

Ezequiel Ale

Tempo e espaço na evolução de Cnidaria  
Medusozoa - estudos filogeográficos com ênfase  
em populações do Atlântico Sul-ocidental, e  
datações da origem das principais linhagens dos  
cnidários.

Time and space in the evolution of Cnidaria  
Medusozoa – phylogeographical studies  
emphasizing the Southwestern Atlantic, and  
dating of the divergence times of the major  
cnidarian lineages.

*versão simplificada, 16pp*

São Paulo

2012

## Resumo

Estudos filogeográficos para distintas espécies de Medusozoa (Cnidaria) foram conduzidos enfatizando a área nerítica central do Atlântico Sul-ocidental (ASO), entre os litorais sudeste do Brasil e o litoral da província de Buenos Aires na Argentina. Estes foram baseados em sequências de DNA dos genes mitocondriais COI e 16S e do íntron nuclear ITS1, levando em consideração tanto a heterogeneidade atual e a história geológica das condições oceanográficas do ASO, como também as capacidades dispersivas de *Liriope tetraphylla*, *Olindias sambaquiensis* e *Acharadria crocea*, inferidas pelos seus ciclos de vida. Adicionalmente, a estrutura filogeográfica de *Pelagia noctiluca* foi avaliada em outras regiões oceânicas, considerando o Atlântico (Atl.) e o Mediterrâneo (Med.) e utilizando os marcadores COI, 16S e ITS1. Este estudo foi conduzido através de calibrações de taxas de substituição baseadas em uma divergência significativa embora filogeneticamente rasa, entre populações do Atl. e do Pacífico. Os resultados específicos indicam: 1) padrões comuns, de expansões populacionais e estruturação genética acompanhada de padrões filogenéticos sem uma correlação geográfica evidente, para as três espécies estudadas do ASO, os quais remetem a alterações de área habitável em períodos glaciais e interglaciais a partir do Pleistoceno médio ou tardio; 2) uma estrutura filogeográfica entre populações de *P. noctiluca* do Atl. e do Med. que remete a possíveis efeitos de isolamento entre ambas bacias durante o Gelasiano. Além disso, aspectos dos resultados que sugerem a importância de se considerar que a demografia não seria apenas afetada pela história biogeográfica são discutidos. A demografia também modularia o grau de resposta das populações aos eventos biogeográficos, podendo ser uma característica comum para populações de espécies que mostram padrões filogeográficos similares, a despeito de possuírem biologies marcadamente distintas. É importante salientar que a prevalência na interpretação da influência da história natural nos estudos biogeográficos não se restringe a estudos microevolutivos. A origem dos metazoários é geralmente associada ao impacto biológico de mudanças ambientais que teriam desencadeado a chamada explosão cambriana. Entretanto, a atividade tectônica que propiciou estas mudanças é pouco discutida dentro de uma abordagem biogeográfica, a qual é considerada controversa. Resultados indicadores de que as principais linhagens de Cnidaria teriam surgido ao longo do Criogeniano e o Ediacarano foram obtidos, Períodos em que novos mares e áreas de plataforma rasa estavam surgindo como resultado da fragmentação da placa continental de Rodínia. A relação entre estes eventos geológicos e um possível surgimento de biotas marinhas diversificadas, as quais poderiam ser consideradas as primeiras cladogêneses em Eumetazoa relacionadas a eventos vicariantes, é uma nova hipótese a ser considerada.

## Abstract

Phylogeographic studies for different species of Medusozoa (Cnidaria) were performed, emphasizing the central neritic area of the South-Western Atlantic (SWA), localized between the southeastern Brazilian coast and the coast of the Buenos Aires province in Argentina. These were based on DNA sequences of the mitochondrial genes COI and 16S, and the nuclear intron ITS1. They considered both the heterogeneity of the geological history and the present oceanographic conditions of the SWA, as well as the dispersal capabilities of *Liriope tetraphylla*, *Olindias sambaquiensis* and *Acharadria crocea*, inferred by their life cycles. Additionally, the phylogeographic structure of *Pelagia noctiluca* was evaluated in other oceanic regions, considering the Atlantic (Atl.) and Mediterranean (Med.) and using COI, ITS1 and 16S as molecular markers. This study was conducted through calibrations of substitution rates based on a significant but phylogenetically shallow divergence, between populations from the Atl. and the Pacific. Specific results indicate: 1) common patterns of population expansion and genetic structure associated to phylogenetic patterns without a clear geographical correlation, for the three species of the ASO, which refer to changes of the habitable area during glacial and interglacial periods since the middle or late Pleistocene; 2) genetic structure between populations of *P. noctiluca* from the Atl. and Med., referring to possible isolation effects between the two basins during the Gelasian. Moreover, the results also suggest the importance of considering that the demographic aspects would not be affected only by the biogeographical history. The demography would also modulate the degree of response of populations to biogeographic events, and could be a common feature for populations of species that exhibit similar phylogeographic patterns, in spite of having markedly different biological features. It is important to notice that the prevalence in the interpretation of the influence of natural history in biogeographical studies is not restricted to microevolutionary studies. The origin of metazoans is generally associated with the biological impact of environmental changes that would have triggered the Cambrian explosion. However, the tectonic activity that resulted in such changes is not discussed within a biogeographic approach, which is considered controversial. Results indicating that the main lineages of Cnidaria emerged during the Cryogenian and Ediacaran were obtained, at that Period new seas and areas of shallow platform were emerging as a result of the fragmentation of the Rodinia continental plate. The relationship between those geological events and the possible emergence of a diverse marine biota, whose could be considered as the firsts cladogenesis in Eumetazoa related to vicariant events, is a new hypothesis to be considered.

## Capítulo I

### Introdução geral

#### Filogeografia de medusozoários do Atlântico Sul-Occidental

##### A região geográfica

A região nerítica da porção central do Atlântico Sul-Occidental (ASO), entre o litoral sudeste do Brasil e o litoral da província de Buenos Aires (BA – Argentina), é ambientalmente heterogênea (Boltovskoy E., 1981; Matsuura, 1986; Boltovskoy D. *et al.*, 1999). De modo geral, é possível identificar diferentes áreas sob influência (i) das ressurgências sazonais da Água Central do Atlântico Sul e (ii) da corrente subtropical do Brasil, na região nerítica do Sudeste do Brasil (Emilson, 1961; Campos *et al.*, 1999; Acha *et al.*, 2004); (iii) das grandes descargas continentais de água doce do Rio da Prata, as quais podem atingir sazonalmente o sul do Brasil e o litoral norte de BA (Acha *et al.*, 2004; Piola *et al.*, 2005) e (iv) de condições particulares de circulação de águas costeiras e de aportes continentais de água doce do litoral sul de BA, sob a influência das águas da região nerítica argentina afetadas pela corrente fria das Malvinas (Lucas *et al.*, 2005).

As distintas massas de águas costeiras destas regiões podem formar frentes de encontro sem que se misturem significativamente (Lucas *et al.*, 2005; Piola *et al.*, 2005), o que pode contribuir com o isolamento geográfico entre suas populações marinhas. As condições físico-químicas das diferentes massas d'água também podem modular a distribuição de espécies com diferentes tolerâncias ecofisiológicas (Mianzan *et al.*, 2001a, 2001b; Acha *et al.*, 2003).

Dados paleoceanográficos mostram alterações no nível do mar e na circulação das massas d'água do ASO associadas às mudanças climáticas de períodos glaciais/interglaciais do Quaternário (Hastenrath, 1991; Martin *et al.*, 1991; Lambeck *et al.*, 2002). Ao longo do Holoceno as glaciações foram cíclicas, com início em um pico glacial máximo há cerca de 1,2 ou 2,3 milhões de anos (Clapperton, 1991; Mörner, 1991a; respectivamente). Contrações e expansões sucessivas da linha de costa e da área ocupada pelas massas d'água temperadas do ASO foram registradas nos períodos glaciais/interglaciais, relacionadas a variações no nível do mar e posicionamento da linha de gelo antártica (Hastenrath, 1991; Martin *et al.*, 1991; Mörner, 1991b; Lambeck *et al.*, 2002; Gersonde *et al.*, 2003; Niebler *et al.*, 2003). Os

efeitos destas mudanças na distribuição de espécies terrestres no ambiente Neotropical da América do Sul têm sido bem discutida (*viz.*, Carnaval & Moritz, 2008 e referências nesta), mas é negligenciada para o ambiente marinho.

Os efeitos da heterogeneidade ambiental e alterações geológicas dos períodos glaciais/interglaciais do Quaternário na estrutura genética e distribuição das espécies marinhas do ASO são desconhecidos. Perante esta lacuna, é relevante analisar os impactos passados e presentes da estruturação do ambiente nerítico na distribuição da biodiversidade marinha.

Os modelos de estudo

Espécies distribuídas ao longo da região central do ASO são potenciais modelos para avaliar estas questões. Entre estas espécies, foram estudados os hidrozoários *Acharadria crocea* (L. Agassiz, 1862) (Tubulariidae), amplamente distribuída em regiões temperadas e subtropicais (Ewer, 1953; Brinckmann-Voss, 1970; Millard, 1975; Petersen, 1990); *Olindias sambaquiensis* F. Müller, 1861 (Olindiidae), endêmica da região subtropical e temperada do ASO (Vannucci, 1951; Mianzan & Zamponi, 1988); e *Liriope tetraphylla* Chamisso & Eysenhardt 1821 (Geryoniidae), registrada em diferentes mares e oceanos do globo (Calder, 1971; Ueno & Mitsutani, 1994; Daly Yahia *et al.*, 2003; Batistić *et al.*, 2007; Palma *et al.*, 2007).

Além da sua presença na região central do ASO, o estudo destas três espécies baseou-se também nas diferenças entre seus ciclos de vida, o que foi sugerido como relacionado a potenciais dispersivos distintos (Gibbons *et al.*, 2010). A maioria das espécies de Medusozoa possui larvas plânulas que vivem de horas a poucos dias no plâncton (Ramírez & Zamponi, 1981). Algumas espécies apresentam também medusa, a fase adulta reprodutiva e dispersiva que pode ser de longa duração, enquanto em outras espécies esta fase pode estar ausente ou reduzida (Marques & Collins, 2004). Dentre os Medusozoa, a classe Hydrozoa apresenta as maiores variações de ciclo de vida, com (a) coexistência de pólipos e medusas (ciclo meroplanctônico); (b) redução parcial ou total (ciclo holoplanctônico) do pólipo; c) redução parcial ou total (ciclo bentônico) da medusa.

Distribuições geográficas amplas são geralmente associadas a maiores capacidades dispersivas em algumas espécies de medusozoários com a fase de medusa em seus ciclos de vida [*e.g.*, *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758) (Schroth *et al.*,

2002) e *Pelagia noctiluca* (Forsskål, 1775) (Stopar *et al.*, 2010)]. Em contrapartida, a expectativa para um ciclo de vida bentônico (potencialmente pouco dispersivo) é ter populações naturais estruturadas em escalas geográficas mais amplas (Wright, 1943).

Populações de *A. crocea* (ciclo majoritariamente bentônico), *O. sambaquiensis* (ciclo meroplanctônico) e *L. tetraphylla* (ciclo holoplanctônico), habitantes de águas subtropicais do litoral brasileiro e temperadas do litoral argentino, foram estudadas comparativamente para avaliar possíveis estruturações e padrões de distribuição relacionadas ao ambiente nerítico e possíveis contrações e expansões marinhas durante os períodos glaciais/interglaciais do ASO (Capítulos 2 e 3). As inferências foram feitas a partir de análises moleculares dos genes mitocondriais citocromo c oxidase 1 (COI) e a subunidade ribossomal maior (16S), além do íntron ribossomal nuclear ITS1.

#### Estudo filogeográfico fora do Atlântico Sul-Occidental e datações moleculares

##### Análise de alguns inconvenientes

Inferências filogeográficas podem informar sobre o tempo de origem e a afinidade histórica de táxons e áreas geográficas. Por este motivo, a filogeografia atua como uma ponte entre as áreas de genética de populações, ecologia evolutiva, paleontologia e sistemática evolutiva, entre outras (Avise, 2009). Estes estudos integrados colaboram para entender a diversificação da biota marinha. Entretanto, dificuldades técnicas têm sido historicamente evocadas para explicar o menor desenvolvimento destes estudos no ambiente marinho em comparação a áreas continentais (Knowlton, 1993, Beheregaray, 2008).

Adicionalmente, o desconhecimento de aspectos evolutivos básicos em diversos grupos de organismos marinhos acentua esta desigualdade, incluindo a falta de calibração de taxas de substituição. Este foi o motivo para alguns estudos filogeográficos em cifozoários (Cnidaria, Medusozoa) não testarem hipóteses biogeográficas por meio da estimativa das datas de divergência de suas linhagens (Dawson & Jacobs, 2001; Schroth *et al.*, 2002; Holland *et al.*, 2004; Dawson *et al.*, 2005; Stopar *et al.*, 2010). Uma vez que a calibração de taxas evolutivas pode ser feita por meio de datas de eventos geológicos e dados fósseis, ambos enfoques foram abordados nesta tese (Capítulos 4 e 5).

## Utilização de dados geológicos

Foi sugerida uma divergência entre populações dos oceanos Pacífico e Atlântico para o cifozoário *Pelagia noctiluca* (Forsskål, 1775) (Pelagiidae) (Stopar *et al.*, 2010). Os dois eventos biogeográficos mais marcantes geralmente relacionados ao isolamento Atlântico-Mediterrâneo (Atl-Med) são o estabelecimento dos períodos glaciais do hemisfério norte (começando *ca.* 3,2 milhões de anos atrás - Ma) e a crise salina do Messiniano (finalizando *ca.* 5,5 Ma) (Krijgsman *et al.*, 1999; Gibert *et al.*, 2003; Paternello *et al.* 2007; Govers, 2009). Porém, a falta de taxas de substituição calibradas em cifozoários tem impossibilitado o teste destas hipóteses alternativas em estudos filogeográficos (Stopar *et al.*, 2010).

Novas amostras provenientes do Oceano Pacífico da América Central (Costa Rica) foram incorporadas nesta tese a dados de populações do Atlântico e do Mediterrâneo de *P. noctiluca*. As novas amostras foram usadas na calibragem de taxas evolutivas para a espécie, relacionando-as à data do isolamento dos oceanos Pacífico e Atlântico, resultante do surgimento do Istmo de Panamá. Este procedimento tem sido extensivamente utilizado para outros organismos marinhos (*e.g.*, Lessios, 1979; Vawter *et al.*, 1980; Bermingham & Lessios, 1993; McCartney *et al.*, 2000). Neste estudo aplicamos esta estratégia para a obter taxas de substituição que permitam testar as hipóteses filogeográficas previamente citadas na divergência Atl-Med em *P. Noctiluca* (Capítulo 4).

## Utilização de dados fósseis

Fósseis confiáveis de medusozoários datam desde o Cambriano médio até o Jurássico (*cf.* Young & Hagadorn, 2010). A princípio, a utilização destes fósseis na calibração de taxas evolutivas em estudos filogeográficos não é viável devido à sua antiguidade. Entretanto, inferir a origem das principais linhagens de Medusozoa representa um primeiro passo no posterior entendimento de como distintos eventos biogeográficos poderiam ter afetado a diversidade em cada uma delas.

Fósseis de Medusozoa de substratos rochosos do Cambriano Médio (Cartwright *et al.*, 2007) e algumas inferências moleculares (*e.g.*, Cartwright & Collins, 2007) sugerem uma correlação entre a origem e diversificação dos Medusozoa e a “Explosão Cambriana”, aproximadamente 540 milhões de anos atrás (Ma) (Lieberman & Cartwright, 2011). Embora propondo uma origem mais antiga para Cnidaria (~700 Ma), estudos mais recentes concordam que a divergência dentro

do grupo surgiu na transição entre o Ediacarano e o Cambriano (Erwin *et al.* 2011). Entretanto, Park *et al.* (2011) propuseram uma origem dos Cnidaria ao longo do Criogeniano (~736 Ma), seguida por uma divergência entre Hydrozoa e Scyphozoa no Ediacarano (~607 Ma), mas salientaram que artefatos da análise (Erwin *et al.*, 2011), ou linhagens não amostradas (Park *et al.*, 2011) poderiam ter influenciado nas estimativas. Como consequência, ainda há dúvidas quanto à origem das principais linhagens de Cnidaria.

Neste contexto, realizamos um estudo de datação baseado em sequências de DNA da subunidade menor (18S) e maior (28S) dos genes ribossomais nucleais em uma ampla amostragem taxonômica de Medusozoa (Capítulo 5). A informação fóssil disponível é utilizada para datar as origens das principais linhagens de Cnidaria (Anthozoa, Staurozoa, Cubozoa, Scyphozoa e Hydrozoa), por meio de análises Bayesianas dos tempos de divergência entre espécies (Yang & Rannala, 2006; Rannala & Yang, 2007). Além de permitir o relaxamento do relógio molecular, este método possibilita a utilização de limites brandos (*'soft bounds'*) nos nós calibrados e considera incertezas associadas com a calibração fóssil, permitindo uma probabilidade distinta de zero para datas fora dos limites da calibração.

#### Referências bibliográficas

- Acha, E.M., Mianzan, H.W., Guerrero, R.A., Favero, M., Bava, J. 2004. Marine fronts at the continental shelves of austral South America. Physical and ecological processes. *Journal of Marine Systems*, 44: 83–105.
- Acha, E.M.; Mianzan, H.W.; Iribarne, O.; Gagliardini, D.A.; Lasta, C.; Daleo, P. 2003. The role of the Río de la Plata bottom salinity front in accumulating debris. *Marine Pollution Bulletin*, 46: 197–202.
- Avise, J.C. 2009. Phylogeography: retrospect and prospect. *Journal of Biogeography*, 36: 3–15.
- Batistić, M., Jasprica, N., Carić, M., Lučić, D. 2007. Annual cycle of the gelatinous invertebrate zooplankton of the eastern South Adriatic coast (NE-Mediterranean). *Journal of Plankton Research*, 29: 671–686.
- Beheregaray, L.B, 2008. Twenty years of phylogeography: the state of the field and the challenges for the Southern Hemisphere. *Molecular Ecology*, 17: 3754–3774.



- Bermingham, E., Lessios, H.A. 1993. Rate variation of proteins and mitochondrial DNA evolution as revealed by sea urchins separated by the Isthmus of Panama. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 90: 2734–2738.
- Boltovskoy, D., Gibbons, M.J., Hutchings, L., Binet, D. 1999. General biological features of the South Atlantic. pp. 1–42. *In*: Boltovskoy D. (ed.), South Atlantic Zooplankton.
- Boltovskoy, E. 1981. Masas de agua en el Atlántico sudoccidental. pp. 227–237. *In*: Boltovskoy D. (ed.), Atlas del zooplancton del Atlántico sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata.
- Brinckmann-Voss, A. 1970. Anthomedusae/Athecatae (Hydrozoa, Cnidaria) of the Mediterranean. Part I: Capitata. *Fauna e Flora del Golfo di Napoli*, 39: 1–96.
- Calder, D.R. 1971. Hydroids and hydromedusae of southern Chesapeake bay. Virginia Institute of Marine Science. *Special Papers in Marine Science number*, 1: 125 p.
- Campos, E.J.D., Piola, A.R., Miller, J.L. 1999. Water mass distribution on the shelf and shelf-break upwelling in the southeast Brazil bight. 10th Symposium on Global Change Studies, Dallas.
- Carnaval, A.C., Moritz, C. 2008. Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography*, 35: 1187–1201.
- Cartwright, P., Collins, A.C. 2007. Fossils and phylogenies: integrating multiple lines of evidence to investigate the origin of early major metazoan lineages. *Integrative and Comparative Biology*, 47: 744–751.
- Cartwright, P., Halgedahl, S.L., Hendricks, J.R., Jarrard, R.D., Marques, A.C., Collins, A.G., Lieberman, B.S. 2007. Exceptionally preserved jellyfishes from the Middle Cambrian. *PLoS ONE*, Issue 10: e1121.
- Clapperton, C.M. 1991. Influence of tectonics on the extent of quaternary glaciation in the Andes. *Boletim do Instituto de Geologia da USP*, 8: 89–108.
- Daly Yahia, M.N., Goy, J., Daly Yahia-Kéfi, O. 2003. Distribution and ecology of Medusae and Scyphomedusae (Cnidaria) in Tunis Gulf (SW-Mediterranean). *Oceanologica Acta*, 26: 645–655.
- Dawson, M.N., Gupta, A.S., England, M.H. 2005. Coupled biophysical global ocean model and molecular genetic analyses identify multiple introductions of

- cryptogenic species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 34: 11968–11973.
- Dawson, M.N., Jacobs, D.K. 2001. Molecular Evidence for Cryptic Species of *Aurelia aurita* (Cnidaria, Scyphozoa). *Biological Bulletin*, 200: 92–96.
- Emilson, I. 1961. The shelf and coastal waters off southern Brazil. *Boletim do Instituto de Oceanografia de São Paulo*, 11: 101–112.
- Erwin, D.H., Laflamme, M., Tweedt, S.M., Sperling, E.A., Pisani, D., Peterson, K.J. 2011. The Cambrian Conundrum: Early divergence and later ecological success in the early history of animals. *Science*, 334: 1091–1097.
- Ewer, D.W. 1953. On a new tubularian hydroid from Natal. *Annals of the Natal Museum*, 3: 351–357.
- Gersonde, R., Abelmann, A., Brathauer, U., Becquey, S., Bianchi, C., Cortese, G., Grobe, H., Kuhn, G., Niebler, H.-S., Segl, M., Sieger, R., Zielinski, U., Fütterer, D.K. 2003. Last glacial sea surface temperatures and sea-ice extent in the Southern Ocean (Atlantic-Indian sector) a multiproxy approach. *Paleoceanography*, 18: 1061.
- Gibbons, M.J., Liesl, A.J., Adiel, I., Toufiek, S. 2010. Life cycle strategy, species richness and distribution in marine Hydrozoa (Cnidaria: Medusozoa). *Journal of Biogeography*, 37: 441–448.
- Gibert, J., Gibert, L., Iglesias, A. 2003. The Gibraltar Strait: A Pleistocene Door of Europe? *Human Evolution*, 18: 147–160.
- Govers, R. 2009. Choking the Mediterranean to dehydration: The Messinian salinity crisis. *Geology*, 37: 167–170.
- Hastenrath, S. 1991. A review of glacier variations in the tropics: The past 500,000 years. *Boletim do Instituto de Geologia da USP*, 8: 71–73.
- Holland, B.S., Dawson, M.N., Crow, G.L., Hofmann, D.K. 2004. Global phylogeography of *Cassiopea* (Scyphozoa: Rhizostomeae): molecular evidence for cryptic species and multiple invasions of the Hawaiian Islands. *Marine Biology*, 145: 1119–1128.
- Knowlton N., 1993. Sibling species in the sea. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 24: 189–216.
- Krijgsman, W., Hilgen, F.J., Raffi, I., Sierro, F.J., Wilson, D.S. 1999. Chronology, causes and progression of the Messinian salinity crisis. *Nature*, 400: 652–655.

- Lambeck, K., Esat, T.M., Potter, E.-K. 2002. Links between climate and sea levels for the past three million years. *Nature*, 419: 199–206.
- Lessios, H.A. 1979. Use of Panamanian sea urchins to test the molecular clock. *Nature*, 280: 599–601.
- Lieberman, B.S., Cartwright, P. 2011. Macroevolutionary patterns and processes during the Cambrian radiation: Integrating evidence from fossils and molecules. *Açoreana*, 7: 15–38.
- Lucas, A.J., Guerrero, R.A., Mianzan, H.W., Acha, E.M., Lasta, C.A. 2005. Coastal oceanographic regimes of the Northern Argentine continental shelf (34–43°S). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 65: 405–420.
- Marques, A.C., Collins, A.G. 2004. Cladistic analysis of Medusozoa and cnidarian evolution. *Invertebrate Biology*, 123: 23–42.
- Martin, L., Flexor, J.M., Suguio, K. 1991. Possible changes in the Holocene wind pattern recorded on southeastern Brazilian coast. *Boletim do Instituto de Geologia da USP*, 8: 117–131.
- Matsuura, Y. 1986. Contribuição ao estudo da estrutura oceanográfica da região sudeste entre Cabo Frio (RJ) e Cabo de Santa Marta Grande (SC). *Ciência e Cultura*, 38: 1439–1450.
- McCartney, M.A., Keller, G., Lessios, H.A. 2000. Dispersal barriers in tropical oceans and speciation in Atlantic and eastern Pacific sea urchins of the genus *Echinometra*. *Molecular Ecology*, 9: 1391–1400.
- Mianzan, H., Lasta, C., Acha, E., Guerrero, R., Macchi, G., Bremec, C. 2001a. The Rio de La Plata estuary, Argentina-Uruguay. *Ecological Studies*, 144: 185–204.
- Mianzan, H.; Acha, E.M.; Guerrero, R.A.; Ramírez, F.C.; Sorraín, D.R.; Simionato, C.; Borus, J. 2001b. South Brazilian marine fauna in the Río de la Plata Estuary: Discussing the barrier hypothesis. IX° COLACMAR, San Andrés, Colombia, Septiembre 16–20, pp:1–4.
- Mianzan, H.W., Zamponi, M.O. 1988. Estudio bioecológico de *Olindias sambaquiensis* Müller, 1861 (Limnomedusae, Olindiidae) en el área de Monte Hermoso. II. Factores meteorológicos que influyen en su aparición. *Iheringia* 2: 63–68.
- Millard, N.A.H. 1975. Monograph on the Hydroida of southern Africa. *Annals of the South African Museum*, 68: 1–513.

- Mörner, N.A. 1991a. The Patagonian glaciations and the onset of general quaternary-type glaciations on the globe. *Boletim do Instituto de Geologia da USP*, 8: 109–115.
- Mörner, N.A. 1991b. Holocene sea level changes in the Tierra del Fuego region. *Boletim do Instituto de Geologia da USP*, 8: 133–151.
- Niebler, H.-S., Arz, H.W., Donner, B., Mulitza, S., Pätzold, J., Wefer, G. 2003. Sea surface temperatures in the equatorial and South Atlantic Ocean during the Last Glacial Maximum (23–19 ka). *Paleoceanography*, 18: 1069.
- Palma, S., Apablaza, P., Silva, N. 2007. Hydromedusae (Cnidaria) of the Chilean southern channels (from the Corcovado Gulf to the Pulluche-Chacabuco Channels). *Scientia Marina*, 71: 65–74.
- Park, E., Hwang, D.S., Lee, J.S., Song, J.I., Seo, T.K., Won, Y.J. 2011. Estimation of divergence times in cnidarian evolution based on mitochondrial protein-coding genes and the fossil record. *Molecular Phylogenetic and Evolution*, 62: 329–345.
- Paternello, T., Volckaert, F.A.M.J., Castilho, R. 2007. Pillars of Hercules: is the Atlantic–Mediterranean transition a phylogeographical break? *Molecular Ecology*, 16: 4426–4444.
- Petersen, K.W. 1990. Evolution and taxonomy in capitate hydroids and medusae. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 100: 1–231.
- Piola, A.R., Matano, R.P., Palma, E.D., Möller Jr., O.O., Campos, E.J.D. 2005. The influence of the Plata River discharge on the western south Atlantic shelf. *Geophysical Research Letters*, 32: 1603.
- Ramírez, F.C., Zamponi, M.O. 1981. Hydromedusae. pp: 443–469. *In*: Boltovskoy D. (ed.), Atlas del zooplancton del Atlántico sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata.
- Rannala, B., Yang, Z. 2007. Inferring speciation times under an episodic molecular clock. *Systematic Biology*, 56: 453–466.
- Schroth, W., Jarms, G., Streit, B., Schierwater, B. 2002. Speciation and phylogeography in the cosmopolitan marine moon jelly, *Aurelia* sp. *BMC Evolutionary Biology*, 2: 1–10.

- Stopar, K., Ramšak, A., Trontelj, P., Malej, A. 2010. Lack of Genetic Structure in the Jellyfish *Pelagia noctiluca* (Cnidaria: Scyphozoa: Semaestomeae) across European Seas. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 57: 417–428.
- Ueno, S., Mitsutani, A. 1994. Small-scale swarm of a hydrozoan medusa *Liriope tetraphylla* in Hiroshima Bay, the Inland Sea of Japan. *Bulletin of the Plankton Society of Japan*, 41: 93–104.
- Vannucci, M. 1951. Distribuição dos Hydrozoa até agora conhecidos nas costas do Brasil. *Boletim do Instituto Oceanográfico de São Paulo*, 2: 105–124.
- Vawter, A.T., Rosenblatt, R.H., Gorman, G.C. 1980. Genetic divergence among fishes of eastern Pacific and Caribbean: Support for the molecular clock. *Evolution*, 34: 705–711.
- Wright, S. 1943. Isolation by distance. *Genetics* 28: 114–138.
- Yang, Z., Rannala, B. 2006. Bayesian estimation of species divergence times under a molecular clock using multiple fossil calibrations with soft bounds. *Molecular Biology and Evolution*, 23: 212–226.
- Young, G.A., Hagadorn, J.W. 2010. The fossil record of cnidarian medusae. *Palaeoworld*, 19: 212–221.

## Capítulo VI

### Considerações finais

Alterações da área habitável nos períodos glaciais/interglaciais estariam relacionados a padrões filogeográficos comuns em *Liriope tetraphylla*, *Olindias sambaquiensis* e *Acharadria crocea* do Atlântico Sul-Occidental (ASO) (viz. Capítulos 2 e 3). As três espécies revelaram expansões populacionais e estruturação genética acompanhada de padrões filogenéticos sem uma correlação geográfica evidente. Portanto, modificações do ambiente nerítico do ASO ao longo Pleistoceno determinaram padrões filogeográficos comuns a espécies com histórias naturais distintas. Estas constatações são inéditas no contexto de entender a origem dos padrões de distribuição da biodiversidade marinha na região central do ASO. O teste deste padrão ocorrerá ao confrontá-los com padrões filogeográficos de outras espécies (tanto de Cnidaria como de outros filos) do ASO, como também do estudo de populações do Atlântico Sul-Oriental (ASOr), no litoral africano. No ASOr a contração da região temperada nos períodos glaciais foi mais marcante que no ASO (Niebler *et al.*, 2003) o que, em hipótese, denotaria sinais mais evidentes de expansões populacionais.

Recentemente foi corroborada a hipótese que ciclos de vida mais dispersivos em Medusozoa resultariam em distribuições geográficas mais amplas e na diminuição da diversidade de espécies (Gibbons *et al.*, 2010). Controvérsias a esta hipótese advêm (1) da existência de espécies crípticas, que contradizem os pretensos cosmopolitismos de espécies com medusas de longa duração planctônica [e.g.: *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758) (Schroth, *et al.* 2002); *Cyanea capillata* (Linnaeus, 1758) (Dawson, 2005)], e (2) da predominância de espécies com ciclos majoritariamente bentônicos em áreas oceânicas remotas (Cornelius, 1992a, 1992b).

As questões taxonômicas de certas linhagens e a incompreensão do poder dispersivo real de diferentes histórias naturais não necessariamente contradizem que há incongruências entre a informação de certos padrões filogeográficos e o esperado pelo conhecimento da história natural de alguns organismos marinhos (Paternello *et al.*, 2007). Em ambos lados da barreira biogeográfica da região do Estreito de Gibraltar, entre o Atlântico (Atl.) e o Mediterrâneo (Med.), populações estruturadas das espécies *Scomber scombrus* Linnaeus, 1758 (Pisces, Actinopterygii) e *Asparagopsis armata* Harvey, 1855 (Rhodophyta, Eurhodophytina) contrastam com a

falta de estrutura das suas respectivas espécies congênicas *Scomber japonicus* Houttuyn, 1782 e *Asparagopsis taxiformis* (Delile) Trevisan de Saint-Léon, 1845 (Paternello *et al.*, 2007 e sus referências), respectivamente. Portanto, padrões filogeográficos semelhantes foram detectados entre espécies com biológicas bastante diferentes, similar ao descrito para os três hidrozoários do ASO (Capítulos 2 e 3).

Tanto estudos que corroboram a correlação entre biologia e diversidade de espécies (Gibbons *et al.*, 2010), como os que demonstram a falta de correlação entre biologia e processos microevolutivos (Paternello *et al.*, 2007) concluem que maiores esforços amostrais e calibrações filogeográficas de taxas evolutivas são necessários para um melhor entendimento da influência da história natural sobre as estruturas filogeográficas. A calibração de taxas evolutivas obtidas neste estudo para o COI de *Pelagia noctiluca* permitiu determinar que processos biogeográficos do Quaternário teriam influenciado o padrão filogeográfico das populações do Atl. e do Med. desta espécie (Capítulo 4). Os mesmos processos biogeográficos que originaram monofiletismos recíprocos entre populações do Atl. e do Med. de outras espécies (Paternello *et al.*, 2007 e suas referências) também teriam afetado as populações de *P. noctiluca* da mesma região. A princípio, a falta de monofiletismo recíproco entre populações de *P. noctiluca* do Atl. e do Med. foi interpretada como ausência de estrutura devido ao amplo poder dispersivo de seu ciclo de vida holoplanctônico (Stopar *et al.*, 2010). Porém, ademais da capacidade dispersiva, as marcas de efeitos de vicariância ou da alteração dos tamanhos populacionais (*e.g.*, monofilias recíprocas, fixação de alelos por gargalos evolutivos) em populações maiores seriam menos evidentes que em outras menores. Embora o tamanho das populações ancestrais de *P. noctiluca* seja desconhecido, sua elevada diversidade genética (*viz.* Stopar *et al.*, 2010 e Capítulo 4) associada a ‘*blooms*’ populacionais episódicos no Atl. e no Med. (Stopar *et al.*, 2010 e suas referências) sugerem tamanhos populacionais grandes, os quais também poderiam explicar os sinais de estruturação filogeográfica menos marcantes do Atl. e do Med. Concomitantemente, foram encontrados índices de diversidade genética semelhantes entre *A. crocea* e *O. sambaquiensis*, como também expansões populacionais similares a partir de populações de tamanho efetivo menor em análises coalescentes de *L. tetraphylla* e *O. sambaquiensis* (Capítulos 2 e 3). Assim, tamanhos populacionais podem ser um fator comum entre espécies com biológicas diferentes. Deste modo, a demografia seria afetada pela história biogeográfica, mas também modularia o grau de resposta das

populações aos eventos biogeográficos. Logo, em análises filogeográficas, além da biologia e do maior esforço amostral, é necessário considerar em que nível eventos biogeográficos de vulto deixariam marcas em populações com demografias similares.

Por fim, deve ser salientado que a interpretação da influência da história natural nos estudos biogeográficos não se restringe a estudos microevolutivos. A origem dos metazoários é geralmente associada ao impacto biológico de mudanças ambientais (*e.g.*, disponibilidade de nutrientes e de oxigênio dissolvido) que ocorreram entre o Ediacarano e o Cambriano, desencadeando a grande diversidade animal (Erwin *et al.*, 2011). Entretanto, a atividade tectônica que propiciou estas mudanças é pouco discutida dentro de uma abordagem biogeográfica, a qual é considerada controversa (Grazhdankin, 2004). Ao longo do Criogeniano e o Ediacarano, quando as linhagens principais de Cnidaria teriam surgido (Capítulo 5), a placa continental do supercontinente Rodínia fragmentou-se gerando novos mares e áreas de plataformas marinhas rasas (Torsvik, 2003; Donnadieu *et al.*, 2004). A relação destes eventos geológicos com um possível surgimento de biotas marinhas diversificadas, que poderiam ser consideradas as primeiras cladogêneses em Eumetazoa relacionadas a eventos vicariantes, é uma nova hipótese a ser considerada.

#### Referências bibliográficas

- Awise, J.C., Arnold, J., Ball, R.M., Bermingham, E., Lamb, T., Neigel, J.E., Reeb, C.A., Saunders, N.C. 1987. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 489–522.
- Cornelius, P.F.S. 1992a. Medusa loss in leptolid hydrozoan (Cnidaria), hydroid rafting, and abbreviated life-cycles among their remote-island faunae: an interim review. *Scientia Marina*, 56: 245–261.
- Cornelius, P.F.S. 1992b. The Azores hydroid fauna and its origin, with discussion of rafting and medusa suppression. *Arquipélago. Life and Earth Sciences*, 10: 75–99.
- Dawson, M.N. 2005. *Cyanea capillata* is not a cosmopolitan jellyfish: morphological and molecular evidence for *C. annaskala* and *C. rosea* (Scyphozoa: Semaestomeae: Cyaneidae) in south-eastern Australia. *Invertebrate Systematics*, 19: 361–370.



- Donnadieu, Y., Godd ris, Y., Ramstein, G., N d lec, A., Meert, J. 2004. A ‘snowball Earth’ climate triggered by continental break-up through changes in runoff. *Nature*, 428: 303–306.
- Erwin, D.H., Laflamme, M., Tweedt, S.M., Sperling, E.A., Pisani, D., Peterson, K.J. 2011. The Cambrian Conundrum: Early Divergence and Later Ecological Success in the Early History of Animals. *Science*, 334: 1091–1097.
- Gibbons, M.J., Liesl, A.J., Adiel, I., Toufiek, S. 2010. Life cycle strategy, species richness and distribution in marine Hydrozoa (Cnidaria: Medusozoa). *Journal of Biogeography*, 37: 441–448.
- Grazhdankin, D. 2004. Patterns of distribution in the Ediacaran biotas: facies versus biogeography and evolution. *Paleobiology*, 30: 203–221.
- Knowlton, N. 1993. Sibling species in the sea. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24: 189–216.
- Niebler, H.-S., Arz, H.W., Donner, B., Mulitza, S., P tzold, J., Wefer, G. 2003. Sea surface temperatures in the equatorial and South Atlantic Ocean during the Last Glacial Maximum (23–19 ka). *Paleoceanography*, 18: 1069, doi:10.1029/2003PA000902, 2003.
- Paternello, T., Volckaert, F.A.M.J., Castilho, R. 2007. Pillars of Hercules: is the Atlantic–Mediterranean transition a phylogeographical break? *Molecular Ecology*, 16: 4426–4444.
- Schroth, W., Jarms, G., Streit, B., Schierwater, B. 2002. Speciation and phylogeography in the cosmopolitan marine moon jelly, *Aurelia* sp. *BMC Evolutionary Biology*, 2: 1–10.
- Stopar, K., Ram ak, A., Trontelj, P., Malej, A. 2010. Lack of Genetic Structure in the Jellyfish *Pelagia noctiluca* (Cnidaria: Scyphozoa: Semaestomeae) across European Seas. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 57: 417–428.
- Torsvik, T.H. 2003. The Rodinia Jigsaw Puzzle. *Science*, 300: 1379–1381.
- Wright, S. 1943. Isolation by distance. *Genetics*, 28: 114–138.