

ANA PAULA RAVEDUTTI RIGO

**PADRÃO DE DISTRIBUIÇÃO MUNDIAL DAS ESPÉCIES DO GÊNERO *STYELA*
(TUNICATA, ASCIDIACEA, STYELIDAE)**

CURITIBA

2008

Ana Paula Ravedutti Rigo

**PADRÃO DE DISTRIBUIÇÃO MUNDIAL DAS ESPÉCIES DO GÊNERO *STYELA*
(TUNICATA, ASCIDIACEA, STYELIDAE)**

Monografia apresentada ao Curso de Graduação em Ciências Biológicas, para a obtenção do grau de Bacharel em Ciências. Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná.

Orientadora: Dra. Rosana Moreira da Rocha

Co-orientadora: Dra. Maria Angélica Haddad

Curitiba

AGRADECIMENTOS:

Ao CNPq pela bolsa de IC;

À Prof^a Dra. Rosana Moreira da Rocha pela confiança, dedicação e exemplo de profissional;

À Prof^a Dra. Maria Angélica Haddad por me representar burocraticamente;

Ao Prof^o Dr. Cláudio Carvalho por atender aos meus questionamentos;

Ao Dr. Daniel Rodrigues dos Santos pela imensa ajuda em todos os aspectos;

Ao pessoal do Laboratório de Biologia de Ascidiacea: Thais, Janayna, Laura, Nádia, Tatiane, Leonardo e Janaina pelo convívio diário e amizade. Principalmente à Thaís por ter me indicado e a Laura e Janayna pelas sugestões ao trabalho e apoio;

Aos meus pais que sempre me incentivaram e a quem devo toda minha formação;

À minha querida irmã que mesmo longe se fez muito presente;

Aos amigos e colegas tanto do Colégio Medianeira, quanto da PUC e UFPR com os quais aprendi muita coisa: agradeço àqueles que compartilharam e os que ainda compartilham momentos de alegrias e tristezas e àqueles que nem conheço, mas que apenas um sorriso de Bom Dia, Boa Tarde ou Boa Noite tornam os frios corredores da Zoologia mais agradáveis e estimulantes; e

Ao querido amigo e amante da Biologia Lucas Beltrami, agradeço muito por tudo que me deixou!

SUMÁRIO:

RESUMO.....	5
INTRODUÇÃO.....	6
OBJETIVO.....	9
MATERIAIS E MÉTODOS.....	9
RESULTADOS	
1. Padrões de distribuição gerais do gênero <i>Styela</i>	10
2. Padrões de distribuição em nível específico.....	15
3. Considerações sobre algumas regiões.....	21
DISCUSSÃO	
1. Padrões de distribuição gerais do gênero <i>Styela</i>	23
2. Padrões de distribuição em nível específico.....	27
3. Considerações sobre algumas regiões.....	32
CONCLUSÃO.....	34
REFERÊNCIAS.....	35

RESUMO

O gênero *Styela* (Fleming, 1822) possui alguns casos conhecidos de bioinvasão, como *S. clava* e *S. plicata*, que causam danos em cultivos de bivalves no mundo inteiro. A partir dos padrões de distribuição, pode-se avaliar e comparar os padrões das espécies bioinvasoras e identificar espécies ainda não reconhecidas como introduzidas, tendo em vista que espécies com distribuição geográfica ampla ou com registros isolados possuem grandes chances de terem sido transportadas pelo homem, devido ao fato de naturalmente apresentarem dispersão restrita (vida larval livre natante curta). Com o objetivo de identificar o padrão de distribuição das espécies deste gênero, foi realizada extensa revisão bibliográfica da ocorrência de suas espécies e elaboração de mapas. Foram encontradas 63 espécies válidas para o gênero, em que o Pacífico foi o Oceano com maior diversidade, assim como a faixa latitudinal Temperada, mais precisamente a Temperada Norte, o que contraria o Gradiente Latitudinal de diversidade. A distribuição vertical deste gênero mostrou o mesmo número de ocorrência tanto dentro quanto fora da Plataforma Continental (até 200m), o que pode levar à idéia de que o Oceano Profundo tende a abrigar alta riqueza, tendo em vista o menor esforço de amostragem em comparação a águas rasas. O fato das regiões temperadas apresentarem maior riqueza de espécies e o grande número de espécies em profundidades superiores à da plataforma continental podem mostrar uma preferência do gênero por águas mais frias, o que corrobora com a idéia de que a estratégia solitária é mais difundida em ambientes temperados. Grande maioria das espécies apresentou distribuição restrita, mas uma lacuna de dados foi confirmada, pois a maioria delas foi citada em apenas uma referência. Dentre as espécies com distribuição ampla ou disjunta estão as circumpolares, as anfi-oceânicas, as invasoras e as profundas. Algumas espécies apresentaram distribuição disjunta em grande profundidade, o que reduziria muito a probabilidade de transporte antropogênico, esta distribuição pode ser causada devido à homogeneidade das condições ambientais e às correntes erosivas de fundo, independente de latitude e longitude. Pôde-se observar que as espécies invasoras conhecidas (*S. canopus*, *S. clava* e *S. plicata*) possuem um padrão de ocorrências em profundidade rasa (0-50 m) e ampla tolerância a diferentes latitudes e longitudes. Nenhuma outra espécie apresentou os mesmos padrões das invasoras. *Styela rustica* possui um padrão semelhante de profundidade e variação longitudinal, porém não apresenta grande amplitude latitudinal de distribuição, mas merece atenção devido ao fato de ser encontrada em substrato artificial e superfícies de cultivo. A distribuição das espécies não pode ser considerada isolada de sua história, pois padrões atuais são reflexos de evolução e expansão em milhões de anos de eventos geológicos, mudanças climáticas, extinções, re-invasões, rotas de dispersão e outros fatores que impossibilitam explicar os processos reais que levaram ao padrão atual, devido também à falta de estudos filogenéticos e dificuldade da fossilização da carapaça, levando a uma lacuna na ancestralidade e taxonomia o grupo. A consideração de distribuição vertical em estudos biogeográficos é de grande relevância, pois a Frente Polar se mostrou permeável a espécies profundas, enquanto que o Estreito de Gibraltar se mostrou uma barreira para espécies com profundidades superiores a 500m. Deste modo, sugere-se monitoramento das espécies com padrões semelhantes aos das invasoras, tais como as espécies consideradas anfi-oceânicas, circumpolares e indefinidas, pois estes sugerem potencial de dispersão por transporte humano.

INTRODUÇÃO

O gênero *Styela* Fleming, 1822 compreende indivíduos solitários, com gônadas hermafroditas dispostas nos dois lados do corpo, ovários alongados, testículos dispostos ao redor dos mesmos e quatro pregas bem desenvolvidas de cada lado da faringe (Van Name, 1945). São ovíparos com larvas lecitotróficas (com reservas alimentares – vitelo) e ocelos degenerados (Kott, 1969), o que pode explicar a curta duração da larva e assentamento rápido. Na espécie *Styela clava* Herdman, 1882 as larvas podem nadar alguns milímetros (raramente mais que poucos centímetros) em pequenos picos de atividade e se fixar em substratos consolidados após ~12h, onde se desenvolvem em juvenis sésseis (Davis & Davis, 2007; 2008). Devido ao curto período planctônico, a colonização de regiões distantes por dispersão natural da larva parece improvável (Davis & Davis, 2008).

A duração estimada das larvas pode não estar correlacionada com a distribuição das espécies, pois existem diversos fatores que obscurecem uma real correlação tais como: erros em estimativas, variação intra-específica, outros fatores que afetam dispersão, lacunas taxonômicas e endemismos remotos (Paulay & Mayer, 2006). Padrões atuais de diferenciação genética e diversidade também podem não refletir barreiras contemporâneas para o fluxo gênico, desta maneira a história de vida dos organismos é mais importante na determinação de estruturação genética das populações, pois barreiras e correntes atuais não são suficientes para se chegar a alguma conclusão quanto à distribuição dos táxons (Sherman et al., 2008).

No entanto, em comparação com organismos pelágicos, planctônicos e sésseis com larva de longa duração, os organismos com larva de curta duração possuem uma aparente limitação para a expansão geográfica das espécies, colonização de novas áreas e troca de genes entre populações. Boa habilidade de dispersão leva à ampla distribuição, aumento da resistência à extinção e estagnação morfológica, enquanto menor duração da larva resulta em menores distribuições e maiores taxas de especiação (Meyer, 2003). Deste modo, o esperado seria um elevado grau de endemismo e um grande número de espécies com distribuição geográfica limitada (Kott, 1974). A habilidade restrita de dispersão torna o grupo bom indicador de processos vicariantes relacionados à distribuição geográfica (Faria, 2006). Ao contrário do esperado, entre as espécies de ascídias conhecidas do Atlântico, grande percentagem parece ter ampla distribuição geográfica (Van Name, 1945), muitas das quais podem ter sofrido transporte antropogênico.

O potencial de dispersão natural das larvas pode ser influenciado por vários fatores tais como: natureza da costa ou correntes oceânicas, movimento dos continentes e história das

bacias oceânicas (placas tectônicas), glaciações em altas latitudes e por outros fenômenos naturais de pequena ou larga escala. Exceções a esses processos são as espécies transportadas por atividades humanas (bioincrustação e água de lastro), frequentemente independentes das barreiras e corredores naturais em tempo e espaço (Carlton, 2003). Assim, espécies que possuem distribuição ampla ou disjunta podem ter sofrido transporte antropogênico.

As ascídias, por possuírem vida planctônica extremamente curta, são raramente transportadas por água de lastro (Carlton & Geller, 1993). Deste modo, os principais mecanismos de introdução de ascídias são: como juvenis transportados incrustados em mariscos e ostras, os quais são introduzidos em cultivos no mundo todo, incrustações em cascos de navios e em objetos flutuantes à deriva. Existem casos recentes de espécies invasoras em plásticos à deriva até na Antártica (Barnes & Fraser, 2003). Em trabalho recente, encontrou-se cerca de 150 organismos pertencentes a 12 filas em caixa mar de navios (local por onde a água de lastro entra no navio) e dentre as espécies estava *Styela clava* (Coutts & Dodgshun, 2007).

O gênero *Styela* possui casos bem conhecidos de espécies transportadas antropogenicamente. Como *Styela canopus* (Savigny, 1816) que parece ser nativa do Indo-Oeste Pacífico (Kott, 1985), encontrada pela primeira vez no Sul da Califórnia em 1972 (Lambert & Lambert, 2003), considerada introduzida no Tahiti (Monniot et al., 1985), em Guam (Lambert, 2002) e criptogênica no Sul do Brasil (Rocha & Kremer, 2005). A espécie *Styela clava*, nativa do noroeste Pacífico (Kott, 1985), foi introduzida há pelo menos 70 anos no sul da Baixa Califórnia (Lambert & Lambert, 2003), há pelo menos 10 anos na Ilha Príncipe Eduardo - Canadá (Le Blanc et al., 2007), na costa Atlântica de Portugal (Davis & Davis, 2005), no Mediterrâneo (Davis & Davis, 2008), costa sudoeste e leste da Irlanda (Minchin et al., 2006) e apresenta ampla distribuição mundial.

Styela plicata (Lesueur, 1823) , talvez o caso mais conhecido dentre o gênero, parece ser nativa do hemisfério Norte (Lambert, 2005), mais especificamente do noroeste Pacífico (Barros, 2007). Foi descrita, em 1923, a partir de um exemplar fixo no casco de um navio, na Filadélfia, não sendo encontrada em substrato natural na região (Van Name, 1945). Foi considerada por Lambert & Lambert (2003) a ascídia invasora mais abundante na Baixa Califórnia, considerada introduzida na Austrália (Kott, 1985) e no Sul do Brasil (Rocha & Kremer, 2005) e está presente em quase todos os continentes. Segundo Barros (2007), a tolerância a elevados níveis de poluição e variações ambientais (salinidade e temperatura)

somadas ao rápido crescimento, à rápida maturação sexual e à pouca predação fazem desta espécie um potencial invasor.

Algumas espécies crescem sobre conchas de bivalves de interesse comercial (mexilhões, ostras e mariscos), podendo competir em alimento (filtradores), além de causar gastos econômicos para limpeza das estruturas dos cultivos. Este caso é conhecido para as espécies *S. clava* (Minchin et al., 2006; Le Blanc et al., 2007; Ramsay et al., 2008) e *S. plicata* (Perera et al., 1990; Rocha & Kremer, 2005)

Introduções de espécies em novos ambientes podem causar grandes problemas ambientais, como a competição por recursos naturais, a exclusão de espécies nativas e a transmissão de parasitos e doenças, além de problemas econômicos relacionados ao custo na produção de cultivos de ostras e mexilhões (Rocha e Kremer, 2005). Apesar disso, dados adequados para análise dos padrões espaciais e temporais das invasões aquáticas são raros (Cohen & Carlton, 1998)

Enquanto o gradiente latitudinal da biodiversidade tem sido um tema freqüentemente discutido e controverso em biogeografia e ecologia por mais de 100 anos, gradientes e padrões longitudinais têm atraído relativamente pouca pesquisa. Contudo, as causas evolutivas e ambientais do gradiente longitudinal de biodiversidade são tão importantes quanto o gradiente latitudinal para o entendimento da biodiversidade global (BRIGGS, 2007). O conhecimento da distribuição geográfica natural das espécies é de suprema importância para interpretar padrões em ecologia, evolução e biogeografia (Davis e Davis, 2008).

Existem poucos trabalhos envolvendo padrões de distribuição geográfica de ascídias e nenhum envolvendo a distribuição do gênero *Styela* como um todo. Os trabalhos existentes discutem as espécies ocorrentes em uma determinada região, como Van Name (1945) e Naranjo et al. (1998) para espécies do Atlântico, Kott (1974, 1985) para espécies da Austrália, Kott (1969) para espécies Antárticas. Estes trabalhos indicam que o gênero *Styela* é mais diverso na Antártica, Ártico e mares temperados frios que na Austrália e Indo-Oeste Pacífico (Kott, 1985). Naranjo et al. (1998) classifica o gênero como tendo um padrão amplo de distribuição latitudinal. Deste modo, o objetivo do presente trabalho é aliar esses dados a uma extensa revisão bibliográfica, a fim de entender melhor os padrões de distribuição (longitudinal, latitudinal e vertical) de *Styela*, assim como os padrões específicos, principalmente das espécies com ampla distribuição e suas possíveis implicações para bioinvasão.

OBJETIVOS

Geral

- Avaliar os padrões de distribuição mundial das espécies do gênero *Styela*

Específicos

- Reconhecer as espécies válidas do gênero;
- Avaliar os padrões de amplitude latitudinal, longitudinal e de profundidade de *Styela*;
- Reconhecer as espécies cosmopolitas;
- Comparar com os padrões das espécies conhecidas introduzidas (*S. clava*, *S. plicata* e *S. canopus*) e identificar possíveis potenciais invasores.

MATERIAL E MÉTODO

A coleta de dados foi baseada em extensa revisão bibliográfica (cerca de 200 artigos) e preenchimento de uma planilha contendo os seguintes dados: espécie, autor, sinonímia, referência, ano de coleta, Oceano, Continente, País, Estado, Cidade, localidade, coordenada geográfica e profundidade. A sinonímia das espécies foi avaliada com auxílio de uma base de dados de espécies (ZOOBASE) e com a literatura taxonômica disponível. As coordenadas geográficas dos locais de coleta, quando não presentes nos artigos, foram procuradas em softwares de geo-referenciamento.

A partir das coordenadas (latitude/longitude) das localidades em que as espécies foram encontradas, fez-se um tratamento de dados para posterior elaboração de mapas de distribuição mundial das espécies. As faixas latitudinais foram divididas da seguinte maneira: Antártica de 90°S a 55°S, Temperado Sul de 55°S a 20°S, Tropical de 20°S a 20°N, Temperado Norte de 20°N a 55°N e Ártico de 55°N a 90°N. As divisões longitudinais consideradas foram os Oceanos: Pacífico, Atlântico, Índico e Antártico (Austral). A classificação das espécies considera como tendo distribuição restrita (R) aquelas que possuem pontos de ocorrências próximos um do outro, mesmo que englobem diferentes faixas latitudinais e longitudinais, as espécies com distribuição ampla ou disjunta (G) são as que possuem pontos distantes um do outro e englobam diferentes faixas amplamente e as indefinidas (I) são as que não se encaixam nas outras duas classificações. Os padrões de amplitude longitudinal,

latitudinal e de profundidade foram apresentados em figuras, para otimizar a visualização dos resultados.

RESULTADOS

1. Padrões de distribuição gerais do gênero *Styela*

A lista inicial de espécies do gênero *Styela* na base de dados Zoobase era de 121 espécies, mas após análise de sinônimas, chegou-se a 63 espécies e uma planilha com aproximadamente 1.200 registros. Esses registros foram plotados na figura 1 e mostram a amplitude de ocorrência do gênero.

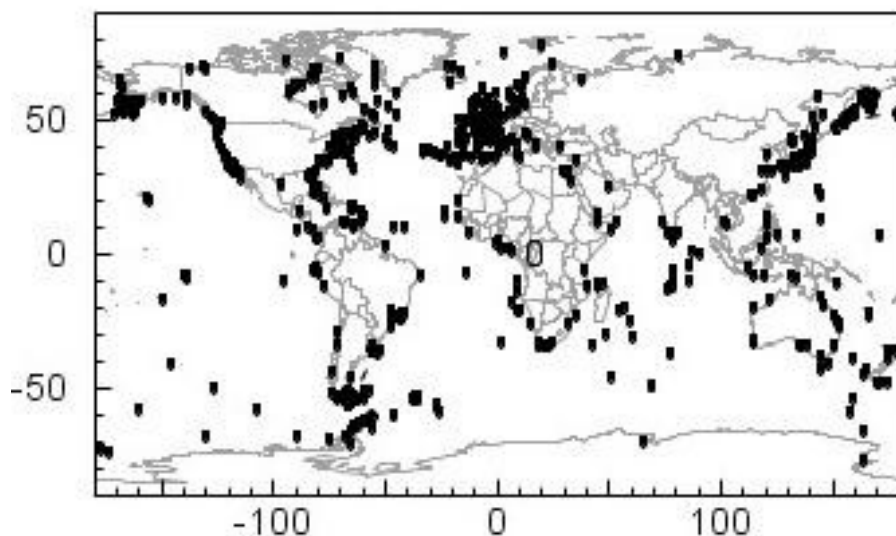


Figura 1. Ocorrência do gênero *Styela*. Cada ponto representa um registro na literatura.

A partir destes dados, foram detalhados os padrões de distribuição nos oceanos, latitudes e profundidades para cada espécie, além de uma classificação quanto à amplitude de ocorrência (Tabela 1).

Tabela 1. Lista de espécies de *Styela*, distribuição geográfica, latitudinal e de profundidade

Espécie	Clas-	Oceanos	Latitudes	Profundi
---------	-------	---------	-----------	----------

	sifi- cação			-dade (m)
<i>adriatica</i>	R	Atlântico	Temp. Norte	50-500
<i>aequatorialis</i>	R	Atlântico	Tropical	-----
<i>angularis</i>	R	Atlântico+Índico	Temp. Sul	0-64
<i>aomori</i>	R	Pacífico	Temp. Norte	-----
<i>asterogama</i>	R	Pacífico	Tropical	50-200
<i>bathybia</i>	R	Atlântico	Ártico	2000-
<i>brevigaster</i>	R	Pacífico	Tropical+Temp. Sul	500-2000
<i>calva</i>	G	Atlant. + Indico + Pacífico	Ártico+Temp. Norte+Tropical+Temp. Sul	2000-
<i>canopus</i>	GI	Atlant. + Indico + Pacífico	Temp. Norte+Tropical+Temp. Sul	0-200
<i>chaini</i>	G	Atlântico	Ártico+Temp. Norte+Temp. Sul	2000-
<i>changa</i>	R	Pacífico	Tropical+Temp. Sul	200-500
<i>charcoti</i>	G	Atlântico+Índico	Ártico+Temp. Norte+Tropical+Temp. Sul	2000-
<i>clava</i>	GI	Atlântico+Pacífico	Ártico+Temp. Norte+Tropical+Temp. Sul	0-50
<i>clavata</i>	R	Pacífico	Ártico+Temp. Norte	0-200
<i>complexa</i>	R	Pacífico	Tropical	0-50
<i>coriacea</i>	G	Atlântico+Pacífico	Ártico+Temp. Norte	0-500
<i>crinita</i>	G	Atlant. + Indico + Antártica	Temp. Norte+Tropical+Temp. Sul +Antártica	2000-
<i>easter</i>	R	Pacífico	Temp. Norte	-----
<i>eurygaster</i>	R	Atlântico	Tropical	50-200
<i>gagetyleri</i>	R	Índico	Tropical	200-500
<i>gelatinosa</i>	G	Atlântico+Índico	Ártico	200-2000
<i>gibbsii</i>	R	Pacífico	Temp. Norte	0-50
<i>glans</i>	U	Atlant. + Indico + Antártica	Temp. Sul+Antártica	0-2000
<i>hadalis</i>	R	Pacífico	Temp. Norte	2000-
<i>izuana</i>	U	Pacífico	Temp. Norte	200-500
<i>kottae</i>	G	Pacífico+Antártica	Temp. Sul+Antártica	2000-
<i>natalis</i>	R	Índico	Tropical	-----
<i>loculosa</i>	G	Atlântico	Ártico+Temp. Norte+Tropical+Temp. Sul	2000-
<i>longiducta</i>	R	Índico	Tropical+Temp. Sul	200-500
<i>longipedata</i>	R	Pacífico	Temp. Norte	-----
<i>longitubis</i>	R	Pacífico	Temp. Norte	-----
<i>macreteron</i>	G	Pacífico	Ártico+Temp. Norte	0-200

<i>magalhaensis</i>	R	Atlântico+Pacífico	Temp. Sul	0-500
<i>mallei</i>	R	Índico	Temp. Sul	-----
<i>materna</i>	R	Atlântico+Antártica	Temp. Sul+Antártica	0-500
<i>meandria</i>	R	Pacífico	Tropical	0-50
<i>meteoris</i>	R	Índico	Tropical	500-2000
<i>mínima</i>	R	Atlântico	Temp. Norte	2000-
<i>monogamica</i>	R	Pacífico	Temp. Norte	-----
<i>montereyensis</i>	R	Pacífico	Temp. Norte	0-50
<i>multitentaculata</i>	R	Pacífico	Ártico	50-200
<i>ordinaria</i>	R	Índico	Tropical+Temp. Sul	2000-
<i>paessleri</i>	U	Atlântico+Índico	Temp. Sul	0-200
<i>plicata</i>	GI	Atlant. + Indico + Pacífico	Ártico+Temp. Norte+Tropical+Temp. Sul	0-50
<i>polypes</i>	R	Pacífico	Temp. Sul	2000-
<i>psoliformes</i>	R	Índico	Tropical	200-2000
<i>rustica</i>	G	Atlant. + Indico + Pacífico	Ártico+Temp. Norte	0-500
<i>schmitti</i>	R	Atlântico+Antártica	Temp. Sul+Antártica	0-200
<i>sericata</i>	G	Índico + Pacífico +Antártica	Temp. Sul+Antártica	2000-
<i>sigma</i>	G	Atlântico+Pacífico	Ártico+Temp. Norte+Tropical	200-2000
<i>similis</i>	G	Atlântico	Temp. Norte+Tropical+Temp. Sul	500- 2000-
<i>squamosa</i>	G	Pacífico + Antártica + Atlântico	Temp. Norte+Tropical+Temp. Sul+Antártica	500- 2000-
<i>suluensis</i>	R	Pacífico	Tropical	50-200
<i>talpina</i>	R	Índico	Temp. Sul	-----
<i>tenuibranchia</i>	G	Índico+Pacífico	Ártico+Tropical+Temp. Sul	2000-
<i>tesseris</i>	R	Pacífico	Temp. Norte	-----
<i>thalassae</i>	R	Atlântico	Temp. Norte	200-500
<i>theeli</i>	R	Atlântico	Ártico	-----
<i>tokiokai</i>	R	Pacífico	Temp. Norte	0-50
<i>truncata</i>	G	Pacífico	Ártico+Temp. Norte	0-50
<i>uniplicata</i>	R	Atlântico	Ártico	0-500
<i>wandeli</i>	R	Atlântico+Antártica	Temp. Sul+Antártica	0-500
<i>yakutatensis</i>	R	Pacífico	Ártico+Temp. Norte	50-200

R= restrita, G = com distribuição global ou disjunta, GI = invasora, U = classificação indefinida

A partir da tabela 1 verificou-se que, das 63 espécies, 23 apresentaram distribuição limitada ao Oceano Pacífico, 11 ao Atlântico, 8 ao Índico e 21 não apresentaram ocorrência apenas em um oceano. Entre estas últimas, 13 espécies estão distribuídas em dois oceanos e 8 em três oceanos (figura 2).

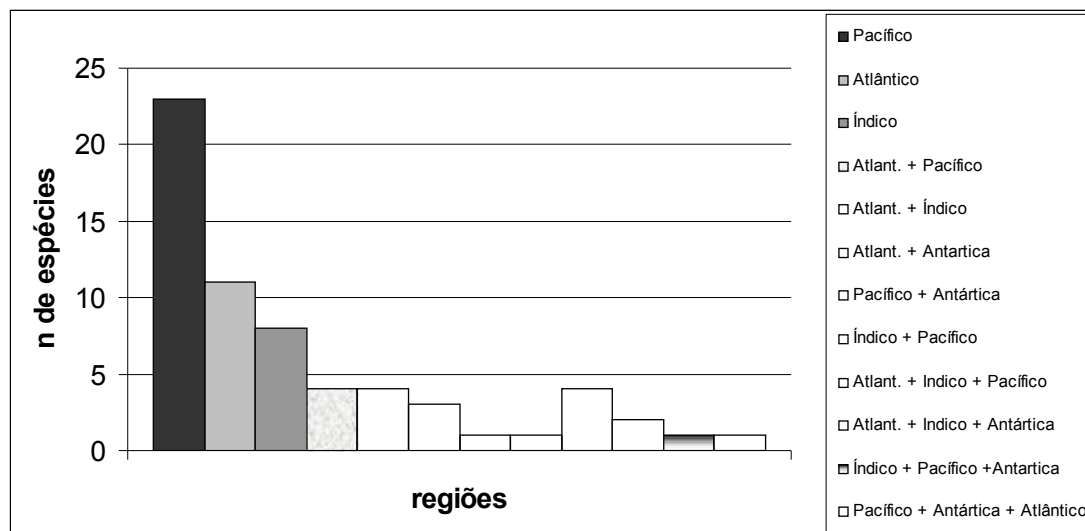


Figura 2. Riqueza de espécies nos diferentes Oceanos.

Ao analisar a distribuição das espécies nas faixas latitudinais, percebeu-se que houve predomínio nas faixas Temperadas Norte e Sul, deste modo, juntaram-se os dados das faixas temperadas, os das faixas polares (Ártico e Antártica) e comparou-se, juntamente com os dados da faixa tropical, para se poder inferir um padrão latitudinal do gênero. Na Figura 3, pode-se ver claramente a preferência do gênero por áreas temperadas, seguidas pelas polares e por último regiões tropicais, sendo então, um gênero mais presente em águas frias.

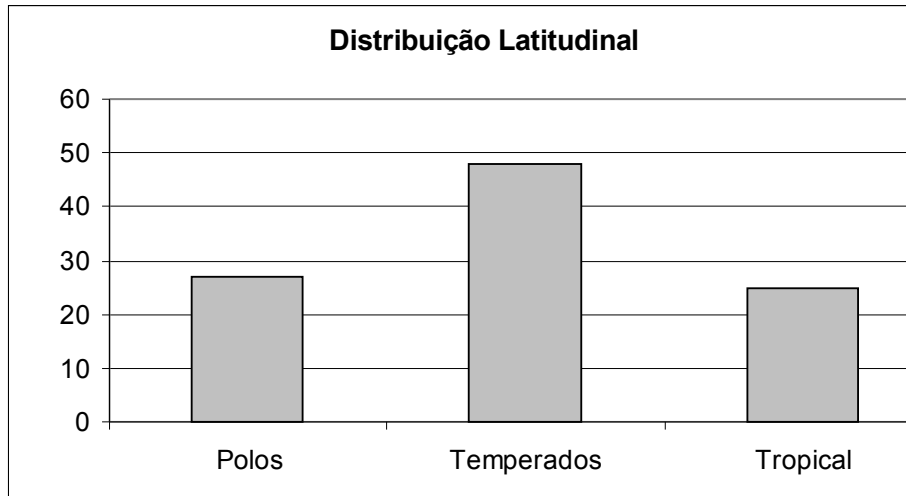


Figura 3. Riqueza de espécies e padrão de distribuição latitudinal.

Para se ter maior compreensão da distribuição latitudinal do grupo, comparou-se a Padrão de Distribuição Longitudinal (Oceanos) faixa latitudinal com o total de ocorrências de espécies por faixa (figura 4). Pode-se observar claramente que a região Temperada Norte supera o número de ocorrência em ambos os casos (restritas e total). Seguida da região Temperada Sul em ocorrência total e Tropical em espécies restritas. A região Antártica possui o menor número de ocorrência total e não apresentou nenhuma espécie restrita.

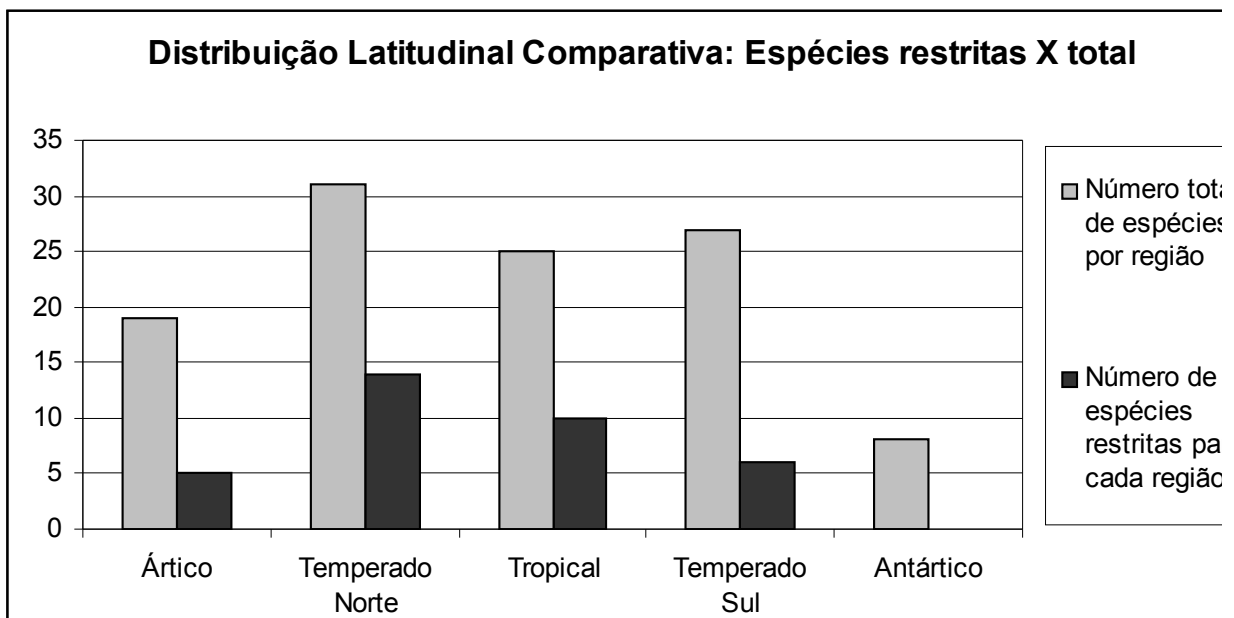


Figura 4: Riqueza de espécies com distribuição restrita e número total de ocorrências em cada faixa de latitude.

As profundidades de ocorrência das espécies foram divididas em cinco classes para elaboração da figura 5, a qual mostra a amplitude de distribuição vertical do gênero. Pode-se notar uma aparente preferência por profundidades rasas devido ao maior número de ocorrências na classe 0-50m, seguida da classe 50-200m. Mas por outro lado, ao analisar a quantidade de espécies dentro e fora da Plataforma Continental, verifica-se que tanto dentro (0-200m) quanto fora (200-2000-m) existe o mesmo número de ocorrências (39). Das 63 espécies analisadas, para 11 não se encontraram dados de profundidade.

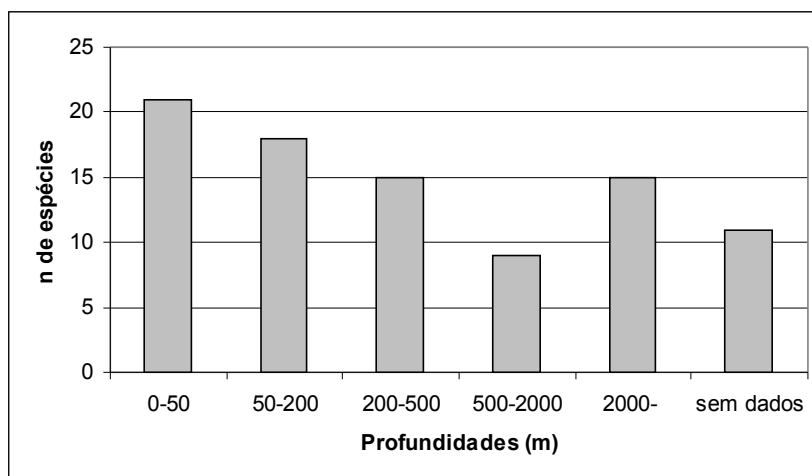


Figura 5. Ocorrência de espécies em cada classe de profundidade.

A soma das espécies em ambos os critérios de classificação (latitude e profundidade) é superior ao número total de espécies (63), pois algumas possuem registros em mais de uma condição (ver tabela 1).

2. Padrões de distribuição em nível específico

A partir da classificação das espécies (tabela 1), elaborou-se a figura 6 que mostra que, das 63 espécies, 41 apresentaram distribuição restrita (R), 19 apresentaram distribuição disjunta ou ampla (G) - das quais 3 são as conhecidas invasoras (GI) - e as outras 3 espécies foram consideradas indefinidas (U).

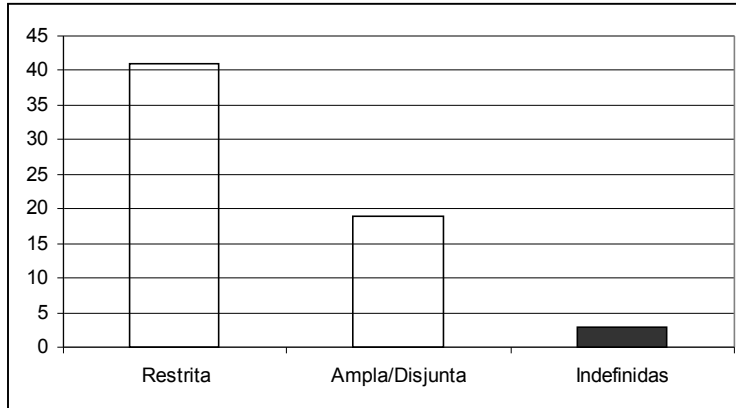


Figura 6: Classificação das espécies quanto a sua distribuição

A figura 6 mostra que a grande maioria das espécies apresenta distribuição restrita, o que pode ter sido influenciado pela pequena quantidade de registros. Para averiguar esse problema fez-se uma quantificação do número de referências consultadas que citaram a ocorrência de cada uma dessas espécies (figura 7), o que demonstrou que dentre as 41 espécies com distribuição restrita, 23 foram citadas por apenas um artigo, 13 citadas por 2 a 5 artigos e apenas 5 espécies foram citadas por até 8 referências.

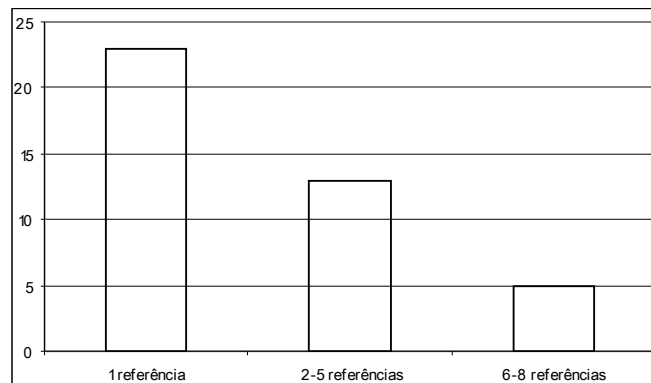


Figura 7: Quantidade de referências por espécie restrita

As espécies *Styela paessleri* Michaelsen, 1898 , *S. glans* Herdman, 1881 e *S. izuana* (Oka, 1934) foram classificadas como indefinidas (U) na tabela 1 e figura 6, pois a pequena quantidade de registros e a distribuição irregular não permitiram que fossem encaixadas em

nenhuma outra classificação, o que mostra a figura 8 em que estão dispostos seus pontos de ocorrência.

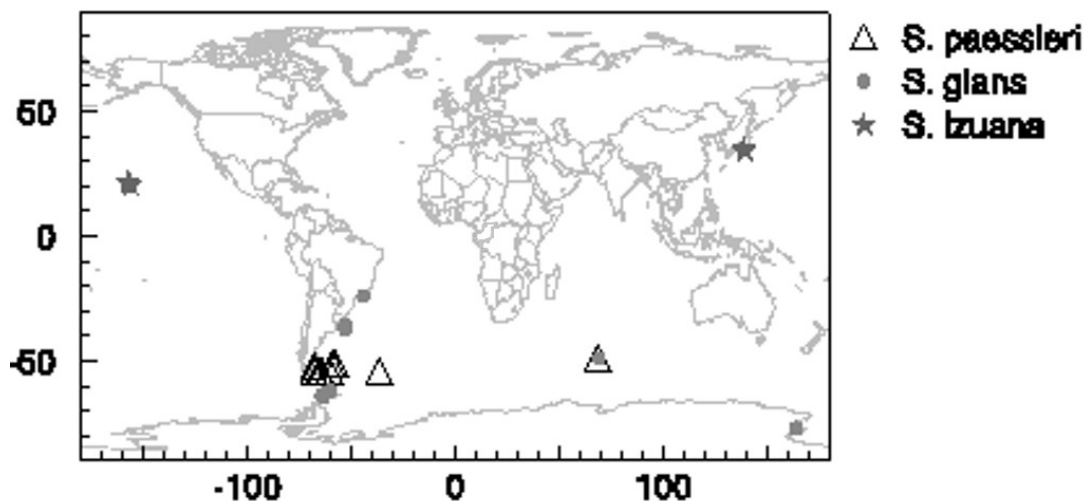


Figura 8: Distribuição das espécies indefinidas

As espécies consideradas como tendo distribuição ampla ou disjunta (G) foram separadas em quatro categorias: Profundas, Invasoras (GI), Circumpolares e Anfi-oceânicas a partir dos seus dados de ocorrência latitudinal, longitudinal e vertical. A partir da figura 9 pode-se perceber que as espécies encontradas em profundidades acima de 500m (profundas) perfazem 12 das 19 espécies com distribuição ampla/disjunta. As outras 7 possuem ocorrências em profundidades de 0-500m, sendo portanto passíveis de transporte antropogênico e foram classificadas como: conhecidas invasoras - *S. clava*, *S. plicata* e *S. canopus* -, circumpolares - *S. rustica* (Linnaeus, 1767) e *S. coriacea* (Alder e Hancock, 1848) - e anfi-oceânicas - *S. macreteron* Ritter, 1913 e *S. truncata* Ritter, 1901.

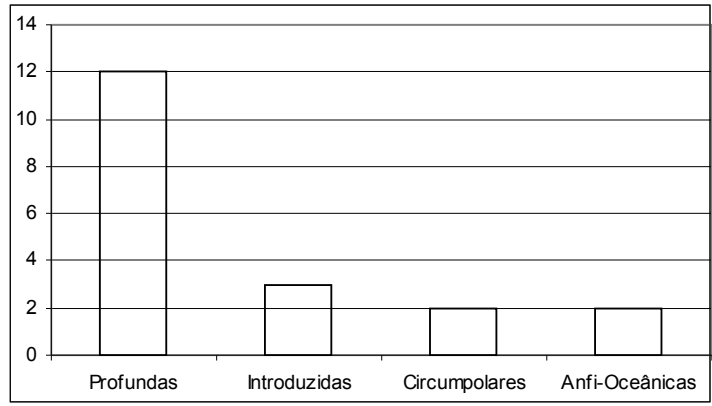


Figura 9. Categorias de distribuição das espécies com distribuição ampla ou disjunta.

Os padrões gerais de distribuição das espécies invasoras conhecidas são muito semelhantes, pois apresentam grande amplitude latitudinal e longitudinal, com restrição de profundidades dentro da plataforma continental (até 200 m) (figuras 10, 11 e 12), caracterizando um padrão das espécies com potencial invasor.

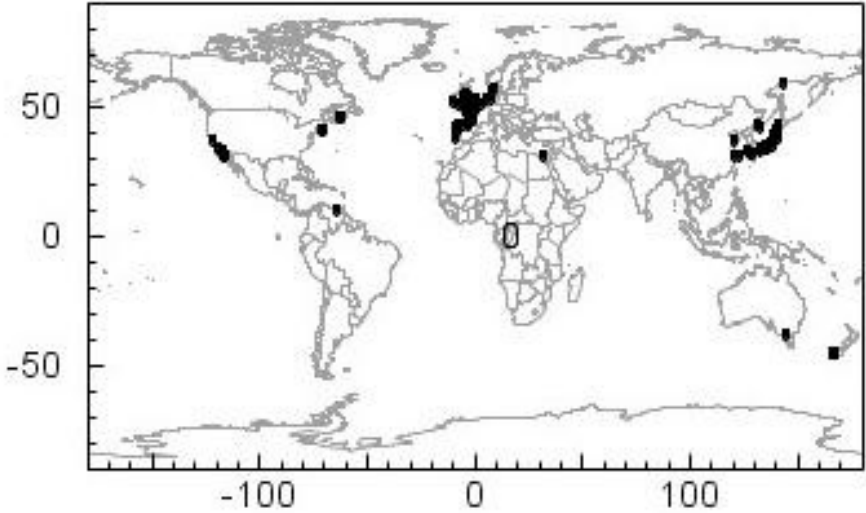


Figura 10. Distribuição de *S. clava*

Figura 11. Distribuição de S.

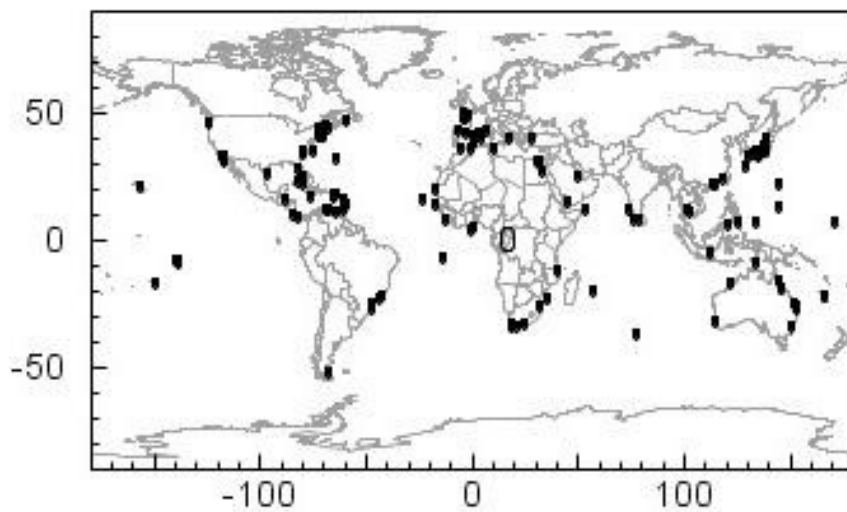
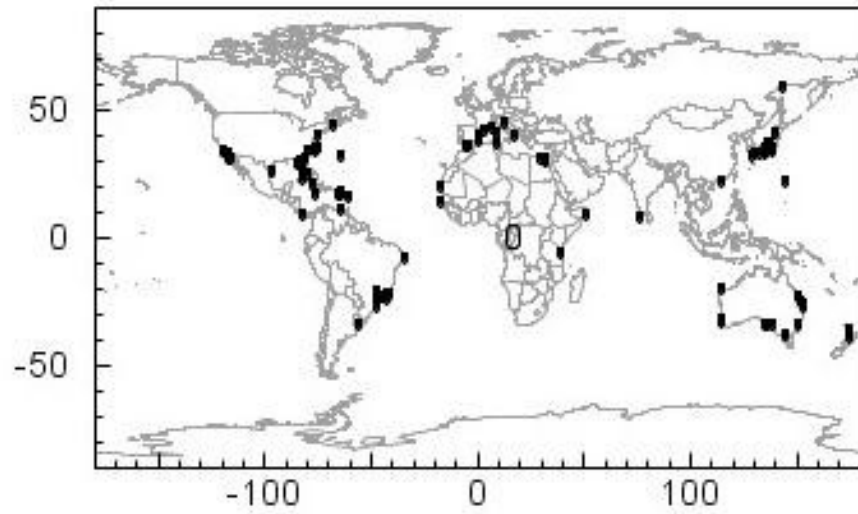


Figura 12. Distribuição de *S. canopus*

Figuras 10, 11 e 12: Distribuição das espécies conhecidas Invasoras.

Duas espécies presentes apenas em um oceano foram consideradas com distribuição ampla ou disjunta (*S. macreteron* e *S. truncata*), pois estão presentes em ambos os lados do

Oceano Pacífico (Figura 13), e deste modo, não apresentam uma distribuição limitada, tendo em vista a distância entre as costas e as barreiras geográficas presentes.

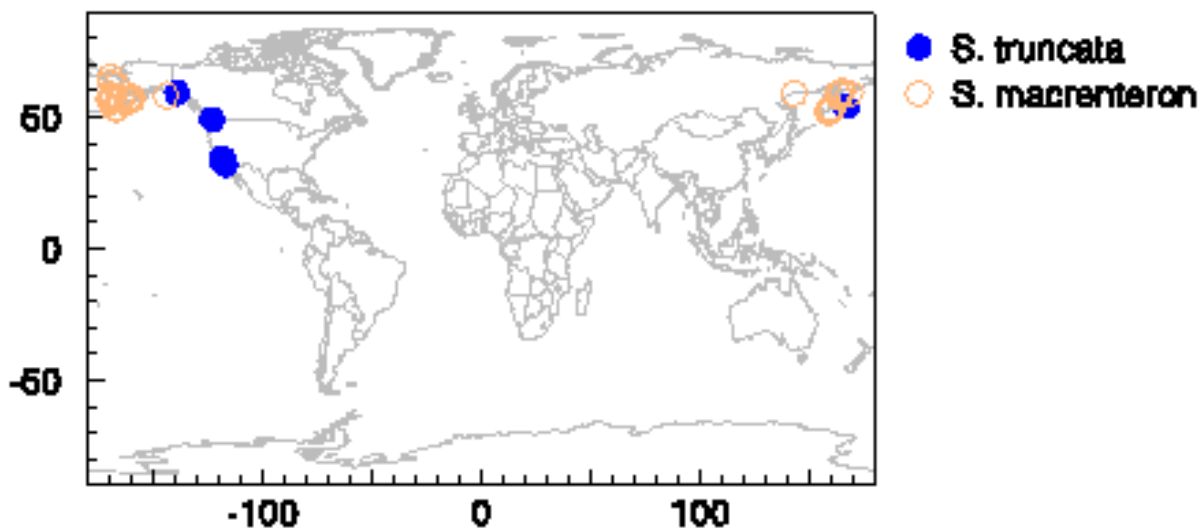


Figura 13. Distribuição das espécies anfi-ocênicas.

As outras duas espécies consideradas com distribuição ampla ou disjunta foram classificadas como circumpolares (*S. coriacea* e *S. rustica*), pois estão distribuídas em volta do Pólo (norte), ambas são encontradas em todas as costas temperadas Norte com ocorrência também em pontos Árticos, como mostra a figura 14.

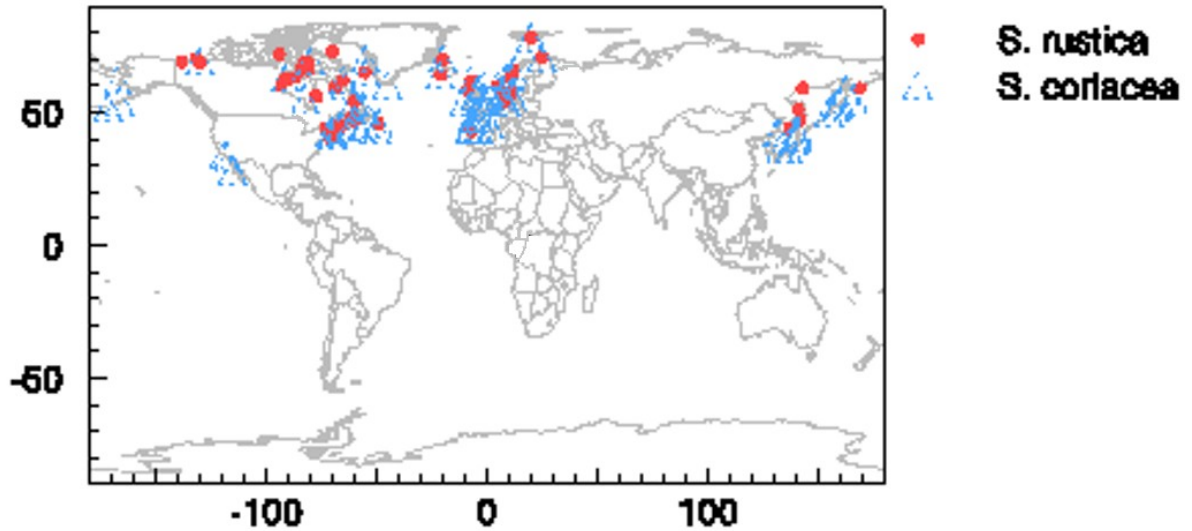


Figura 14. Distribuição das espécies circumpolares.

3. Considerações sobre algumas regiões

Além dos padrões gerais e específicos do gênero, as distribuições das espécies em algumas regiões se mostraram interessantes ao serem comparadas com outros táxons, deste modo, serão apresentados mapas de distribuição das espécies em regiões como Antártica e América do Sul (figura 15), Mediterrâneo (figura 16) e Cabo da Boa Esperança (figura 17), além de dados da relação entre as costas Atlânticas.

A figura 15 demonstra a relação entre a Península Antártica e Região Magelânica na América do Sul, com 3 espécies ocorrendo em ambas as regiões, representadas em vermelho no mapa.

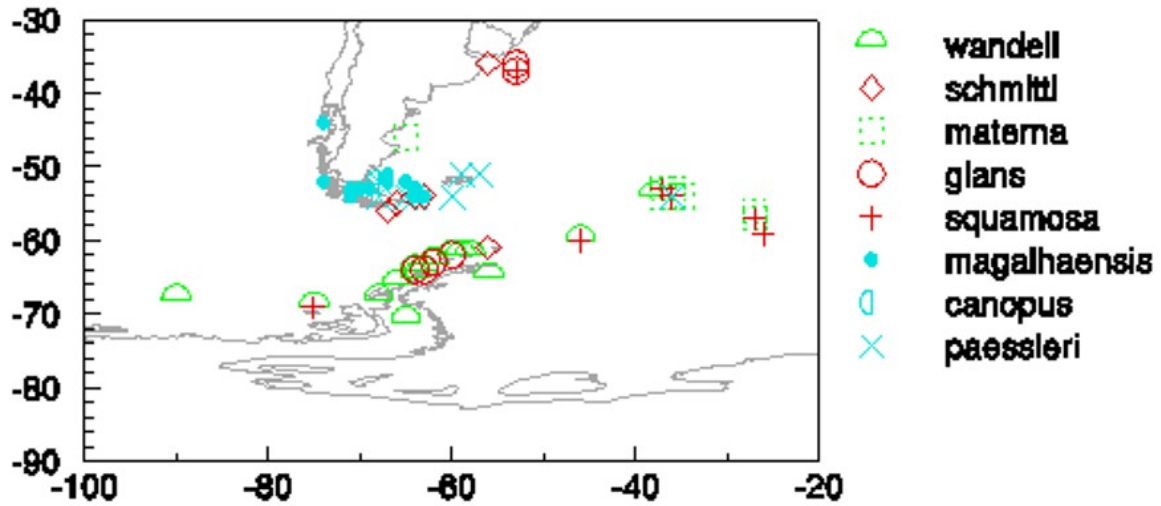


Figura 15: Distribuição de espécies entre Península Antártica e Região Magelânica. As espécies em azul são restritas à América do Sul, em verde restritas à Antártica e em vermelho ocorrem em ambas.

A figura 16 mostra a relação da fauna Mediterrânea com a Leste Atlântica, em que nota-se claramente que o Estreito de Gibraltar pode estar agindo como barreira para espécies profundas (em vermelho). A fauna mediterrânea mostra ser composta apenas por espécies cosmopolitas e de águas rasas, como as circumpolares e as três conhecidas invasoras, com exceção a *S. adriatica* que apresenta distribuição restrita ao Mar Adriático.

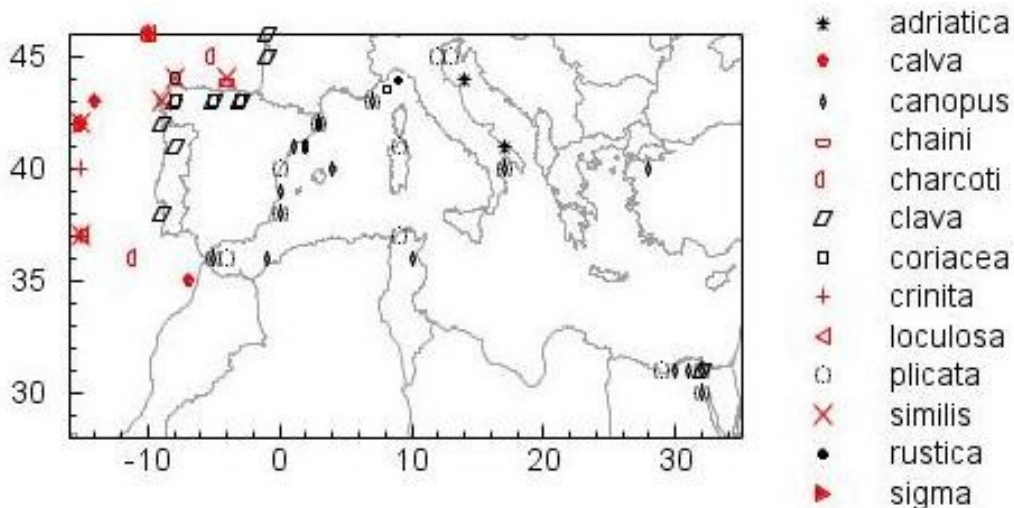


Figura 16: Distribuição das espécies da Região Mediterrânea e Atlântico leste. As espécies em vermelho ocorrem de 500-2000-m e em preto de 0-500m de profundidade.

O cabo da Boa Esperança, situado ao Sul da África (figura 17), apresenta apenas três espécies, duas das quais estão dispostas continuamente na costa, mostrando que as correntes fortes da região podem não ser uma barreira para dispersão.

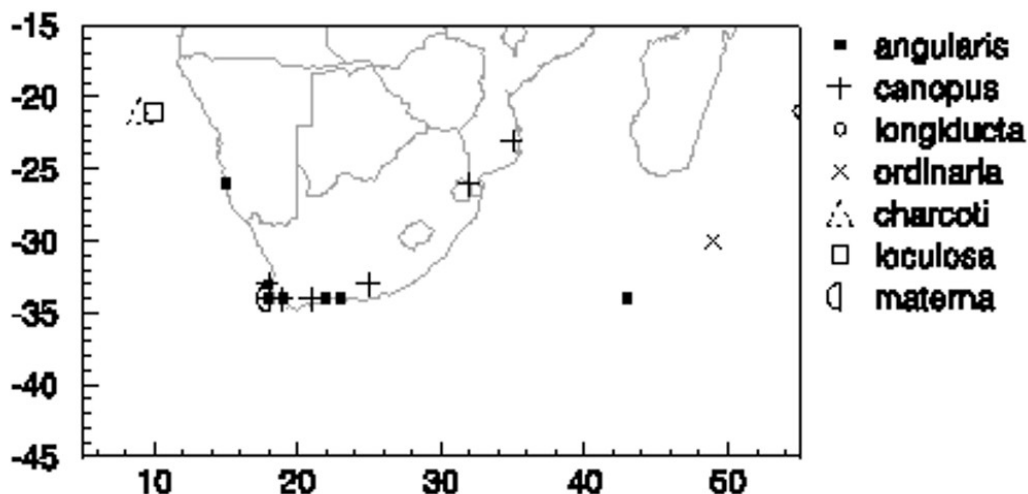


Figura 17: Distribuição de espécies na região do Cabo da Boa Esperança

Em relação à fauna Atlântica, das 29 espécies de *Styela* que ocorrem neste oceano, 15 ocorrem em ambas as costas Leste e Oeste, 7 ocorrem apenas na costa Leste e 7 apenas na costa Oeste, o que demonstra grande semelhança entre elas a partir do grande número (15) de espécies anti-atlânticas.

DISCUSSÃO

1. Padrões de distribuição gerais do gênero *Styela*

O gênero *Styela* está distribuído amplamente em todos os Oceanos e faixas latitudinais, com um maior aglomerado de pontos de ocorrência no hemisfério Norte, mostrando as regiões que são mais amostradas, principalmente Europa, Estados Unidos e Japão (figura 1), o que pode gerar um artefato para algumas análises.

O Oceano com maior número de espécies restritas foi o Oceano Pacífico, seguido do Atlântico e Índico (Figura 2). Uma hipótese que poderia explicar este fato é a antiguidade do Pacífico em comparação aos outros oceanos (Golikov et al., 1990), que teria dado mais tempo para especiações. Outros grupos com grande diversidade no Pacífico são gastrópodes (Linse et al., 2006), bivalves (Crame, 2000; Linse et al., 2006), e mais especificamente no Pacífico

Oeste briozoários, braquiópodes (Barnes & Griffiths, 2008) e ascídias em geral (Naranjo et al., 1998) Existe uma lacuna de estudos sobre gradientes longitudinais dos oceanos, devido a esse fato pouco se sabe sobre a riqueza e os fatores que podem influenciar esses padrões.

A distribuição latitudinal das espécies (Figura 3) mostrou maior riqueza em regiões temperadas, seguida da polar e por último tropical, mostrando a preferência de *Styela* por águas mais frias. Este padrão corrobora com aquele observado por Kott (1985) em que o gênero se mostrou mais diverso na Antártica, Ártico e mares temperados frios que na Austrália e Indo-oeste-Pacífico.

Segundo Golikov et al. (1990), a quantidade de formas de vida é limitada pelas condições geomorfológicas, físicas e químicas do ambiente, assim, condições árticas teriam bem menos quantidade de forma que regiões temperadas e essas menos que tropicais. Entretanto, os resultados deste trabalho mostram um padrão diferente para *Styela*. O predomínio de formas coloniais de ascídias em regiões tropicais e formas solitárias em águas frias (Primo & Vazquez, 2004) pode sugerir que na verdade são as adaptações a essas condições que podem ou não definir a quantidade de formas de uma dada região. Deste modo, o maior número de espécies de *Styela* em faixas temperadas mostra maior adaptação de sua estratégia solitária a essas condições.

O gradiente latitudinal de diversidade com maior riqueza taxonômica nos trópicos é amplamente difundido em ambientes continentais, mas a existência desse padrão nos oceanos tem sido surpreendentemente controversa (Roy et al., 2000). Muitos estudos recentes têm abordado esse tema e maior diversidade nos trópicos com declínio em direção ao Hemisfério Norte foi encontrada para briozoários (Clarke & Lindgard, 2000) e bivalves (Roy et al., 2000), em direção ao Hemisfério Sul em camarões (Astorga et al., 2003), briozoários (Barnes & Griffiths, 2008), gastrópodes e bivalves (Clarke et al., 2007) e em ambas as direções para moluscos em geral (Jablonski et al., 2006; Valentine et al., 2008) e bivalves (Crame, 2000). Enquanto em esponjas existe maior diversidade nos trópicos, decréscimo em regiões temperadas e aumento nos pólos, com riqueza similar entre Ártico e Antártica (McClintock et al., 2005). Um estudo com moluscos (Prosobranchia, Bivalve e Placophora) na plataforma americana do sudeste Pacífico mostrou maior diversidade em sentido do Hemisfério Sul, ao contrário do famoso gradiente latitudinal de diversidade, esse fato foi explicado pelo autor por 3 fatores: maior área da plataforma e heterogeneidade geomorfológica, isolamento geográfico devido à convergência de correntes antárticas e refúgios durante glaciações (Valdovinos et al., 2003).

O gradiente latitudinal se mostra assimétrico entre hemisfério norte e sul (Crame, 2000; Gray, 2001; Valdovinos et al., 2003; Rex et al., 2005) o que pode demonstrar a não existência de um fator geral que determine padrões de diversidade em larga escala. A principal diferença é que o gradiente tende a ser mais forte por latitude no Hemisfério Norte (Gray, 2001b; Linse et al., 2006) e por longitude no Hemisfério Sul (Linse et al., 2006; Barnes e Griffiths, 2008). Trabalhos recentes têm mostrado grande riqueza de espécies na região mais meridional dos oceanos (Valdovinos et al., 2003; Linse et al., 2006; Clarke, 2008) e um gradiente longitudinal de maior diversidade no Indo Oeste Pacífico (Crame, 2000; Linse et al., 2006; Barnes & Griffiths, 2008)

A maior diversidade nos trópicos em moluscos tem sido discutida e atribuída a uma junção de fatores como: temperatura da superfície marinha (Roy et al., 2000), maior antiguidade dos oceanos tropicais em comparação aos polares, padrões de produtividade primária, heterogeneidade de ambientes (como recifes de coral) e principalmente à história do clado (Crame, 2000). Grupos mais recentes estariam nos trópicos por este possuir maior taxa de diversificação evolutiva, deste modo, a maioria dos clados se origina nos trópicos e então se expande para regiões de altas latitudes sem perder a inicial distribuição tropical, assim, as altas latitudes apresentariam maior número de clados mais antigos, devido à taxa de especiação nos pólos ser mais baixa (Crame, 2000; Jablonski et al., 2006; Mittelbach et al., 2007; Valentine et al., 2008), em consequência os trópicos atuam como berçários e como museus de espécies (Jablonski 2006) enquanto temperado e polar mais como museus. A baixa de diversidade de alguns grupos em regiões temperadas e polares pode demonstrar que ainda não se estabeleceram completamente nestas regiões (Crame 2000). Testes desta hipótese com outros grupos são necessários, mas para isso são imprescindíveis dados fósseis, o que dificultaria estudos como este para ascídias devido à composição do corpo que impossibilita fossilização (Primo & Vazquez, 2004). Esta teoria chama a atenção sobre a crise de diversidade nos trópicos, que poderia trazer consequências evolutivas profundas não só para os trópicos quanto para altas latitudes (Jablonski et al., 2006).

Quando comparadas as ocorrências de espécies de *Styela* em cada faixa latitudinal, é clara a maior riqueza na faixa Temperada Norte tanto para espécies restritas quanto para o total, o que pode ter sido influenciado por uma maior amostragem nesta faixa (ver aglomerados de pontos na figura 1). Houve também grande riqueza de espécies restritas na faixa tropical e de espécies em geral na faixa Temperada Sul. O fato de espécies de altas latitudes serem expostas a grandes flutuações climáticas e adquirirem tolerância à amplitude térmica as possibilitaria alcançar grandes extensões geográficas (Powell, 2007) e poderia explicar a menor

taxa de espécies restritas em regiões temperadas que teriam mais espécies com ampla distribuição. Ao contrário, os trópicos são conhecidos pela alta taxa de especiação e espécies com distribuição limitada (Powel, 2007). Esta hipótese poderia explicar a presença de mais espécies de *Styela* de distribuição restrita na região tropical do que da região temperada sul e polar, no entanto contradiz a alta diversidade de espécies restritas encontradas no Temperado norte, que pode ter sido um artefato produzido por alta amostragem ou de que o gênero realmente apresenta restrição fisiológica a temperaturas mais quentes.

O maior número de espécies, tanto restritas como totais, no Ártico em comparação com a Antártica (figura 4) mostra um padrão diferente do normalmente estabelecido, em que a diversidade Antártica excede a Ártica (Gray, 2001; Clarke, 2008) devido principalmente à maior heterogeneidade estrutural entre organismos viventes, maior área geográfica (Gray, 2001) e pelo fato de ser mais antiga (Golikov et al., 1990; Gray, 2001). Além disso, a faixa latitudinal Antártica mostrou a menor riqueza e nenhum caso de endemismo para o gênero (figura 4), ao contrário do encontrado para ascídias em geral, em que esta região apresenta alto percentual de endemismos (Ramos-Espla et al., 2005), assim como para espécies de briozoários (Barnes e De Grave, 2000) e moluscos (Linse et al., 2006), mostrando assim, que é um local que facilita especiação. A fauna antártica de ascídias é considerada bem representada e pode ser comparada a locais como Havaí e Noroeste Europeu (Clarke, 2008), o que poderia eliminar a falta de amostragem como fator preponderante para este resultado. A baixa taxa de endemismos em nível de gêneros e famílias, ao contrário da alta taxa em nível de espécies, foi encontrada por Barnes e De Grave (2001) em comunidades antárticas incrustantes e foi explicada pelo isolamento relativamente recente da Antártica, o que poderia também ter causado esse padrão em espécies de *Styela*. Mas uma explicação alternativa seria o fato do isolamento da Antártica não ser efetivo, pois a Frente Polar possibilita passagem de espécies profundas (Clarke et al., 2005), as quais constituem a maioria das espécies antárticas, deste modo permite fluxo gênico e impede especiações.

Ao analisar a distribuição vertical das espécies (figura 5), pode-se ver o maior número de ocorrências em profundidades mais rasas (0-50 m). Mas ao unir os dados das ocorrências dentro da plataforma (0-50 m + 50-200 m), tem-se um total de 39 ocorrências e unindo os dados de fora da plataforma (200-500 m + 500-2000 m + 2000-) tem-se um total de 39 ocorrências também, o que nos mostra que as regiões mais profundas, sendo menos amostradas devido à maior dificuldade de acesso, poderão apresentar ainda maior riqueza na medida em que forem mais estudadas. Este fato pode levar à idéia de que existem mais espécies fora da Plataforma que dentro dela, o que corroboraria com a primeira comparação

controlada deste tipo, entre plataforma continental e zona batial da região Noroeste Atlântica, na qual se chegou à conclusão de que o oceano profundo suporta consideravelmente mais riqueza de espécies que a plataforma continental (Levin et al., 2001).

Ao considerar a história da formação das condições atuais do Hemisfério Norte, se estima que o Pacífico Norte tenha se estabelecido há cerca de 14 m.a., sendo considerado o mais antigo, enquanto o Norte Atlântico há cerca de 5 m.a., abrigando predominantemente espécies de origem pacífica (cerca de 75%) e o Ártico entre 2.5 e 1.8 ma atrás, com recente influência norte atlântica, mas com a maioria dos habitantes, incluindo os mais antigos e abundantes, de origem também pacífica (Golikov et al., 1990). Reunindo estas informações juntamente com os dados de possíveis origens das espécies invasoras, duas das quais no Noroeste Pacífico - *S. plicata* (Barros, 2007) e *S. clava* (Kott, 1985) - e uma no Indo-Oeste-Pacífico - *S. canopus* (Kott, 1985) - com a informação do fóssil mais antigo de Tunicados ser de origem também Pacífica, mais precisamente Sul da China no Cambriano (Chen et al., 2003), pode levar à hipótese de que *Styela* também tenha se originado no Pacífico e se dispersado (rotas de dispersão ou transporte antropogênico) ou se separado por processos vicariantes até as localidades atuais (figura 1). O que pode corroborar com a idéia de centro de origem, sendo a região com maior riqueza de formas do táxon (Golikov et al., 1990), pois o Pacífico, mais especificamente o Pacífico Noroeste, foi a região com maior diversidade de espécies de *Styela*.

2. Padrões de distribuição em nível específico

Das 63 espécies analisadas, 41 tiveram distribuição restrita (figura 6), o que corrobora com a afirmação de Kott (1974) de que se espera alta taxa de espécies com distribuição geográfica limitada para ascídias, possivelmente devido à limitada dispersão natural das larvas. A falta de amostragem de muitas das espécies pode ter hiperestimado o número de endemismos, como pode ser visto a partir da figura 7 em que a maioria (23) foi citada apenas uma vez na literatura, dificultando a avaliação de seus padrões. Este fato pode também obscurecer o verdadeiro número de espécies do gênero, pois como muitas foram citadas apenas uma vez e alguns registros são antigos, pode ocorrer da mesma espécie ser considerada com nomes diferentes por autores diferentes, além de erros de identificação, devido à falta de revisões taxonômicas.

As espécies classificadas como indefinidas *Styela glans*, *S. izuana* e *S. paessleri* não apresentaram distribuição clara (figura 8). *Styela izuana* foi encontrada no Japão e nas ilhas do Havaí em profundidades de 200 a 500 m. Como a distância entre estas duas localidades é relativamente grande para dispersão natural das larvas, é necessário que se saiba mais da ocorrência desta espécie para poder classificá-la. A espécie *S. paessleri* ocorre na faixa latitudinal Temperada Sul com pontos de ocorrência na região da América do Sul e Antártica (Terras do Fogo, Ilhas Falkland, Georgia do Sul) e um ponto distante no Oceano Índico (Ilhas Kerguelen), mas tendo em vista que é uma espécie costeira (profundidades de 0 a 200 m) e que entre essas regiões não existem ilhas, parece estar ocorrendo onde é possível dentro de suas exigências ambientais. Já a espécie *S. glans* ocorre em duas regiões da Antártica, alguns pontos na costa da América do Sul e um ponto disjunto nas Ilhas Kerguelen (Oceano Índico), possui ampla tolerância à profundidade, pois foi encontrada entre 0 e 200 m e entre 500 e 2000 m, o que não reflete ampla tolerância à temperatura, tendo em vista que se encontra em região Antártica. Este ponto no Índico pode ser resultado de introdução ou identificação incorreta e a ampla tolerância a profundidades (0-2000m) também pode refletir um incipiente conhecimento taxonômico. As duas últimas espécies podem ter sido dispersadas pela Corrente Circumpolar Antártica (Barnes e De Grave, 2000) devido à sua característica distribuição circumpolar Antártica.

Dentre as espécies com distribuição ampla estão *Styela macreteron* e *S. truncata* que podem ser consideradas anfi-oceânicas, por estarem presentes em ambas as costas do oceano Pacífico (Figura 13). Esta distribuição trans-pacífica foi encontrada em outros grupos como esponjas (Hadju, 1995), dípteros (Matile, 1990) e platelmintos (Sluys, 1989 *Apud* Sluys, 1994). Explicações para este padrão foram discutidas por Sluys (1994). O autor comenta que a clássica reconstrução pré-deriva dos continentes pode ajustar rotas biogeográficas trans-Atlânticas, trans-Antárticas e trans-Índicas, mas não consegue explicar rotas trans-Pacíficas, devido à existência do Oceano Tetis e Eopacífico. Deste modo, biogeógrafos têm agido de duas maneiras frente a esse problema: 1) Aceitar a reconstrução da Pangea e atribuir a distribuição a outros processos, tais como dispersão ou 2) Desenvolver novos modelos para reconstrução da Pangea, unindo dados biológicos e geológicos. A grande mobilidade da geologia Pacífica sugere que habilidade de dispersão e topografia tenham agido juntas numa relação recíproca, em que os táxons se movimentaram num cenário perdido na moderna geografia (Grehan, 2001).

De acordo com Vermeij (2005a), inferências baseadas apenas em distribuições atuais são incertas e freqüentemente enganosas, pois muitas, senão a maioria das espécies e clados têm passado por alterações significativas em suas extensões geográficas desde que evoluíram ou expandiram sua distribuição. Deste modo, algumas hipóteses serão levantadas, de acordo com dados de outros grupos marinhos amplamente conhecidos através de estudos filogenéticos, biogeográficos e paleontológicos (fósseis) para tentar explicar o padrão das espécies com ampla distribuição classificadas em anfi-oceânicas, circumpolares e indefinidas, com exceção das espécies já sabidamente invasoras, pois estas possuem padrões modificados pela dispersão com auxílio antropogênico. As espécies profundas também foram certamente influenciadas por tais fatores, mas como este trabalho tem um maior enfoque nas espécies rasas e com potencial de serem introduzidas, apenas estas serão consideradas.

Este trabalho apresenta uma análise da distribuição geográfica de um gênero em que não existem estudos filogenéticos, o que dificulta em muito as aferições biogeográficas, deste modo, as hipóteses geradas para explicações dos padrões podem não caracterizar os processos fielmente devido à lacuna de estudos de ancestralidade do grupo.

Muitas das espécies com ampla distribuição podem ter sofrido intercambio biótico, o qual é um fenômeno biogeográfico importante e bem difundido, desde cerca de 25 m.a. (Oligoceno) em pelo menos 10 regiões já conhecidas envolvendo biotas marinhas de água rasa e profunda (Vermeij, 2005a). A seguir serão tratadas quatro delas, as quais podem ter influenciado na distribuição ampla das espécies em questão. O intercâmbio trans-Ártico (movimento de espécies entre as bacias norte-Pacífica e norte-Atlântica) é relativamente bem conhecido especialmente para moluscos (Vermeij, 1991). Acredita-se que essa rota tenha ocorrido via Arquipélago Canadense (dispersão trans-canadense) do Pacífico para Atlântico na metade do Plioceno (5.2 - 3.4m.a), baseado no súbito aparecimento de grande número de moluscos e outros organismos do bento marinho de parentesco Norte Pacífico no estrato fóssil Plioceno da região Norte Atlântica (Collins et al., 1996). A abertura do Mar de Bering também no Plioceno pode ter permitido que este intercâmbio ocorresse (Vainola, 2003), assim como a formação do Istmo do Panamá na mesma época, que causou uma queda no nível do mar e uma inversão do fluxo rumo ao Estreito de Bering (Marincovich, 2000). O que pode ser uma hipótese para a distribuição circumpolar das espécies *S. rustica* e *S. coriacea* (figura 14), presentes em faixas latitudinais contínuas Temperada Norte e Ártica (Figura 14), este padrão também é encontrado em alguns bivalves (Vainola, 2003).

O intercâmbio trans-Pacífico Norte (movimento entre as costas Oeste e Leste norte Pacíficas) ocorreu de Leste para Oeste durante a metade do Mioceno e de Oeste para Leste no fim do Mioceno (Vermeij, 2005a), o que pode ter influenciado na dispersão das espécies classificadas como anfi-oceânicas (anfi-pacíficas) e circumpolares. O intercâmbio trans-Atlântico Norte (movimento entre as costas Leste e Oeste Norte Atlânticas) ocorreu na metade do Plioceno (Vermeij, 2005a; Wares, 2001), e pode ter dispersado as espécies circumpolares com atual distribuição anfi-atlântica. As espécies consideradas indefinidas *S glans* e *S. paessleri* (figura 8) possuem uma distribuição circumpolar Antártica e podem ter sido dispersadas através do intercâmbio circum-Antártico em torno da faixa temperada sul e sub-Antártica (Vermeij, 2005a).

Vários outros fatores podem ter influenciado a ampla distribuição destas espécies, tais como: 1) Respostas a mudanças climáticas como glaciações do Pleistoceno, o que pode ter formado barreiras geográficas efetivas ao longo Norte-Sul e Leste-Oeste favorecendo especiações geográficas (Collins et al. 1996); 2) Invasão natural das espécies costeiras em ilhas; 3) Invasão de espécies de zonas tropicais para temperadas; 4) Espécies que surgem em regiões geográficas pequenas e expandem rapidamente através de habitats aparentemente contínuos até chegar a distribuições muito amplas (Vermeij, 2005a); 5) Podem também refletir efeitos vicariantes antes da época de Pangea, não se pode excluir que algumas rotas atuais ainda refletem padrões distribucionais paleozóicas (Sluys, 1989 *apud* Sluys, 1994); 6) Deve-se também levar em conta extinções e re-invasões em diferentes épocas (Collins et al., 1996). Deste modo pode-se observar que sem estudos estratigráficos e filogenéticos é muito difícil inferir por quais processos as espécies passaram para atingir seus padrões atuais de distribuição, pois trata-se de milhões de anos de história. Para tunicados, por exemplo, estima-se o surgimento na grande explosão de espécies do Cambriano, há cerca de 543 milhões de anos (Chen et al., 2003) e assim, muitos eventos podem ter influenciado a atual distribuição. A tendência em nível de espécie seria mais conduzida por mudanças ambientais do Plio-Pleistoceno, enquanto padrões em níveis taxonômicos superiores teriam origens em eras geológicas mais antigas, tendo passado por regimes climáticos muito diferentes (Roy & Goldberg, 2007).

As correntes oceânicas são usadas para explicar dispersão para distribuições amplas, mas normalmente com indivíduos com longo período larval, pois dados de um trabalho sobre dispersão através de correntes com espécies anfi-atlânticas de gastrópodes (Scheltema, 1971) demonstram que a média de velocidade das correntes Atlânticas varia entre 0,5 a 2 km/h e o tempo estimado para atravessar o oceano atlântico seria de 96 a 400 dias, como as larvas de

Styela duram em torno de 12 h (Davis & Davis, 2007; 2008), esse tipo de dispersão só seria possível em larga escala temporal e com a ajuda de “stepping stones” ou objetos a deriva que permitissem incrustação.

Apesar de todas as hipóteses geradas para amplas distribuições existe ainda a possibilidade de transporte antropogênico, tendo em vista que ocorrem em águas rasas e apresentam ampla distribuição, assim como as conhecidas invasoras. Acredita-se que grande parte da distribuição atual dos organismos seja a mesma desde a última glaciação do Holoceno, mas a partir de 1830 começou-se a notar alteração da biota a partir da chegada de novos táxons, devido também ao advento de pesquisas (Carlton, 2003). O fato de navegações trans-oceânicas ocorrerem desde os Vikings, há cerca de 3 mil anos, pode revelar o tamanho da mudança que estes vetores podem ter causado às interpretações biogeográficas, ecológicas e evolutivas das comunidades marinhas (Carlton, 2003) ao possibilitar uma dispersão independente de tempo, espaço, barreiras, corredores e do potencial natural de cada organismo. A quantidade de invasões está intimamente ligada com o desenvolvimento de tecnologias para diminuir o tempo das viagens.

As espécies de *Styela* reconhecidas como invasoras são *S. clava* (Figura 10), *S. plicata* (Figura 11) e *S. canopus* (Figura 12) as quais apresentaram ampla distribuição nos oceanos, nas faixas latitudinais e em profundidades entre 0 e 50 m, com exceção de *S. canopus* encontrada até 200 m. A partir deste padrão, pode-se inferir que as espécies com ampla distribuição presentes na plataforma continental podem ser passíveis de transporte. É importante monitorar o aparecimento de tais espécies em novas regiões, para que se possa ter o conhecimento precoce da introdução e assim poder conter a proliferação e conseqüente dano ecológico e econômico.

As espécies circumpolares, anfi-oceânicas e indefinidas, por apresentarem ampla distribuição e estarem dentro da Plataforma, correm o risco de serem introduzidas em algumas localidades. Sabe-se que as espécies introduzidas normalmente são encontradas em substratos artificiais ou em estruturas de cultivos. A espécie *S. rustica* (circumpolar) habita substratos artificiais usados para cultivo de mexilhão no Mar Branco (Lezin et al., 2006), o qual poderia constituir um local de introdução, e deste modo merece atenção quanto à expansão de sua distribuição.

Regiões com grande diversidade são consideradas menos suscetíveis a invasões, da mesma maneira o contrário, em que regiões com menor diversidade tendem a facilitar invasão devido à falta de competidores, o que acelera a perda de diversidade e tende a homogeneizar

a biota mundial (Stacowicz et al., 1999). A constante diminuição da diversidade em muitas regiões costeiras e o aumento da temperatura global podem acentuar ainda mais o problema de invasões no mundo todo, deste modo estudos com foco na atual distribuição das espécies e monitoramento contínuo para percepção rápida de invasões seria uma solução para o controle, mas políticas públicas e leis mundiais devem ser mais eficazes quanto à regulamentação de embarcações.

As 12 espécies de mar profundo com ampla distribuição foram tratadas separadamente pelo fato dos sistemas costeiros e profundos possuírem ecologias fundamentalmente diferentes (Rex et al., 2005).

O oceano profundo é o ambiente mais extenso do planeta e ainda continua inexplorado (Levin et al. 2001), pouco se sabe sobre a estrutura das comunidades e a riqueza de espécies. A falta de substratos duros e a escassez de alimento são dois aspectos essenciais que a fauna profunda precisa se adaptar, enquanto que a temperatura baixa não parece importante, pois ascídias prosperam em zonas Antárticas e Árticas. A escassez de alimento levou ao aparecimento de novas formas com organização desconhecida para ascídias de águas rasas, como formas pedunculadas com sacos branquiais não ciliados, espécies com sifões orais hipertrofiados e até mesmo formas carnívoras sem saco branquial, mas a forma mais comum em águas profundas tem tamanho diminuto e sacos branquiais simplificados. Devido ao caráter extremo do habitat, estes animais têm um desenvolvimento limitado, permanecendo como formas neotênicas; essas formas são preservadas e fixadas provavelmente devido às condições deste ambiente serem muito estáveis (MONNIOT & MONNIOT, 1978). A radiação adaptativa de bentos ao ambiente profundo pode ser atribuída também a essa incomum estabilidade (Rex, 1981).

Segundo Monniot e Monniot (1974), a maior parte das ascídias profundas se revela cosmopolita, o que corrobora com os dados deste trabalho em que das 20 espécies que ocorrem em profundidades a partir de 500 m, 12 se mostram cosmopolitas. Esta distribuição das ascídias profundas está fortemente ligada às massas de água, às correntes profundas, ao tipo de sedimentação (Monniot & Monniot, 1975), a uniformidade global de condições básicas do ambiente e à falta de barreiras de isolamento (Wilson & Hessler, 1987).

Em escala regional, correntes erosivas de fundo tendem a homogeneizar a fauna dispersando juvenis e subadultos. Tendo em vista a grande área de fundo varrida por correntes erosivas, o impacto do hidrodinamismo na diversidade regional de espécies profundas pode ser considerável. Devido ao fato da fauna profunda ter distribuição esparsa, extensas amostras são

vitais para discriminação taxonômica de espécies e entendimento de seus pulos regionais, ou seja, ocorrência sem continuidade de região para outra (Levin et al., 2001). Deve-se também levar em conta que a lacuna taxonômica e existência de espécies crípticas poderiam levar erroneamente à idéia de cosmopolitismo (Wilson e Hessler, 1987).

3. Considerações sobre algumas regiões

A partir da elaboração de mapas notou-se que algumas regiões possuíam dados interessantes e mereciam ser discutidas, tais como: relação entre Região Magelânica e Península Antártica (figura 15), Mediterrâneo (figura 16), Cabo da Boa Esperança (Figura 17) e a similaridade entre as espécies presentes entre as costas Atlânticas.

Apesar da proximidade geográfica entre a Península Antártica e extremo Sul da América do Sul, a Antártica é considerada isolada pela Frente Polar, componente da Corrente Circumpolar Antártica, a qual atua como barreira de dispersão principalmente para espécies rasas (Clarke et al., 2005). *Styela wandeli* e *S. materna* ocorrem apenas ao sul da Frente Polar enquanto *S. paessleri*, *S. canopus* e *S. magalhaensis* apenas ao norte (figura 15), todas elas ocorrem em profundidades até 500 m, sendo possivelmente “barradas” pela Frente Polar. As espécies *S. glans*, *S. squamosa* e *S. schmitti*, por outro lado, ocorrem tanto ao sul quanto ao norte e essa distribuição pode ter duas explicações: 1. As duas primeiras ocorrerem em profundidades superiores a 500 m e deste modo poderiam ter ultrapassado a barreira; 2. Até o Cenozóico havia uma ligação entre as duas regiões, antes da formação da Corrente Circumpolar Antártica, o que poderia ter permitido a expansão destas espécies.

Alguns trabalhos (Ramos-Esplá et al., 1992 e Naranjo et al., 1998) afirmam que o Estreito de Gibraltar não se mostra uma barreira geográfica para as espécies de ascídias, ou seja, não existem muitas divergências entre as espécies que ocorrem dentro do Mediterrâneo e fora (Atlântico Leste), assim como para briozoários (Carballo et al., 1997). Ao contrário, para o gênero *Styela*, o Estreito de Gibraltar parece ser uma barreira (figura 16). Entre as espécies presentes no Mediterrâneo apenas uma parece ser nativa, *S. adriatica* restrita ao Mar Adriático e que possui modificações significativas de adaptação ao fundo não consolidado, sendo microscópica (Monniot e Monniot, 1975b). As demais são as invasoras (*S. clava*, *S. canopus* e *S. plicata*) e as circumpolares (*S. rustica* e *S. coriacea*). Todas estas espécies possuem algo em comum: ocorrem em profundidades de até 500 m e com exceção da espécie nativa, são cosmopolitas com ampla distribuição em regiões temperadas. As espécies presentes apenas no Atlântico Leste, por outro lado, ocorrem em profundidades superiores a 500 m. Desta forma,

essa divergência na distribuição pode ocorrer devido ao fato das águas Atlânticas entrarem no Mediterrâneo pela superfície e águas Mediterrâneas irem para o Atlântico em profundidades intermediárias e profundas (Carballo et al., 1997), o que limitaria a entrada no Mediterrâneo apenas para espécies rasas. A maior salinidade e densidade do Mediterrâneo com relação ao Atlântico (Carballo et al., 1997), também favoreceria espécies com maior tolerância, como as invasoras e circumpolares. Uma hipótese para esse padrão seria uma re-invasão mais recente desse gênero na região, com exceção de *S. adriatica*, que pode ter ocupado há mais tempo e se especializado às condições encontradas.

Assim como observado para a Antártica, a composição da fauna Mediterrânea é predominantemente formada por espécies cosmopolitas de *Styela*, o que contraria o fato do mediterrâneo apresentar uma grande riqueza de ascídias em geral (Peres, 1958; Naranjo et al., 1998).

A partir dos dois exemplos de barreira mostrados (Frente Polar e Estreito de Gibraltar) ressalta-se a importância da utilização de dados de distribuição vertical das espécies em estudos biogeográficos, pois estes podem nos trazer explicações mais reais tanto para distribuições ou gradientes longitudinais quanto para latitudinais.

Outra suposta barreira, o Cabo da Boa Esperança, separando o Oceano Índico do Atlântico ao Sul da África, não parece ser um empecilho para dispersão de *Styela*, pois *S. angularis* e *S. canopus* ocorrem de forma regular na costa (figura 17). Já havia sido observado que a forte ação de correntes, como a Corrente Agulhas, não constitui uma barreira oceanográfica para ocorrência das espécies de ascídias em geral (Primo e Vazquez, 2004).

Das vinte e nove espécies que ocorrem no Oceano Atlântico (tabela 1), quinze ocorrem em ambas as costas Leste e Oeste, sete ocorrem apenas na costa Leste e sete apenas na costa Oeste. Se considerarmos apenas as espécies atlânticas que ocorrem na região temperada norte tem-se um total de dezesseis espécies, sendo que doze ocorrem em ambas as costas, duas apenas na costa leste e duas na costa oeste. O grande número de espécies anfi-Atlânticas pode sugerir um padrão semelhante ao descrito para moluscos (Vermeij, 2005b) e para estrelas-do-mar *Asteria* (Wares, 2001) de uma ocupação unidirecional da Europa para as Américas na metade do Plioceno, com maioria das espécies de origem Norte Pacífica. Para Vermeij (2005b), nenhum táxon americano alcançou a Europa sem assistência humana, deste modo a Europa atuou como receptora de espécies norte-Pacíficas e como doadora para a América do Norte e esta última atuou apenas como receptora de espécies européias e de outras espécies que atravessaram o Mar de Bering.

CONCLUSÃO

Através de revisão bibliográfica da ocorrência das espécies do gênero *Styela* percebeu-se que possuem ampla distribuição mundial e a análise de sinonímias mostrou 63 espécies válidas. Conseguiu-se estabelecer padrões gerais para o gênero como ampla distribuição entre os oceanos, mas com maior riqueza no Pacífico, maior ocorrência em regiões temperadas, principalmente Temperado Norte e a grande ocorrência de espécies profundas, das quais grande parte se apresenta cosmopolita. Estes padrões fornecem indícios de que a área geográfica de origem do gênero seria o Pacífico noroeste, mas carecemos ainda de um estudo filogenético do táxon para melhor determinar a história evolutiva do mesmo e verificar se as espécies mais basais coincidem com uma distribuição pacífica. A consideração de distribuição vertical em estudos biogeográficos é de grande relevância, pois a Frente Polar se mostrou permeável a espécies profundas, enquanto que o Estreito de Gibraltar se mostrou uma barreira para espécies com profundidades superiores a 500 m. A maioria das espécies apresenta distribuição restrita. As espécies conhecidas introduzidas possuem padrão muito semelhante e este pode ser usado como indicador de potencial bioinvasor. Deve-se redobrar atenção com as espécies que possuem padrões parecidos, como *Styela rustica*, a qual já ocorre em substrato artificial, *S. coriacea*, *S. truncata*, *S. macreteron* e *S. glans*, pois possuem distribuição esparsa e ocorrem em profundidades rasas, sendo passíveis de transporte, para que seja possível uma identificação precoce da introdução e um conseqüente controle para evitar danos ecológicos e econômicos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ASTORGA, A., FERNANDEZ, M., BOSCHI, E. E. & LAGOS, N. 2003. Two oceans, two taxa and one mode of development: latitudinal diversity patterns of South American crabs and test for possible causal processes. **Ecology Letters** 6: 420–427
- BARNES, D. K. A. & DE GRAVE, S. 2000. Biogeography of southern polar bryozoans. **Vie et Milieu** 50: 261–274.
- BARNES, D. K. A. & DE GRAVE, S. 2001. Ecological biogeography of southern polar encrusting faunas. **Journal of Biogeography** 28: 359–365.
- BARNES, D. K. A. & FRASER, K. P. P. 2003. Rafting by five phyla on man-made flotsam Southern Ocean. **Marine Ecology Progress Series** 262: 289–291.

- BARNES, D. K. A. & GRIFFITHS, H. J. 2008. Biodiversity and biogeography of southern temperate and polar bryozoans. **Global Ecology and Biogeography** **17**: 84-99.
- BARROS, R. C. 2007. Dispersão global e filogeografia de *Styela plicata* (Leseuer, 1823) (Tunicata, Ascidiacea). Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós Graduação em Zoologia. 42f.
- BRIGGS, J. C., 2007. Marine Longitudinal biodiversity: causes and conservation. **Diversity and Distributions** **13**: 544-555.
- CARBALLO, J. L., NARANJO, S. & GARCIA-GOMEZ, J. C. 1997. Where does the Mediterranean Sea begin? Zoogeographical affinities of the littoral sponges of the Straits of Gibraltar. **Journal of Biogeography** **24**: 223-232.
- CARLTON, J. T. 2003. Community assembly and historical biogeography in the North Atlantic Ocean: the potential role of human-mediated dispersal vectors. **Hidrobiologia** **503**: 1 - 8.
- CARLTON, J. T. & GELLER, J. B. 1993. Ecological roulette: the global transport of nonindigenous marine organisms. **Science** **261**: 78 – 82.
- CHEN, J., HUANG, D., PENG, Q., CHI, H., WANG, X. & FENG, M. 2003. The first tunicate from the early Cambrian of South China. **Nanjing Institute of Geology and Paleontology** **100** (14): 8314-8318.
- CLARKE, A. 2008. Antarctic marine benthic diversity: patterns and processes. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, DOI 10.1016/j.jembe.2008.07.008 *in press*.
- CLARKE, A., BARNES, D. K. A. & HODGSON, D. A. 2005. How isolated is Antarctica? **Trends in Ecology and Evolution** **20** (1):1-3.
- CLARKE, A., GRIFFITHS, H. J., LINSE, K., BARNES, D. K. A. & CRAME, J. A. 2007. How well do we know the Antarctic marine fauna? A preliminary study of macroecological and biogeographical patterns in Southern Ocean gastropod and bivalve mollusks. **Diversity and Distributions** **13**:620-632.
- CLARKE, A. & LIDGARD, S. 2000. Spatial patterns of diversity in the sea: bryozoan species richness in the North Atlantic. **Journal of Animal Ecology** **69**: 799-814.
- COHEN, A. N. & CARLTON, J. T. 1998. Accelerating invasion rate in a highly invaded estuary. **Science** **279**: 555 – 558.
- COLLINS, T. M., FRAZER, K., PALMER, A. R., VERMEIJ, G. J. & BROWN, W. M. 1996. Evolutionary history of Northern Hemisphere *Nucella* (Gastropoda, Muricidae): Molecular, Morphological, Ecological, and Paleontological evidence. **Evolution**, **50** (6): 2287-2304.

- COUTTS, A. D. M. & DODGSHUN, T. J. 2007. The nature and extent of organisms in vessel sea-chests: A protected mechanism for marine bioinvasions. **Marine Pollution Bulletin** **54**: 875–886.
- CRAME, J. A. 2000. Evolution of Taxonomic Diversity Gradients in the Marine Realm: Evidence From the Composition of Recent Bivalve Faunas. **Paleobiology** **26** (2): 188-214.
- DAVIS, M. H. & DAVIS, M. E. 2005. *Styela clava* (Tunicata: Ascidiacea): a new addition to the fauna of the Portuguese coast. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom** **85**: 403 – 404.
- DAVIS, M. H. & DAVIS, M. E. 2007. The distribution of *Styela clava* (Tunicata, Ascidiacea) in European waters. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** **342**: p. 182-184.
- DAVIS, M. H. & DAVIS, M. E. 2008. First record of *Styela clava* (Tunicata, Ascidiacea) in the Mediterranean region. **Aquatic Invasions** **3** (2): 125 – 132.
- FARIA, S. B. 2006. Padrão de distribuição de Ascidiacea (Tunicata) no Atlântico e regiões polares adjacentes: um enfoque através da Análise Parcimoniosa de Endemicidade (PAE). Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós Graduação em Zoologia. 83f.
- GOLIKOV, A. N., DOLGOLENKO, M. A., MAXIMOVICH, N. V. & SCARLATO, O. A. 1990. Theoretical approaches to marine biogeography. **Marine Ecology Progress Series** **63**: 289-301.
- GRAY, J. S. 2001. Antarctic Marine Benthic biodiversity in a World-wide latitudinal context. **Polar Biology** **24**: 633-641.
- GRAY, J. S. 2001b. Marine Diversity: the paradigms in patterns of species richness examined. **Scientia Marina** **65** (2): 41-56.
- GREHAN, J. 2001. Biogeography and evolution of the Galapagos: integration of the biological and geological evidence. **Biological Journal of the Linnean Society** **74**: 267–287.
- HADJU, E. 1995. Macroevolutionary Patterns within the Demosponge Order Poecilosclerida : Phylogeny of the marine cosmopolitan genus *Mycale*, and an integrated approach to biogeography of the seas. Tese de Doutorado. Universidade de Amsterdam. 173p.
- JABLONSKI, D., ROY, K. & VALENTINE, J. W. 2006. Out of the Tropics: Evolutionary Dynamics of the Latitudinal Diversity Gradient. **Science** **314**, 102.
- KOTT, P. 1969. Antarctic Ascidiacea. **Antarctic Research Series** **13**: 239f.
- KOTT, P. 1974. The evolution and distribution of Australian tropical Ascidiacea. Proceedings of the Second International Coral Reef Symposium – Great Barrier Reef Committee: 405 - 422

- KOTT, P. 1985. The Australian Ascidiacea - Phlebobranchia and Stolidobranchia. **Memoirs of the Queensland Museum** **23**: 1 - 440.
- LAMBERT, C. C. & LAMBERT, G. 2003. Persistence and differential distribution of nonindigenous ascidians in harbors of the Southern California Bight. **Marine Ecology Progress Series** **259**: 145 – 161.
- LAMBERT, G. 2002. Nonindigenous Ascidians in Tropical Waters. **Pacific Science** **56** (3): 291 – 298.
- LAMBERT, G. 2005. Ecology and natural history of the protochordate. **Canadian Journal of Zoology** **83**: 34 – 50.
- LE BLANC, N., DAVIDSON, J., TREMBLAY, R., MCNIVEN, M. & LANDRY, T. 2007. The effect of anti-fouling treatments for the clubbed tunicate on the blue mussel, *Mytilus edulis*. **Aquaculture** **264**: 205 – 213.
- LEVIN, L. A., ETTER, R. J., REX, M. A., GOODAY, A. J., SMITH, C. R., PINEDA, J., STUART, C. T., HESSLER, R. R. & PAWSON, D. 2001. Environmental Influences on Regional Deep-Sea Species Diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics** **32**: 51 – 93.
- LEZIN, P. A., AGAT'EVA, N. A. & KHALAMAN, V. V. 2006. A Comparative Study of the Pumping Activity of Some Fouling Animals from the White Sea. **Russian Journal of Marine Biology** **32** (4): 245 – 249.
- 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.
- MARINCOVICH, L. 2000.** Central American Paleogeography controlled Pliocene Arctic Ocean molluscan migrations **Geology** **28** (6): 551-554.
- MATILE, L. 1990: Recherches sur la systématique et l'évolution des Keroplatidae (Diptera, Mycetophiloidea). **Mémoires Museum national d'Histoire naturelle** série A, **148**: 1-682.
- McCLINTOCK, J.B., AMSLER, C. D., BAKER, B. J. & VAN SOEST, R. W. M. 2005. Ecology of Antarctic Marine Sponges: An Overview. **Integrative and Comparative Biology** **45**: 359-368.
- MEYER, C. 2003. Molecular systematics of cowries (Gastropoda: Cypraeidae) and diversification patterns in the tropics. **Biological Journal of the Linnean Society** **79**: 401-459.
- MINCHIN, D., DAVIS, M. H. & DAVIS, M. E. 2006. Spread of the Asian tunicate *Styela clava* Herdman, 1882 to the east and south-west coasts of Ireland. **Aquatic Invasions** **1** (2): 91 – 96.

- MITTELBACH, G. G., SCHEMSKE, D. W., CORNELL, H. V., ALLEN, A. P., BROWN, J. M., BUSH, M. B., HARRISON, S. P., HURLBERT, A. H., KNOWLTON, N., LESSIOS, H. A., MCCAIN, C. M., MCCUNE, A. R., MCDADE, L. A., MCPEEK, M. A., NEAR, T. J., PRICE, T. D., RICKLEFS, R. E., ROY, K., SAX, D. F., SCHLUTER, D., SOBEL, J. M. & TURELLI, M. 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. **Ecology Letters** **10**: 315-331.
- MONNIOT, C. & MONNIOT, F. 1974. Ascides abyssales de l'Atlantique récoltées par le Jean Charcot (campagnes Noratlante, Walda, Polygas A). **Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle** **226** (Zoologie 154) :721 – 786.
- MONNIOT, C. & MONNIOT, F. 1975a. Abyssal Tunicates : an ecological paradox. **Annales de l'Institut Océanographique** **51** (1): 99 – 129.
- MONNIOT, C. & MONNIOT, F. 1975b. Sept especes d'ascides profondes de Mediterranée. **Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle** **330** (Zoologie 232): 1117-1134.
- MONNIOT, C. & MONNIOT, F. 1978. Recent work on the deep-sea tunicates. **Oceanography and Marine Biology. An Annual Review** **16**: 181 – 228.
- MONNIOT, C., MONNIOT, F. & LABOUTE, P. 1985. Ascides du port de Papeete (Polynesie francaise): relations avec le milieu naturel et apports intercontinentaux par la navigation. **Bulletin du Museum National d' Histoire Naturelle** **A7**(3): 481-495.
- NARANJO, S., CARBALLO, J. L. & GARCIA-GÓMEZ, J. C. 1998. Towards a knowledge of marine boundaries using ascidians as indicators: characterizing transition zones for species distribution along Atlantic-Mediterranean shores. **Biological Journal of the Linnean Society** **64**: 151 – 177.
- PAULAY, G. & MEYER, C. 2006. Dispersal and divergence across the greatest ocean region: Do larvae matter? **Integrative and Comparative Biology** **46** (3): 269–281.
- PERERA, M., BALLESTEROS, M. & TURON, X. 1990. Estudio de los organismos epibiontes en un cultivo de bivalvos marinos del delta del Ebro. **Cahiers de Biologie Marine** **31**: 385-399.
- PÉRÈS, J. M. 1958. Origine e affinités du peuplement en ascides de la Méditerranée. Rapport Comission Internacional. **Mediterranée** **14** : 493 – 502.
- POWEL, 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
- PRIMO, C. & VAZQUEZ, E. 2004. Zoogeography of the southern African ascidian fauna. **Journal of Biogeography** **31**: 1987 – 2009.

- RAMOS-ESPLÁ, A. A., BUENCUERPO, V., VAZQUEZ, E. & LAFARGUE, F. 1992. Some Biogeographical remarks about the Ascidian littoral fauna of the Straits of Gibraltar (Iberian Sector). **Bulletin de l'Institut Océanographique** **9**:125 – 132.
- RAMOS-ESPLÁ, A. A., CÁRCEL, J. A. & VARELA, M. 2005. Zoogeographical relationships of the littoral ascidiofauna around the Antarctic Peninsula, in the Scotia Arc and in the Magellan Region. **Scientia Marina** **69** (2): 215 – 223.
- RAMSAY, A., DAVIDSON, J., LANDRY, T. & ARSENAULT, G. 2008. Process of invasiveness among exotic tunicates in Prince Edward Island, Canada. **Biological Invasions**, DOI 10.1007/s10530-007-9205-y .
- REX, M. A. 1981. Community Structure in the Deep-Sea Benthos. **Annual Review of Ecology and Systematics** **12**: 331 – 353.
- REX, M. A., CRAME, A., STUART, C. T. & CLARKE, A. 2005. Large-scale biogeographic patterns in marine mollusks: A confluence of History and productivity? **Ecology** **86** (9):2288 – 2297.
- ROCHA, R. M. & KREMER, L. P. 2005. Introduced ascidians in Paranaguá Bay, Paraná, southern Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia** **22** (4): 1170 – 1184.
- ROY, K. & GOLDBERG, E. E. 2007. Origination, Extinction, and Dispersal: Integrative Models for Understanding Present-Day Diversity Gradients. **The American Naturalist** **170**: S71-S85.
- ROY, K., JABLONSKI, D. & VALENTINE, J. W. 2000. Dissecting latitudinal diversity gradients: functional groups and clades of marine bivalves. **Proceedings of the Royal Society B** **267**: 293-299.
- SCHELTEMA, R. S. 1971. Larval dispersal as a means of genetic exchange between geographically separated populations of shallow-water benthic marine gastropods. **Biological Bulletin** **140**: 284-322.
- SHERMAN, C. D. H., HUNT, A. & AYRE, D. J. 2008. Is life history a barrier to dispersal? Contrasting patterns of genetic differentiation along an oceanographically complex coast. **Biological Journal of the Linnean Society** **95**: 106–116.
- SLUYS, R. 1989. A monograph of the marine triclads. Rotterdam and Brookfield, VT: A.A. Balkema.
- SLUYS, R. 1994. Explanations for biogeographic tracks across the Pacific Ocean: A challenge for paleogeography and historical biogeography. **Progress in Physical Geography** **18**: 42-58.

- STACHOWICZ, J. J., WHITLATCH, R. B. & OSMAN, R. W. 1999. Species Diversity and Invasion Resistance in a Marine Ecosystem. **Science** **286**: 1577-1579.
- VAINOLA, R. 2003. Repeated trans-Arctic invasions in littoral bivalves: molecular zoogeography of the *Macoma balthica* complex. **Marine Biology** **143**: 935–946.
- VALDOVINOS, C., NAVARRETE, S. A. & MARQUET, P. A. 2003. Mollusk species diversity in the Southeastern Pacific: why are there more species towards the pole? **Ecography** **26**: 139–144.
- VALENTINE, J. W., JABLONSKI, D., KRUG, A. Z. & ROY, K. 2008. Incumbency, diversity, and latitudinal gradients. **Paleobiology** **34** (2): 169–178.
- VAN NAME, W.G. 1945. The North and South American ascidians. **Bulletin of the American Museum of Natural History** **84**: 1 - 476. New York.
- VERMEIJ, G. J. 1991 Anatomy of an invasion: the trans-Arctic interchange. **Paleobiology** **17**, 281–307.
- VERMEIJ, G. J. 2005a. From Europe to America: Pliocene to Recent trans-Atlantic expansion of cold-water North Atlantic mollusks. **Proceedings of the Royal Society B** **272**: 2545-2550.
- VERMEIJ, G. J. 2005b. Invasion as Expectation : A Historical fact of Life, p.315-339. Em : Species Invasions insights into Ecology, Evolution and Biogeography. Editores : SAX, D. V., STACHOWICZ, J. J. & GAINES, S. D. Editora Sinauer. 495p.
- WARES, J. P. 2001. Biogeography of *Asterias*: North Atlantic Climate Change and Speciation. **Biological Bulletin** **201**: 95–103.
- WILSON, G. D. R. & HESSLER, R. R. 1987. Speciation in the deep sea. **Annual Reviews of Ecology and Systematic** **18**: 185-207.