

Arquivos de Zoologia

Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo

Volume 45(esp.):5-24, 2014

www.mz.usp.br/publicacoes

www.revistas.usp.br/azmz

ISSN impresso: 0066-7870

ISSN on-line: 2176-7793

BIOGEOGRAFIA DOS PEIXES MARINHOS DO ATLÂNTICO SUL OCIDENTAL: PADRÕES E PROCESSOS

RODRIGO ANTUNES CAIRES¹

ABSTRACT

The presence of an endemic fauna in subtropical western Atlantic has been reported since the nineteenth century, but only in the last fifty years the processes that determined the distribution of organisms in this region have been studied. In this paper, hypothesis about the processes of diversification and the origin of this fauna between the coasts of Rio de Janeiro and Argentina, a region usually referred as Argentinean Province, are reviewed and discussed. Although previous authors have stated that speciation of this fauna was driven by relatively recent marine transgression/regression cycles, it was observed from more recent studies that the origin of endemic taxa in this province would have been older and in result of different processes, particularly dispersal from the eastern South Pacific. Problems in the recognition of endemic taxa and areas of endemism are presented and suggestions for future studies are provided.

KEY-WORDS: Biogeography; Fish; Argentinean Province; Regressions; Transgressions; Dispersal.

INTRODUÇÃO

Embora a fauna marinha das regiões tropicais e subtropicais do Atlântico ocidental (e da costa brasileira em particular) seja menos diversa que a encontrada em outras regiões, alguns aspectos chamam a atenção. O primeiro deles é que, a despeito de sua baixa diversidade, essa fauna é extremamente mal conhecida. Outro aspecto interessante de nossa fauna marinha, ainda mais se levando em conta que o Brasil é reputado como o país de maior diversidade de peixes neotropicais em sua porção continental (Vari & Malabara, 1998; Buckup *et al.*, 2007), é a grande presença de organismos típicos de regiões subtropicais e temperadas, ou que são proximamente relacionados a espécies dessas áreas. Cabe frisar que alguns desses organismos demersais são endêmicos, só sendo encontrados da

região entre as costas do Espírito Santo, Rio de Janeiro e Santa Catarina, até a Argentina (Figueiredo, 1977; Figueiredo & Menezes, 1978, 1980, 2000; Menezes & Figueiredo, 1980, 1985).

Os limites entre as regiões marinhas são mais fluidos que os dos ambientes terrestres e de água doce, o que torna mais difícil a definição das áreas de endemismo marinhas. Embora o reconhecimento de uma região subtropical na costa do Atlântico Sul ocidental seja extensamente suportado por dados hidrográficos (Emilsson, 1959, 1961; Castro & Miranda, 1998) e geomorfológicos (Kempff, 1972; Martins *et al.*, 1972; Milliman *et al.*, 1972; Furtado, 1973; Figueiredo Jr. & Madureira, 2004; Figueiredo Jr. & Tessler, 2004; Vital *et al.*, 2005), o exato delineamento de tal área de endemismo varia bastante de um autor para outro (*e.g.*, Dana, 1853; Balech, 1954; Hedgepeth, 1957;

López, 1963; Backus *et al.*, 1967; Palacio, 1977). Vários estudiosos (*e.g.*, Ekman, 1953; Vanucci, 1964; Absalão, 1989; Floeter & Soares-Gomes, 1998), por sua vez, afirmaram que o grau de endemismo da fauna do Atlântico Sul ocidental é muito baixo para que essa região seja considerada uma província biogeográfica. Essa região é frequentemente delimitada entre as costas do Rio de Janeiro e Argentina e denominada de Província Argentina (ver Cooke, 1895; Figueiredo, 1981; Boschi, 2000) ou de Província Paulista (Dana, 1853; Palacio, 1977).

Quantas espécies endêmicas existem nessa área? Das 300 espécies de crustáceos braquiúros que Melo (1996) assinalou na costa brasileira, 32 (pouco mais de 10%) podem ser consideradas exclusivas da região subtropical do Atlântico Sul ocidental, além de oito espécies circunscritas a essa região que também ocorrem no Pacífico Sul oriental. Spivak (1997), em seu estudo sobre os crustáceos decápodes do Atlântico Sul ocidental, encontrou uma proporção pouco maior de espécies endêmicas da região subtropical (22,2%, de um total de 243 espécies). Rios (1994) listou 1.420 espécies de moluscos na costa brasileira, das quais 134 (9,2%) seriam endêmicas da região subtropical do Atlântico Sul ocidental, e Figueiredo (1981) estimou que 25% das espécies de peixes costeiros assinalados na costa brasileira são encontrados exclusivamente nessa região.

É importante mencionar que até recentemente não se sabia se os organismos endêmicos da região subtropical do Atlântico Sul ocidental compartilhavam ou não uma história comum de origem, mesmo porque a maioria dos trabalhos acima mencionados são essencialmente descritivos, e a maioria dos autores não tentou estabelecer causas para as distribuições dos organismos que estavam estudando.

von Ihering (1907) foi o primeiro cientista a utilizar mecanismos históricos para tentar explicar a distribuição recente dos organismos demersais na região subtropical do Atlântico Sul ocidental. Segundo esse autor, que estudou a distribuição de várias espécies de moluscos fósseis e viventes na Argentina, as espécies dessa região teriam migrado de zonas frias (Antártica, Ártico, ou zonas abissais) para as regiões temperadas e subtropicais, ou seriam relictos de linhagens que tinham ampla distribuição no Plioceno ou no Pleistoceno, durante as épocas glaciais. Berg (1933) e Hubbs (1952) chegaram a conclusões semelhantes às de von Ihering, com base no fato de que muitas das espécies encontradas nessas regiões também são registradas – ou possuem espécies presumivelmente aparentadas – no Norte, nas proximidades do Círculo Polar Ártico, de modo que sua distribuição seria antitropical (*i.e.*,

fora dos trópicos). Já Figueiredo (1981), em sua tese de doutorado, atribuiu o isolamento e a especiação de vários representantes de peixes endêmicos da região subtropical da Província Argentina às retrações cíclicas do nível do mar durante as épocas glaciais mais recentes (8.000 a 18.000 anos).

Com base nas hipóteses mencionadas acima, depreende-se que as espécies endêmicas à região subtropical do Atlântico Sul ocidental teriam surgido recentemente (entre o Plioceno e o Pleistoceno, nos últimos ciclos glaciais-interglaciais), e que elas seriam mais relacionadas a espécies do Atlântico Norte ocidental ou do Pacífico oriental (Figueiredo, 1981). Há, no entanto, o problema de assumir que a origem das espécies endêmicas na zona subtropical do Atlântico Sul ocidental tenha sido recente, pois existem evidências de que linhagens de vários organismos marinhos sejam mais antigas do que se supunha anteriormente (Craw *et al.*, 1999; Heads, 2005a).

Uma compreensão melhor da história biogeográfica da região subtropical do Atlântico Sul ocidental vem esbarrando na grande carência de informações filogenéticas sobre os organismos marinhos endêmicos dessa área. Recentemente, alguns estudos de filogeografia têm permitido uma estimativa do tempo de especiação em várias linhagens marinhas (Knowlton, 2000; Barraclough & Nee, 2001), o que contribui para uma melhor compreensão dos padrões biogeográficos implicados na distribuição desses organismos. No presente trabalho, foi feito um levantamento dos estudos filogeográficos mais recentes sobre os peixes endêmicos dos mares subtropicais do Atlântico Sul ocidental, com o objetivo de tentar explicar os padrões e processos subjacentes na diversificação da fauna desta região.

Definindo áreas de endemismo no Atlântico Sul ocidental

Não há consenso a respeito da delimitação das áreas de endemismo do Atlântico Sul ocidental, como foi mencionado acima. A maior parte dos estudiosos admite a presença de uma província (chamada de Província Argentina ou de Província Paulista), entre a costa do Rio de Janeiro (23°S) e a Península Valdés (34°S), na Argentina, e de uma Província Magelânica (ou Patagônica) da Península Valdés ao Cabo Horn (56°S), no extremo sul da América do Sul (zona temperada do Atlântico Sul ocidental; Briggs, 1974). A região acima mencionada, entre 23°S e 34°S, será aqui chamada de região subtropical do Atlântico Sul ocidental, ou de Província Argentina, com base em Figueiredo (1981).

Das espécies endêmicas consideradas acima, há aquelas que ocorrem ao longo dessas duas províncias, e existem as que são exclusivas da Província Argentina. Há também uma fauna endêmica da chamada Província Magelânica relacionada à fauna encontrada no Oceano Austral (Antártica), que não será considerada aqui, porque a absoluta maioria desses organismos não é encontrada na costa brasileira. A ênfase neste trabalho é dada à literatura de filogenia e filogeografia que contemple ao menos uma espécie endêmica da Província Argentina/Magelânica (ou seja, uma espécie que ocorre no Atlântico ocidental, ao sul da costa do Rio de Janeiro). Estudos envolvendo organismos de recifes de corais não foram levantados, pelos seguintes motivos: em primeiro lugar, a distribuição desses organismos é diferente (ocorrem onde tem coral, do Maranhão à Santa Catarina; Moura, 2000); além disso, a biogeografia dos organismos de coral é relativamente bem conhecida (*e.g.*, Floeter & Gasparini, 2000; Floeter *et al.*, 2007). Da mesma forma, a distribuição das espécies estuarinas não foi abordada neste estudo pelo fato de que os processos que determinaram tal padrão distribucional certamente são distintos e estão fora do escopo do presente trabalho – por mais que a distribuição de alguns desses táxons seja semelhante à observada nos peixes endêmicos da Província Argentina (*ex. membros dos gêneros *Odontesthes**; Dyer, 1998; Malabarba & Dyer, 2002).

A tese de Figueiredo (1981), que representa a base para este trabalho, compreendeu a análise dos padrões de distribuição dos peixes marinhos demersais da plataforma continental ou da porção mais externa do talude. Peixes marinhos de outros ambientes, como os meso e batipelágicos (*p. ex.*, membros das famílias Gonostomatidae, Stomiidae, Myctophidae e Pseudoscopelidae) e os batidemersais (de famílias como Bythitidae e Zoarcidae) não haviam sido incluídos em seu estudo. Todavia, os peixes mesopelágicos de encontrados na costa brasileira e aparentemente restritos à região subtropical (tanto do Atlântico ocidental quanto do Pacífico oriental) foram incluídos na Tabela 1 e, embora não faça parte do escopo deste trabalho, o padrão distribucional destas espécies será discutido sucintamente adiante.

As principais hipóteses que explicariam a origem da fauna subtropical demersal do Atlântico Sul ocidental são as seguintes (ver também Figueiredo, 1981):

- (1) o táxon endêmico é mais aparentado a um táxon de ampla distribuição no Atlântico Sul ocidental. Através dos eventos cíclicos de variação do nível do mar, uma das populações dessa espécie ancestral ficaria isolada na região subtropical e

então teria sofrido especiação, sendo essa diferença mantida mesmo após o contato entre as populações ser restabelecido. Isso caracteriza especiação parapátrica, na qual as distribuições das espécies irmãs se sobrepõem;

- (2) o táxon endêmico é mais aparentado, a um outro táxon restrito à região subtropical do Atlântico Norte ocidental. O ancestral desses dois táxons teria ampla distribuição no Atlântico durante as épocas glaciais; com o aumento da temperatura nas zonas tropicais em épocas interglaciais, a população do táxon ancestral seria dividida em duas populações isoladas nas regiões subtropicais, e tais populações separadas sofreriam especiação, formando duas espécies diferentes de distribuição antitropical. O modelo nesse caso é de especiação alopátrica, pois as distribuições das espécies em questão não se sobrepõem.
- (3) o táxon endêmico é mais aparentado a outro táxon de regiões subtropicais do Pacífico oriental. Neste caso, no entanto, dois processos diferentes podem determinar o mesmo padrão. O primeiro processo seria a especiação alopátrica com isolamento causado tanto pelo continente quanto por diferenças das massas d'água, tipo de fundo etc., gerando uma espécie endêmica do Atlântico Sul ocidental. O outro processo seria a dispersão da linhagem do Pacífico para o Atlântico (ou vice-versa), originando um táxon com distribuição anfítropical no Hemisfério Sul – o pode ser constatado pela presença de espécies que ocorrem ao longo desta distribuição.

Como mencionado anteriormente, nos primeiros estudos biogeográficos da região foi assumido que o tempo de especiação tenha sido recente (entre o Plioceno e o Pleistoceno) – o que também se aplica às três hipóteses mencionadas acima. Estas hipóteses serão confrontadas adiante com as informações biogeográficas disponíveis na literatura mais recente, em particular com as estimativas de tempo de divergência das linhagens endêmicas da região subtropical do Atlântico Sul ocidental.

Estudos sobre a fauna de peixes endêmicos do Atlântico Sul ocidental

A fauna de peixes endêmicos da região subtropical do Atlântico Sul ocidental foi extensamente descrita (*e.g.*, Norman, 1937; López, 1963; Figueiredo,

TABELA 1: Lista de espécies de peixes que ocorrem na região subtropical do Atlântico ocidental. Espécies que também ocorrem no Pacífico estão indicadas por “X”; as demais espécies são endêmicas à região subtropical do Atlântico ocidental.

| TÁXON | DISTRIBUIÇÃO NO ATLÂNTICO | PRESENÇA NO PACÍFICO | REFERÊNCIAS |
|---|-------------------------------------|----------------------|--|
| Classe Chondrichthyes | | | |
| Família Callorhinchidae | | | |
| <i>Callorhynchus callorynchus</i> (Linnaeus, 1758) | São Paulo à Argentina | — | Soto (2001a); Gadig & Gomes (2003a) |
| Família Scyliorhinidae | | | |
| <i>Schroederichthys saurissqualus</i> Soto, 2001 | Paraná ao Rio Grande do Sul | — | Soto (2001b); Gadig & Gomes (2003b) |
| Família Triakidae | | | |
| <i>Mustelus fasciatus</i> (Garman, 1913) | Sul do Brasil à Argentina | — | Soto (2001a); Gadig & Gomes (2003c) |
| <i>Mustelus schmidti</i> Springer, 1939 | Rio de Janeiro ao Rio Grande do Sul | — | Soto (2001a); Gadig & Gomes (2003c) |
| Família Etmopteridae | | | |
| <i>Etmopterus lucifer</i> Jordan & Snyder, 1902 | Leste do Brasil à Argentina | X | Soto (2001a); Gadig & Gomes (2003d) |
| Família Squatinidae | | | |
| <i>Squatina argentina</i> (Marini, 1930) | Santa Catarina à Argentina | — | Vaz & Carvalho (2013) |
| <i>Squatina guggenheim</i> Marini, 1936 | Rio de Janeiro à Argentina | — | Vaz & Carvalho (2013) |
| <i>Squatina occulta</i> Vooren & Silva, 1991 | Espírito Santo ao Uruguai | — | Vaz & Carvalho (2013) |
| Família Narcinidae | | | |
| <i>Benthobatis krefftii</i> Rincón, Stehmann & Vooren, 2001 | Santa Catarina ao Rio Grande do Sul | — | Rincón, Stehmann & Vooren (2001); Gomes & Carvalho (2003) |
| <i>Discopyge tschudii</i> Heckel, 1846 | Rio Grande do Sul à Argentina | X | Figueiredo (1977); Gomes & Carvalho (2003); Menni <i>et al.</i> (2008) |
| Família Rhinobatidae | | | |
| <i>Rhinobatos horkelii</i> Müller & Henle, 1841 | Rio de Janeiro à Argentina | — | Figueiredo (1977); McEachran & Carvalho (2003) |
| Família Rajidae | | | |
| <i>Atlantoraja castelnaui</i> (Miranda-Ribeiro, 1907) | Rio de Janeiro ao Rio Grande do Sul | — | Barbosa & Gomes (1998); Menni & Stehmann (2000); Gomes & Gadig (2003) |
| <i>Atlantoraja cyclophora</i> (Regan, 1903) | Rio de Janeiro ao Rio Grande do Sul | — | Barbosa & Gomes (1998); Menni & Stehmann (2000); Gomes & Gadig (2003) |
| <i>Atlantoraja platana</i> (Günther, 1880) | Rio de Janeiro ao Rio Grande do Sul | — | Barbosa & Gomes (1998); Menni & Stehmann (2000); Gomes & Gadig (2003) |
| <i>Bathyraja schroederi</i> (Krefft, 1968) | Rio de Janeiro à Argentina | — | Krefft (1968); Menni & Stehmann (2000); Gomes & Gadig (2003) |
| <i>Dipturus diehli</i> Soto & Mincarone, 2001 | Santa Catarina | — | Soto & Mincarone (2001); Gomes & Gadig (2003) |
| <i>Dipturus flavirostris</i> (Philippi, 1892) | Sul do Brasil | X | Gomes & Picado (2001); Gomes & Gadig (2003) |
| <i>Dipturus leptocauda</i> (Krefft & Stehmann, 1975) | Sul do Brasil | X | Krefft & Stehmann (1975); Gomes & Picado (2001); Gomes & Gadig (2003) |
| <i>Dipturus menni</i> Gomes & Paragó, 2001 | Rio de Janeiro ao Rio Grande do Sul | X | Gomes & Paragó (2001); Gomes & Gadig (2003) |
| <i>Gurgesiella dorsalifera</i> McEachran & Compagno, 1980 | São Paulo ao Rio Grande do Sul | X | Séret & Andreatta (1992); Gomes & Gadig (2003) |
| <i>Psammobatis bergi</i> Marini, 1932 | Rio de Janeiro à Argentina | X | Menni & Stehmann (2000); Gomes & Gadig (2003) |
| <i>Psammobatis extenta</i> (Garman, 1913) | Rio de Janeiro ao Uruguai | — | Carvalho & Figueiredo (1994); Gomes & Gadig (2003) |

| TÁXON | DISTRIBUIÇÃO NO ATLÂNTICO | PRESENÇA NO PACÍFICO | REFERÊNCIAS |
|---|--|----------------------------|---|
| <i>Psammobatis lentiginosa</i> (McEachran, 1983) | Rio de Janeiro à Argentina | — | McEachran (1983); Menni & Stehmann (2000); Gomes & Gadig (2003) |
| <i>Rajella sadowskii</i> (Krefft & Stehmann, 1974) | Espírito Santo ao Rio Grande do Sul | — | Krefft & Stehmann (1974); Menni & Stehmann (2000); Gomes & Gadig (2003) |
| <i>Rioraja agassizi</i> (Müller & Henle, 1841) | Espírito Santo ao Rio Grande do Sul | — | Figueiredo (1977); Menni & Stehmann (2000); Gomes & Gadig (2003) |
| <i>Sympterygia acuta</i> Garman, 1877 | Rio de Janeiro à Argentina | — | Figueiredo (1977); McEachran (1982); Gomes & Gadig (2003) |
| <i>Sympterygia bonapartii</i> (Müller & Henle, 1841) | Sul do Brasil à Argentina | — | Figueiredo (1977); McEachran (1982); Gomes & Gadig (2003) |
| Família Dasyatidae | | | |
| <i>Dasyatis hypostigma</i> Santos & Carvalho, 2004 | Rio de Janeiro à Argentina | — | Santos & Carvalho (2004) |
| Classe Actinopterygii | | | |
| Família Nemichthyidae | | | |
| <i>Avocettina acuticeps</i> (Regan, 1916) | Rio de Janeiro ao Uruguai | — | Nakamura <i>et al.</i> (1986); Menezes <i>et al.</i> (2003a); Melo <i>et al.</i> (2009) |
| Família Congridae | | | |
| <i>Ariosoma opisthophthalmus</i> (Ranzani, 1840) | Rio de Janeiro ao Uruguai | — | Figueiredo & Menezes (1978); Menezes <i>et al.</i> (2003b) |
| <i>Bassanago albescens</i> (Barnard, 1923) | Rio de Janeiro à Argentina | X | Figueiredo <i>et al.</i> (2002); Caires & Figueiredo (2011) |
| <i>Conger orbignyus</i> Valenciennes, 1842 | Rio de Janeiro à Argentina | — | Smith (1989); Menezes <i>et al.</i> (2003); Bernardes <i>et al.</i> (2005a) |
| <i>Gnathophis mystax</i> (Delaroche, 1809) | Rio Grande do Sul | X | Menezes & Benvegnú (1976a); Menezes <i>et al.</i> (2003) |
| Família Serrivomeridae | | | |
| <i>Serrivomer schmidti</i> Bauchot-Boudin, 1954 | Ao sul de 19°S | — | Melo <i>et al.</i> (2009) |
| <i>Histiobranchus cf. australis</i> (Regan, 1913) | Ao largo do Rio de Janeiro | — | Karmovskaya & Merrett (1998); Melo <i>et al.</i> (2009) |
| Família Synphobranchidae | | | |
| <i>Synphobranchus calvus</i> Melo, 2007 | Talude entre Rio de Janeiro e Santa Catarina | — | Melo (2007); Melo <i>et al.</i> (2009) |
| Família Clupeidae | | | |
| <i>Sardinella brasiliensis</i> (Steindachner, 1879) | Rio de Janeiro à Argentina | — | Figueiredo & Menezes (1978); Menezes (2003a); Figueiredo <i>et al.</i> (2003, 2010) |
| Família Ariidae | | | |
| <i>Genidens machadoi</i> (Miranda-Ribeiro, 1918) | Rio de Janeiro à Argentina | — | Marцениuk (2005) |
| <i>Genidens planifrons</i> (Higuchi, Reis & Araújo, 1982) | Lagoa dos Patos e regiões vizinhas | — | Higuchi <i>et al.</i> (1982); Marцениuk & Menezes (2003); Marцениuk (2005) |
| Família Gonostomatidae | | | |
| <i>Diplophos australis</i> Ozawa, Oda & Ida, 1990 | Ao sul de 20°S | X | Ozawa <i>et al.</i> (1990); Figueiredo <i>et al.</i> (2002); Figueiredo <i>et al.</i> (2003) |
| Família Phosichthyidae | | | |
| <i>Ichthyococcus ovatus</i> Mukhacheva, 1980 | 30°S a 40°S | X | Mukhacheva (1980); Krefft (1983) |
| Família Stomiidae | | | |
| <i>Idiacanthus atlanticus</i> Brauer, 1906 | 25°S a 60°S | X | Figueiredo <i>et al.</i> (2002); Bernardes <i>et al.</i> (2005a) |
| <i>Melanostomias niger</i> Gillchrist & von Bonde, 1924 | 20°S a 50°S | X | Parin & Pokhil'skaya (1978); Haimovici <i>et al.</i> (1994); Figueiredo <i>et al.</i> (2003); Bernardes <i>et al.</i> (2005a) |

| TÁXON | DISTRIBUIÇÃO NO ATLÂNTICO | PRESENÇA NO PACÍFICO | REFERÊNCIAS |
|--|---------------------------------|----------------------------|--|
| Família Myctophidae | | | |
| <i>Diaphus hudsoni</i> Zubbrigg & Scott, 1976 | 30°S a 52°S | X | Hulley (1981, 1986); Figueiredo <i>et al.</i> (2002); Bernardes <i>et al.</i> (2005a); Santos & Figueiredo (2008) |
| <i>Diaphus ostenfeldi</i> Tåning, 1932 | 35°S a 48°S | X | Hulley (1981, 1986); Figueiredo <i>et al.</i> (2002); Bernardes <i>et al.</i> (2005a); Santos & Figueiredo (2008) |
| <i>Gymnoscopelus bolini</i> Andriashev, 1962 | 34°S a 67°S | X | Hulley (1981, 1986); Bernardes <i>et al.</i> (2005a); Santos & Figueiredo (2008) |
| <i>Gymnoscopelus braueri</i> (Lönnerberg, 1905) | 33°S a 78°S | X | Hulley (1981, 1986); Santos & Figueiredo (2008) |
| <i>Gymnoscopelus nicholsi</i> (Gilbert, 1911) | 35°S a 62°S | X | Hulley (1981, 1986); Figueiredo <i>et al.</i> (2002); Bernardes <i>et al.</i> (2005a); Santos & Figueiredo (2008) |
| <i>Gymnoscopelus piabilis</i> (Whitley, 1931) | 19°S a 62°S | X | Hulley (1981, 1986); Haimovici <i>et al.</i> (1994); Santos & Figueiredo (2008) |
| <i>Hygophum hanseni</i> (Tåning, 1932) | 35°S a 43°S | X | Hulley (1981, 1986); Santos & Figueiredo (2008) |
| <i>Lampadena notialis</i> Nafpaktitis & Paxton, 1968 | 30°S a 47°S | X | Nafpaktitis & Paxton (1968); Hulley (1981, 1986); Santos & Figueiredo (2008) |
| <i>Lampanyctus australis</i> Tåning, 1932 | 33°S a 46°S | X | Becker (1967); Hulley (1981, 1986); Bernardes <i>et al.</i> (2005a); Santos & Figueiredo (2008) |
| <i>Lampanyctus lepidolichmus</i> Becker, 1967 | 23°S a 48°S | X | Becker (1967); Hulley (1981, 1986); Figueiredo <i>et al.</i> (2002); Santos & Figueiredo (2008) |
| <i>Lampichthys procerus</i> (Brauer, 1904) | 31°S a 44°S | X | Hulley (1981, 1986); Figueiredo <i>et al.</i> (2002); Santos & Figueiredo (2008) |
| Família Trachipteridae | | | |
| <i>Trachipterus jacksonensis</i> (Ramsay, 1881) | São Paulo ao Rio Grande do Sul | X | Figueiredo & Menezes (1980); Menezes <i>et al.</i> (2003c) |
| Família Bythitidae | | | |
| <i>Saccogaster parva</i> Cohen & Nielsen, 1972 | Rio de Janeiro e Santa Catarina | — | Cohen & Nielsen (1972); Bernardes <i>et al.</i> (2005a); Nielsen <i>et al.</i> (2012) |
| Família Ophidiidae | | | |
| <i>Genypterus blacodes</i> (Forster, 1801) | Santa Catarina à Argentina | X | Lucena & Lucena (1981); Nakamura <i>et al.</i> (1986); Menezes & Figueiredo (2003a) |
| <i>Genypterus brasiliensis</i> (Regan, 1903) | Rio de Janeiro à Argentina | — | Figueiredo & Menezes (1978, 2003a); Nakamura <i>et al.</i> (1986); Bernardes <i>et al.</i> (2005a) |
| <i>Monomitopus americanus</i> (Nielsen, 1971) | Sul do Brasil ao Uruguai | — | Nielsen (1971); Nielsen <i>et al.</i> (1999); Figueiredo & Menezes (2003a) |
| <i>Raneya brasiliensis</i> (Kaup, 1856) | Rio de Janeiro à Argentina | — | Figueiredo & Menezes (1978; como <i>R. fluminensis</i>); Nakamura <i>et al.</i> (1986); Nielsen <i>et al.</i> (1999); Bernardes <i>et al.</i> (2005a) |
| Família Macrouridae | | | |
| <i>Coelrorinchus marinii</i> Hubbs, 1934 | Sul do Brasil à Antártica | — | Marshall & Iwamoto (1973); Cohen <i>et al.</i> (1990); Melo <i>et al.</i> (2010) |
| <i>Lucigadus ori</i> (Smith, 1968) | São Paulo à Argentina | X | Cohen <i>et al.</i> (1990); Figueiredo <i>et al.</i> (2002); Bernardes <i>et al.</i> (2005a) |
| Família Moridae | | | |
| <i>Austrophycis marginata</i> (Günther, 1878) | Rio Grande do Sul à Argentina | X | Nakamura <i>et al.</i> (1986); Cohen <i>et al.</i> (1990); Bernardes <i>et al.</i> (2005a) |

| TÁXON | DISTRIBUIÇÃO NO ATLÂNTICO | PRESENÇA NO PACÍFICO | REFERÊNCIAS |
|---|-------------------------------------|----------------------------|---|
| <i>Salilota australis</i> (Günther, 1878) | Santa Catarina à Argentina | X | Lucena & Lucena (1981); Cohen <i>et al.</i> (1990); Menezes & Figueiredo (2003b) |
| <i>Tripteroptycis gilchristi</i> Boulenger, 1902 | Rio Grande do Sul | X | Cohen <i>et al.</i> (1990); Pakhorukov (2001); Bernardes <i>et al.</i> (2005a) |
| Família Merlucciidae | | | |
| <i>Macruronus novaezelandiae</i> (Hector, 1871) | Bahia à Argentina | X | Menezes (2003c); Lloris <i>et al.</i> (2003); Bernardes <i>et al.</i> (2005a) (como <i>Macruronus magellanicus</i>); Carvalho-Filho <i>et al.</i> (2011) |
| <i>Merluccius hubbsi</i> Marini, 1933 | Rio de Janeiro à Argentina | — | Figueiredo & Menezes (1978); Ho (1990), Roldán <i>et al.</i> (1999), Quinteiro <i>et al.</i> (2000) e Grant & Leslie (2001); Lloris <i>et al.</i> (2003); Menezes (2003c) |
| Família Phycidae | | | |
| <i>Urophycis brasiliensis</i> (Kaup, 1858) | Rio de Janeiro à Argentina | — | Figueiredo & Menezes (1978); Menezes (2003b); Melo <i>et al.</i> (2010) |
| <i>Urophycis mystacea</i> Miranda-Ribeiro, 1903 | Rio de Janeiro à Argentina | — | Figueiredo & Menezes (1978); Menezes (2003b); Melo <i>et al.</i> (2010) |
| Família Batrachoididae | | | |
| <i>Porichthys porosissimus</i> (Valenciennes, 1837) | Espírito Santo à Argentina | — | Gilbert (1968); Menezes & Figueiredo (1998). |
| <i>Thalassophryne montevidensis</i> Berg, 1893 | Rio de Janeiro à Argentina | — | Collette (1966); Menezes & Figueiredo (1998) |
| <i>Triathalassotia lambaloti</i> Menezes & Figueiredo, 1998 | Rio de Janeiro ao Rio Grande do Sul | — | Menezes & Figueiredo (1998) |
| Família Trachichthyidae | | | |
| <i>Aulotrachichthys atlanticus</i> (Menezes, 1971) | Entre 24°S e 34°S | — | Menezes (1971) (como <i>Paratrachichthys atlanticus</i>); Menezes (2003d) |
| Família Macrorhamphosidae | | | |
| <i>Notopogon fernandezianus</i> (Delfin, 1899) | Rio de Janeiro ao Uruguai | X | Mohr (1937); Duhamel (1995); Menezes (2003e) |
| Família Scorpaenidae | | | |
| <i>Helicolenus labillei</i> Norman, 1937 | Rio de Janeiro à Argentina | — | Eschmeyer (1969); Barsukov (1973); Moura & Menezes (2003a); Bernardes <i>et al.</i> (2005a,b) |
| <i>Pontinus corallinus</i> Miranda-Ribeiro, 1903 | Rio de Janeiro ao Rio Grande do Sul | — | Eschmeyer (1969); Figueiredo & Menezes (1980) (como <i>Pontinus rathbuni</i>); Moura & Menezes (2003a); Bernardes <i>et al.</i> (2005a) |
| Família Psychrolutidae | | | |
| <i>Cottunculus granulatus</i> Karrer, 1968 | Rio de Janeiro à Argentina | X | Lima & Mincarone (2004) |
| Família Triglididae | | | |
| <i>Prionotus nudigula</i> Ginsburg, 1950 | Rio de Janeiro à Argentina | — | Figueiredo & Menezes (1980); Moura & Menezes (2003b); Bernardes <i>et al.</i> (2005a) |
| Família Peristediidae | | | |
| <i>Peristedion altipinnis</i> Regan, 1903 | Rio de Janeiro ao Rio Grande do Sul | — | Figueiredo & Menezes (1980); Moura & Menezes (2003c); Bernardes <i>et al.</i> (2005a); Caires (2006) |
| Família Serranidae | | | |
| <i>Acanthistius brasiliensis</i> (Cuvier, 1828) | Rio de Janeiro a São Paulo | — | Figueiredo & Menezes (1980); Moura & Menezes (2003d); Irigoyen <i>et al.</i> (2008) |

| TÁXON | DISTRIBUIÇÃO NO ATLÂNTICO | PRESENÇA NO PACÍFICO | REFERÊNCIAS |
|--|-------------------------------------|----------------------------|--|
| <i>Acanthistius patachonicus</i> (Jenyns, 1840) | São Paulo à Argentina | — | Figueiredo & Menezes (1980); Nakamura <i>et al.</i> (1986); Moura & Menezes (2003d); Irigoyen <i>et al.</i> (2008) |
| <i>Dules auriga</i> Cuvier, 1829 | Bahia à Argentina | — | Figueiredo & Menezes (1980); Nakamura <i>et al.</i> (1986); Moura & Menezes (2003d); Bernardes <i>et al.</i> (2005a) |
| Família Opsitognathidae | | | |
| <i>Lonchopisthus meadi</i> Menezes & Figueiredo, 1971 | Rio de Janeiro ao Rio Grande do Sul | — | Menezes & Figueiredo (1971, 1985); Moura & Menezes (2003e) |
| Família Malacanthidae | | | |
| <i>Lopholatilus villarii</i> Miranda-Ribeiro, 1915 | Rio Grande do Norte à Argentina | — | Dooley (1978); Alencar <i>et al.</i> (1998); Moura & Menezes (2003f) |
| Família Carangidae | | | |
| <i>Parona signata</i> (Jenyns, 1841) | Rio de Janeiro à Argentina | — | Menezes & Figueiredo (1980); Nakamura <i>et al.</i> (1986); Moura & Menezes (2003g) |
| <i>Trachinotus marginatus</i> Cuvier, 1832 | Rio de Janeiro à Argentina | — | Menezes & Figueiredo (1980); Nakamura <i>et al.</i> (1986); Moura & Menezes (2003g) |
| Família Haemulidae | | | |
| <i>Boridia grossidens</i> (Cuvier, 1830) | Rio de Janeiro à Argentina | — | Figueiredo & Menezes (1980); Moura & Menezes (2003h) |
| Família Sciaenidae | | | |
| <i>Cynoscion guatucupa</i> (Cuvier, 1830) | Rio de Janeiro à Argentina | — | Menezes & Figueiredo (1980) (como <i>Cynoscion striatus</i>); Figueiredo (1992); Casatti & Menezes (2003) |
| <i>Umbrina canosai</i> Berg, 1895 | Rio de Janeiro à Argentina | — | Menezes & Figueiredo (1980); Nakamura <i>et al.</i> (1986); Casatti & Menezes (2003) |
| Família Mullidae | | | |
| <i>Mullus argentinae</i> Hubbs & Marini, 1933 | Rio de Janeiro à Argentina | — | Menezes & Figueiredo (1985); Nakamura <i>et al.</i> (1986); Moura & Menezes (2003i) |
| Família Zoarcidae | | | |
| <i>Iluocoetes fimbriatus</i> Jenyns, 1842 | Rio Grande do Sul à Argentina | X | Gosztonyi (1977); Lucena & Lucena (1981); Figueiredo (2003) |
| <i>Leucogrammolycus brychios</i> Mincarone & Anderson, 2008. | Ao largo de Santa Catarina | — | Bernardes <i>et al.</i> (2005a) (como espécie indeterminada 1); Mincarone & Anderson (2008) |
| <i>Notolycodes schmidti</i> Gostonyi, 1977 | Sul do Brasil à Argentina | — | Gosztonyi (1977); Bernardes <i>et al.</i> (2005a) (como espécie indeterminada 3); Caires <i>et al.</i> (2008); Mincarone & Anderson (2008) |
| <i>Pachycara alepidotum</i> Anderson & Mincarone, 2006 | Ao largo do Rio Grande do Sul | — | Bernardes <i>et al.</i> (2005a) (como espécie indeterminada 2); Anderson & Mincarone (2006) |
| Família Pinguipedidae | | | |
| <i>Pinguipes brasilianus</i> Cuvier, 1829 | Rio de Janeiro à Argentina | — | Nakamura <i>et al.</i> (1986); Rosa & Rosa (1997); Imamura & Matsuura (2003); Moura & Menezes (2003j) |
| <i>Pseudopercis numida</i> Miranda-Ribeiro, 1903 | Rio de Janeiro à Argentina | — | Nakamura <i>et al.</i> (1986); Rosa & Rosa (1997); Imamura & Matsuura (2003); Moura & Menezes (2003j) |
| <i>Pseudopercis semifasciata</i> (Cuvier, 1829) | Rio de Janeiro à Argentina | — | Nakamura <i>et al.</i> (1986); Rosa & Rosa (1997); Imamura & Matsuura (2003); Moura & Menezes (2003j) |

| TÁXON | DISTRIBUIÇÃO NO ATLÂNTICO | PRESENÇA NO PACÍFICO | REFERÊNCIAS |
|---|-------------------------------------|----------------------------|---|
| Família Percophidae | | | |
| <i>Bembrops heterurus</i> (Miranda-Ribeiro, 1903) | Rio de Janeiro ao Uruguai | — | Menezes & Figueiredo (1985); Das & Nelson (1996); Thompson & Suttkus (1998) |
| <i>Percophis brasiliensis</i> Quoy & Gaimard, 1825 | Rio de Janeiro à Argentina | — | Menezes & Figueiredo (1985); Nakamura <i>et al.</i> (1986) |
| Família Uranoscopidae | | | |
| <i>Astroscopus seipinosus</i> (Steidachner, 1876) | Rio de Janeiro à Argentina | — | Menezes & Figueiredo (1985); Nakamura <i>et al.</i> (1986); Moura & Menezes (2003k) |
| <i>Pleuroscopus pseudodorsalis</i> Barnard, 1927 | Ao largo do Rio Grande do Sul | X | Mincarone <i>et al.</i> (2007) |
| Família Labrisomidae | | | |
| <i>Paraclinus spectator</i> Guimarães & Bacellar, 2002 | Rio de Janeiro à Santa Catarina | — | Guimarães & Bacellar (2002); Moura <i>et al.</i> (2003) |
| Família Clinidae | | | |
| <i>Ribeiroclinus eigenmanni</i> (Jordan, 1888) | Rio de Janeiro à Argentina | — | Menezes & Figueiredo (1985); Moura & Menezes (2003l) |
| Família Gobiosocidae | | | |
| <i>Tomicondon australis</i> Briggs, 1955 | Rio de Janeiro à Santa Catarina | — | Williams & Tyler (2003) |
| Família Blenniidae | | | |
| <i>Hyppleurochilus fissicornis</i> (Quoy & Gaimard, 1824) | Espírito Santo à Argentina | — | Menezes & Figueiredo (1985); Moura & Menezes (2003m); Rangel & Guimarães (2010) |
| Família Sphyaenidae | | | |
| <i>Sphyaena tome</i> Fowler, 1903 | Rio de Janeiro ao Rio Grande do Sul | — | Menezes & Figueiredo (1985, 2003c) |
| Família Gempylidae | | | |
| <i>Thyrsopterus lepidopoies</i> (Cuvier, 1823) | Rio de Janeiro à Argentina | X | Nakamura & Parin (1993); Figueiredo & Menezes (2000); Menezes & Figueiredo (2003d) |
| Família Trichiuridae | | | |
| <i>Benthodesmus elongatus</i> (Clarke, 1879) | Rio de Janeiro à Argentina | X | Nakamura & Parin (1993); Figueiredo & Menezes (2000); Menezes (2003f) |
| Família Scombridae | | | |
| <i>Allothunnus fallai</i> Serventy, 1948 | 10°S a 50°S | X | Collette & Nauen (1983); Figueiredo & Menezes (2000); Menezes (2003g) |
| Família Paralichthyidae | | | |
| <i>Etropus longimanus</i> Norman, 1933 | Rio de Janeiro à Argentina | — | Figueiredo & Menezes (2000); Menezes & Figueiredo (2003e) |
| <i>Paralichthys isosceles</i> Jordan, 1891 | Paraná à Argentina | — | Nakamura <i>et al.</i> (1986); Figueiredo & Menezes (2000); Menezes & Figueiredo (2003e) |
| <i>Paralichthys orbignyana</i> (Valenciennes, 1839) | Rio de Janeiro à Argentina | — | Astarloa & Munroe (1998); Figueiredo & Menezes (2000); Menezes & Figueiredo (2003e); Astarloa <i>et al.</i> (2006) |
| <i>Paralichthys patagonicus</i> Jordan, 1889 | Rio de Janeiro à Argentina | X | Astarloa & Munroe (1998); Figueiredo & Menezes (2000); Menezes & Figueiredo (2003e); Astarloa <i>et al.</i> (2006) |
| <i>Paralichthys triocellatus</i> Miranda-Ribeiro, 1903 | Rio de Janeiro ao Uruguai | — | Figueiredo & Menezes (2000); Menezes & Figueiredo (2003e) |
| <i>Xystreurus rasile</i> (Jordan, 1891) | Rio de Janeiro à Argentina | — | Nakamura <i>et al.</i> (1986); Figueiredo & Menezes (2000) (como <i>Verrecundum rasile</i>); Menezes & Figueiredo (2003e) (como <i>V. rasile</i>) |

| TÁXON | DISTRIBUIÇÃO NO ATLÂNTICO | PRESENÇA NO PACÍFICO | REFERÊNCIAS |
|--|-------------------------------------|----------------------------|--|
| Família Pleuronectidae | | | |
| <i>Oncopterus darwinii</i> Steindachner, 1874 | Santa Catarina à Argentina | — | Nakamura <i>et al.</i> (1986); Astarloa & Munroe (1998); Figueiredo & Menezes (2000); Menezes & Figueiredo (2003f) |
| Família Cynoglossidae | | | |
| <i>Symphurus ginsburgi</i> Menezes & Benvegnú, 1976 | Espírito Santo ao Uruguai | — | Menezes & Benvegnú (1976b); Munroe (1998); Figueiredo & Menezes (2000); Menezes & Figueiredo (2003g) |
| <i>Symphurus jenynsi</i> Evermann & Kendall, 1906 | Rio de Janeiro à Argentina | — | Menezes & Benvegnú (1976b); Munroe (1998); Figueiredo & Menezes (2000); Menezes & Figueiredo (2003g) |
| <i>Symphurus kyaropterygium</i> Menezes & Benvegnú, 1976 | Rio de Janeiro ao Rio Grande do Sul | — | Menezes & Benvegnú (1976b); Munroe (1998); Figueiredo & Menezes (2000); Menezes & Figueiredo (2003g) |
| <i>Symphurus trewasae</i> Chabanaud, 1948 | Rio de Janeiro à Argentina | — | Menezes & Benvegnú (1976b); Munroe (1998); Figueiredo & Menezes (2000); Menezes & Figueiredo (2003g) |

1981). Uma lista das espécies presentes em tal região, incluindo as formas endêmicas da Província Argentina, encontra-se na Tabela 1.

Cabe lembrar por sua vez que, como muitos dos pesquisadores que desenvolveram métodos filogenéticos eram ictiólogos de formação, os peixes estão entre os grupos mais estudados em termos filogenéticos. É surpreendente, portanto, que não existam muitos trabalhos de filogeografia com representantes do Atlântico Sul ocidental, principalmente com espécies endêmicas da região subtropical. Há ainda estudos nos quais se encontram referências a táxons subtropicais exclusivos do Atlântico Sul ocidental e que, no entanto, não são incluídos nas análises. É o caso, por exemplo, da análise biogeográfica da família Clinidae (marias-da-toca) (Stepien, 1992), na qual não foi incluída a espécie *Ribeiroclinus eigenmanni*, tida como endêmica do Atlântico Sul ocidental (Springer, 1970; Menezes & Figueiredo, 1985).

Figueiredo (1981) foi um dos primeiros a estudar a distribuição dos peixes endêmicos da região subtropical do Atlântico Sul ocidental. Ele imputou a especiação dos peixes endêmicos da Província Argentina a eventos cíclicos de regressão marinha, exposição de zonas costeiras e isolamento de populações, que teriam ocorrido nas épocas glaciais mais recentes. Figueiredo havia estudado inúmeras famílias de peixes presentes nessa região e procurou estabelecer padrões de distribuição entre grupos de espécies semelhantes (e muito provavelmente aparentadas) entre si, porém ele

não dispunha de informações filogenéticas para aferir se de fato havia relações próximas de parentesco entre as espécies endêmicas da Província Argentina que ele agrupava entre si. Ele não advogou explicitamente um processo de origem de táxons endêmicos da Província Argentina em detrimento dos outros, mas forneceu mais exemplos de peixes subtropicais do Atlântico Sul ocidental que teriam origem de um ancestral com ampla distribuição no Atlântico ocidental.

A questão é que faltam evidências que sustentem hipóteses de relação filogenética entre táxons subtropicais do Atlântico Sul ocidental e os do Atlântico Norte ocidental, havendo, em vez disso, evidências esparsas de que a fauna endêmica dessa primeira região seja mais aparentada à fauna de outras regiões subtropicais do Hemisfério Sul, como o Atlântico Sul oriental e o Pacífico Sul oriental. De fato, várias espécies de peixes encontradas na Província Argentina ou endêmicas dessa região são amplamente distribuídas – ou apresentam espécies-irmãs amplamente distribuídas – apenas no Hemisfério Sul. É o caso, por exemplo, de algumas raias dos gêneros *Sympterygia* (McEachran, 1982) e *Psammobatis* (McEachran, 1983), e de peixes ósseos como o congro *Bassanago albescens* (Figueiredo *et al.*, 2002: 45), o miracéu *Pleuroscopus pseudodorsalis* (Mincarone *et al.*, 2007), o peixe-pedra *Cottunculus granulosus* (Lima & Mincarone, 2004), o besugo *Nemadactylus bergi* (Burr ridge, 1999), e espécies dos gêneros *Pseudopercis* (namorado) e *Pinguipes* (michole-quati) (Imamura & Matsuura, 2003). Padrões muito

semelhantes são observados em algumas espécies de crustáceos (Melo, 1996, 1999; Spivak, 1997). Tudo isso, por sua vez, não exclui a possibilidade de que processos de isolamento de populações amplamente distribuídas no Atlântico ocidental possam ter tido um papel na origem e diversificação de peixes endêmicos à porção subtropical deste oceano.

O grupo de peixes subtropicais que mais foi estudado em termos biogeográficos é o das merluzas (família Merlucciidae), que compreende peixes de grande importância comercial em muitos países, incluindo o Brasil. Esse grupo é interessante porque seus representantes são típicos de regiões subtropicais. Há espécies de *Merluccius* que só ocorrem no Atlântico Norte ocidental (e.g., *Merluccius bilinearis*), outras que são encontradas somente no Pacífico Sul oriental (e.g., *Merluccius gayi*), e as que são exclusivas do Atlântico Sul ocidental (e.g., *Merluccius hubbsi*). As relações entre os representantes desse gênero sempre foram dúbias, como Figueiredo (1981: 28) já havia indicado sucintamente. Em particular, havia dúvidas sobre se *Merluccius hubbsi*, do Atlântico Sul ocidental, seria mais aparentada à *M. bilinearis* do Atlântico Norte ocidental ou ao grupo *M. polylepis/M. gayi* do Pacífico.

Os estudos filogenéticos de Ho (1990), Roldán *et al.* (1999), Quinteiro *et al.* (2000) e Grant & Leslie (2001) são os únicos já realizados com esse grupo, tanto com base em comparação de alozimas quanto com DNA. Os resultados são divergentes em vários aspectos, mas têm em comum o agrupamento de *Merluccius hubbsi* com táxons do Pacífico Sul oriental. Os resultados obtidos por esses autores sugerem que os peixes subtropicais do Atlântico Sul ocidental seriam mais relacionados a táxons do Pacífico Sul oriental, e talvez até tenham se originado de ancestrais de tal região. Contudo, várias dessas análises foram feitas utilizando métodos como Neighbor Joining e o algoritmo de Fitch-Margoliash, que são baseados em comparações par a par de distâncias genéticas, muito semelhantes ao UPGMA utilizado na construção de fenogramas (para uma revisão crítica desses procedimentos, ver Farris *et al.*, 1996). Embora análises desse tipo sejam reputadas por vários autores como as mais poderosas para construir filogenias, alguns autores (Mooi & Gill, 2010, 2011; Gill & Mooi, 2011; Mooi *et al.*, 2011) consideram que as topologias recuperadas por elas não refletem de forma adequada as relações filogenéticas e biogeográficas entre os organismos, pelo fato de que não são baseadas em sinapomorfias. Por conta disso, os resultados obtidos com o gênero *Merluccius* não seriam confiáveis.

Por sua vez, Imamura & Matsuura (2003) publicaram uma hipótese filogenética da família

Pinguipedidae, um grupo de peixes cujos representantes são restritos ao Hemisfério Sul, e que tem várias espécies endêmicas da Província Argentina, como *Pinguipes brasilianus* e as espécies de *Pseudopercis*. De acordo com esses autores, *Pinguipes* é grupo-irmão de um clado formado por *Pseudopercis* e *Parapercis* (que ocorrem no Indo-Pacífico), e *Prolatilus*, do Pacífico Sul oriental, é o grupo mais basal. Tal hipótese filogenética sugere, da mesma forma que os resultados obtidos nos estudos genéticos com merluzas, que táxons endêmicos subtropicais do Atlântico Sul ocidental são mais relacionados a táxons do Pacífico Sul oriental, e que os processos evolutivos que determinaram este padrão de distribuição teriam ocorrido mais de uma vez.

Como mencionado anteriormente, Figueiredo (1981) e autores antes dele supuseram que o surgimento de espécies endêmicas do Atlântico Sul ocidental teria sido recente sem, no entanto, dispor de informações sobre o tempo de evolução dessas linhagens, o que só começou a ser abordado em trabalhos mais recentes. BurrIDGE (1999) estimou que as espécies de *Nemadactylus* (Perciformes: Cheilodactylidae) um gênero de distribuição antitropical no Hemisfério Sul e que o inclui o besugo, *Nemadactylus bergi*, citado acima, sofreram especiação há cerca de 900.000 anos. O mesmo autor estimou uma idade muito mais antiga para a divergência entre espécies de peixes do gênero *Aplodactylus* (Scorpaeniformes: Aplodactylidae) do Pacífico Sul oriental e da Província Magalênica (4,2-9,0 milhões de anos atrás; BurrIDGE, 2000: 2182). Grant & Leslie (2001) reuniram as informações disponíveis sobre filogenia de *Merluccius* (merluzas) com os dados que eles obtiveram e estimaram que as espécies do Atlântico oriental teriam divergido das demais há mais de 15 milhões de anos e *M. hubbsi*, há 6 milhões de anos. A despeito da evidente discordância entre as estimativas, e dos já conhecidos problemas envolvidos na adoção de relógios moleculares para aferir a idade de cladogênese das linhagens (Nelson & Ladiges, 2009), esses dados sugerem que a diversificação da fauna subtropical do Atlântico Sul ocidental teria sido muito mais antiga do que Figueiredo (1981) havia suposto.

BurrIDGE (2000) e Grant & Leslie (2001) apresentaram uma visão diferente da de Figueiredo (1981) e outros autores: em vez de atribuir os padrões de distribuição das espécies analisadas por eles a eventos de isolamento e ciclos de transgressão e retração marinha, eles invocaram eventos de dispersão como os fatores determinantes à distribuição dos organismos marinhos nas regiões subtropicais do Atlântico Sul ocidental. A despeito de haver uma discussão entre os cientistas sobre o papel da dispersão na distribuição dos

organismos marinhos, como será apresentado adiante neste artigo, é forçoso considerar que os resultados desses estudos representam um questionamento das ideias apresentadas por Figueiredo (1981). Cabe perguntar se os processos cíclicos de retração marinha são realmente tão cruciais para o isolamento e especiação das populações, mesmo porque não há evidências de que, por exemplo, o nível do mar há quatro milhões de anos tenha sido muito mais baixo que o nível atual.

Origens das espécies endêmicas

Várias origens foram postuladas para a fauna da região subtropical do Atlântico ocidental, tais como dispersão de ancestrais das regiões polares ou do Pacífico oriental, divergência de ancestrais do Atlântico Norte ocidental ou ainda de ampla distribuição no Atlântico, dentre outras (para uma revisão, ver Ekman, 1953). Embora cada grupo de organismos marinhos dessa região tenha um ancestral diferente e uma história evolutiva única, padrões recorrentes foram observados, principalmente no que se refere à origem de representantes subtropicais do Atlântico Sul ocidental a partir de linhagens do Pacífico oriental (e.g., merluzas), e também a partir de linhagens do Atlântico ocidental (alguns crustáceos).

Considerando a presença de dois padrões principais de formação da fauna da região subtropical do Atlântico Sul ocidental (origem no Pacífico Sul oriental *versus* no Atlântico ocidental), que processos determinaram tais padrões? No caso de uma espécie subtropical do Atlântico Sul ocidental mais aparentada à outra espécie do Atlântico, tal padrão poderia ser determinado por dispersão (do sul para o norte ou de norte para o sul) ou por ampla distribuição do táxon ancestral e isolamento das populações (por variações de nível do mar, eventos glaciais, etc.). Por sua vez, uma espécie endêmica da Província Argentina que for espécie irmã de uma espécie do Pacífico oriental, tal padrão poderia ter surgido por vicariância (as populações da linhagem ancestral teriam sido isoladas com a separação dos continentes que formavam a Gondwana e a formação de duas bacias oceânicas, o Pacífico e o Atlântico, há cerca de 80 milhões de anos), ou por dispersão, do Pacífico para o Atlântico.

Processos de dispersão foram desconsiderados das análises biogeográficas durante muito tempo, com o argumento de que hipóteses que invocassem eventos desse tipo não eram passíveis de teste (Platnick & Nelson, 1978; Rosen, 1978; Humphries & Parenti, 1999), além das evidências biológicas de que a dispersão dos organismos marinhos é restrita

à ação das correntes no ambiente marinho dinâmico (Palumbi, 1994). Contudo, as técnicas mais recentes de filogeografia permitem o teste de hipóteses biogeográficas em uma escala jamais vista, ainda que vários problemas tenham sido apontados no emprego de tais métodos, como por exemplo a saturação das mutações, assumir uma taxa mutacional constante, etc. (Bromham & Penny, 2003). Graças a tais métodos, é possível estimar, ainda que de forma aproximada, o tempo de divergência das linhagens mesmo na absoluta ausência de registro fóssil do grupo (mas ver Heads, 2005b). Por mais imprecisas que sejam essas estimativas, elas permitem correlacionar a presumível origem dos táxons a eventos geológicos de forma menos especulativa.

O resultado da disponibilidade de técnicas de datação molecular do tempo de cladogênese dos organismos marinhos é que, mais recentemente, hipóteses que assumem eventos de dispersão têm ganhado força (e.g., Waters, 2007). Mais do que isso, os cientistas têm compreendido um pouco melhor a complexidade da história evolutiva dos organismos marinhos, e a impossibilidade de contar esta história com apenas um padrão biogeográfico ou um evento geológico comum. Como foi observado, por exemplo, no gastrópode *Echinolittorina*, linhagens diferentes no mesmo lugar têm origens e tempos de divergência muito diferentes (Williams *et al.*, 2003; Williams & Reid, 2004). A compreensão das origens da fauna do Atlântico ocidental, em particular da região subtropical, ainda está em sua infância, mas ao menos se sabe que o desafio que os cientistas têm é de desvendar não uma, mas várias histórias evolutivas da fauna marinha, no Atlântico e em outros oceanos do mundo.

Problemas e desafios

A fauna da região subtropical do Atlântico Sul ocidental é pouco conhecida em relação a de outras áreas, como o Atlântico Norte ocidental ou o Pacífico oriental, embora haja grupos um pouco mais bem conhecidos, como os peixes e, em menor escala, os crustáceos. Entretanto, mesmo espécies bem conhecidas do ponto de vista taxonômico são pobremente documentadas em termos de sua distribuição, até mesmo em áreas bem estudadas. Robertson (2008) avaliou as principais bases de dados de distribuição de peixes encontrados no Caribe e verificou, para alguns grupos, erros em mais de 60% dos casos. Isso representa um problema sério na hora de estudar a biogeografia dos organismos, pois inferências erradas podem ser feitas com base nessas imprecisões sobre a documentação da

distribuição dos organismos. O fato de que erros dessa magnitude ocorrem em bases de dados da fauna de peixes do Caribe, relativamente bem conhecida, ilustra bem as dificuldades de se obter informações confiáveis sobre a distribuição dos organismos marinhos.

É comum, por exemplo, encontrar entre espécies de peixes presentes na costa brasileira com padrão de distribuição que, à primeira vista, é típico de distribuição antitropical, ou seja, uma espécie na região subtropical do Atlântico Norte ocidental e a outra na região subtropical do Atlântico Sul ocidental como, por exemplo, entre os escorpenídeos *Pontinus rathbuni* e *P. corallinus*, e entre as cabrinhas-de-chifre (família Peristediidae) *Peristedion thompsoni* e *P. altipnini* (Caires, 2006). Mas tais padrões de distribuição podem resultar de pouco conhecimento taxonômico, ou mesmo de pouca amostragem na área intermediária entre as distribuições disjuntas. Cabe lembrar que as costas norte e nordeste do Brasil estão entre as áreas cuja fauna marinha é menos amostrada em todo o mundo. Entre organismos menos conhecidos como moluscos e poliquetos, certamente erros desse tipo são muito mais frequentes.

Muitos dos estudos filogeográficos de organismos marinhos são feitos com amostragens pouco abrangentes, por exemplo, circunscritos a poucos membros de um gênero presentes em determinada província – isso quando a amostragem não está restrita à costa de um único país (e.g., Quan *et al.*, 2004; Hsiao & Lai, 2006). Padrões filogeográficos com amostragens “regionalizadas” não representam fielmente a história evolutiva dos táxons amostrados, a não ser que se tenha certeza de que os táxons em questão formem um grupo monofilético. Por outro lado, fazer uma amostragem representativa de organismos marinhos é uma tarefa hercúlea, porque muitas espécies têm ampla distribuição e os respectivos gêneros são encontrados frequentemente em todas as bacias oceânicas do mundo. Isso é ainda mais sério no estudo da fauna do Atlântico, porque a maior parte da diversidade com a qual a fauna dessa região se relaciona está fora do Atlântico (no Indo-Pacífico, por exemplo), o que implica visitar várias coleções ao redor do mundo, ou (na melhor das hipóteses) levantar exaustivas amostras de DNA de diversas instituições. Não surpreende então, o número reduzido de trabalhos de filogeografia de organismos marinhos que tenham uma ampla abrangência dos táxons, menos ainda os que incluem os organismos endêmicos da região subtropical do Atlântico Sul ocidental.

Finalmente, padrões de distribuição restritos às zonas subtropicais (do Atlântico e de outros oceanos), semelhantes aos observados em algumas espécies

demersais, são encontrados em peixes mesopelágicos como os mictofídeos do gênero *Gymnoscopelus* (Hulley, 1981, 1986) e algumas espécies desta família (e.g., *Diaphus ostenfeldi*, *Lampanyctus australis*) e da família Gonostomatidae (e.g., *Diplophos australis*). Contudo, da mesma forma que para os grupos demersais, há poucos estudos filogenéticos e filogeográficos sobre as formas pelágicas, e eles também sugerem que o surgimento desses grupos de peixes é antigo, datando ao menos do Mioceno (17-20 milhões de anos atrás; Miya & Nishida, 1996). As evidências disponíveis em tais estudos sugerem que o processo de diversificação das formas pelágicas é distinto do verificado nas formas demersais, havendo separação batimétrica das populações e clados em vez de separação latitudinal. Portanto, nos estudos de biogeografia histórica desses grupos de peixes pelágicos, deve-se levar em conta que os limites entre as províncias, por mais que se sobreponham aos limites das áreas de endemismo feitas com base em peixes demersais, são diferentes e determinados por outras características além de temperatura e tipo de fundo, tais como profundidade, disponibilidade de plâncton etc. Em suma, é necessário ter em mente o fato de que, muito provavelmente, cada linhagem tem uma história evolutiva particular.

Estudos futuros

A acuidade do estudo filogeográfico depende da questão que se pretende responder e do grupo escolhido para a análise. Para o estudo da origem e da diversificação da fauna subtropical do Atlântico Sul ocidental, é necessário contemplar na análise táxons exclusivos dessa região, além de uma amostragem dos táxons aparentados que seja representativa das regiões onde os mesmos se distribuem. Evidentemente, cada organismo responderá de forma diferente aos eventos geológicos e ecológicos, complicando ou até impossibilitando a recuperação de padrões biogeográficos.

Entre os peixes marinhos, que estão entre os grupos mais bem conhecidos, bons objetos de estudo para trabalhos filogeográficos são espécies bentônicas como raias, linguados, peixes-sapo, entre outros. Como os representantes desses grupos vivem enterrados ou parados sobre o substrato, estão mais a mercê de eventos geológicos como a formação das bacias oceânicas e os ciclos de transgressão e retração da costa, embora haja dispersão das larvas e dos ovos pela coluna d'água. Talvez por essa razão, há uma diversidade de raias e de linguados endêmicos da Província Argentina bem maior do que a observada em outras espécies de peixes. Existem várias espécies de raias que

só ocorrem nesta província geográfica (como *Psammobatis extenta*, entre outras) e estudos filogeográficos com essas espécies forneceriam dados interessantes sobre o tempo de origem e de diversificação delas, o que poderia dar uma idéia melhor dos processos que estão por trás da formação das espécies endêmicas da Província Argentina. Várias dessas espécies de raías encontradas exclusivamente nessa província pertencem a gêneros presumivelmente monofiléticos (McEachran & Dunn, 1998) e de distribuição restrita ao Hemisfério Sul, o que circunscreveria a amostragem dos grupos a uma área relativamente mais restrita.

No caso dos linguados, as cinco espécies do gênero *Paralichthys* (linguados de importância comercial) encontradas na costa brasileira são endêmicas da Província Argentina. Há também quatro espécies do gênero *Symphurus* que só ocorrem nessa região (*S. ginsburgi*, *S. jenynsi*, *S. kyaropterygium* e *S. trewavasae*) (Munroe, 1998; Figueiredo & Menezes, 2000). Contudo, estudos filogeográficos desses gêneros seriam mais complicados uma vez que eles possuem representantes em todos os oceanos e não há filogenias disponíveis que forneçam evidências que corroborem o monofiletismo desses grupos de espécies.

Os resultados que porventura advenham de estudos abrangentes com esses grupos permitirão levantar e testar uma série de questões interessantes, além das já mencionadas sobre a origem e a diversificação dos táxons da Província Argentina. Uma destas questões, por exemplo, é se as espécies de *Symphurus* endêmicas da Província Argentina são proximamente relacionadas (formando um grupo monofilético) a congêneres do Pacífico ou do Atlântico Norte ocidental.

É interessante notar que, dentre as espécies de *Symphurus* endêmicas dessa região, há aquelas com distribuições mais amplas, como *Symphurus jenynsi* e *S. trewavasae*, que são encontradas do Rio de Janeiro à Argentina, e outras como *S. kyaropterygium*, circunscritas entre a costa do Rio de Janeiro e o Rio Grande do Sul. Padrão semelhante é observado em espécies do gênero de linguado *Paralichthys* (ver Figueiredo & Menezes, 2000). Uma hipótese que pode ser levantada é que as espécies de distribuição mais restrita, nesse caso, são mais relacionadas com táxons do Atlântico Norte ocidental, e possivelmente sofreram especiação parapátrica mais recente, talvez por ciclos de transgressões e retrações marinhas de acordo com as oscilações de temperatura e variações das glaciações – processos semelhantes aos aventados por Yamaguti (1979) e Figueiredo (1981). Já espécies de distribuição mais ampla poderiam ter se originado a partir dos seguintes processos: 1) dispersão a partir do Pacífico Sul oriental, como BurrIDGE (1999) havia postulado,

2) especiação alopátrica, com isolamento das populações do Atlântico e do Pacífico com a formação da América do Sul desde sua separação da Gondwana, no Cretáceo, até o fechamento do istmo do Panamá (há cerca de 3,5 milhões de anos atrás). Por sua vez, diversas outras hipóteses podem ser aventadas, e são necessários muito mais estudos para que os processos de diversificação dos organismos marinhos no Atlântico Sul ocidental sejam mais bem conhecidos.

Autores como von Ihering e, mais recentemente, o Professor José Lima de Figueiredo, entre outros, propuseram hipóteses elegantes para tentar explicar a origem e diversificação dos organismos marinhos demersais da região subtropical do Atlântico. Faltaram a eles, no entanto, um repertório maior de metodologias para testar essas hipóteses de forma mais objetiva. Há a perspectiva de uma melhor compreensão da evolução da fauna marinha subtropical do Atlântico Sul ocidental graças ao desenvolvimento dessas metodologias. Isso, no entanto, não exclui a necessidade de estudos mais aprofundados de taxonomia e de sistemática dos organismos que compõem essa fauna. Ao contrário, se nós quisermos conhecer bem as histórias evolutivas que se desenrolaram nas zonas subtropicais em outras regiões oceânicas no mundo, teremos que saber de forma mais precisa quem são os personagens dessas histórias.

RESUMO

A presença de uma fauna de organismos marinhos endêmica da região subtropical do Atlântico ocidental é relatada desde o século XIX, porém os processos que teriam determinado tal distribuição de organismos nesta região foram levados em conta apenas a partir dos últimos 50 anos. Neste artigo, são apresentadas e discutidas hipóteses sobre os processos de diversificação e origem da fauna presente entre as costas do Rio de Janeiro e Argentina, na região denominada usualmente como Província Argentina. Embora diversos autores tenham imputado a especiação desta fauna a ciclos relativamente recentes de transgressão e regressão marinha, foi observado em estudos mais recentes que a origem de táxons endêmicos de tal província teria sido mais antiga e resultante de diferentes processos, particularmente de dispersão a partir de linhagens do Pacífico Sul oriental. Problemas no reconhecimento de táxons endêmicos e na delimitação desta presumível área de endemismo são apresentados, bem como sugestões para estudos futuros.

PALAVRAS-CHAVE: Biogeografia; Peixes; Província Argentina; Regressão marinha; Transgressão marinha; Dispersão.

AGRADECIMENTOS

Este artigo é dedicado ao Prof. José Lima de Figueiredo pela sua inestimável contribuição ao conhecimento dos peixes marinhos do Brasil, como curador da Seção de Peixes do Museu de Zoologia da USP e autor de algumas das obras mais seminais sobre este assunto, e pela sua amizade e dedicação como orientador, ajudando na formação dos ictiólogos no Brasil (incluindo o autor deste artigo) há pelo menos duas gerações. O autor é grato a Alexandre Marceniuk, Camila Ribas, George Mattox, José Lima de Figueiredo, Mônica Toledo-Piza e Rodrigo César Marques pelas valiosas sugestões e críticas ao texto, todas elas determinantes para o aprimoramento deste trabalho.

REFERÊNCIAS

- ABSALÃO, R.S. 1989. Padrões distributivos e zoogeografia dos moluscos da plataforma continental brasileira. Parte III. Comissão Oceanográfica Espírito Santo I. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 84(Supl. 4): 1-6.
- ALENCAR, C.A.G.; SALLES, R.; ROCHA, C.A.S. & CARVALHO, M.O.X. 1998. Caracterização biométrica do Batata, *Lopholatilus villarii*, Ribeiro, 1915 (Teleostei: Malacanthidae), no Nordeste do Brasil. *Arquivos de Ciências do Mar, Fortaleza*, 31: 101-106.
- ANDERSON, M.E. & MINCARONE, M.M. 2006. Studies on the Zoarcidae (Teleostei: Perciformes) of the southern hemisphere. IX. A new species of *Pachycara* from the southwestern Atlantic. *Zootaxa*, 1177: 21-26.
- ASTARLOA, J.M.D. & MUNROE, T.A. 1998. Systematics and ecology of commercially important paralicthys flounders occurring in Argentinean-Uruguayan waters (*Paralicthys*, Paralicthyidae): an overview. *Journal of Sea Research*, 39: 1-9.
- ASTARLOA, J.M.D.; MUNROE, T.A. & DESOUTTER, M. 2006. Redescription and holotype clarification of *Paralicthys orbignyana* (Valenciennes, 1839) (Pleuronectiformes: Paralicthyidae). *Copeia*, 2006(2): 235-243.
- BACKUS, R.H.; CRADDOCK, J.E.; HAEDRICH, R.L. & ROBISON, B.H. 1977. Atlantic pelagic zoogeography. In: *Fishes of the Western North Atlantic part seven*. New Haven, Sears Foundation for Marine Research, Yale University. p. 266-287.
- BALECH, E. 1954. División zoogeográfica del litoral sudamericano. *Revista de Biología Marina*, 4(1-3): 184-195.
- BARBOSA, F.S. & GOMES, U.L. 1998. Morfologia juvenil de quatro espécies do gênero *Raja* (Linnaeus, 1758) das regiões sudeste e sul do Brasil (Chondrichthyes, Rajoidei, Rajidae). *Biociências*, 6(2): 125-146.
- BARRACLOUGH, T.G. & NEE, S. 2001. Phylogenetics and speciation. *Trends in Ecology and Evolution*, 16(7): 391-399.
- BARSUKOV, V.V. 1979. Subspecies of the Atlantic species *Helicolenus dactylopterus* (De la Roche, 1809). *Voprosy Ikhtiologii*, 19(4): 579-595.
- BECKER, V.E. 1967. The lantern fishes (Myctophidae) from the 'Petr Lebedev' Atlantic expeditions 1961-1964. *Trudy Instituta Okeanologii Imeni P.P. Shirshova*, 84: 84-124.
- BERG, L. 1933. Die bipolare Verbreitung der Organismen und die Eiszeit. *Zoogeographica*, 1: 444-484.
- BERNARDES, R.A.; FIGUEIREDO, J.L.; RODRIGUES, A.R.; FISCHER, L.G.; VOOREN, C.M.; HAIMOVICI, M. & ROSSI-WONGTSCHOWSKI, C.L.D.B. 2005a. Peixes da Zona Econômica Exclusiva da região sudeste do Brasil: levantamento com armadilhas, pargueiras e rede de arrasto de fundo. São Paulo, EDUSP.
- BERNARDES, R.A.; MELLO, G.P.M.B. & CERGOLE, M.C. 2005b. *Helicolenus labillei*. In: Cergole, M.C.; Ávila-da-Silva, A.O. & Rossi-Wongtschowski, C.L.D.B. *Análise das principais pescarias comerciais da região Sudeste-Sul do Brasil: dinâmica populacional das espécies em exploração*. São Paulo, Instituto Oceanográfico. p. 57-61. (Série Documentos Revizee: Score Sul).
- BOSCHI, E.E. 2000. Species of decapods crustaceans and their distribution in the American marine zoogeographic provinces. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero*, 13: 1-136.
- BRIGGS, J.C. 1974. *Marine zoogeography*. New York, McGraw-Hill.
- BROMHAM, L. & PENNY, D. 2003. The modern molecular clock. *Nature Reviews Genetics*, 4: 216-224.
- BUCKUP, P.A.; MENEZES, N.A. & GHAZZI, M.S. 2007. *Catálogo das espécies de peixes de água doce do Brasil*. Rio de Janeiro, Museu Nacional.
- BURRIDGE, C.P. 1999. Molecular phylogeny of *Nemadactylus* and *Acantholatris* (Pisces: Cirrhitidae: Cheilodactylidae), with implications for taxonomy and zoogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 13(1): 93-109.
- BURRIDGE, C.P. 2000. Molecular phylogeny of Aplodactylidae (Perciformes: Cirrhitidae), a group of Southern Hemisphere marine fishes. *Journal of Natural History*, 34: 2173-2185.
- CAIRES, R.A. 2006. *Revisão taxonômica e estudo da distribuição geográfica das espécies de Peristedion Lacepède, 1802 (Teleostei: Scorpaenoidea: Peristediidae) encontradas na costa brasileira*. São Paulo, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo.
- CAIRES, R.A. & FIGUEIREDO, J.L. 2011. The northernmost record of *Bassanago albescens* and comments on the occurrence of *Rhynchoconger guppyi* (Teleostei: Anguilliformes: Congridae) along the Brazilian coast. *Journal of Fish Biology*, 78: 366-372.
- CAIRES, R.A.; FIGUEIREDO, J.L. & BERNARDES, R.A. 2008. Registros novos e ocasionais de teleosteos marinhos na costa brasileira. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 48(19): 213-225.
- CARVALHO, M.R. & FIGUEIREDO, J.L. 1994. *Psammobatis extenta* (Garman, 1913): A senior synonym of *Psammobatis glansdissimilis* McEachran, 1983 (Chondrichthyes, Rajidae). *Copeia*, 1994(4): 1029-1033.
- CARVALHO-FILHO, A.; MARCOVALDI, G.; SAMPAIO, C.L.S. & PAIVA, M.I.G. 2011. First report of *Macruronus novaezelandiae* (Gadiformes: Merlucciidae: Macrurinae) from Atlantic tropical waters. *Marine Biodiversity Records*, 4: 1-3.
- CASATTI, L. & MENEZES, N.A. 2003. Família Sciaenidae. p. 86-89. In: Menezes, N.A.; Buckup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. 2003. *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. São Paulo, Museu de Zoologia da USP.
- CASTRO, B.M. & MIRANDA, L.B. 1998. Physical oceanography of the Western Atlantic continental shelf located between 4°N and 34°S. In: Robinson, A.R. & Brink, K.H. (Eds.). *The Sea: the global coastal ocean regional studies and synthesis*. New York, Wiley. v. 11, cap. 8, p. 209-251.
- COHEN, D.M. & NIELSEN, J.G. 1972. A review of the viviparous ophidioid fishes of the genus *Saccogaster*. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 85(39): 445-467.
- COHEN, D.M.; INADA, T.; IWAMOTO, T. & SCIALABBA, N. 1990. *Gadiform fishes of the world (order Gadiformes). An annotated and illustrated catalogue of cods, hakes, grenadiers and other gadiform fishes known to date. FAO species catalogue. Vol. 10*. Rome, FAO. i-x + 442p. (Fisheries Synopsis No. 125).
- COLLETTE, B.B. 1966. A review of the venomous toadfishes, subfamily Thalassophryninae. *Copeia*, 1966(4): 846-864.
- COLLETTE, B.B. & NAUEN, C.E. 1983. *Scombrids of the world. An annotated and illustrated catalogue of tunas, mackerels, bonitos*

- and related species known to date. *FAO species catalogue. Vol. 2*. Rome, FAO. i-vii + 137p. (FAO Fisheries Synopsis No. 125).
- COOKE, A.H. 1895. Mollusca. In: Harmer, S.F. & Shipley, A.E. (Eds.). *The Cambridge Natural History*. London, MacMillan. v. 3.
- CRAW, R.C.; GREHAN, R.C. & HEADS, M.J. 1999. *Panbiogeography: tracking the history of life*. Oxford, Oxford University Press. 240p. (Oxford Biogeography Series n. 11).
- DANA, J.D. 1853. An isothermal oceanic chart, illustrating the geographical distribution of marine animals. *American Journal of Sciences, New haven*, 16: 153-327.
- DAS, M.K. & NELSON, J.S. 1996. Revision of the percophid genus *Bembrops* (Actinopterygii: Perciformes). *Bulletin of Marine Science*, 59(1): 9-44.
- DOOLEY, J.K. 1978. Systematics and biology of the tilefishes (Perciformes: Branchiostegidae and Malacanthidae), with descriptions of two new species. *NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration) Technical Report NMFS (National Marine Fisheries Service) Circular No. 411*: 1-78.
- DUHAMEL, G. 1995. Révision des genres *Centriscops* et *Notopogon*, Macroramphosidae des zones subtropicale et tempérée de l'hémisphère sud. *Cybiurn*, 19(3): 261-303, pl. 1-2.
- DYER, B.S. 1998. Phylogenetic systematics and historical biogeography of the Neotropical silverside family Atherinopsidae (Teleostei: Atheriniformes). In: Malabarba, L.R.; Reis, R.E.; Vari, R.P.; Lucena, Z.M.S. & Lucena, C.A.S. (Eds.). *Phylogeny and classification of neotropical fishes*. Porto Alegre, EdiPUCRS. p. 519-536.
- EKMAN, S. 1953. *Zoogeography of the sea*. London, Sidgwick & Jackson.
- EMILSSON, I. 1959. Alguns aspectos físicos e químicos das águas marinhas brasileiras. *Ciência e Cultura. São Paulo*, 11: 44-54.
- EMILSSON, I. 1961. The shelf and coastal waters off southern Brazil. *Boletim do Instituto Oceanográfico, São Paulo*, 9(2): 101-112.
- ESCHMEYER, W.N. 1969. A systematic review of the scorpionfishes of the Atlantic Ocean (Pisces: Scorpaenidae). *Occasional Papers California Academy of Sciences*, No. 79: i-iv + 1-143.
- FARRIS, J.S.; ALBERT, V.A.; KÄLLERSJÖ, M.; LIPSCOMB, D. & KLUGE, A.G. 1996. Parsimony jackknifing outperforms neighbor-joining. *Cladistics*, 12(2): 99-124.
- FIGUEIREDO JR., A.G. & MADUREIRA, L.S.P. 2004. *Topografia, composição, refletividade do substrato marinho e identificação das províncias sedimentares na região Sudeste-Sul do Brasil*. Série Documentos Revizee-Score Sul. Instituto Oceanográfico, São Paulo.
- FIGUEIREDO JR., A.G. & TESSLER, M.G. 2004. *Topografia e composição do substrato marinho da Região Sudeste-Sul do Brasil*. Série Documentos Revizee-Score Sul. Instituto Oceanográfico, São Paulo.
- FIGUEIREDO, J.L. 1977. *Manual de peixes marinhos do sudeste do Brasil*. I. Introdução. Cações, raias e quimeras. Museu de Zoologia da USP, São Paulo.
- FIGUEIREDO, J.L. 1981. *Estudo da distribuição das espécies de peixes endêmicas da Província Zoogeográfica Argentina*. Tese de Doutorado. Instituto de Biociências da USP, São Paulo.
- FIGUEIREDO, J.L. 1992. Sobre a aplicação dos nomes *Cynoscion striatus* (Cuvier, 1829) e *Cynoscion guatucupa* (Cuvier, 1830) (Teleostei: Sciaenidae). *Comunicações do Museu de Ciências de PUCRS*, 5(8): 117-121.
- FIGUEIREDO, J.L. 2003. Família Zoarcidae. p. 93. In: Menezes, N.A.; Buckup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. Museu de Zoologia da USP, São Paulo.
- FIGUEIREDO, J.L. & MENEZES, N.A. 1978. *Manual de peixes marinhos do sudeste do Brasil*. II. Teleostei (1). Museu de Zoologia da USP, São Paulo.
- FIGUEIREDO, J.L. & MENEZES, N.A. 1980. *Manual de peixes marinhos do sudeste do Brasil*. III. Teleostei (2). Museu de Zoologia da USP, São Paulo.
- FIGUEIREDO, J.L. & MENEZES, N.A. 2000. *Manual de peixes marinhos do sudeste do Brasil*. VI. Teleostei (5). Museu de Zoologia da USP, São Paulo.
- FIGUEIREDO, J.L.; SALLES, A.C.R. & RABELO, L.B. 2010. *Sardinella brasiliensis* (Steindachner, 1879) (Teleostei: Clupeidae), nome válido aplicado à sardinha-verdadeira o sudeste do Brasil. *Papéis Avulsos de Zoologia, São Paulo*, 50(18): 281-283.
- FIGUEIREDO, J.L.; SANTOS, A.P. & MENEZES, N.A. 2003. Família Gonostomatidae. p. 44-45. In: Menezes, N.A.; Buckup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. (Ed.). *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. Museu de Zoologia da USP, São Paulo.
- FIGUEIREDO, J.L.; SANTOS, A.P.; YAMAGUTI, N.; BERNARDES, R.A. & ROSSI-WONGTSCHOWSKI, C.L.D.B. 2002. *Peixes da Zona Econômica Exclusiva da região sudeste-sul do Brasil: levantamento com rede de meia-água*. EDUSP, São Paulo.
- FLOETER, S.R. & GASPARINI, J.L. 2000. The southwestern Atlantic reef fish fauna: composition and zoogeographic patterns. *Journal of Fish Biology*, 56: 1099-1114.
- FLOETER, S.R. & SOARES-GOMES, A. 1998. Biogeographic and species-richness patterns of Gastropoda on the southwestern Atlantic. *Revista Brasileira de Biologia*, 59(4): 567-575.
- 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.; FALCON, J.M.; BOWEN, B.W. & BERNARD, G. 2007. Atlantic reef fish biogeography and evolution. *Journal of Biogeography*, Special paper: 1-26.
- FURTADO, V.V. 1973. Sedimentos de superfície de fundo. In: *Relatório sobre a Segunda Pesquisa Oceanográfica e Pesqueira do Atlântico Sul, entre Tórres e Maldonado (lat. 29°S-32°S)*. Programa Rio Grande do Sul II. GEDIP. Parte 2: 85-115.
- GADIG, O.B. & GOMES, U.L. 2003a. Família Calorhynchidae. p. 21. In: Menezes, N.A.; Buckup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. 2003. *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. Museu de Zoologia da USP, São Paulo.
- GADIG, O.B. & GOMES, U.L. 2003b. Família Scyliorhinidae. p. 21-22. In: Menezes, N.A.; Buckup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. 2003. *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. Museu de Zoologia da USP, São Paulo.
- GADIG, O.B. & GOMES, U.L. 2003c. Família Triakidae. p. 22. In: Menezes, N.A.; Buckup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. 2003. *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. Museu de Zoologia da USP, São Paulo.
- GADIG, O.B. & GOMES, U.L. 2003d. Família Etmopteridae. p. 26. In: Menezes, N.A.; Buckup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. 2003. *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. Museu de Zoologia da USP, São Paulo.
- GILBERT, C.R. 1968. Western Atlantic batrachoidid fishes of the genus *Porichthys*, including three new species. *Bulletin of Marine Science*, 18(3): 671-730.
- GILL, A.C. & MOOI, R.D. 2011. A Show of Character – a further response to Wiley et al. *Zootaxa*, 2946: 29-32.
- GOMES, U.L. & CARVALHO, M.R. 2003. Família Narcinidae. p. 28. In: Menezes, N.A.; Buckup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. 2003. *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. Museu de Zoologia da USP, São Paulo.
- GOMES, U.L. & GADIG, O.B. 2003. Família Rajidae. p. 28-30. In: Menezes, N.A.; Buckup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. 2003. *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. Museu de Zoologia da USP, São Paulo.
- GOMES, U.L. & PARAGÓ, C. 2001. Espécie nova de Rajídeo (Chondrichthyes, Rajiformes) do Atlântico sul ocidental. *Boletim do Museu Nacional do Rio de Janeiro*, 448: 1-10.

- GOMES, U.L. & PICADO, S. 2001. Distribution of the species of *Dipturus* Rafinesque (Rajidae, Rajinae, Rajini) of Brazil and first record of the Caribbean skate *D. teevani* (Bigelow & Schroeder) in the western South Atlantic. *Revista Brasileira de Zoologia*, 18(1): 171-185.
- GOSZTONYI, A.E. 1977. Results of the research cruises of FRV "Walter Herwig" to South America. XLVIII. Revision of the South American Zoarcidae (Osteichthyes, Blennioidei) with the description of three new genera and five new species. *Archiv für Fischereiwissenschaft*, 27(3): 191-249.
- GRANT, W.S. & LESLIE, R.W. 2001. Inter-oceanic dispersal is an important mechanism in the zoogeography of the hakes (Pisces: *Merluccius* spp.). *Journal of Biogeography*, 28: 699-721.
- GUIMARÃES, R.Z.P. & BACELLAR, A.C.L.H. 2002. Review of the Brazilian species of *Paraclinus* (Teleostei: Labrisomidae), with descriptions of two species and revalidation of *Paraclinus rubicundus* (Starks). *Copeia*, 2002(2): 419-427.
- HAIMOVICI, M.; MARTINS, A.S.; FIGUEIREDO, J.L. & VIEIRA, P.C. 1994. Demersal bony fish of the outer shelf and inner slope of the Southern Brazil Subtropical Convergence Ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 108: 59-77.
- HEADS, M.J. 2005a. Towards a panbiogeography of the seas. *Biological Journal of the Linnean Society*, 84(4): 675-723.
- HEADS, M.J. 2005b. Dating nodes on molecular phylogenies: a critique of molecular biogeography. *Cladistics*, 21: 62-78.
- HEDGEPEETH, J.W. 1957. Marine biogeography. *Memoirs of the Geological Society of America*, 67(1): 359-382.
- HIGUCHI, H.; REIS, E.G. & ARAÚJO, F.G. 1982. Uma nova espécie de bagre marinho do litoral do Rio Grande do sul e considerações sobre o gênero nominal *Netuma* Bleeker, 1858 no Atlântico sul ocidental (Siluriformes, Ariidae). *Atlantica, Rio Grande*, 5: 1-15.
- HO, J.S. 1990. Phylogeny and biogeography of hakes (*Merluccius*: Teleostei): a cladistic analysis. *United States Fishery Bulletin*, 88: 95-104.
- HSIAO, S.-T. & LAI, J.-W. 2006. Phlogenetic analysis of economically important shrimp species in Taiwan based on DNA sequences of mitochondrial 16S rRNA. *Journal of Taiwan Fishery Research*, 14(1): 67-73.
- HUBBS, C.L. 1952. Antitropical distributions of fishes and other organisms. *Proceedings of the Seventh Pacific Science Congress, Pacific Science Association*, vol. III: 324-329.
- HULLEY, P.A. 1981. Results of the research cruises of FRV "Walter Herwig" to South America LVIII. Family Myctophidae (Osteichthyes: Myctophiformes). *Archiv für Fischerreiwissenschaft*, 31(1): 1-300.
- HULLEY, P.A. 1986. Family No. 86: Myctophidae. p. 282-321. In: Smith, M.M. & Heemstra, P.C. *Smith's Sea Fishes*. New York: Springle-Verlag.
- HUMPHRIES, C.J. & PARENTI, L.R. 1999. *Cladistic biogeography: interpreting patterns*. New York, Oxford University Press.
- IMAMURA, H. & MATSUURA, K. 2003. Redefinitions and phylogenetic relationships of the family Pinguipedidae (Teleostei: Perciformes). *Ichthyological Research*, 50: 259-269.
- IRIGOYEN, A.J.; GERHARDINGER, L.C. & CARVALHO-FILHO, A. 2008. On the status of the species of *Acanthistius* (Gill, 1862) (Percoidae) in the South-West Atlantic Ocean. *Zootaxa*, 1813: 51-59.
- KARMOVSKAYA, E.S. & MERRETT, N.R. 1998. Taxonomy of the deep-sea eal genus, *Histiobranchus* (Synaphobranchidae, Anguilliformes), with notes on the ecology of *H. bathybius* in the eastern north Atlantic. *Journal of Fish Biology*, 53(5): 1015-1037.
- KEMPF, M. 1972. A plataforma continental brasileira entre o Rio São Francisco e a Ilha de São Sebastião. In: Congresso da Sociedade Brasileira de Geologia, 26°. Anais. Belem, Sociedade Brasileira de Geologia. v. 2, p. 221-234.
- KNOWLTON, N. 2000. Molecular analysis of species boundaries in the sea. *Hydrobiologia*, 420: 73-90.
- KREFFT, G. 1968. Neue und erstmalig nachgewiesene Knorpelfische aus dem Archibenthal des Südwestatlantiks, einschließlich einer Diskussion einiger *Etmopterus*-Arten südlicher Meere. *Archiv für Fischereiwissenschaft*, 19(1): 1-42.
- KREFFT, G. 1983. Taxonomy and distribution of the fish genus *Ichthyococcus* (Bonaparte, 1841) (Photichthyidae Weitzman, 1974) in the Atlantic Ocean. *Investigaciones Pesqueras*, 47(2): 295-309.
- KREFFT, G. & STEHMANN, M.F.W. 1974. Ergebnisse der Forschungsreisen des FFS "Walter Herwig" nach Südamerika. XXXIII. *Raja* (*Rajella*) *sadowskii* spec. nov. (Chondrichthyes, Batoidei, Rajidae), ein weiterer neuer Roche von südwestatlantischen Kontinentalabhang. *Archiv für Fischereiwissenschaft*, 25(1): 33-50.
- KREFFT, G. & STEHMANN, M.F.W. 1975. Ergebnisse der Forschungsreisen des FFS "Walter Herwig" nach Südamerika. XXXVI. Zwei weitere neue Rochenarten aus dem Südwestatlantik: *Raja* (*Dipturus*) *leptocauda* und *Raja* (*Dipterus*) *trachyderma* spec. nov. (Chondrichthyes, Batoidei, Rajidae). *Archiv für Fischereiwissenschaft*, 25(3): 77-97.
- LIMA, A.T. & MINCARONE, M.M. 2004. Occurrence of *Cottunculus granulatus* Karrer, 1968 (Scorpaeniformes: Psychrolutidae) in southern Brazil. *Comunicações do Museu Ciência Tecnologia da PUCRS*, 17(1): 39-43.
- LORIS, D.; MATALLANAS, J. & OLIVER, P. 2003. *Merluzas del Mundo (Familia Merlucciidae)*. Catálogo comentado e ilustrado de las merluzas conocidas. Rome, FAO. i-v + 57p., pls. 1-12. (FAO Catálogo de especies para los fines de la pesca No. 2)
- LÓPEZ, R.B. 1963. Problemas sobre la distribución geográfica de los peces marinos sudamericanos. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, 1(3): 109-135.
- LUCENA, C.A.S. & LUCENA, Z.M.S. 1981. Catálogo dos peixes marinhos do Museu de Ciências da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul. Elasmobranchiormorpha. Teleostomi (1ª parte). *Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS*, 21: 1-66.
- MALABARBA, L.R. & DYER, B.S. 2002. Description of three new species of the genus *Odontesthes* from the rio Tramandaí drainage, Brazil (Atheriniformes: Atherinopsidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 13(3): 257-272.
- MARCENIUK, A.P. 2005. Redescricao de *Genidens barbatus* (Lacépède, 1803) e *Genidens machadoi* (Miranda-Ribeiro, 1918), bagres marinhos (Siluriformes, Ariidae) do Atlântico sul Ocidental. *Papéis Avulsos de Zoologia, São Paulo*, 45(11): 111-125.
- MARCENIUK, A.P. & MENEZES, N.A. 2003. Família Ariidae. In: Menezes, N.A.; Buckup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. (Ed.). *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. São Paulo, Museu de Zoologia da USP. p. 41-42.
- MARSHALL, N.B. & IWAMOTO, T. 1973. Genus *Coelorhynchus*. In: Fishes of the Western North Atlantic. *Memoirs of the Sears Foundation Marine Research*, 1(6). p. 538-563.
- MARTINS, L.R.; URIEN, C.M. & BUTLER, L.W. 1972. Províncias fisiográficas e sedimentos da margem continental Atlântica da América do Sul. Congresso da Sociedade Brasileira de Geologia, 26°. Anais. Belem, Sociedade Brasileira de Geologia. v. 2, p. 105-114.
- MC EACHRAN, J.D. 1982. Revision of the South American skate genus *Sympterygia* (Elasmobranchii: Rajiformes). *Copeia*, 1982(4): 867-890.
- MC EACHRAN, J.D. 1983. Results of the research cruises of FRV "Walter Herwig" to South América. LXI. Revision of the South American skate genus *Psammodis* Günther, 1870 (Elasmobranchii: Rajiformes: Rajidae). *Archiv für Fischwissenschaften*, 34(1): 23-80.

- MCEachran, J.D. & CARVALHO, M.R. 2003. Rhinobatidae. In: Carpenter, K.E. (Ed.). *The living marine resources of the Western Central Atlantic. Volume 1: Introduction, molluscs, crustaceans, hagfishes, sharks, batoid fishes, and chimaeras*. Rome, FAO. p. 527-530. (FAO Species Identification Guide for Fishery Purposes and American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication No. 5).
- MCEachran, J.D. & DUNN, K.A. 1998. Phylogenetic analysis of skates, a morphologically conservative clade of elasmobranchs (Chondrichthyes: Rajidae). *Copeia*, 1998(2): 271-290.
- MELO, G.A.S. 1996. *Manual de identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do litoral brasileiro*. São Paulo, Plêiade/FAPESP.
- MELO, G.A.S. 1999. *Manual de identificação dos Crustacea Decapoda do litoral brasileiro: Anomura, Thalassinidea, Palinuridea, Astacidea*. São Paulo, Plêiade/FAPESP.
- MELO, M.R.S. 2007. A new synphobranchid eel (Anguilliformes: Synphobranchidae) from Brazil, with comments on the species from the western South Atlantic. *Copeia*, 2007(2): 315-323.
- MELO, M.R.S.; BRAGA, A.C.; NUNAN, G.W.A. & COSTA, P.A.S. 2010. On new collections of deep-sea Gadiformes (Actinopterygii: Teleostei) from the Brazilian continental slope, between 11° and 23°S. *Zootaxa*, 2433: 25-46.
- MELO, M.R.S.; NUNAN, G.W.A.; BRAGA, A.C. & COSTA, P.A.S. 2009. The deep-sea Anguilliformes and Saccopharyngiformes (Teleostei: Elopomorpha) collected on the Brazilian continental slope, between 11° and 23°S. *Zootaxa*, 2234: 1-20.
- MENEZES, N.A. 1971. A new species of *Paratrachichthys* from the coast of Brazil (Pisces, Trachichthyidae). *Papéis Avulsos de Zoologia, São Paulo*, 27(17): 143-148.
- MENEZES, N.A. 2003a. Família Clupeidae. In: Menezes, N.A.; Backup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. (Ed.). *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. São Paulo, Museu de Zoologia da USP. p. 41.
- MENEZES, N.A. 2003b. Família Phycidae. In: Menezes, N.A.; Backup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. (Ed.). *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. São Paulo, Museu de Zoologia da USP. p. 62.
- MENEZES, N.A. 2003c. Família Merlucciidae. In: Menezes, N.A.; Backup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. (Ed.). *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. São Paulo, Museu de Zoologia da USP. p. 63.
- MENEZES, N.A. 2003d. Família Trachichthyidae. In: Menezes, N.A.; Backup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. (Ed.). *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. São Paulo, Museu de Zoologia da USP. p. 69.
- MENEZES, N.A. 2003e. Família Macrorhamphosidae. In: Menezes, N.A.; Backup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. (Ed.). *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. São Paulo, Museu de Zoologia da USP. p. 72.
- MENEZES, N.A. 2003f. Família Trichiuridae. In: Menezes, N.A.; Backup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. (Ed.). *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. São Paulo, Museu de Zoologia da USP. p. 102.
- MENEZES, N.A. 2003g. Família Scombridae. In: Menezes, N.A.; Backup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. (Ed.). *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. São Paulo, Museu de Zoologia da USP. p. 102-103.
- MENEZES, N.A. & BENVENÚ, G.Q. 1976a. New records of marine fishes from the western South Atlantic. *Papéis Avulsos de Zoologia, São Paulo*, 29(27): 269-280.
- MENEZES, N.A. & BENVENÚ, G.Q. 1976b. On the species of the genus *Symphurus* from the Brazilian coast, with descriptions of two new species (Osteichthyes, Pleuronectiformes, Cynoglossidae). *Papéis Avulsos de Zoologia, São Paulo*, 30(11): 137-170.
- MENEZES, N.A. & FIGUEIREDO, J.L. 1971. *Lonchopisthus meadi*, a new jawfish from the coast of Rio Grande do Sul, Brazil (Pisces, Opisthognathidae). *Papéis Avulsos de Zoologia, São Paulo*, 24(15): 197-205.
- MENEZES, N.A. & FIGUEIREDO, J.L. 1980. *Manual de peixes marinhos do sudeste do Brasil*. IV. Teleostei (3). São Paulo, Museu de Zoologia da USP.
- MENEZES, N.A. & FIGUEIREDO, J.L. 1985. *Manual de peixes marinhos do sudeste do Brasil*. V. Teleostei (4). São Paulo, Museu de Zoologia da USP.
- MENEZES, N.A. & FIGUEIREDO, J.L. 1998. Revisão das espécies da família Batrachoididae do litoral Brasileiro com a descrição de uma espécie nova (Osteichthyes, Teleostei, Batrachoidiformes). *Papéis Avulsos de Zoologia, São Paulo*, 40(22): 337-357.
- MENEZES, N.A. & FIGUEIREDO, J.L. 2003a. Família Ophidiidae. In: Menezes, N.A.; Backup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. (Ed.). *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. São Paulo, Museu de Zoologia da USP. p. 59-60.
- MENEZES, N.A. & FIGUEIREDO, J.L. 2003b. Família Moridae. In: Menezes, N.A.; Backup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. (Ed.). *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. São Paulo, Museu de Zoologia da USP. p. 61-62.
- MENEZES, N.A. & FIGUEIREDO, J.L. 2003c. Família Sphyracidae. In: Menezes, N.A.; Backup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. (Ed.). *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. São Paulo, Museu de Zoologia da USP. p. 101.
- MENEZES, N.A. & FIGUEIREDO, J.L. 2003d. Família Gempylidae. In: Menezes, N.A.; Backup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. (Ed.). *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. São Paulo, Museu de Zoologia da USP. p. 102.
- MENEZES, N.A. & FIGUEIREDO, J.L. 2003e. Família Paralichthyidae. In: Menezes, N.A.; Backup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. (Ed.). *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. São Paulo, Museu de Zoologia da USP. p. 105-106.
- MENEZES, N.A. & FIGUEIREDO, J.L. 2003f. Família Pleuronectidae. In: Menezes, N.A.; Backup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. (Ed.). *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. São Paulo, Museu de Zoologia da USP. p. 105.
- MENEZES, N.A. & FIGUEIREDO, J.L. 2003g. Família Cynoglossidae. In: Menezes, N.A.; Backup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. (Ed.). *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. São Paulo, Museu de Zoologia da USP. p. 108.
- MENEZES, N.A.; FIGUEIREDO, J.L. & SANTOS, A.P. 2003a. Família Nemichthyidae. In: Menezes, N.A.; Backup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. (Ed.). *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. São Paulo, Museu de Zoologia da USP. p. 36.
- MENEZES, N.A.; FIGUEIREDO, J.L. & SANTOS, A.P. 2003b. Família Congridae. In: Menezes, N.A.; Backup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. (Ed.). *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. São Paulo, Museu de Zoologia da USP. p. 36-37.
- MENEZES, N.A.; FIGUEIREDO, J.L. & SANTOS, A.P. 2003c. Família Trachipteridae. In: Menezes, N.A.; Backup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. (Ed.). *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. São Paulo, Museu de Zoologia da USP. p. 58.
- MENNI, R.C. & STEHMANN, M.F.W. 2000. Distribution, environment and biology of batoid fishes off Argentina, Uruguay and Brazil. A review. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, n.s., 2 (1): 69-109.
- MENNI, R.C.; RINCÓN, G. & GARCÍA, M.L. 2008. *Discopyge castelloi* (Torpediniformes, Narcinidae), una nueva especie de raya eléctrica del Mar Argentino. *Revista Del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 10(1): 161-171.
- MILLIMAN, J.; BARRETO, H.T.; BARRETO, A.; COSTA, M.P.A. & FRANCISCONI, O. 1972. Superficial sediments of the Brazilian

- continental margin. In: *Congresso da Sociedade Brasileira de Geologia*, 26^o. Anais. Belém, Sociedade Brasileira de Geologia. v. 2: 29-44.
- MINCARONE, M.M. & ANDERSON, M.E. 2008. A new genus and species of eelpout (Teleostei: Zoarcidae) from Brazil. *Zootaxa*, 1852: 65-68.
- MINCARONE, M.M.; BERNARDES, R.A. & PEPES, F.V. 2007. Occurrence of *Pleuroscopus pleurodorsalis* Barnard, 1927 (Uranoscopidae), near Rio Grande plateau, western South Atlantic. *Journal of Fish Biology*, 71: 1238-1240.
- MIYA, M. & NISHIDA, M. 1996. Molecular phylogenetic perspective on the evolution of the deep-sea fish genus *Cyclothone* (Stomiiformes: Gonostomatidae). *Ichthyological Research*, 443(4): 375-398.
- MOOI, R.D. & GILL, A.C. 2010. Phylogenetics without synapomorphies – A crisis in fish systematics: time to show some character. *Zootaxa*, 2450: 26-40.
- MOOI, R.D. & GILL, A.C. 2011. Why we shouldn't let sleeping dogmas lie: a partial reply to Craig. *Zootaxa*, 2946: 41-44.
- MOOI, R.D.; WILLIAMS, D.M. & GILL, A.C. 2011. Numerical cladistics, an unintentional refuge for phenetics-a reply to Wiley et al. *Zootaxa*, 2946: 17-28.
- MOURA, R.L. 2000. *Riqueza de espécies, diversidade e organização de assembléias de peixes em ambientes recifais: um estudo ao longo do gradiente latitudinal da costa brasileira*. (Tese de Doutorado). São Paulo, Instituto de Biociências da USP.
- MOURA, R.L. & MENEZES, N.A. 2003a. Família Scorpaenidae. In: Menezes, N.A.; Buckup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. 2003. *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. São Paulo, Museu de Zoologia da USP. p. 72-73.
- MOURA, R.L. & MENEZES, N.A. 2003b. Família Triglidae. In: Menezes, N.A.; Buckup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. 2003. *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. São Paulo, Museu de Zoologia da USP. p. 73-74.
- MOURA, R.L. & MENEZES, N.A. 2003c. Família Peristediidae. In: Menezes, N.A.; Buckup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. 2003. *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. São Paulo, Museu de Zoologia da USP. p. 74.
- MOURA, R.L. & MENEZES, N.A. 2003d. Família Serranidae. In: Menezes, N.A.; Buckup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. 2003. *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. São Paulo, Museu de Zoologia da USP. p. 74-77.
- MOURA, R.L. & MENEZES, N.A. 2003e. Família Opistognathidae. In: Menezes, N.A.; Buckup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. 2003. *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. São Paulo, Museu de Zoologia da USP. p. 78.
- MOURA, R.L. & MENEZES, N.A. 2003f. Família Malacanthidae. In: Menezes, N.A.; Buckup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. 2003. *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. São Paulo, Museu de Zoologia da USP. p. 79.
- MOURA, R.L. & MENEZES, N.A. 2003g. Família Carangidae. In: Menezes, N.A.; Buckup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. 2003. *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. São Paulo, Museu de Zoologia da USP. p. 79-82.
- MOURA, R.L. & MENEZES, N.A. 2003h. Família Haemulidae. In: Menezes, N.A.; Buckup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. 2003. *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. São Paulo, Museu de Zoologia da USP. p. 84-85.
- MOURA, R.L. & MENEZES, N.A. 2003i. Família Mullidae. In: Menezes, N.A.; Buckup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. 2003. *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. São Paulo, Museu de Zoologia da USP. p. 89.
- MOURA, R.L. & MENEZES, N.A. 2003j. Família Pinguipedidae. In: Menezes, N.A.; Buckup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. 2003. *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. São Paulo, Museu de Zoologia da USP. p. 94.
- MOURA, R.L. & MENEZES, N.A. 2003k. Família Uranoscopidae. In: Menezes, N.A.; Buckup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. 2003. *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. São Paulo, Museu de Zoologia da USP. p. 94.
- MOURA, R.L. & MENEZES, N.A. 2003l. Família Clinidae. In: Menezes, N.A.; Buckup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. 2003. *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. São Paulo, Museu de Zoologia da USP. p. 95.
- MOURA, R.L. & MENEZES, N.A. 2003m. Família Blenniidae. In: Menezes, N.A.; Buckup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. 2003. *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. São Paulo, Museu de Zoologia da USP. p. 96.
- MOURA, R.L.; FIGUEIREDO, J.L. & MENEZES, N.A. 2003. Família Labrisomidae. In: Menezes, N.A.; Buckup, P.A.; Figueiredo, J.L. & Moura, R.L. 2003. *Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil*. São Paulo, Museu de Zoologia da USP. p. 95.
- MUKHACHEVA, V.A. 1980. A review of the genus *Ichthyococcus* Bonaparte (Photichthyidae). *Voprosy Ikhtiologii*, 20(6): 771-786.
- MUNROE, T.A. 1998. Systematics and ecology of tonguefishes of the genus *Symphurus* (Cynoglossidae: Pleuronectiformes) from the western Atlantic Ocean. *Fishery Bulletin*, 96(1): 1-182.
- NAFFAKTITIS, B.G. & PAXTON, J.R. 1968. Review of the lanternfish genus *Lampadena* with a description of a new species. *Contributions in Science, Los Angeles*, 138: 1-29.
- NAKAMURA, I. & PARIN, N.V. 1993. *FAO species catalogue. Snake mackerels and cutlassfishes of the world (families Gempylidae and Trichiuridae)*. Rome, FAO. v. 15, i-vii + 136p. (FAO Fisheries Synopsis No. 125)
- NAKAMURA, I.; INADA, T.; TAKEDA, M. & HATANAKA, H. 1986. *Important fishes trawled off Patagonia*. Tokyo: Japan Marine Fishery Resource Center.
- NELSON, G. & LADIGES, P.Y. 2009. Biogeography and the molecular dating game: a futile revival of phenetics? *Bulletin de la Société Géologique de France*, 180(1): 39-43.
- NIELSEN, J.G. 1971. Ergebnisse der Forschungsreisen des FFS "Walter Herwig" nach Südamerika. 16. Redescription of the genus *Selachophidium* (Pisces, Brotulidae) with two new species. *Archiv für Fischereiwissenschaft*, 22(1): 17-33.
- NIELSEN, J.G.; COHEN, D.M.; MARKLE D.F. & ROBINS, C.R. 1999. *FAO species catalogue. Volume 18. Ophidiiform fishes of the world (Order Ophidiiformes). An annotated and illustrated catalogue of pearlfishes, cusk-eels, brotulids and other ophidiiform fishes known to date*. Rome, FAO. i-xi + 178p. (Fisheries Synopsis No. 125).
- NIELSEN, J.G.; SCHWARZHANS, W. & COHEN, D.M. 2012. Revision of *Hastatobythites* and *Saccogaster* (Teleostei, Bythitidae) with three new species and a new genus. *Zootaxa*, 3579: 1-36.
- NORMAN, J.R. 1937. The coast fishes. Part II. The Patagonian region. *Discovery Reports*, 16: 1-150.
- OZAWA, T.; ODA, K. & IDA, T. 1990. Systematics and distribution of the *Diplophos taenia* species complex (Gonostomatidae), with a description of a new species. *Japanese Journal of Ichthyology*, 37(2): 98-115.
- PAKHORUKOV, N.P. 2001. Distribution and behavior of bottom and near-bottom fishes in the Rio Grande Submarine Rise (Atlantic Ocean). *Journal of Ichthyology*, 41(4): 300-307.
- PALACIO, F.J. 1977. *A study of coastal cephalopods from Brazil, with a review of Brazilian zoogeography*. (Ph. D. Thesis). University of Miami. Florida.
- PALUMBI, S.R. 1994. Genetic divergence, reproductive isolation, and marine speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25: 547-572.
- PARIN, N.V. & POKHIL'SKAYA, G.N. 1978. Taxonomia e distribuição do gênero de peixes mesopelágico *Melanostomias* (Melanostomiidae, Osteichthyes). *Trudy Instituta Okeanologii*, 111: 61-86.

- PLATNICK, N.I. & NELSON, G.J. 1978. A method of analysis for historical biogeography. *Systematical Zoology*, 27: 1-16.
- QUAN, J.; ZHUANG, Z.; DENG, J.; DAI, J. & YA-PING, Z. 2004. Phylogenetic relationships of twelve Penaeoidea species deduced from mitochondrial DNA sequences. *Biochemical Genetics*, 42: 331-343.
- QUINTEIRO, J.; VIDAL, R. & REY MENDEZ, M. 2000. Phylogeny and biogeographic history of hake (genus *Merluccius*), inferred from mitochondrial control-region sequences. *Marine Biology*, 136: 163-174.
- RANGEL, C.E. & GUIMARÃES, R.Z.P. 2010. Taxonomia e distribuição da família Blenniidae (Teleostei: Blennioidae) na costa leste do Brasil. *Revista Brasileira de Zoociências*, 12(1): 17-41.
- RINCÓN, G.; STEHMANN, M.F.W. & VOOREN, C.M. 2001. Results of the research cruises of FRV "Walter Herwig" to South America. LXXIV. *Bentobatis kreffii* n. sp. (Chondrichthyes, Torpediniformes, Narcinidae), a new deep-water electric ray from off South Brazil and the third species of the genus. *Archive of Fishery and Marine Research*, 49(1): 45-60.
- RIOS, E.C. 1994. *Seashells of Brazil*. Porto Alegre, Editora FURG.
- ROBERTSON, D.R. 2008. Global biogeography data bases on marine fishes: caveat emptor. *Diversity and Distributions*, 14: 891-892.
- ROLDÁN, M.I.; GARCÍA-MARÍN, J.L.; UTTER, F.M. & PLA, C. 1999. Genetic relationships among *Merluccius* species. *Heredity*, 83: 79-86.
- ROSA, I.L. & ROSA, R.S. 1997. Systematic revision of the South American species of Pinguipedidae (Teleostei, Trachinoidei). *Revista Brasileira de Zoologia*, 14(4): 845-865.
- ROSEN, D.E. 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematical Zoology*, 27: 159-188.
- SANTOS, A.P. & FIGUEIREDO, J.L. 2008. *Guia de identificação dos peixes da família Myctophidae do Brasil*. São Paulo, EDUSP.
- SANTOS, H.R.S. & CARVALHO, M.R. 2004. Description of a new species of whiptailed stingray from the southwestern Atlantic Ocean (Chondrichthyes, Myliobatiformes, Dasyatidae). *Boletim do Museu Nacional do Rio de Janeiro, Nova Série, Zoologia*, 516: 1-24.
- SÉRET, B. & ANDREATA, J.V. 1992. Deep-sea fishes collected during cruise MD-55 off Brazil. *Cybium*, 16(1): 81-100.
- SMITH, D.G. 1989. Family Congridae. p. 460-562. In: *Fishes of the Western North Atlantic. Memoirs Sears Foundation Research*, 1(9).
- SOTO, J.M.R. 2001a. Annotated systematic checklist and bibliography of the coastal and oceanic fauna of Brazil. I. Sharks. *Mare Magnum*, 1(1): 11-18.
- SOTO, J.M.R. 2001b. *Schroederichthys saurisqualus* sp. nov. (Carcharhiniformes, Scyliorhinidae), a new species of catshark from southern Brazil, with further data on *Schroederichthys* species. *Mare Magnum*, 1(1): 37-50.
- SOTO, J.M.R. & MINCARONE, M.M. 2001. *Dipturus diehli* sp. nov., a new species of skate (Chondrichthyes, Rajidae) from southern Brazil. *Mare Magnum*, 1(1): 3-6.
- SPIVAK, E.D. 1997. Los crustáceos decápodos del Atlántico sudoccidental (25°-55°S): distribución y ciclos de vida. *Investigaciones Marinas*, Valparaíso, 25: 69-91.
- SPRINGER, V.G. 1970. The western South Atlantic clinid fish *Riberoclinus eigenmanni*, with discussion of the interrelationships and zoogeography of the Clinidae. *Copeia*, 1970(3): 430-436.
- STIEPIEN, C.A. 1992. Evolution and biogeography of the Clinidae (Teleostei: Blennioidae). *Copeia*, 1992(2): 375-391.
- THOMPSON, B.A. & SUTTKUS, R.D. 1998. A review of western north Atlantic species of *Bembrops*, with descriptions of three new species, and additional comments on two eastern Atlantic species (Pisces: Percophidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 111(4): 954-985.
- VANUCCI, M. 1964. Zoogeografia marinha do Brasil. *Boletim del Instituto de Biología Marina*, Mar del Plata, 7: 93-99.
- VARI, R.P. & MALABARBA, L.R. 1998. Neotropical ichthyology: an overview. In: Malabarba, L.R.; Reis, R.E.; Vari, R.P.; Lucena, Z.M.S. & Lucena, C.A.S. *Phylogeny and classification of neotropical fishes*. Porto Alegre, EdIPUCRS. p. 1-12.
- VAZ, D.F.B. & CARVALHO, M.R. 2013. Morphological and taxonomic revision of species of *Squatina* from the southwestern Atlantic Ocean (Chondrichthyes: Squatiniformes: Squatinidae). *Zootaxa*, 3965: 1-81.
- VITAL, H.; ESTEVES, L.S.; ARAÚJO, T.C.M. & PATCHINEELAM, S.M. 2005. Oceanografia geológica e geofísica da plataforma continental brasileira. In: Souza, C.R.G.; Suguio, K.; Oliveira, A.M.S. & Oliveira, P.E. (Eds.). *Quaternário do Brasil*. Ribeirão Preto, Holos Editora; Associação Brasileira de Estudos do Quaternário. p. 153-175.
- VON IHERING, H. 1907. Historia da fauna marinha do Brasil e das regiões vizinhas [sic] da America Meridional. Tradução do Cap. XII da monografia "Les Mollusques fossiles du Tertiaire et du Crétacé superieur de l' Argentine". *Annales del Museo Nacional de Buenos Aires, Sér. 3, 7*: 1-611, 18 est.
- WATERS, J.M. 2007. Driven by the West Wind Drift? A synthesis of southern-temperate marine biogeography, with new directions for dispersalism. *Journal of Biogeography*, 35(3): 417-427.
- WILLIAMS, J.T. & TYLER, J.C. 2003. Revision of the western Atlantic clingfishes of the genus *Tomicodon* (Gobiesocidae), with descriptions of five new species. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 621: 1-26.
- WILLIAMS, S.T. & REID, D.G. 2004. Speciation and diversity on tropical rocky shores: a global phylogeny of the snails of the genus *Echinolittorina*. *Evolution*, 58(10): 2227-2251.
- WILLIAMS, S.T.; REID, D.G. & LITTLEWOOD, D.T.J. 2003. A molecular phylogeny of the Littorininae (Gastropoda: Littorinidae): unequal evolutionary rates, morphological parallelism, and biogeography of the Southern Ocean. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 28(1): 60-86.
- YAMAGUTI, N. 1979. Diferenciação geográfica de *Macrodon ancylodon* (Bloch & Schneider, 1801) na costa brasileira, entre as latitudes 18°36'S (Conceição da Barra, ES) e 32°10'S (Barra do Rio Grande, RS). *Boletim do Instituto oceanográfico*, S. Paulo, 28(1): 53-118.

Aceito em: 24/10/2013

Publicado em: 30/09/2014