

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

Naomi Silveira Lastrucci

**ANÁLISE DAS FLUTUAÇÕES NA EFETIVIDADE DA
BARREIRA BIOGEOGRÁFICA DO AMAZONAS ATRAVÉS DA
DATAÇÃO DAS DIVERGÊNCIAS DE ESPÉCIES-IRMÃS
ENTRE O BRASIL E O CARIBE**

Trabalho de Conclusão de Curso
submetido ao Centro de Ciências
Biológicas da Universidade Federal de
Santa Catarina como requisito para
obtenção do título de Bacharel em
Ciências Biológicas.

Orientador: Dr. Sergio Ricardo Floeter

Florianópolis – SC
Dezembro/2011

Naomi Silveira Lastrucci

**ANÁLISE DAS FLUTUAÇÕES NA EFETIVIDADE DA
BARREIRA BIOGEOGRÁFICA DO AMAZONAS ATRAVÉS DA
DATAÇÃO DAS DIVERGÊNCIAS DE ESPÉCIES-IRMÃS
ENTRE O BRASIL E O CARIBE**

Este Trabalho de Conclusão de Curso foi julgado adequado para obtenção do Título de Bacharel, e aprovado em sua forma final pelo Centro de Ciências Biológicas.

Florianópolis, 13 de dezembro de 2011.

Prof.^a Maria Risoleta Freire Marques
Coordenadora do Curso

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Sergio Ricardo Floeter
Orientador
Universidade Federal de Santa Catarina

Prof. Dr. Alberto Lindner
Universidade Federal de Santa
Catarina

Prof.^a Dr.^a Barbara Segal
Universidade Federal de Santa
Catarina

MSc Ana Liedke
Universidade Federal de Santa Catarina

AGRADECIMENTOS

I would like to thank my family for all the love and support they have given me throughout my entire life. Thank you, Mommy and Daddy, for always being there for me and cheering for me to succeed in everything I ever did. I'm not sure I would have made it this far in Biology if it weren't for you. Thank you to my sisters, Chelsea and Tiffany, for your interest in my studies and for always coming to me with your science questions; you make me feel like the smart older sister I want to be. Thank you to my best friend and loving boyfriend, Brent, for being so understanding about all the time I needed to spend working on this project, and for listening to me as I explained it to you; by allowing me to hear it out loud, you helped me to better organize my thoughts, even if you probably didn't always understand what I was talking about. And thank you to everyone else among my family and friends who ever told me they were proud of me for pursuing Biology; you give me the motivation I need to keep going. I love you all!

I would also like to thank Sergio Floeter for accepting me as his student and agreeing to coach me through my research. I appreciate all the help you've given me throughout my project, from providing the references and data to correcting my final paper. Mostly, though, I appreciate the faith you put in me to turn out a terrific project worthy of scientific publication. Thank you to the rest of my evaluating committee - Alberto Lindner, Barbara Segal and Ana Liedke - for accepting the offer to read through and evaluate my project; to Luiz Rocha for offering insightful suggestions to improve the presentation of my results; and to my colleagues at the Marine Biogeography and Macroecology Laboratory for your additional support of my work. You're all amazing.

And a special thank you to God, not only for giving me the intelligence and capacity to undertake studies in the life sciences, but for making this incredible world what it is, giving me good reason to love Biology in the first place. Thank you for guiding me through my years in college, and for helping me to grow into the person I am today.

Muito obrigada! Thank you very much!

Naomi

RESUMO

Estudos de biogeografia auxiliam no entendimento melhor sobre a biosfera, a história da Terra, e os processos que atuam na formação e diferenciação de espécies. Boa parte desses estudos são análises de barreiras biogeográficas e as suas respectivas efetividades na especiação de fauna. Porém, apesar de existirem muitas pesquisas sobre biogeografia e biodiversidade de fauna marinha, são poucos os trabalhos que focam no Oceano Atlântico Ocidental tropical, e menos ainda que trazem como resultados principais a efetividade da ação do fluxo de água doce Amazonas-Orinoco na especiação entre as províncias biogeográficas do Brasil e do Caribe. Esse trabalho buscou compilar dados de pares de espécies-irmãs Brasil-Caribe através de um levantamento bibliográfico, a fim de analisar suas respectivas divergências genéticas pelo relógio molecular e avaliar a efetividade da Barreira Amazônica como barreira biogeográfica nos processos de especiação entre províncias. Para esse estudo, foram colhidos dados genéticos de 38 pares de espécies-irmãs de seis grupos distintos de organismos marinhos associados a ambientes recifais: peixes, algas, corais, crustáceos, gastrópodes, e equinodermos. Os dados de cada par incluíram informações de porcentagem de distância genética entre sequências analisadas, taxa de evolução pelo relógio molecular em porcentagem por milhão de anos, e datação do início da divergência entre espécies em milhões de anos. As datações de divergência dos pares de espécies-irmãs foram comparadas com as flutuações no nível do mar ao longo do tempo. A partir dessas, foi possível avaliar a ação da Barreira Amazônica na especiação de organismos marinhos do Atlântico Ocidental tropical em geral, com anotações específicas para cada grupo individual. Os resultados finais indicam que as flutuações na efetividade da Barreira Amazônica estão diretamente relacionadas às flutuações no nível eustático do mar ao longo da história geológica da Terra, visto que os períodos de nível do mar reduzido coincidem com períodos com maior ocorrência de separações entre sequências genéticas de espécies Brasil-Caribe. Esta observação apoia a hipótese de que a dispersão entre províncias pode ocorrer com mais facilidade quando o aumento do nível do mar provoca uma diminuição nas mudanças físicas da área de descarga no Oceano Atlântico. Por outro lado, a divergência molecular ocorre com mais facilidade quando o nível do mar diminui, favorecendo mais a especiação por vicariância, por dificultar a dispersão e a passagem de indivíduos de populações Brasil-Caribe pela barreira.

Palavras-chave: Barreira Amazônica, Oceano Atlântico, biogeografia, espécies-irmãs, organismos marinhos recifais

ABSTRACT

Studies of biogeography aid in the better understanding of the biosphere, the history of Earth, and the processes that act in the formation and differentiation of species. A good portion of these studies are analyses of biogeographical barriers and their effectiveness of the speciation of fauna. However, although there are many studies about biogeography and biodiversity of marine fauna, few of them focus on the Tropical Western Atlantic, with even fewer examples focusing on the effectiveness of the freshwater Amazon-Orinoco outflow on speciation between the biogeographical provinces of Brazil and the Caribbean. This study sought to compile data for pairs of Brazil-Caribbean sister species from the available literature, so as to analyze their respective genetic divergences using molecular clocks and thus evaluate the effectiveness of the Amazon Barrier as a biogeographical barrier in the processes of speciation between provinces. For this study, genetic data were gathered from 38 sister species pairs from six distinct groups of marine reef organisms: fish, algae, coral, crustaceans, gastropods, and echinoderms. The data for each pair included percentage of divergence between analyzed sequences, rate of evolution according to the molecular clock in percentage per million years, and estimated dates of the beginning of divergence between species in millions of years. The divergence dates of the pairs of sister species were compared with fluctuations in sea level throughout time. From these, it was possible to evaluate the action of the Amazon Barrier in the speciation of marine organisms of the Tropical West Atlantic in general, with specific notes for each individual group. The final results indicate that fluctuations in the effectiveness of the Amazon Barrier are directly related to fluctuations in eustatic sea level throughout the Earth's geological history, since the observed periods of relatively low sea level coincide with periods of greater incidence of separation between genetic sequences of Brazil-Caribbean species. This observation supports the hypothesis that dispersal between provinces may occur more easily when a rise in sea level provokes a decrease in the physical changes of the discharge area in the Atlantic Ocean. On the other hand, molecular divergence occurs more easily when sea level drops, favoring speciation by vicariance by impeding dispersal and passage of individuals of Brazil-Caribbean populations through the barrier.

Keywords: Amazon Barrier, Atlantic Ocean, biogeography, sister species, marine reef organisms

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 Mapa das Américas, destacando a extensão da Barreira Amazônica entre a Província Brasileira (vermelho) e a Província do Caribe (verde) 19

Figura 2 Datações de divergência molecular entre espécies-irmãs Brasil-Caribe e comparação com flutuações no nível do mar ao longo do tempo (modificada de Robertson et al. 2006, baseada em Hallam 1984 e Haq et al. 1987). Os intervalos de datação usados representam taxas de mutação máximas e mínimas estimadas baseadas na literatura (Tabela 1)..... 32

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 Pares de espécies-irmãs Brasil-Caribe, com sequências para determinação de distância genética, porcentagem de divergência entre as sequências (%SD), taxa de divergência molecular em porcentagem por milhão de anos (%/Ma), datação de divergência em milhões de anos (Ma), referências de calibração dos relógios moleculares, e referências bibliográficas 25

Tabela 2 Números de acesso do Genbank, como citados nas referências da Tabela 1 47

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	17
1.1 JUSTIFICATIVA	21
1.2 OBJETIVOS	21
1.2.1 Objetivo Geral.....	21
1.2.2 Objetivos Específicos	21
2 METODOLOGIA.....	23
3 RESULTADOS	31
4 DISCUSSÃO	33
4.1 PEIXES.....	33
4.2 ALGAS	34
4.3 CORAIS.....	35
4.4 CRUSTÁCEOS	35
4.5 GASTRÓPODES.....	36
4.6 EQUINODERMOS	36
5 CONCLUSÃO	39
REFERÊNCIAS.....	41
APÊNDICE A – Números de acesso do GenBank	47

1 INTRODUÇÃO

A evolução e a distribuição geográfica de animais e plantas são fortemente influenciadas por uma variedade de fatores e determinantes evolutivos. Entre os determinantes importantes da evolução e da distribuição de espécies estão as barreiras geográficas. Barreiras ao fluxo gênico para organismos marinhos geralmente são sutis, um fato que acaba apresentando um desafio a ecologistas evolucionários que buscam compreender especiação e estruturas populacionais em ambientes marinhos (Rocha 2003; Floeter et al. 2008; Luiz et al. 2011). Dependendo da natureza da barreira em questão e a região onde ela se encontra, existe a possibilidade da barreira ser atravessada por determinados organismos de uma população, levando à migração e à distribuição de espécies habitantes da área de um lado ao outro, e vice-versa. Uma barreira biogeográfica com esta característica é dita permeável, levando ao conceito de "filtros" que não funcionam igualmente para todas as espécies (Briggs 1974; Vermeij 2004).

A presença de barreiras biogeográficas em determinadas regiões é o principal fator determinante na definição e caracterização de províncias biogeográficas (Briggs 1974; Vermeij 2004; Floeter et al. 2008; Luiz et al. 2011). Uma província biogeográfica se caracteriza como uma subdivisão biológica do globo terrestre, cuja definição se realiza através da análise de critérios taxonômicos e ecológicos de uma dada região. Uma barreira permeável que divide duas províncias de um ambiente marinho é capaz de ainda permitir a passagem de determinados organismos especializados, eventualmente levando à especiação. A ação de uma barreira na especiação de organismos pode ser observada e avaliada através de análises e comparações entre os padrões da distribuição de espécies e populações habitantes de ambas as províncias (Rocha 2003). Nesse trabalho, foi analisada a efetividade da barreira biogeográfica Amazonas-Orinoco para especiação entre a Província Brasileira e a Província do Caribe.

A Barreira Amazônica é considerada a principal barreira biogeográfica responsável pela especiação de fauna entre a Província Brasileira e a Província do Caribe (Robertson et al. 2006). Ela é definida como o fluxo de água doce do Rio Amazonas e do Rio Orinoco para o Oceano Atlântico, saindo do nordeste da costa sul-americana. Este fluxo se expande por 2300 km, separando os habitats recifais do Brasil e do Caribe, e foi formado *c.* 11 milhões de anos atrás (Ma) (Hoorn et al. 1995; Robertson et al. 2006; Floeter et al. 2008). O fluxo Amazonas-Orinoco funciona como barreira biogeográfica devido à sua

caracterização como uma imensa descarga de água doce e sedimentos no Oceano Atlântico, que produz mudanças dramáticas nas propriedades físicas e químicas da água marinha dessa área (Collette & Rützler 1977; Rocha 2003). A superfície extensa de água doce e a alta taxa de sedimentação impedem a formação de recifes de corais na costa nordeste da América do Sul, conseqüentemente dificultando a passagem de fauna marinha associada a ambientes recifais, assim separando a fauna de corais da Província Brasileira e da Província do Caribe (Veron 1995; Cox & Moore 2000).

A Província Brasileira foi definida por Briggs (1974) e Floeter et al. (2008) como a região de ambiente marinho estendendo da boca do rio Amazonas até o sul do Brasil (Santa Catarina), mais as ilhas oceânicas brasileiras: Atol das Rocas, Fernando de Noronha, Penedos de São Pedro e São Paulo, e Trindade. A Província do Caribe, por sua vez, se estende de Bermuda e Florida até a região costeira do nordeste da América do Sul (no sentido norte-sul), e do Golfo do México até as ilhas de Dominica e Barbados (no sentido leste-oeste) (Fig. 1). A Província do Caribe se encaixa na grande área marinha conhecida como o Atlântico Norte Ocidental (NWA, em inglês *Northwestern Atlantic*), que acrescenta à área do Caribe uma extensão até a Carolina do Norte nos EUA; enquanto a Província Brasileira faz parte da área marinha chamada o Atlântico Sul Ocidental (SWA, em inglês *Southwestern Atlantic*), estendendo o limite do sul até a Argentina.

As duas províncias divididas pela Barreira Amazônica apresentam taxas diferentes de endemismo. A taxa de endemismo de uma determinada região é representada pelo número de espécies encontradas apenas naquela região do mundo. Estudos em biogeografia marinha utilizam estes dados de endemismo para dividir a biosfera e caracterizar grandes províncias e regiões (Briggs 1974; Vermeij 1978), assim definindo áreas de endemismo. Segundo Floeter et al. (2008), o Caribe sozinho apresenta 814 espécies de peixes recifais, sendo 272 espécies endêmicas (33,4% de endemismo). Considerando o NWA inteiro, os dados mudam para 831 espécies no total, com 473 endêmicas (56,9% de endemismo). Por outro lado, o SWA apresenta pouco mais que a metade da quantidade de espécies de peixes recifais do NWA, com um total de 471 espécies, de quais 118 são endêmicas (25,1% de endemismo). Considerando apenas a costa brasileira (sem as ilhas oceânicas), são 437 espécies de peixes recifais, sendo 46 endêmicas (10,5% de endemismo).

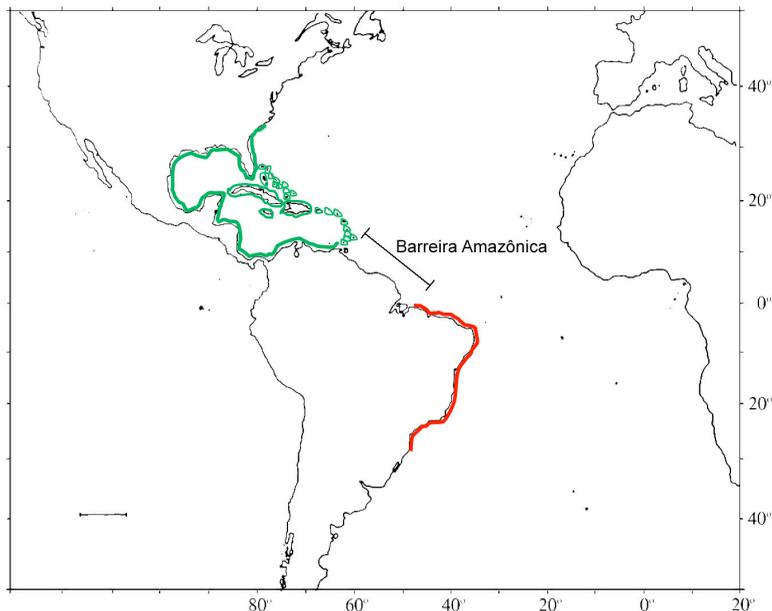


Figura 1 Mapa das Américas, destacando a extensão da Barreira Amazônica entre a Província Brasileira (vermelho) e a Província do Caribe (verde)

A formação de uma barreira biogeográfica permeável entre duas regiões, como é o caso da Barreira Amazônica, eventualmente leva a um tipo especial de diferenciação entre fauna: a formação de pares de espécies-irmãs. Este tipo de especiação ocorre devido ao aparecimento de uma barreira que divide a população, o que promove a diferenciação de uma espécie em duas espécies de táxons muito próximos, um processo conhecido como vicariância. A Barreira Amazônica é reconhecida como influência na formação de pares de espécies-irmãs de peixes recifais no Atlântico Ocidental tropical (Rocha 2003, Floeter et al. 2008), de corais de água rasa (Leão 1986), e de gastrópodes de costão rochoso (Vermeij 1978). Um exemplo de como a característica permeável da Barreira Amazônica pode ser observada é a distribuição de peixes que ocorrem com predominância no Brasil, mas que também podem ser encontrados em simpatria com outros táxons relacionados ao norte do Rio Amazonas (Rocha 2003).

Como foi comentado anteriormente, uma barreira biogeográfica com característica permeável potencialmente não atua como barreira para todos os organismos, de certa forma funcionando mais como filtro

para a especiação. Por exemplo, uma barreira a organismos que habitam ambientes marinhos de água rasa e clara não necessariamente funciona igualmente como barreira para peixes de maior profundidade (Gilbert 1977). Durante períodos de nível de mar alto, há sedimentação baixa e salinidade normal na plataforma continental externa na região do Amazonas (50-70 m), permitindo colonização por esponjas e alguns peixes recifais de água profunda (Collette & Rützler 1977). Ao mesmo tempo, o fluxo de água doce do Rio Amazonas para o Oceano Atlântico cria condições de baixa luminosidade, impedindo o desenvolvimento de corais. Estas condições favorecem a formação de um corredor estreito na Barreira Amazônica, que pode ser atravessado por organismos que requerem água marinha clara e de salinidade normal, mas não habitats recifais rasos nem corais. Posteriormente, em períodos de nível de mar baixo, a salinidade da área diminui e a sedimentação aumenta, e o corredor entre a Província Brasileira e a Província do Caribe fecha novamente (Rocha 2003), favorecendo a diferenciação dessas espécies de peixes recifais de água profunda e levando à formação de pares de espécies-irmãs.

Para determinar a efetividade de uma barreira biogeográfica como o fluxo Amazonas-Orinoco na especiação, analisamos a divergência molecular entre espécies-irmãs das províncias divididas. A hipótese do relógio molecular, isto é, a constância de taxas de evolução molecular ao longo do tempo, permite a datação de eventos cladogenéticos (Bromham & Penny 2003). Para esta datação, é necessária a calibração da taxa de substituição em cada região de DNA. Eventos vicariantes, como a separação de populações de espécies marinhas pelo aparecimento da Barreira Amazônica, podem fornecer uma base para estudo destas datas. Comparações de divergência entre pares de espécies com representantes de cada lado de uma barreira podem auxiliar na determinação de eventos de separação que ocorreram simultaneamente e que então são provavelmente contemporâneos com o surgimento da barreira (Lessios 2008). Portanto, analisando a datação da divergência molecular entre espécies, torna-se possível determinar o tempo de evolução delas e avaliar a taxa de especiação exercida nos pares de espécies pela barreira biogeográfica presente entre suas respectivas populações.

1.1 JUSTIFICATIVA

Estudos sobre a biogeografia e a fauna do Oceano Atlântico fornecem um entendimento melhor sobre a biosfera, a história da Terra, e os processos que atuam na formação e diferenciação de espécies. A análise da distribuição de peixes de costão, por exemplo, pode esclarecer a posição de barreiras geográficas e o papel destas na especiação das espécies (Randall 1998). A partir dos dados colhidos, torna-se possível avaliar os mecanismos de especiação e distribuição de fauna em determinadas regiões da Terra.

Porém, apesar de existirem várias pesquisas relacionadas a barreiras biogeográficas do Oceano Atlântico e as respectivas efetividades delas na especiação de organismos marinhos, as pesquisas voltadas principalmente, e até exclusivamente, para a Barreira Amazônica e a especiação de fauna marinha entre o Brasil e o Caribe são poucas. Os resultados finais deste projeto contribuirão ao banco de dados com uma avaliação ampla das flutuações na efetividade da Barreira Amazônica e, conseqüentemente, uma visão mais detalhada sobre os processos de especiação e os padrões zoogeográficos do Atlântico Ocidental tropical.

1.2 OBJETIVOS

1.2.1 Objetivo Geral

O objetivo principal deste projeto foi de avaliar o papel da Barreira Amazônica na geração da biodiversidade de organismos marinhos associados a ambientes recifais entre a Província Brasileira e a Província do Caribe, através da revisão de literatura sobre dados de divergências moleculares e distâncias genéticas em filogenias entre pares de espécies-irmãs encontradas no Brasil e no Caribe, separadas pela barreira. A partir da análise dos dados, foi realizada uma avaliação comparativa com dados da flutuação no nível do mar ao longo do tempo, o que implica na efetividade do fluxo de água doce Amazonas-Orinoco no Oceano Atlântico como barreira biogeográfica entre as espécies de ambientes recifais do Brasil e do Caribe.

1.2.2 Objetivos Específicos

Além de avaliar a ação da Barreira Amazônica na especiação, este estudo também buscou colher as informações genéticas dos pares de

espécies-irmãs de fauna marinha do Atlântico Ocidental tropical, disponíveis em vários trabalhos publicados e bancos de dados, e apresentá-las numa compilação de um único projeto. Foram analisadas espécies de vários grupos de organismos marinhos, cuja variabilidade no Atlântico Ocidental provavelmente se deve à barreira biogeográfica posicionada entre as duas grandes províncias. Também, uma comparação das distâncias genéticas dos pares de espécies-irmãs será apresentada num único esquema, para melhor observação dos tempos de divergência e da proporção de espécies-irmãs entre a fauna estudada, que serviu para analisar os processos históricos e ecológicos da Barreira Amazônica.

2 METODOLOGIA

A pesquisa deste projeto foi composta principalmente por uma revisão de literatura voltada a estudos sobre pares de espécies-irmãs de organismos marinhos associados a ambientes recifais do Oceano Atlântico, como também sobre os possíveis processos responsáveis pela formação desta biodiversidade, com maior ênfase na Barreira Amazônica.

Os pares de espécies-irmãs escolhidos para serem observados no estudo são de organismos marinhos recifais de seis grupos distintos: peixes, algas, corais, crustáceos, gastrópodes, e equinodermos. O objetivo de incluir essa variedade de grupos no estudo é de obter um conjunto de dados de divergências moleculares o mais diversificado possível e, conseqüentemente, uma análise mais completa da efetividade da Barreira Amazônica. Uma grande quantidade de trabalhos publicados sobre a especiação entre organismos marinhos Brasil-Caribe são voltados ao estudo de peixes recifais (Rocha 2003, Floeter et al. 2008), mas também existem publicações sobre estudos de outros grupos, como gastrópodes (Vermeij 1978), corais (Leão 1986), e lagostas (Sarver et al. 1998). Devido à predominância de pesquisas voltadas a um determinado grupo de organismos marinhos, o foco principal deste trabalho é de peixes recifais; porém, à medida que foi possível, foram coletados dados de outros grupos para serem apresentados junto àqueles obtidos sobre peixes.

O aspecto de diferenciação entre a fauna marinha do Brasil e do Caribe observado com predominância neste estudo é a divergência molecular, cuja datação para cada par de espécies-irmãs foi determinada pelo relógio molecular de seu respectivo grupo e da sequência genética analisada. Esses dados genéticos foram retirados direto das publicações científicas utilizadas como referências para este trabalho. Porém, nem todos os artigos em questão apresentaram informações de divergência junto com a datação de separação. Nos casos de referências que forneceram apenas dados de distância e de taxa de evolução, foi possível calcular a datação da divergência em milhões de anos por proporção a partir dessas informações. No caso de estudos que forneceram apenas a distância genética entre as espécies, as taxas de divergência por milhão de anos foram calibradas de acordo com cada tipo de gene utilizado para comparação entre as sequências, com referências baseadas em eventos cladogenéticos independentes daquele sendo estudado neste trabalho, isto é, o surgimento da Barreira Amazônica.

Após uma extensiva revisão bibliográfica, foi montada uma tabela (Tabela 1), com um total de 38 pares de espécies-irmãs provenientes do Brasil e do Caribe, junto com informações das sequências utilizadas para determinar a distância entre cada par, da porcentagem de divergência entre as sequências genéticas estudadas, da taxa de evolução molecular em porcentagem por milhão de anos, e da datação de divergência entre espécies-irmãs em milhões de anos. Além disso, também foram incluídas na tabela referências de calibração dos relógios moleculares e referências bibliográficas. Números de acesso do GenBank para cada par estão disponíveis na Tabela 2 do Apêndice A.

Foi montado um gráfico (Fig. 2) mostrando todos os pares de espécies-irmãs com suas respectivas datações de divergência molecular em milhões de anos. No caso de pares com duas taxas de evolução utilizadas para determinar a datação de divergência pelo relógio molecular (por exemplo, 1 a 2,5%/Ma para citocromo b ou 0,2 a 0,44%/Ma para 16S rRNA; Robertson et al. 2006), foi colocado um intervalo com o ponto médio das duas datações para o gráfico.

Tabela 1 Pares de espécies-irmãs Brasil-Caribe, com sequências para determinação de distância genética, porcentagem de divergência entre as sequências (%SD), taxa de divergência molecular em porcentagem por milhão de anos (%/Ma), datação de divergência em milhões de anos (Ma), referências de calibração dos relógios moleculares, e referências bibliográficas

	Gênero	Brasil	Caribe	Sequência	Divergência		Datação (Ma)	Calibração	Referência
					%SD	(%/Ma)			
Peixes	<i>Acanthurus</i>	<i>bahianus</i>	<i>tractus</i>	Citocromo b	(Fst) 0.81	2	1	Istmo do Panamá*	Rocha et al. (2002)
		<i>chirurgus</i>	<i>chirurgus</i>	Citocromo b	(Fst) 0.02	2	0		
		<i>coeruleus</i>	<i>coeruleus</i>	Citocromo b	(Fst) 0.46	2	0.57		
	<i>Anisotremus</i>	<i>surinamensis</i>	<i>surinamensis</i>	Citocromo b	0.0	2	0	Istmo do Panamá*	Bernardi et al. (2008)
		<i>virginicus</i>	<i>virginicus</i>	Citocromo b	0.0	2	0		
	<i>Aulostomus</i>	<i>strigosus</i>	<i>maculatus</i>	Citocromo b	8.0	2	4	Istmo do Panamá*	Bowen et al. (2001)
	<i>Diplodus</i>	<i>a. argenteus</i>	(<i>holbrookii</i> + <i>bermudensis</i>)	16S rRNA	0.17	0.2	0.85	Istmo do Panamá (Robertson et al. 2006)	Summerer et al. (2001)
	<i>Elacatinus</i>	<i>figaro</i>	(Carib. clade)	12S rRNA; 16S rRNA	0.84	0.14	6	Período de deglaciação (Ritchie et al. 1996)	Ruber et al. (2003)
<i>Haemulon</i>	<i>aurolineatum</i>	<i>aurolineatum</i>	Citocromo b	0.0	2	0	Istmo do Panamá* (Birmingham et al. 1997)	Rocha et al. (2008)	
			COI	0.0	1.2	0			

	Gênero	Brasil	Caribe	Sequência	%SD	(%/Ma)	Datação (Ma)	Calibração	Referência	
		<i>plumieri</i>	<i>plumieri</i>	Citocromo b	0.0	2	0	(cont.)	(cont.)	
				COI	0.0	1.2	0			
		<i>plumieri</i>	<i>sciurus</i>	Citocromo b	11.4	2	5.7			
				COI	10.7	1.2	8.9			
		<i>squamipinna</i>	<i>parra</i>	Citocromo b	18.6	2	9.3			
				COI	11.3	1.2	9.4			
	<i>steindachneri</i>	<i>steindachneri</i>	Citocromo b	0.7	2	0.35				
			COI	0.7	1.2	0.58				
	<i>Halichoeres</i>	<i>brasilensis</i>	<i>radiatus</i>	Citocromo b	2.3	2	1.2	Istmo do Panamá*	Rocha et al. (2005)	
				<i>dimidiatus</i>	<i>cynocephalus</i>	Citocromo b	2.3		2	1.2
<i>penrosei</i>				<i>maculipinna</i>	Citocromo b	6.5	2		3.3	
<i>Hippocampus</i>	<i>patagonicus</i>	<i>erectus</i>	Citocromo b	-	-	1.8	Mar de Tétis (Teske et al. 2007)	Casey et al. (2004)		
			<i>reidi</i>	<i>reidi</i>	Citocromo b	1.0		1.4	0.7	Teske et al. (2007)
<i>Holacanthus</i>	<i>ciliaris</i>	<i>ciliaris</i>	Citocromo b	0.6	2	0.3	Istmo do Panamá*	Alva-Campbell et al. (2010)		
			<i>tricolor</i>	<i>tricolor</i>	Citocromo b	0.0			2	0
<i>Lutjanus</i>	<i>alexandrei</i>	<i>apodus</i>	COI	4.0	1.2	3.1	Istmo do Panamá (Birmingham et al. 1997)	Gold et al. (2011)		

Gênero	Brasil	Caribe	Sequência	%SD	(%/Ma)	Datação (Ma)	Calibração	Referência
<i>Ophioblennius</i>	<i>a. atlanticus</i>	<i>a. macchurei</i>	Citocromo b	12.1	2	6	Istmo do Panamá*	Muss et al. (2001)
<i>Rhizoprionodon</i>	<i>lalandii</i>	<i>lalandii</i>	COI	0.0	1.2	0	Istmo do Panamá (Bermingham et al. 1997)	Mendonça et al. (2011)
	<i>porosus</i>	<i>porosus</i>	COI	0.0	1.2	0		
<i>Sparisoma</i>	<i>amplum</i>	<i>viride</i>	Citocromo b	0.0	2.5	0	Istmo do Panamá (Robertson et al. 2006)	Robertson et al. (2006)
			16S rRNA	0.0	0.44	0		
	<i>axillare</i>	<i>rubripinne</i>	Citocromo b	5.6	2.5	2.2		
			16S rRNA	0.2	0.44	0.5		
	<i>frondosum</i>	<i>griseorubra</i>	Citocromo b	4.2	2.5	1.7		
			16S rRNA	0.1	0.44	0.2		
	<i>radians</i>	<i>radians</i>	Citocromo b	0.1	2.5	0		
			16S rRNA	0.0	0.44	0		
					0.2	0		

	Gênero	Brasil	Caribe	Sequência	%SD	(%/Ma)	Datação (Ma)	Calibração	Referência
		<i>tuiupiranga</i>	<i>atomarium</i>	Citocromo b	3.0	2.5 1	1.2 3	(cont.)	(cont.)
				16S rRNA	1.1	0.44 0.2	2.5 5.5		
Algas	<i>Halimeda</i>	<i>cuneata.brazil</i>	(<i>discoidea.atl</i> + <i>friabilis</i>)	UCP7, ITS, tufA	5.0	0.1	50	Registro fóssil (Verbruggen et al. 2009)	Verbruggen et al. (2009)
Corais	<i>Millepora</i>	<i>alcicornis</i>	<i>alcicornis</i>	16S rRNA	-	-	1	-	Lindner (Com. pes.)
	<i>Stylaster</i>	<i>roseus</i>	<i>roseus</i>	16S rRNA	-	-	10		
Crustáceos	<i>Calcinus</i>	<i>tibicen</i>	<i>tibicen</i>	COI	0.0	1.25 1.4	0 0	Cape Range Anticline (Page et al. 2008)	Malay & Paulay (2009)
	<i>Farfantepenaeus</i>	<i>notialis</i>	<i>duorarum</i>	16S rRNA	0.4	0.6 0.9	0.7 0.4		Maggioni et al. (2001)
	<i>Litopenaeus</i>	<i>schimitti</i>	<i>setiferus</i>	16S rRNA	0.9	0.6 0.9	1.5 1		
Gastropódes	<i>Bulla</i>	<i>occidentalis</i>	<i>occidentalis</i>	COI	0	-	0	Registro fóssil (Malaquias & Reid 2009)	Malaquias & Reid (2009)

	Gênero	Brasil	Caribe	Sequência	%SD	(%/Ma)	Datação (Ma)	Calibração	Referência
Equinodermos	<i>Diadema</i>	<i>antillarum</i>	<i>antillarum</i>	tRNA-lisina	0.84	1.6 2.6	0.53 0.32	Istmo do Panamá (Lessios et al. 2001)	Lessios et al. (2001)
	<i>Echinometra</i>	<i>lucunter</i>	<i>lucunter</i>	COI	0.78	3.5	0.22	Istmo do Panamá (McCartney et al. 2000)	McCartney et al. (2000)

* = Relógio molecular de citocromo b em peixes com taxa de 2%/Ma calibrado de acordo com Brown et al. (1979)

3 RESULTADOS

O gráfico de divergências moleculares (Fig. 2) mostra as datações obtidas para cada par de espécies-irmãs, separados na legenda por grupos de organismos marinhos. Além das informações de divergência molecular, o gráfico também mostra as flutuações no nível do mar ao longo da história geológica da Terra (Robertson et al. 2006), a fim de demonstrar a sua importância nas variações de padrão de divergência entre pares de espécies-irmãs Brasil-Caribe.

Nesse trabalho, foram levantados um total de 38 pares de espécies-irmãs Brasil-Caribe de seis grupos de organismos marinhos. De 29 pares de espécies-irmãs no grupo de peixes recifais, as datações de divergência molecular variaram de 0 a 9,35 Ma; o único exemplo de algas analisado mostrou uma divergência de 50 Ma; no grupo de corais, houve uma variação de 1 a 10 Ma nas datações; os três pares de crustáceos renderam uma variação de 0 a 1,25 Ma; o exemplar do grupo de gastrópodes analisado mostrou uma divergência de 0 Ma; e os dois pares de equinodermos tiveram uma variação de 0,22 a 0,425 Ma.

O gráfico também foi dividido em quatro períodos de tempo distintos: 0 a 3 Ma, 3 a 6 Ma, 6 a 10 Ma, e antes de 10 Ma. Dos 38 exemplares mostrados no gráfico, 28 pares (21 de peixes, 1 de corais, 3 de crustáceos, 1 de gastrópodes, 2 de equinodermos) apresentaram datação de divergência nos últimos 3 milhões de anos da história geológica, 6 pares (todos de peixes) tiveram datação entre 3 Ma e 6 Ma, 3 pares (2 de peixes, 1 de corais) renderam uma datação antes de 6 Ma até 10 Ma, e apenas um par (algas) apresentou datação de divergência no período antes de 10 Ma. Dos 28 casos com datação no período mais recente, 12 pares (10 de peixes, 1 de crustáceos, 1 de gastrópodes) apresentaram datação de 0 Ma, ou seja, nenhuma divergência molecular significativa entre espécies Brasil-Caribe.

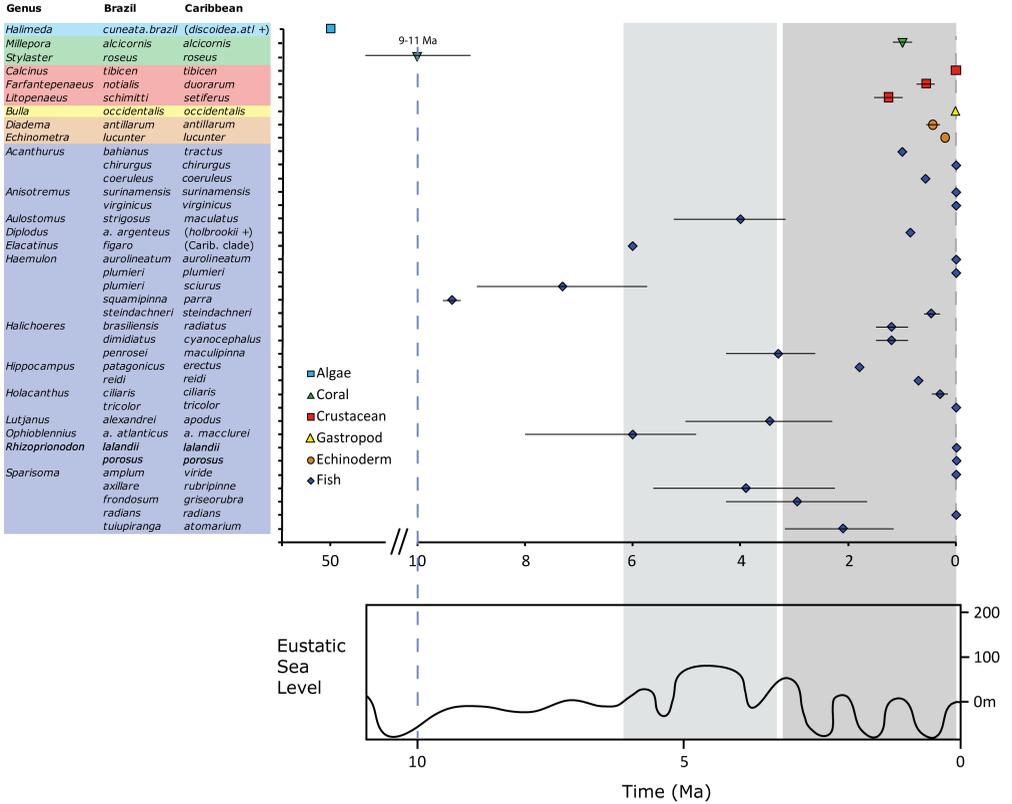


Figura 2 Datações de divergência molecular entre espécies-irmãs Brasil-Caribe e comparação com flutuações no nível do mar ao longo do tempo (modificada de Robertson et al. 2006, baseada em Hallam 1984 e Haq et al. 1987). Os intervalos de datação usados representam taxas de mutação máximas e mínimas estimadas baseadas na literatura (Tabela 1).

4 DISCUSSÃO

Com base nos dados compilados, é possível chegar à conclusão de que as datações de divergência molecular da maioria dos pares de espécies-irmãs Brasil-Caribe estão diretamente relacionadas à história geológica com suas várias flutuações no nível do mar, e conseqüentemente na Barreira Amazônica. Durante os períodos de nível eustático relativamente elevado, existe uma maior possibilidade de dispersão entre as duas províncias, devido à concentração menor de água doce do fluxo Amazonas-Orinoco e a menor taxa de sedimentação, o que permite a passagem de mais espécies pela Barreira Amazônica. Por outro lado, durante os períodos de nível eustático reduzido, a barreira fecha mais com a sedimentação e o fluxo de água doce elevados, favorecendo a divergência entre populações.

De acordo com a análise pelo relógio molecular, a maioria dos pares de espécies com alguma distância genética significativa, independente do grupo, apresentaram divergência molecular nos últimos 3 milhões de anos da história geológica. A partir dessa observação, é possível deduzir que durante esse último período, que apresentou flutuações no nível do mar com uma média eustática relativamente baixa (ou com maiores variações), várias populações sofreram divergência por vicariância com a elevada efetividade do fluxo Amazonas-Orinoco como barreira biogeográfica para dispersão. Por outro lado, o período entre 3 Ma e 6 Ma do gráfico apresenta uma frequência menor de ocorrências de separação, provavelmente devido ao aumento no nível do mar, o que favoreceu a dispersão entre províncias com a efetividade reduzida da Barreira Amazônica. O período de 6 Ma a 10 Ma apresenta uma frequência menor ainda de datações de divergência molecular, com quase nenhum caso passando de 10 Ma. Esse resultado é consistente com a hipótese da formação da Barreira Amazônica, que coloca a sua datação há 11 Ma (Hoorn et al. 1995; Robertson et al. 2006; Floeter et al. 2008).

4.1 PEIXES

A maioria dos exemplares do grupo de peixes analisados nesse estudo apresentaram divergência molecular dentro do período dos últimos 3 milhões de anos, sendo que metade dos casos não apresentaram divergência significativa alguma entre sequências Brasil-Caribe (0 Ma). Esses casos demonstram a verdadeira permeabilidade da Barreira Amazônica, visto que vários dos pares Brasil-Caribe são na

verdade a mesma espécie presente tanto numa província quanto na outra. Provavelmente houve pouca ou nenhuma divergência molecular entre essas populações devido à capacidade delas de passagem e/ou dispersão pela barreira entre províncias.

Por outro lado, existem alguns casos de pares do grupo de peixes que apresentaram divergência entre 3 Ma e 10 Ma. Já essas espécies provavelmente não apresentam a mesma facilidade de atravessar a Barreira Amazônica que as espécies do caso anterior, o que dificulta a dispersão entre províncias e portanto favorece mais a divergência. Muss et al. (2001), por exemplo, citam o fluxo Amazonas-Orinoco como um possível impedimento a dispersão larval em *Ophioblennius*, sendo que a distância genética entre espécies-irmãs Brasil-Caribe desse gênero apresentou datação de 6 Ma. Além disso, esse gênero geralmente ocorre apenas em águas muito rasas (1-5 m), o que impediria sua colonização nos bancos de esponjas abaixo da pluma do Amazonas.

Como não houve nenhum caso de divergência molecular com datação antes de 10 Ma, é aceitável chegar à conclusão de que todos os pares de espécies-irmãs do grupo dos peixes que apresentam alguma separação genética sofreram divergência por vicariância devido ao surgimento da Barreira Amazônica ou posterior dispersão (Rocha 2004; Rocha et al. 2008).

4.2 ALGAS

O único par Brasil-Caribe de algas analisado nesse estudo também foi o único caso de divergência molecular que apresentou uma datação além de 10 Ma, tendo como datação aproximadamente 50 Ma. A partir desse resultado, chegamos à conclusão de que a Barreira Amazônica provavelmente não teve influência no início dessa diferenciação genética, já que a divergência molecular ocorreu muito antes da formação da barreira biogeográfica entre a Província Brasileira e a Província do Caribe. Porém, não podemos descartar a possibilidade da Barreira Amazônica ser responsável pela manutenção dessa divisão. Deve haver, então, outra explicação para essa divergência. Verbruggen et al. (2009) apontam como possível explicação evolutiva os padrões limitados de dispersão do gênero *Halimeda* devido a variações de temperatura entre regiões de latitudes diferentes, junto com o fato de que os nichos desse gênero apresentam uma taxa de evolução mais gradual.

4.3 CORAIS

Os dados de ambos os exemplares do grupo de corais foram obtidos a partir de comunicação pessoal de A. Lindner, que estimou as datações de divergência Brasil-Caribe de *Millepora alcicornis* e *Stylaster roseus* como aproximadamente 1 Ma e 10 Ma, respectivamente. A partir desse espectro grande de datações, a conclusão tirada é de que a Barreira Amazônica possivelmente afeta diferentes espécies de corais de formas diferentes, dependendo da capacidade de dispersão das larvas de cada uma delas pela barreira. Para obter conclusões mais definitivas quanto a essa hipótese, seria necessário o levantamento de resultados de outras pesquisas e análises sobre corais do Atlântico Ocidental.

4.4 CRUSTÁCEOS

Dos três pares de espécies de crustáceos analisados nesse estudo, todos apresentaram datação de divergência, conforme o relógio molecular, dentro dos últimos 3 milhões de anos da história geológica. A conclusão a partir desse resultado é de que a divergência entre as espécies-irmãs desse grupo teve início após a diminuição mais significativa do nível eustático do mar durante esse período. Isso provavelmente significa que os crustáceos, assim como a maioria dos pares estudados, tiveram mais facilidade de dispersão entre províncias durante os períodos de nível eustático do mar elevado, o que favoreceu a separação das populações e a divergência subsequente apenas no período mais recente da história geológica da Terra.

Ambos os pares de espécies de camarão sofreram alguma divergência significativa entre suas sequências genéticas, com datação dentro dos últimos 3 milhões de anos. Segundo Maggioni et al. (2001), é plausível a hipótese de que os camarões peneídeos de água rasa, como os da Província Brasileira e da Província do Caribe, foram submetidos a uma separação significativa com a diminuição do nível eustático do mar durante esse período (Dall et al. 1990), o que por sua vez apoia a hipótese da efetividade elevada da Barreira Amazônica nos últimos 3 milhões de anos.

Porém, o par de caranguejo ermitão, que na verdade é a mesma espécie presente em ambas as províncias (*Calcinus tibicen*), não apresentou nenhuma divergência significativa entre populações, apesar

de existirem haplótipos diferentes dessa espécie (Malay & Paulay 2009), e portanto foi colocado no estudo com datação de 0 Ma. Assim, é possível que essa espécie ainda tenha capacidade de passagem e/ou dispersão pelo fluxo Amazonas-Orinoco, apesar da aparente efetividade dele como barreira biogeográfica a outras espécies do grupo de crustáceos.

Em outro estudo com crustáceos, agora com lagostas do gênero *Panulirus*, Sarver et al. (2000) cita que dados de sequências de DNA e diferenças morfológicas sugerem que populações de *P. argus* do Brasil são geneticamente distantes de populações do Caribe, e que o nível de divergência dessas é equivalente aos níveis de divergência observadas entre espécies reconhecidas de *Panulirus*.

4.5 GASTRÓPODES

Foi estudado apenas um exemplar no grupo de gastrópodes, sendo esse caso de um par da mesma espécie (*Bulla occidentalis*) presente em ambas as províncias, com pouquíssima divergência genética. Isso é porque, apesar de existirem vários haplótipos dessa espécie no Atlântico Ocidental (Malaquias & Reid 2009), as diferenças entre as sequências Brasil-Caribe não são significativas. Portanto, a distribuição dessa espécie no Atlântico Ocidental provavelmente não está relacionada à presença da Barreira Amazônica.

Malaquias e Reid (2009) citam uma outra pesquisa sobre a distribuição global de gastrópodes do gênero *Echinolittorina* (Williams & Reid 2004), cujas espécies analisadas do Atlântico Ocidental tiveram uma distribuição semelhante ao exemplar desse trabalho. A partir dessas informações, pode-se tirar a conclusão de que a Barreira Amazônica tem pouco efeito sob a distribuição geográfica de gastrópodes marinhos, porém o levantamento de outras pesquisas semelhantes seria necessário para confirmar essa hipótese.

4.6 EQUINODERMOS

Os dois exemplares do grupo de equinodermos nesse estudo são casos de uma mesma espécie presente nas duas províncias, porém apresentando alguma divergência entre sequências Brasil-Caribe. Nos dois casos, a divergência molecular apresentou datação menor que 1 Ma. A partir desse resultado, podemos chegar à conclusão de que essas duas espécies de ouriço-do-mar (*Diadema antillarum* e *Echinometra lucunter*), assim como os exemplares do grupo de crustáceos, sofreram

vicariância significativa apenas durante o período mais recente da história geológica, dos últimos 3 milhões de anos, com o nível eustático do mar reduzido em relação aos outros períodos mais antigos.

De fato, Lessios et al. (2001) citam a Barreira Amazônica como a causa mais provável da descontinuidade genética entre populações Brasil-Caribe de *Diadema antillarum*, enquanto McCartney et al. (2000) apontam a queda no nível do mar durante os últimos 3 milhões de anos como restrição ao fluxo gênico entre populações de *Echinometra*. Essas observações são consistentes com a hipótese da efetividade elevada do fluxo Amazonas-Orinoco como barreira a dispersão durante períodos de nível eustático do mar reduzido.

5 CONCLUSÕES

Com esse levantamento de datações de divergência molecular entre espécies-irmãs Brasil-Caribe, foi possível analisar a efetividade do fluxo Amazonas-Orinoco como barreira biogeográfica entre a Província Brasileira e a Província do Caribe. Como a maioria dos pares de espécies-irmãs analisados são de peixes recifais, os resultados e as conclusões mais bem definidos do trabalho foram atribuídos a esse grupo. É possível observar que as flutuações na efetividade da Barreira Amazônica estão diretamente relacionadas às flutuações no nível eustático do mar ao longo da história geológica da Terra, visto que os períodos de nível do mar reduzido (e/ou com maiores flutuações) coincidem com períodos com maior ocorrência de separações entre sequências genéticas de espécies Brasil-Caribe. Esta observação apoia a hipótese de que a dispersão entre províncias pode ocorrer com mais facilidade quando o aumento do nível do mar provoca uma diminuição nas mudanças físicas da área de descarga no Oceano Atlântico, e a divergência molecular ocorre com mais facilidade quando o nível do mar diminui, favorecendo mais a especiação por vicariância por dificultar a dispersão e a passagem de indivíduos de populações Brasil-Caribe pela barreira.

Porém, apesar de haver uma grande base de dados de pares de espécies-irmãs do grupo de peixes recifais, foram poucos os exemplares encontrados de outros grupos de organismos marinhos associados a ambientes recifais para esse estudo. Portanto, ainda não podemos tirar conclusões definitivas quanto à efetividade do fluxo Amazonas-Orinoco como barreira a dispersão para outros organismos marinhos. O presente estudo pode, e deve, servir como incentivo e início para a realização de mais estudos sobre a influência da Barreira Amazônica e sua função como barreira biogeográfica entre a Província Brasileira e a Província do Caribe. Através de novas pesquisas e levantamentos, poderá ser compilada uma base de dados mais completa sobre a Barreira Amazônica, que por sua vez irá contribuir para o melhor entendimento de processos de especiação e de padrões zoogeográficos do Atlântico Ocidental tropical.

No futuro, deveremos incorporar características biológicas dos adultos e das larvas dos organismos potencialmente afetados pela barreira, o que deve melhorar nosso entendimento sobre a influência da ecologia dos organismos e dos ambientes recifais em cada lado da Barreira Amazônica.

REFERÊNCIAS

- Alva-Campbell, R., Floeter, S.R., Robertson, D.R., Bellwood, D.R. & Bernardi, G. (2010) Molecular phylogenetics and evolution of *Holacanthus* angelfishes (Pomacanthidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **56**, 456–461.
- Bermingham, E., McCafferty, S.S. & Martin, A.P. (1997) Fish biogeography and molecular clocks: perspectives from the Panamanian Isthmus. In: T. D. Kocher and C. A. Stepien (Ed.), *Molecular systematics offishes*: 113–128. San Diego, London: Academic Press.
- Bernardi, G., Alva-Campbell, Y.R., Gasparini, J.L. & Floeter, S.R. (2008) Molecular ecology, speciation, and evolution of the reef fish genus *Anisotremus*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **48**, 929–935
- Bowen, B.W., Bass, A.L., Rocha, L.A., Grant, W.S. & Robertson, D.R. (2001) Phylogeography of the trumpetfish (*Aulostomus* spp.): ring species complex on a global scale. *Evolution*, **55**, 1029–1039.
- Briggs, J.C. (1974) *Marine zoogeography*. McGraw-Hill, New York.
- Bromham, L. & Penny, D. (2003) The modern molecular clock. *Nature Genetics*, **4**, 216–224.
- Brown, W.M., George Jr., M. & Wilson, A.C. (1979) Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **76**, 1967–1971.
- Casey, S.P., Hall, H.J., Stanley, H.F. & Vincent, A.C.J. (2004) The origin and evolution of seahorses (genus *Hippocampus*): a phylogenetic study using the cytochrome b gene of mitochondrial DNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **30**, 261–272.
- Collette, B.B. & Rützler, K. (1977) Reef fishes over sponge bottoms off the mouth of the Amazon River. *Third International Coral Reef Symposium*, Miami, pp. 305–310.

- Cox, C.B. & Moore, P.D. (2000) *Biogeography: an ecological and evolutionary approach*, 6th edn, p. 298. Blackwell Science, Oxford.
- Dall, W., Hill, B.J., Rothlisberg, P.C., & Staples, D.J. (1990) The Biology of Penaeidae. In “Advances in Marine Biology” (J. H. S. Blaxter and A. J. Southward, Eds.), Vol. 27. Academic Press, London.
- Floeter, S.R., Rocha, L.A., Robertson, D.R., Joyeux, J.C., Smith-Vaniz, W.F., Wirtz, P., Edwards, A.J., Barreiros, J.P., Ferreira, C.E.L., Gasparini, J.L., Brito, A., Falcón, J.M., Bowen, B.W. & Bernardi, G. (2008) Atlantic reef fish biogeography and evolution. *Journal of Biogeography*, **35**, 22–47.
- Gilbert, C.R. (1977) Status of the western South Atlantic apogonid fish *Apogon americanus*, with remarks on other Brazilian species. *Copeia*, 25–32.
- Gold, J.R., Voelker, G. & Renshaw, M.A. (2011) Phylogenetic relationships of tropical western Atlantic snappers in Subfamily Lutjaninae (Lutjanidae; Perciformes) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Biological Journal of the Linnean Society*, **102**, 915–929.
- Hallam, A. (1984) Pre-quaternary sea-level changes. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, **12**, 205–243.
- Haq, B.U., Hardenbol, J. & Vail, P.R. (1987) Chronology of Xuctuating sealevels since the Triassic. *Science*, **235**, 1156–1167.
- Hoorn, C., Guerrero, J., Sarmiento, G.A. & Lorente, M.A. (1995) Andean tectonics as a cause for changing drainage patterns in Miocene northern South America. *Geology*, **23**, 237–240.
- Leão, Z.M.A.N. (1986) *Guia para identificação dos corais do Brasil*, p. 57. Universidade Federal da Bahia, Salvador, Brasil.
- Lessios, H.A., Kessing, B.D. & Pearse, J.S. (2001) Population structure and speciation in tropical seas: global phylogeography of the sea urchin *Diadema*. *Evolution*, **55(5)**, 955–975.

- Lessios, H.A. (2008) The Great American Schism: Divergence of marine organisms after the rise of the Central American Isthmus. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **36**, 63–91.
- Luiz, O.J., Madin, J.S., Robertson, D.R., Rocha, L.A., Wirtz, P. & Floeter, S.R. (2011) Ecological traits influencing range expansion across large oceanic dispersal barriers: insights from tropical Atlantic reef fishes. *Proceedings of the Royal Society of London B*, online early.
- Maggioni, R., Rogers, A.D., Maclean, N. & D'Incao (2001) Molecular phylogeny of Western Atlantic *Farfantepenaeus* and *Litopenaeus* shrimp based on mitochondrial 16S partial sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **18**, 66–73.
- Malaquias, M.A.E. & Reid, D.G. (2009) Tethyan vicariance, reliction and speciation: evidence from a global molecular phylogeny of the opisthobranch genus *Bulla*. *Journal of Biogeography*, **36**, 1760–1777.
- Malay, M.C. & Paulay, G. (2009) Peripatric speciation drives diversification and distributional pattern of reef hermit crabs (Decapoda: Diogenidae: *Calcinus*). *Evolution*, **64**(3), 634–662.
- McCartney, M.A., Keller, G. & Lessios, H.A. (2000) Dispersal barriers in tropical oceans and speciation in Atlantic and eastern Pacific sea urchins of the genus *Echinometra*. *Molecular Ecology*, **9**, 1391–1400.
- Mendonça, F.F., Oliveira, C., Burgess, G., Coelho, R., Piercy, A., Gadig, O.B.F. & Foresti, F. (2011) Species delimitation in sharpnose sharks (genus *Rhizoprionodon*) in the western Atlantic Ocean using mitochondrial DNA. *Conservation Genetics*, **12**, 193–200.
- Muss, A., Robertson, D.R., Stepien, C.A., Wirtz, P. & Bowen, B.W. (2001) Phylogeography of *Ophioblennius*: the role of ocean currents and geography in reef fish evolution. *Evolution*, **55**, 561–572.

- Page, T.J., Humphreys, W.F. & Hughes, J.M. (2008) Shrimps Down Under: Evolutionary Relationships of Subterranean Crustaceans from Western Australia (Decapoda: Atyidae: *Stygiocaris*). *PLoS ONE* 3(2): e1618. doi:10.1371/journal.pone.0001618
- Randall, J.E. (1998) Zoogeography of shore fishes of the Indo-Pacific region. *Zoological Studies*, **37**, 227–268.
- Ritchie, P.A., Bargelloni, L., Meyer, A., Taylor, J.A., Macdonald, J.A. & Lambert, D.M. (1996) Mitochondrial phylogeny of trematomid fishes (Nototheniidae, Perciformes) and the evolution of Antarctic fish. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **5**, 383–390.
- Robertson, D.R., Karg, F., Moura, R.L., Victor, B.C. & Bernardi, G. (2006) Mechanisms of speciation and faunal enrichment in Atlantic parrotfishes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **40**, 795–807.
- Rocha, L.A., Bass, A.L., Robertson, D.R. & Bowen, B.W. (2002) Adult habitat preferences, larval dispersal and the comparative phylogeography of three Atlantic *Acanthurus* (Teleostei: Acanthuridae). *Molecular Ecology*, **11**(2), 243–252.
- Rocha, L.A. (2003) Patterns of distribution and processes of speciation in Brazilian reef fishes. *Journal of Biogeography*, **30**, 1161–1171.
- Rocha, L.A. (2004) Mitochondrial DNA and color pattern variation in three western Atlantic *Halichoeres* (Labridae), with the revalidation of two species. *Copeia*, 770–782.
- Rocha, L.A., Robertson, D.R., Roman, J., & Bowen, B.W. (2005) Ecological speciation in tropical reef fishes. *Proceedings of the Royal Society B*, **272**, 573–579.
- Rocha, L.A., Lindeman, K.C., Rocha, C.R. & Lessios, H.A. (2008) Historical biogeography and speciation in the reef fish genus *Haemulon* (Teleostei: Haemulidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **48**, 918–928.
- Rüber, L., Van Tassell, J.L. & Zardoya, R. (2003) Rapid speciation and ecological divergence in the American seven-spined gobies

- (Gobiidae, Gobiosomatini) inferred from a molecular phylogeny. *Evolution*, **57**, 1584–1598.
- Sarver, S.K., Silberman, J.D. & Walsh, P.J. (1998) Mitochondrial DNA sequence evidence supporting the recognition of two subspecies of the Florida spiny lobster *Panulirus argus*. *Journal of Crustacean Biology*, **18**, 177–186.
- Sarver, S.K., Freshwater, D.W. & Walsh, P.J. (2000) The Occurrence of the Brazilian Sub-Species of the Spiny Lobster (*Panulirus argus westonii*) in Florida waters. *Fishery Bulletin*, **98**, 870-873.
- Summerer, M., Hanel, R. & Sturmbauer, C. (2001) Mitochondrial phylogeny and phylogeographic affinities seabreams of the genus *Diplodus* (Sparidae). *J. Fish Biol.*, **59**, 1638–1652.
- Teske, P.R., Hamilton, H., Matthee, C.A. & Barker, N.P. (2007) Signatures of seaway closures and founder dispersal in the phylogeny of a circumglobally distributed seahorse lineage. *BMC Evolutionary Biology*, **7**, 138.
- Verbruggen, H., Ashworth, M., LoDuca, S.T., Vlaeminck, C., Cocquyt, E., Sauvage, T., Zechman, F.W., Littler, D.S., Littler, M.M., Leliaert, F. & De Clerck, O. (2009) A multi-locus timecalibrated phylogeny of the siphonous green algae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **50**, 642–653.
- Verbruggen, H., Tyberghein, L., Pauly, K., Van Nieuwenhuyse, K., Vlaeminck, C., Kooistra, W.H.C.F., Leliaert, F. & De Clerck, O. (2009) Macroecology meets macroevolution: Evolutionary niche dynamics in the marine green alga *Halimeda*. *Global Ecology and Biogeography*, **18**, 393–405
- Vermeij, G.J. (1978) *Biogeography and adaptation: patterns of marine life*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Vermeij, G.J. (2004) *Nature: an economic history*. Princeton University Press, Princeton, N.J.

- Veron, J.E. (1995) *Corals in space and time: biogeography and evolution of the Scleractinia*, p. 321. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- Williams, S.T. & Reid, D.G. (2004) Speciation and diversity on tropical rocky shores: a global phylogeny of snails of the genus *Echinolittorina*. *Evolution*, **58**, 2227–2251.

APÊNDICE A – Números de acesso do GenBank

Tabela 2 Números de acesso do Genbank, como citados nas referências da Tabela 1

	Gênero	Brasil	Caribe	GenBank
Peixes	<i>Acanthurus</i>	<i>bahianus</i>	<i>tractus</i>	AY029304–AY029311
		<i>chirurgus</i>	<i>chirurgus</i>	
		<i>coeruleus</i>	<i>coeruleus</i>	
	<i>Anisotremus</i>	<i>surinamensis</i>	<i>surinamensis</i>	EU694281–EU694384
		<i>virginicus</i>	<i>virginicus</i>	
	<i>Aulostomus</i>	<i>strigosus</i>	<i>maculatus</i>	AF327455–AF327457
	<i>Diplodus</i>	<i>a. argenteus</i>	(<i>holbrookii</i> + <i>bermudensis</i>)	AF365356–AF365359
	<i>Elacatinus</i>	<i>figaro</i>	(Carib. clade)	AF491071; AF491077
	<i>Haemulon</i>	<i>aurolineatum</i>	<i>aurolineatum</i>	EU697502, EU697528, EU697553, EU697578
		<i>plumieri</i>	<i>plumieri</i>	EU697513, EU697540, EU697565, EU697590
<i>plumieri</i>		<i>sciurus</i>	EU697514, EU697541, EU697566, EU697591	
<i>squamipinna</i>		<i>parra</i>	EU697517, EU697544, EU697569, EU697594 EU697512, EU697539, EU697564, EU697589	

	Gênero	Brasil	Caribe	GenBank
		<i>steindachneri</i>	<i>steindachneri</i>	EU697518, EU697545 EU697520, EU697547, EU697570, EU697595
	<i>Halichoeres</i>	<i>brasiliensis</i>	<i>radiatus</i>	AY591354-AY591365; AY823558-AY823581
		<i>dimidiatus</i>	<i>cynocephalus</i>	AY591377-AY591379
		<i>penrosei</i>	<i>maculipinna</i>	AY591360-AY591365
	<i>Hippocampus</i>	<i>patagonicus</i>	<i>erectus</i>	AF192638-AF192706
		<i>reidi</i>	<i>reidi</i>	AF196292; DQ288368
	<i>Holacanthus</i>	<i>ciliaris</i>	<i>ciliaris</i>	-
		<i>tricolor</i>	<i>tricolor</i>	
	<i>Lutjanus</i>	<i>alexandrei</i>	<i>apodus</i>	HQ162417; HQ162377
	<i>Ophioblennius</i>	<i>a. atlanticus</i>	<i>a. macclurei</i>	AF323030-AF323038
	<i>Rhizoprionodon</i>	<i>lalandii</i>	<i>lalandii</i>	HM446216-HM446227
		<i>porosus</i>	<i>porosus</i>	GU318244-GU318296
	<i>Sparisoma</i>	<i>amplum</i>	<i>viride</i>	DQ457021-DQ457051
		<i>axillare</i>	<i>rubripinne</i>	
		<i>frondosum</i>	<i>griseorubra</i>	
		<i>radians</i>	<i>radians</i>	
		<i>tuiupiranga</i>	<i>atomarium</i>	

	Gênero	Brasil	Caribe	GenBank
Algas	<i>Halimeda</i>	<i>cuneata.brazil</i>	<i>(discoidea.atl + friabilis)</i>	FJ624485-FJ624863
Corais	<i>Millepora</i>	<i>alcicornis</i>	<i>alcicornis</i>	-
	<i>Stylaster</i>	<i>roseus</i>	<i>roseus</i>	
Crustáceos	<i>Calcinus</i>	<i>tibicen</i>	<i>tibicen</i>	FJ620149-FJ620493, EF683559-EF683561
	<i>Farfantepenaeus</i>	<i>notialis</i>	<i>duorarum</i>	AF192051-AF192093
	<i>Litopenaeus</i>	<i>schimitti</i>	<i>setiferus</i>	AF255054-AF255057
Gastrópodes	<i>Bulla</i>	<i>occidentalis</i>	<i>occidentalis</i>	DQ986546, DQ986548
Equinodermos	<i>Diadema</i>	<i>antillarum</i>	<i>antillarum</i>	AY012728-AY013241
	<i>Echinometra</i>	<i>lucunter</i>	<i>lucunter</i>	AF255468-AF255540