi (Rehder, 1942)

Antalis taphria (Dall, 1889)

Gênero *Graptacme* Pilsbry & Sharp, 1897

Graptacme calamus (Dall, 1889)

Graptacme eborea (Conrad, 1846)

Graptacme semistriolata (Guilding, 1834)

Gênero *Coccodentalium* Sacco, 1896

Coccodentalium carduus (Dall, 1889)

Família CALLIODENTALIIDAE Chistikov, 1975

Gênero *Calliodentalium* Habe, 1964

Calliodentalium callipeplum (Dall, 1889)

Família FUSTIARIIDAE Steiner, 1991

Gênero *Fustiaria* Stoliczka, 1868

Fustiaria liodon (Pilsbry & Sharp, 1897)

Fustiaria stenoschiza (Pilsbry & Sharp, 1897)

Família GADILINIDAE Chistikov, 1975

Gênero *Episiphon* Pilsbry & Sharp, 1897

Episiphon didymum (Watson, 1879)

Episiphon sowerbyi (Guilding, 1834)

Ordem GADILIDA Starobogatov, 1974

Família ENTALINIDAE Chistikov, 1979

Gênero *Entalina* Monterosato, 1872

Entalina platamodes (Watson, 1879)

Família PULSELLIDAE Scarabino *in* Boss, 1982

Gênero *Pulsellum* Stoliczka, 1868

Pulsellum occidentale (Henderson, 1920)

Pulsellum falklandicum (Dell, 1964)

Família GADILIDAE Stoliczka, 1868

Gênero *Polyschides* Pilsbry & Sharp, 1898

Polyschides carolinensis (Bush *in* Verril, 1885)

Polyschides foweyensis (Henderson, 1920)

Polyschides miamiensis (Henderson, 1920)

Polyschides nitidus (Henderson, 1920)

Polyschides noronhensis Simone, 2009

Polyschides portoricensis (Henderson, 1920)

Polyschides tetraschistus (Watson, 1879)

Polyschides tetradon (Pilsbry & Sharp, 1898)

Polyschides xavante Caetano & Absalão, 2005

Gênero *Cadulus* Philippi, 1844

Cadulus agassizii Dall, 1881

Cadulus amiantus Dall, 1889

Cadulus catharus Henderson, 1920

Cadulus eliezeri Caetano, Scarabino & Absalão, 2006

Cadulus lunulus Dall, 1881

Cadulus minusculus Dall, 1889

Cadulus parvus Henderson, 1920

Cadulus tersus Henderson, 1920

Gênero *Gadila* Gray, 1847

Gadila arctus (Henderson, 1920)

Gadila braziliensis (Henderson, 1920)

Gadila dominguensis (d'Orbigny, 1853)

Gadila elongata (Henderson, 1920)

Gadila iota

Gadila pandionis (Verril & Smith *in* Verril, 1880)

Gadila simpsoni (Henderson, 1920)

GADILIDA, *Incertae sedis*

Gênero *Compressidens* Pilsbry & Sharp, 1897

Compressidens ophiodon (Dall, 1881)

Compressidens pressum (Pilsbry & Sharp, 1897)

Compressidens wellsiana (Kraeuter, 1972)

APÊNDICE B

Lista das espécies em ordem alfabética com seus respectivos limites de distribuição.

Espécie	Latitude mínima	Latitude máxima	Profundidade mínima (m)	Profundidade máxima (m)
<i>Antalis agilis</i>	45°00' N	46°00' N	60	5000
<i>Antalis antillarum</i>	16°00' N	26°00' N	1	300
<i>Antalis bartletti</i>	14°00' N	35°00' N	30	1000
<i>Antalis cerata</i>	35°04' S	26°00' N	32	1960
<i>Antalis entalis</i>	42°00' N	60°00' N	5	1400
<i>Antalis occidentalis</i>	35°00' N	49°00' N	36	1823
<i>Antalis pilsbryi</i>	23°00' S	26°00' N	0	15
<i>Antalis taphria</i>	23°32' S	35°00' N	15	692
<i>Cadulus agassizii</i>	30°00' N	41°00' N	40	545
<i>Cadulus amiantus</i>	23°00' N	25°00' N	15	1829
<i>Cadulus catharus</i>		17°00' N	100	219
<i>Cadulus eliezeri</i>	21°00' S	02°00' N	46	230
<i>Cadulus lunulus</i>		23°00' N	128	1469
<i>Cadulus minusculus</i>		35°08' N	115	115
<i>Cadulus parvus</i>	24°03' S	26°00' N	50	220
<i>Cadulus tersus</i>		11°40' N	60	137
<i>Calliodentalium callipeplum</i>	18°00' N	29°00' N	14	4000
<i>Coccodentalium carduus</i>	35°39' S	34°00' N	40	1980
<i>Compressidens ophiodon</i>	13°20' N	26°00' N	128	1280
<i>Compressidens pressum</i>	23°00' S	26°00' N	45	1650
<i>Compressidens wellsiana</i>		19°00' N	31	38
<i>Dentalium laqueatum</i>	26°00' S	35°10' N	30	900
<i>Entalina platamodes</i>	22°03' S	30°98' N	20	1400
<i>Episiphon didymum</i>	33°17' S	24°06' N	60	830
<i>Episiphon sowerbyi</i>	24°14' S	34°00' N	0	830
<i>Fustiaria liodon</i>	23°00' S	26°00' N	0	150
<i>Fustiaria stenochiza</i>	20°44' S	26°00' N	40	120
<i>Gadila arctus</i>	20°00' N	23°00' N	109	109
<i>Gadila braziliensis</i>	35°21' S	23°08' S	13	220
<i>Gadila dominguensis</i>	22°00' S	26°00' N	0	110
<i>Gadila elongata</i>	04°14' S	29°14' N	124	177
<i>Gadila iota</i>	18°00' N	26°00' N	46	146
<i>Gadila pandionis</i>	29°00' S	41°00' N	46	1320
<i>Gadila simpsoni</i>	23°00' S	21°00' N	46	575

Graptacme calamus	33°00' S	34°00'N	0	124
Graptacme eborea	23°00' S	34° 00'N	5	195
Graptacme semistriolata	23°00' S	32° 00'N	15	150
Paradentalium americanum	19°00' N	30°00'N	5	150
Paradentalium disparile	27°09' S	26°00' N	0	103
Paradentalium gouldii	30°21' S	33°50' N	20	1050
Paradentalium infractum	35°00' S	09°48' N	5	269
Polyschides carolinensis	30°00'N	37°60' N	5	159
Polyschides foweyensis		25°00' N	10	164
Polyschides miamiensis	26°00' N	33° 00'N	155	381
Polyschides nitidus	18°00' N	20° 00'N	46	46
Polyschides noronhensis	03°50' S		6	6
Polyschides portoricensis	21°15' S	18°00' N	0	120
Polyschides tetraschistus	41°00' S	34°00' N	0	120
Polyschides tetrodon	18°00'N	34°00'N	5	155
Polyschides xavante	03°85' S	11°30' N	10	15
Pulsellum occidentale	41°3'N	39°00'N	157	1794
Pulsellum falklandicum	50°58'S	48°42'S	81	1274

APÊNDICE C

Tabelas com valores de riqueza, endemismo(valor absoluto), média e mediana da amplitude de distribuição e desvio padrão da amplitude de distribuição dos táxons de Scaphopoda. Legenda: Md = mediana; DP = desvio padrão.

I. Espécies.

Domínios	Províncias	Ecorregiões	Riqueza	Endêmicas	Média geográfica	Md geográfica	DP	Média batimétrica	Md batimétrica	DP	
Atlântico Norte Temperado	Atlântico Noroeste Temperado Frio	Golfo de São Lourenço	2	0	9,50	9,50	8,50	3167,50	3167,50	1772,50	
		Grandes Bancos do Sul	2	0	16,00	16,00	2,00	1591,00	1591,00	196,00	
		Plataforma Scotian	3	0	11,00	14,00	7,26	2707,33	1787,00	1586,82	
		Golfo de Maine	5	0	22,80	14,00	24,26	1980,20	1395,00	1537,21	
		Virginiana	5	1	20,98	11,00	24,82	1071,40	1274,00	638,04	
		Atlântico Noroeste Temperado quente		23	0	38,32	52,00	26,13	759,42	402,00	899,08
	Atlântico Tropical	Atlântico Noroeste Tropical	Caroliniana	20	1	38,62	55,00	26,80	795,47	505,00	940,57
			Golfo do México Norte	20	0	45,82	57,77	24,17	820,58	677,00	943,90
				43	12	34,88	44,24	24,44	570,48	177,00	772,31
				42	9	35,81	46,44	24,64	602,85	170,00	791,67
		Floridiana	33	1	40,35	49,00	23,63	668,59	208,00	833,01	
		Bermudas	12	0	59,57	61,10	13,62	741,82	830,00	549,67	
		Bahamas	26	0	51,10	53,01	15,61	601,84	296,00	577,46	
		Leste do caribe	29	1	47,39	51,50	19,00	551,39	243,00	566,14	
	Antilhas Maiores	33	3	42,73	49,00	22,87	727,65	299,00	843,32		

		Sul do caribe	24	0	53,66	54,01	11,86	560,61	190,00	585,60
		Sudoeste do Caribe	27	1	51,92	53,01	14,43	566,52	296,00	570,00
		Oeste do Caribe	26	0	51,92	53,01	14,43	566,52	296,00	570,00
		Sul Golfo do México	27	1	47,57	53,01	20,08	529,23	180,00	575,14
	Plataforma Norte do Brasil		27	0	51,91	53,01	13,50	513,35	187,00	567,30
		Guiana	26	0	53,06	53,01	12,44	526,52	190,00	574,62
		Amazônia	27	0	51,91	53,01	13,50	513,35	187,00	567,30
	Atlântico Sudoeste Tropical		27	1	51,36	53,01	15,15	513,19	187,00	567,44
		Ilha de São Pedro e São paulo	27	0	53,38	53,01	11,55	533,68	190,00	569,17
		Fernando de Noronha e Atol das Rocas	26	1	51,36	53,01	15,15	513,19	187,00	567,44
		Nordeste do Brasil	26	0	53,38	53,01	11,55	533,68	190,00	569,17
		Leste do Brasil	25	0	54,21	54,01	11,01	553,71	227,00	572,21
		Ilha Trindade e Martin	21	0	57,25	57,17	8,38	614,30	280,00	604,65
América do Sul Temperada			15	2	53,26	58,14	21,14	769,62	770,00	642,50
	Atlântico Sudoeste Temperado Quente		13	1	57,52	59,59	15,76	734,33	517,00	656,52
		Sudeste do Brasil	13	0	57,52	59,59	15,76	734,33	517,00	656,52
		Rio Grande	9	0	57,84	63,71	18,17	850,78	770,00	698,06
		Rio da Prata	4	0	54,39	65,22	24,90	1048,75	1067,50	885,79
		Plataforma Uruguai Buenos Aires	5	0	52,41	61,04	22,62	891,80	264,00	852,20
	Magelânica		2	1	38,58	38,58	36,42	656,50	656,50	536,50
		Golfo Norte da Patagônia	1	0	75,00	75,00	0,00	120,00	120,00	0,00
		Plataforma da Patagônia	0	0	X	X	X	X	X	X
		Malvinas	1	1	2,16	2,16	0,00	1193,00	1193,00	0,00

II. Gênero

Domínios	Províncias	Ecorregiões	Riqueza	Endêmicas	Média geográfica	Md geográfica	DP	Média batimétrica	Md batimétrica	DP	
Atlântico Norte Temperado	Atlântico Noroeste Temperado Frio		11	0	67,11	68,50	19,54	1832,64	1713,00	1388,00	
		Golfo de São Lourenço	2	0	77,66	77,66	5,66	3465,00	3465,00	1505,00	
		Grandes Bancos do Sul	1	0	83,32	83,32	0,00	1960,00	1960,00	0,00	
		Plataforma Scotian	2	0	77,66	77,66	5,66	3465,00	3465,00	1505,00	
		Golfo de Maine	4	0	71,18	68,52	7,62	2516,00	1887,00	1436,53	
		Virginiana	5	0	76,64	78,60	10,64	1437,60	1713,00	569,33	
		Atlântico Noroeste Temperado quente		10	0	64,64	67,84	18,77	1844,60	1567,00	1455,21
			Caroliniana	10	0	64,64	67,84	18,77	1844,60	1567,00	1455,21
			Golfo do México Norte	9	0	64,59	68,50	19,79	1848,00	1320,00	1533,89
		Atlântico Tropical	Atlântico Noroeste Tropical		13	3	61,34	67,00	17,56	1661,15	1380,00
	13			0	61,34	67,00	17,56	1661,15	1380,00	1355,26	
Floridiana	12			0	61,34	67,00	17,56	1661,15	1380,00	1355,26	
Bermudas	13			0	71,29	68,95	6,06	1580,75	1185,00	1415,67	
Bahamas	8			0	65,53	67,09	10,26	1467,42	1350,00	1225,49	
Leste do caribe	12			0	65,53	67,09	10,26	1467,42	1350,00	1225,49	
Antilhas Maiores	13			0	61,34	67,00	17,56	1661,15	1380,00	1355,26	
Sul do caribe	12			0	65,53	67,09	10,26	1467,42	1350,00	1225,49	
Sudoeste do Caribe	12			0	65,53	67,09	10,26	1467,42	1350,00	1225,49	
Oeste do Caribe	12			0	65,53	67,09	10,26	1467,42	1350,00	1225,49	

		Sul do Golf do México	12	0	65,53	67,09	10,26	1467,42	1350,00	1225,49
	Plataforma Norte do Brasil		12	0	65,53	67,09	10,26	1467,42	1350,00	1225,49
		Guiana	12	0	65,53	67,09	10,26	1467,42	1350,00	1225,49
		Amazônia	12	0	65,53	67,09	10,26	1467,42	1350,00	1225,49
	Atlântico Sudoeste Tropical		12	0	65,53	67,09	10,26	1467,42	1350,00	1225,49
		Ilha de São Pedro e São paulo	12	0	65,53	67,09	10,26	1467,42	1350,00	1225,49
		Fernando de Noronha e Atol das Rocas	12	0	65,53	67,09	10,26	1467,42	1350,00	1225,49
		Nordeste do Brasil	12	0	65,53	67,09	10,26	1467,42	1350,00	1225,49
		Leste do Brasil	12	0	65,53	67,09	10,26	1467,42	1350,00	1225,49
		Ilha Trindade e Martin	11	0	65,58	67,17	10,71	1435,91	1320,00	1275,32
América do Sul	Temperada		8	0	73,78	68,95	9,14	1173,63	1185,00	636,14
	Atlântico Sudoeste Temperado Quente		7	0	71,19	68,50	6,47	1096,57	1050,00	644,19
		Sudeste do Brasil	7	0	71,19	68,50	6,47	1096,57	1050,00	644,19
		Rio Grande	7	0	71,19	68,50	6,47	1096,57	1050,00	644,19
		Rio da Prata	4	0	73,92	74,00	7,46	1400,25	1630,00	642,25
		Plataforma Uruguai Buenos Aires	5	0	72,83	69,39	7,01	1330,20	1320,00	591,29
	Magelânica		2	0	85,24	85,24	6,64	1047,00	1047,00	666,00
		Golfo Norte da Patagônia	1	0	78,60	78,60	0,00	381,00	381,00	0,00
		Plataforma da Patagônia	0	0	X	X	X	X	X	X
		Malvinas	1	0	91,88	91,88	0,00	1713,00	1713,00	0,00

III. Família

Domínios	Províncias	Ecorregiões	Riqueza	Endêmicas	Média geográfica	Md geográfica	DP	Média batimétrica	Md batimétrica	DP	
Atlântico Norte Temperado	Atlântico Noroeste Temperado Frio		5	0	68,33	76,21	30,45	2671,60	1829,00	1560,09	
		Golfo de São Lourenço	1	0	95,39	95,39	0,00	5000,00	5000,00	0,00	
		Grandes Bancos do Sul	1	0	95,39	95,39	0,00	5000,00	5000,00	0,00	
		Plataforma Scotian	1	0	95,39	95,39	0,00	5000,00	5000,00	0,00	
		Golfo de Maine	2	0	85,80	85,80	9,59	3414,50	3414,50	1585,50	
		Virginiana	3	0	87,83	91,88	8,34	2847,33	1829,00	1522,90	
	Atlântico Noroeste Temperado quente		4	0	62,44	71,69	31,40	2911,25	2907,50	1659,88	
		Caroliniana	4	0	62,44	71,69	31,40	2911,25	2907,50	1659,88	
		Golfo do México Norte	4	0	62,44	71,69	31,40	2911,25	2907,50	1659,88	
	Atlântico Tropical	Atlântico Noroeste Tropical		6	2	57,25	53,01	24,51	2113,43	1619,00	1612,64
				6	0	57,25	53,01	24,51	2113,43	1619,00	1612,64
			Floridiana	6	0	57,25	53,01	24,51	1545,57	1380,00	1551,99
			Bermudas	3	0	79,59	76,21	11,77	2553,00	1829,00	1777,71
Bahamas			5	0	64,96	60,09	16,88	1801,33	1499,50	1533,70	
Leste do caribe			5	0	64,96	60,09	16,88	1801,33	1499,50	1533,70	
Antilhas Maiores			6	0	57,25	53,01	24,51	1545,57	1380,00	1551,99	
Sul do caribe			5	0	64,96	60,09	16,88	1801,33	1499,50	1533,70	
Sudoeste do Caribe	5	0	64,96	60,09	16,88	1801,33	1499,50	1533,70			
	Oeste do Caribe	5	0	64,96	60,09	16,88	1801,33	1499,50	1533,70		

		Sul do Golf do México	5	0	64,96	60,09	16,88	1801,33	1499,50	1533,70
	Plataforma Norte do Brasil		5	0	64,96	60,09	16,88	1801,33	1499,50	1533,70
		Guiana	5	0	64,96	60,09	16,88	1801,33	1499,50	1533,70
		Amazônia	5	0	64,96	60,09	16,88	1801,33	1499,50	1533,70
	Atlântico Sudoeste Tropical		5	0	64,96	60,09	16,88	1801,33	1499,50	1533,70
		Ilha de São Pedro e São paulo	5	0	64,96	60,09	16,88	1801,33	1499,50	1533,70
		Fernando de Noronha e Atol das Rocas	5	0	64,96	60,09	16,88	1801,33	1499,50	1533,70
		Nordeste do Brasil	5	0	64,96	60,09	16,88	1801,33	1499,50	1533,70
		Leste do Brasil	5	0	64,96	60,09	16,88	1801,33	1499,50	1533,70
		Ilha Trindade e Martin	5	0	64,96	60,09	16,88	1801,33	1499,50	1533,70
América do Sul	Temperada		4	0	82,66	84,05	11,50	2343,00	1771,00	1581,92
	Atlântico Sudoeste Temperado Quente		3	0	79,59	76,21	11,77	2553,00	1829,00	1777,71
		Sudeste do Brasil	3	0	79,59	76,21	11,77	2553,00	1829,00	1777,71
		Rio Grande	3	0	79,59	76,21	11,77	2553,00	1829,00	1777,71
		Rio da Prata	2	0	85,80	85,80	9,59	3414,50	3414,50	1585,50
		Plataforma Uruguai	2	0	85,80	85,80	9,59	3414,50	3414,50	1585,50
	Magelânica	Buenos Aires	2	0	85,80	85,80	9,59	3414,50	3414,50	1585,50
			2	0	84,05	84,05	7,84	1771,00	1771,00	58,00
		Golfo Norte da Patagônia	1	0	76,21	76,21	0,00	1829,00	1829,00	0,00
		Plataforma da Patagônia	0	0	X	X	X	X	X	X
		Malvinas	1	0	91,88	91,88	0,00	1713,00	1713,00	0,00