

REVISIÓN ZOOGEOGRÁFICA MARINA DEL SUR DEL BRASIL

Francisco J. PALACIO*

Rosenstiel School of Marine and Atmosphere Science, University of Miami

Synopsis

The zoogeography of the Tropical/Subtropical region of Southern Brazil is reviewed through a detailed analysis of numerous studies by different authors. Transition zones are established in the global patterns of zoological provinces (Dana, 1853). The Province "Paulista" is proposed between the States of Espírito Santo and Rio Grande do Sul, limited north and south by the 23°C isotherm.

Introducción

La Universidad de Miami ha hecho esfuerzos por realizar un inventario de la fauna marina del Atlántico Tropical, especialmente del sector occidental (Voss; Robins & Staiger, 1977).

Un grupo sobre el cual existía poca información en el Atlántico Sudoccidental era la Clase Cephalopoda. Con la colaboración de diversas instituciones, principalmente la Universidade de São Paulo, se llevó a cabo un estudio de este grupo en aguas brasileñas, lo cual condujo al análisis de su distribución geográfica (Palacio, 1977). Este análisis promovió una revisión zoogeográfica del sur de Brasil. El problema de evaluar la zoogeografía de la región estaba relacionado con el fin o desaparición gradual de la fauna tropical, el comienzo de la fauna Patagónica (Boltovskoy, 1970a,b), y la naturaleza de una fauna de transición. Consideré necesario enfocar el problema zoogeográfico desde un punto de vista medioambiental lo cual requería analizar la hidrografía/oceanografía físico-química de la región, la morfología costera, la naturaleza de los substratos y condiciones sedimentológicas, y la distribución reportada de otros grupos.

Generalidades ecológicas marinas de la costa brasileña

Oceanografía

Varios autores han publicado información general sobre la oceanografía del Atlán-

tico Sur y la costa brasileña (Böhnecke, 1936; Fuglister, 1960; Cochrane, 1963; Ryther *et al.*, 1967; Metcalf & Stalcup, 1967; Metcalf, 1968; Cochrane, 1968; Goulet Jr., 1971; Goulet Jr. & Ingham, 1971; y otros). Información más específica ha sido publicada en años recientes por el Brasil, Diretoria de Hidrografia e Navegação (1972a,b; 1973, 1974a,b).

El patrón de circulación a lo largo de la región estudiada (Fig. 1), está ilustrado en su sección noreste (Fig. 2), este (Fig. 3) y sur (Fig. 4). Las características generales pueden resumirse así: la Corriente Ecuatorial del Sur (CES) se bifurca en dos componentes al llegar a la costa del Brasil, la Corriente de Guiana, a lo largo del norte del Brasil, y la Corriente del Brasil, al noreste, este y sur. La primera, sufre varios cambios debido al influjo del río Amazonas (ocasionando pérdida de productividad primaria), y se presenta allí la Sub-corriente Ecuatorial (Metcalf, 1968). El mayor cuerpo de agua de la Corriente del Brasil fluye en la región de Recife-Maceió hacia el sur; hacia el Archipiélago dos Abrolhos, donde se amplía la plataforma continental, la Corriente del Brasil diverge, formando un giro noreste y luego prosigue hacia Espírito Santo. La plataforma continental reducida en la región permite el flujo predominante de aguas tropicales superficiales (T por encima de 18°C y S superior a 35.9‰); elementos costeros son insignificantes. En la región de los ríos São Mateus, Mucuri y Doce, el flujo de estos reduce la T y la S de la Corriente del Brasil, que vuelven a aumentar hacia Cabo de São Tomé. El desplazamiento de aguas y los vientos locales generan una área de afloramiento al sur del río Doce (Summerhayes, 1973). Hacia Cabo Frio ocurre un afloramiento significativo (Emilsson,

* Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science - University of Miami 4600 Rickenbacker Causeway Miami, Florida, 33149.

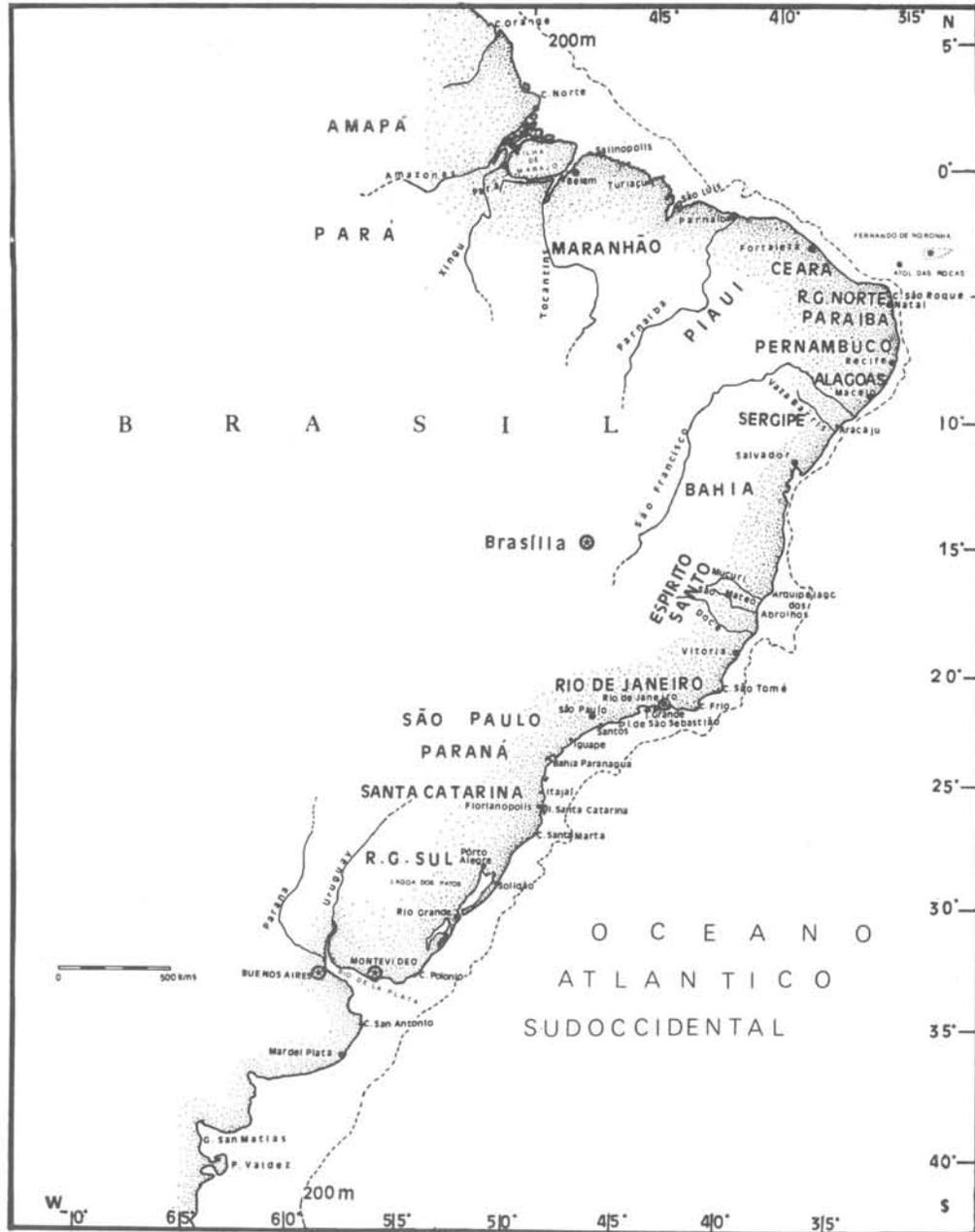


Fig. 1. Región estudiada.

1961; Silva, 1973; Silva & Mendonça, 1974; Mendonça, 1974; Mascarenhas, Miranda & Rock, 1971; y otros). Al sur de Rio de Janeiro hay variaciones estacionarias y la Corriente del Brasil es más evidente donde la plataforma es estrecha, como en Santa Catarina. En São Paulo, donde la plataforma es más amplia, las temperaturas son más elevadas durante febrero y los valores más bajos se presentan durante agosto-septiembre. Las salinidades varían debido al influjo de aguas costeras de fondo y a la precipitación, con

valores picos anuales y semianuales (Leinebö, 1969). La última evidencia de aguas superficiales tropicales ocurre en Solidão, al norte de Rio Grande y del sistema lagunar de Lagoa dos Patos. Los efectos de los vientos del suroeste, de la deflección de la Corriente del Brasil, la confluencia de aguas de la Corriente de Falkland, del Río de la Plata, de aguas costeras del Brasil y Argentina, y los fenómenos asociados con estas mezclas y turbulencias generan varias áreas de aflora-

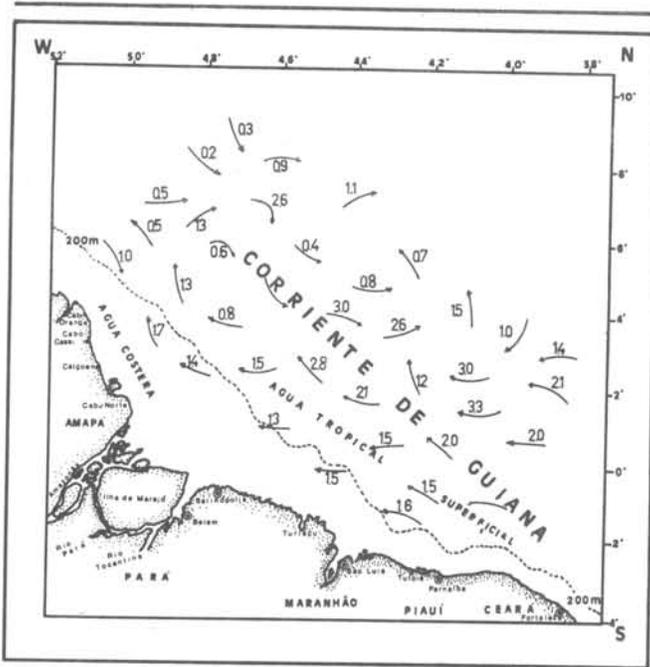


Fig. 2. Circulación general en el noreste brasileño (Modificado después de Brasil. Diretoria de Hidrografia e Navegación, 1973; velocidad en nudos).

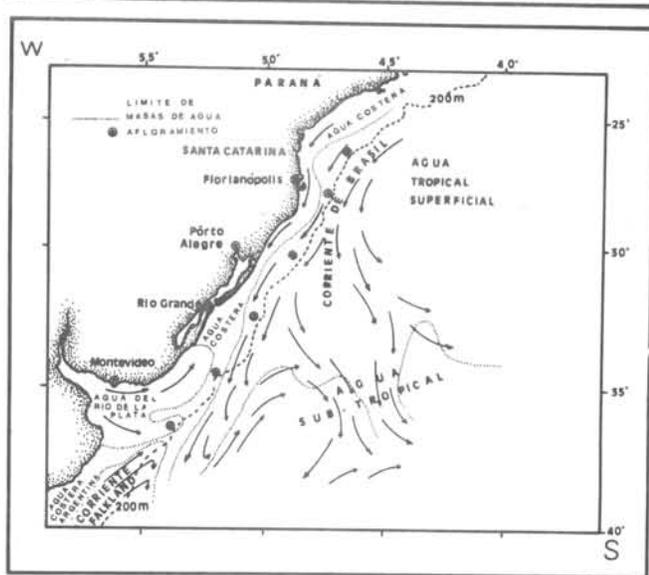


Fig. 4. Circulación general en el sur brasileño (Modificado después de Brasil. Diretoria de Hidrografia e Navegación, 1972b; velocidad en nudos).

miento frente a Florianópolis, Cabo de Santa Marta, Solidão y frente al Río de la Plata (Fig. 4). La transición de aguas brasileñas costeras con influencia de la Corriente del Brasil, a las aguas del Río de la Plata (temperaturas de 15-20°C, 23°C durante el verano; salinidad inferior a 33‰), ocurre generalmente a la altura de la latitud de 33°S, entre Rio Grande y cabo Polônio (Brasil. Diretoria de Hidrografia e Navegación, 1972, 1974; Forest, 1966).

La hidrología de la región al sur de Brasil, Uruguay y Argentina ha sido fuente de debate desde los primeros trabajos de Klaehn (1923), Mossman (1923) y Deacon (1933, 1937), hasta años recientes (Lusquinos, 1966; Lusquinos & Valdez, 1971; y otros). Trabajadores de diferentes grupos han expresado distintos puntos de vista, por ejemplo Balech (1949; 1964a, 1965, 1966 y 1971), sobre plancton, y Boltovskoy (1966; 1968; y 1970a). En resumen la evidencia nos indica que la circulación costera de esta región está controlada estacionariamente por cambios meteorológicos que influyen sobre el desplazamiento periódico de las masas de agua.

El esquema de la circulación al sur del Brasil puede resumirse así: durante el invierno (junio-agosto), una franja estrecha de agua fría de salinidad reducida y

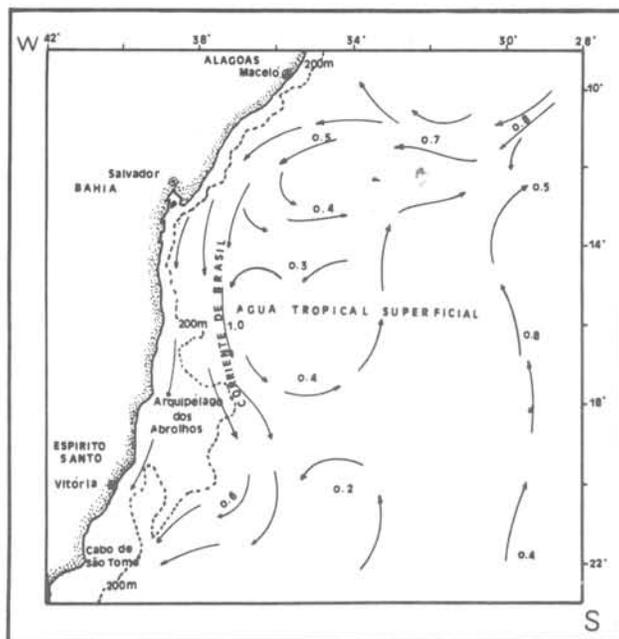


Fig. 3. Circulación general en el este brasileño (Modificado después de Brasil. Diretoria de Hidrografia e Navegación, 1972a; velocidad en nudos).

densa de la Corriente de Falkland alcanza su máximo desarrollo sobre la plataforma interna. Al este de la franja está la Corriente del Brasil (frente a Argentina alcanza 47°S a 200 millas). En la primavera los vientos cambian hacia el noreste y el flujo hacia el sur de la Corriente del Brasil domina la plataforma continental. En el otoño, las aguas frías bajo la influencia de los vientos del suroeste, empiezan a regresar de nuevo desplazando la Corriente del Brasil mar afuera (Luedemann, 1971). Las aguas de la Corriente de Falkland son menos densas y fluyen sobre las aguas salinas de la Corriente del Brasil resultando así aguas de fondo más cálidas que las de superficie. El área de contacto entre las corrientes de Brasil y de Falkland es la Zona de Convergencia Subtropical/Subantártica, que consiste de numerosas bandas, lenguas y anillos de agua mezcladas de diversos orígenes. Un trabajo reciente de Miranda, Luedemann y Miyao (1973) en Rio Grande do Sul y Uruguay indica que existe una zona de transición hidrográfica cerca a Rio Grande, que parece corresponder a la margen occidental de la Zona de Convergencia. Deacon (1965) sugirió que es más útil considerar los límites, caracterizados por una marcada disminución de temperatura y salinidad, como una "región" de Convergencia Subtropical y como desplazados periódicamente.

Morfología costera

La región costera de Brasil puede dividirse en cuatro regiones principales: Amazónica, Noreste, Sureste y Sur (Mabesoone & Coutinho, 1970).

La región Amazónica cubre entre Cabo Orange y el río Parnaíba. Allí predominan dos cuencas riverinas, del Amazonas y del Parnaíba. Esta última tiene dos zonas menores: São Luís en el norte y Barreirinhas en el sur. De cabo Orange a cabo Norte hay lagunas costeras y áreas de manglares; el golfo del Amazonas es un inmenso estuario donde confluyen también el Pará y el Tocantins. Allí la costa está modificada por el oleaje, corrientes litorales, mareas, altas descargas sedimentarias y fuerte acción de los vientos. Hacia el este hay una costa entre São Luís y el delta del Parnaíba, donde existen pequeños estuarios. Amplias variaciones en las ma-

reas producen fuertes y destructivas corrientes. En toda la costa de Maranhão predominan playas arenosas.

La región del Noreste desde el río Parnaíba hasta Salvador tiene dos zonas: la semi-árida al norte de São Roque con numerosas playas y bahías y la húmeda al sur de cabo São Roque. Entre Fortaleza y Natal hay playas arenosas, pantanos y lagunas; entre Natal y Maceió hay acantilados profundos, característicos de Pernambuco conocidos como acantilados de Barreiras. Los principales ríos de esta región son el Jaguaribe y el extenso río São Francisco cuya desembocadura resulta en numerosos manglares y lagunas costeras.

La región Sureste se extiende desde Salvador hasta Vitória en Espírito Santo. Pequeños ríos que cruzan las planicies costeras resultan en estuarios con bahías profundas. Al sur del río Doce hay numerosos pantanos costeros, lagunas y manglares.

La región del sureste de Vitória hasta Rio Grande do Sul. Hay diversos tipos de playas arenosas y dunas con zonas rocosas. Hay lagunas costeras cerca a Cabo Frio y el Rio Grande. La característica principal de la costa de Paraná es la presencia de manglares bien desarrollados cerca a la Baía de Paranaguá. El factor más sobresaliente de la región es la escasez de drenaje de ríos hacia la costa. Las montañas que bordean la costa divierten el flujo del río Paraná hacia el oeste. Hacia la porción sur ocurren las grandes lagunas, Lagoa dos Patos y Lagoa Mirim, con aguas de reducida salinidad. Los manglares desaparecen hacia Santa Catarina.

Substratos costeros

Un proyecto cooperativo entre instituciones brasileñas y Woods Hole Oceanographic Institution, el REMAC (Reconocimiento Global de la Margen Continental Brasileña) resultó en un reporte editado por Milliman & Summerhayes (1975). Este estudio reconoce cuatro zonas sedimentológicas: Norte, desde la Guiana Francesa hasta Ceará; Noreste, hasta Salvador; Este, hasta Vitória; y Sur, hasta Rio Grande do Sul.

En la Zona Norte existen los sedimentos terrígenos inmaduros del Amazonas que se depositan en el estuario amazónico o son transportados hacia el noreste por la Corriente de Guiana. Los ríos de

Pará y Maranhão tienen sedimentos expuestos a agentes climáticos, son más maduros y se encuentran depositados en la plataforma interna. La plataforma externa de Maranhão, Piauí y Ceará contiene sedimentos ricos en carbonato de calcio, menos en la región del río Acaraú (Ceará).

La Zona Noreste está caracterizada por el predominio de sedimentos de alto contenido de carbonato de calcio (algas calcáreas como *Halimeda*) en la plataforma externa y media. Sólo ocurren arcillas terrígenas en los deltas de los ríos: El São Francisco, y en menor cuantía en el Sergipe y el Vaza-Barris.

La Zona Sureste tiene sedimentos terrígenos en el delta del río Doce. El resto de la Zona contiene abundantes sedimentos calcáreos pero las formaciones de *Halimeda* no son tan abundantes en la parte sur. En esta Zona ocurre la amplia extensión del Arquipélago dos Abrolhos con abundantes arrecifes coralinos (Laborel, 1969; 1970). Al sur de río Doce, del Mucuri y del São Mateus, los sedimentos de estos ríos y la influencia de aguas de menor temperatura, limitan el crecimiento de formaciones coralinas. Estas sólo ocurren esporádicamente en regiones protegidas, de aguas cálidas hacia el sur, pero no forman arrecifes.

La Zona Sur presenta variaciones por el contenido de carbonato en los sedimentos, que es elevado donde predominan aguas cálidas y donde la contribución terrígena es mínima. Entre Vitória y Cabo de São Tomé hay una mezcla terrígena y calcárea; en Cabo Frio ocurren arcillas y arenas. Entre Cabo Frio y São Sebastião los sedimentos internos y medios son arenosos y arcillosos; la plataforma externa tiene un alto contenido de carbonato pero hay una discontinuidad en Cabo Frio. Hacia la región de Lagoa dos Patos y Lagoa Mirim ocurren nuevamente fondos arenosos. Los sedimentos de Río Grande do Sul están bajo la influencia de Río de la Plata y del Paraná. Tommasi *et al.* (1973) reportaron dos tipos de faunas bénticas frente a Río Grande, una al norte y otra al sur. La primera con formaciones calcáreas y la otra sin dichas formaciones. La primera tiene alta diversidad de especies atribuida a la influencia de aguas más cálidas, y, la segunda, con baja diversidad de especies pero eleva-

da biomasa (Tommasi, Rodrigues & Adaime, 1973; Tommasi & Rios, 1973).

La información presentada arriba indica que la mayor parte de Brasil está drenada por dos sistemas principales de ríos: el Amazonas - Tocantins, en el norte, y el Paraná - Río de la Plata, en el sur. Puesto que las condiciones climáticas del N.E. y del S.E. son semiáridas, la mayoría de los sedimentos son transportados a la costa por esos dos sistemas. Milliman (1975) indica que los ríos brasileños tienen concentraciones relativamente diluidas de material en suspensión debido a la ausencia de una topografía áspera en la cuenca del Amazonas, y del clima semiárido; esto es particularmente evidente en el río São Francisco. Esas concentraciones diluidas de sólidos resultan en un bajo volumen de sedimentos terrígenos en la plataforma continental. Buena parte de esos sedimentos quedan atrapados en los estuarios y áreas adyacentes. Parece que la virtual ausencia de sedimentos terrígenos modernos permite el predominio de arenas (6-2000 micrones), y depósitos de carbonato en el N.E. y S.E. sobre la plataforma continental. Los únicos depósitos terrígenos modernos se encuentran en el Amazonas, el São Francisco y el Doce, además de la Lagoa dos Patos. Los fondos arcillosos externos son probablemente formaciones antiguas originadas en el Pleistoceno a niveles de mar inferiores.

Los carbonatos y los sedimentos terrígenos están inversamente relacionados, y alta precipitación de carbonatos ocurre a temperaturas elevadas. Así, en áreas de alta descarga de ríos, los carbonatos son escasos, y donde el flujo de los ríos es reducido, los carbonatos predominan. Este es el caso a lo largo de la plataforma continental brasileña en el N.E. y el S.E. Al norte, no ocurren depósitos de carbonato cerca a Pará o Maranhão, probablemente debido al transporte de arenas que impiden la colonización epibentónica (Milliman; Summerhayes & Barretto, 1975). En el sur, la ausencia de carbonatos está relacionada con la presencia de fondos fangosos y de la influencia de aguas frías de baja saturación carbónica (Vicalvi & Milliman; 1975).

En resumen, la manera primordial de sedimentación moderna en la plataforma brasileña es por deposición biogénica de

carbonato de calcio debido a condiciones oceanográficas y climáticas, y a la influencia limitada de sedimentación terrígena.

Zoogeografía

Ekman (1953) ubica el límite de la fauna tropical del Atlántico Sudoccidental cerca a Rio de Janeiro, basado en un solo trabajo sobre moluscos de Jaeckel (1927) y en la ausencia aparente de arrecifes coralinos y de manglares. El trabajo original de Jaeckel reporta 52 especies marinas de moluscos, de las cuales 30 eran de origen Caribe y 13 eran endémicas. Ekman consideró esto suficiente para decir que más del 50% de los moluscos en Rio de Janeiro eran de origen tropical pertenecientes a la fauna característica de las Indias Occidentales. De allí concluyó que el límite sur de la fauna tropical quedaba cerca de Rio de Janeiro. Evidentemente se necesitaba un detallado análisis de la literatura zoológica y zoogeográfica de la región. Ekman (1953: 138) enfatizó que la zoogeografía marina debe ser primariamente la zoogeografía de los varios cuerpos de agua y sólo secundariamente de las regiones costeras.

El primer resumen general de los trabajos relacionados con la distribución geográfica de los animales fue publicado por Gadow (1913). Allí se atribuyen las primeras ideas sobre el tema a la Historia Natural de Buffon de 1749, y los primeros trabajos sobre animales marinos a Edward Forbes (moluscos) y James D. Dana (crustáceos). Estos trabajos fueron utilizados por Samuel P. Woodward en su amplio tratamiento de provincias marinas para moluscos. Para ello Woodward utilizó significativamente los trabajos de Alcide Dessalines d'Orbigny en América del Sur, quien a la vez fue el autor de los trabajos sobre cefalópodos más sobresalientes y fundamentales.

El análisis de la literatura se presentará en orden cronológico.

Quizás las primeras observaciones zoogeográficas sobre la fauna marina del Brasil fueron hechas por Quoy & Gaimard (1829) quienes observaron que numerosos crustáceos vivían en los ríos que desembocan en la bahía de Rio de Janeiro. Más adelante, Milne-Edwards (1838) creía que en esa época era imposible reconocer todos los "centros de creación" de los cuales provenían los crustáceos y al estu-

diar su distribución demarcó 13 regiones; una de ellas, la Caribe, estaba centrada en las Antillas y existía entre el estado de Carolina en Estados Unidos hasta Brasil. Este trabajo sirvió como base para las regiones posteriormente definidas por Dana.

En su reporte sobre los moluscos de América del Sur, d'Orbigny (1835-43) reconoció una fauna costera brasileña propia. Reportó 98 especies, de las cuales 79 eran tropicales, 41 ocurrían hasta el Trópico de Cancer, 2 de la región del Río de la Plata y 9 eran Patagónicas; 8 eran Patagónicas y Antillanas. Al resumir sus observaciones sobre las faunas de las Islas Falkland (Malvinas), Magellánica, Patagónica y Brasileña, d'Orbigny las clasificó dentro de una sola zona, Templada. Las especies al norte de Rio de Janeiro eran consideradas tropicales. De esta manera, d'Orbigny presentó las bases para las regiones zoogeográficas en el sur de América del Sur, y propuso el concepto de que las especies que pertenecían a esas regiones eran autóctonas o endémicas.

Los estudios de d'Orbigny sobre cefalópodos le permitió trabajar con Ferrusac en el primer tratado sobre zoogeografía de ese grupo (Ferrusac & d'Orbigny, 1835-48). El problema fue enfocado de dos maneras: la distribución relativa de géneros por océanos y el número de especies por océano. En la distribución de géneros, d'Orbigny la atribuyó a regiones térmicas en los océanos. Por los diversos géneros y su distribución concluyó que los cefalópodos preferían aguas cálidas, donde eran más complejos en forma y carácter, y que estas regiones de aguas cálidas eran los centros de especiación de la Clase. En la distribución por especies concluyó que esta se debía fundamentalmente al factor temperatura, reportando 78 especies de aguas cálidas, 35 de aguas templadas y 7 de aguas frías. Finalmente, d'Orbigny observó que los cefalópodos de aguas cálidas ocurrían en números inferiores mientras que las especies polares (Newfoundland y Chile, que estudió) tenían numerosos individuos, generalmente migratorios.

Evidentemente, d'Orbigny, antes que Forbes, Dana, Woodward y Darwin, había percibido zonas térmicas, regiones faunísticas, centros de distribución y especiación, y el principio general de

numerosas especies con pocos individuos en aguas cálidas en latitudes bajas, y de pocas especies con muchos individuos en aguas frías en altas latitudes.

Bland (1852) revisó los estudios zoogeográficos de su época y demostró que la información sobre la cual se hacían generalizaciones era incompleta e inadecuada debido a la falta de confiabilidad de datos de localidad, a errores en identificación de las especies y a la influencia de puntos de vista subjetivos.

Basado en su trabajo sobre los crustáceos del U.S. Exploring Expedition de 1838-42, y a pesar de las limitaciones impuestas por la información hidrográfica disponible, James D. Dana (1853) fue el primero en definir un patrón global de zonas de temperaturas marinas que determinaban o influían la distribución de los organismos. Dana utilizó "líneas isocrimales", definidas como la temperatura promedio de los 30 días consecutivos más fríos del año, en la preparación de una carta marina. Utilizó este concepto pues creía que las temperaturas más bajas de invierno eran el factor limitante, en lugar de las temperaturas de verano o promedios anuales.

Dana seleccionó la línea isocribral de 68°F como el límite de la ocurrencia de arrecifes coralinos, y en el Atlántico Occidental definió las siguientes divisiones:

1. Región Atlántica Tórrida (isocribral de 74°F), desde Key West (Florida) y Yucatán hasta Bahía;
2. Región Atlántica Sub-Tórrida (isocribral de 68°F), al norte hasta cabo Cañaveral, y al sur hasta Porto Alegre;
3. Región Atlántica Cálida Templada (isocribral de 62°F), hasta cape Hatteras en el norte y hasta Rio Grande-Maldonado en el sur;
4. Región Atlántica Templada (isocribral de 50-56°F), hasta cape Cod en el norte y La Plata hacia el sur;
5. Región Atlántica Templada Fría (isocribral de 35-44°F), hasta Noruega e Islandia al norte, y hasta Tierra del Fuego - Islas Falkland hacia el sur;
6. Región Atlántica Sub-frígida (isocribral de 35°F), al norte de Noruega y al sur de Tierra del Fuego y las Islas del Sur, Shetland, Sandwich y Georgia.

En el Atlántico Sudoccidental, Dana (1853: 326) reconoció las siguientes provincias zoológicas: São Paulo (cálida templada, de 24°S a 30°S); Uruguaya

(templada, de 30°S al norte de cabo La Plata; Platense (subtemplada en la boca del Río de la Plata); Norte Patagónica (fría templada, de cabo La Plata hasta 43°S); y Sur Patagónica (43°S hasta los Estrechos de Magallanes). Evidentemente, Dana reconoce un cambio faunístico fundamental a la altura del Río de la Plata, considerando una provincia separada para esta zona. Por su definición de la línea isocribral de 68°F, la fauna tropical terminaría aproximadamente a los 30° de latitud sur, cerca de Porto Alegre, incluyendo así, una zona de transición entre Espírito Santo y Rio Grande do Sul, de naturaleza cálida templada.

Forbes (1856: lámina 31) afirmó que, "El carácter de una provincia marina está definido por todo el conjunto de animales y plantas que constituyen su población; una proporción considerable, en la mayoría de los casos, es propia de la provincia, con un número elevado de especies que tienen allí su máximo desarrollo". "La extensión de una provincia depende en gran medida de la naturaleza de la costa, el tipo de lecho marino, la dirección y amplitud de las corrientes, y en la profundidad del mar". "Las dimensiones longitudinales de una provincia corresponden con la amplitud de la banda homiozoica en la cual se halla, y sus dimensiones latitudinales en la extensión de las condiciones de profundidad y lecho marino capaces de sostener vida animal y vegetal". Hasta el presente, en mi opinión, estos conceptos básicos no han sido superados. Las bandas homiozoicas son líneas climáticas, que Forbes consideró como determinantes de regiones bióticas. En el Atlántico Occidental reconoció las siguientes: Virgílica (Nueva York a cape Hatteras); Carolílica (cape Hatteras al norte de la Florida); Caribe (Florida a Rio Grande do Sul); Uruguaya (Rio Grande do Sul hasta península Valdés); Patagónica del Este (península Valdés a Tierra del Fuego); Fueguina (alrededor de Sur América hasta el Archipiélago de los Chonos, Chile). Forbes & Goodwin-Austen (1859: 218) confirman la convicción de que la temperatura es la variable más importante en la distribución de los organismos marinos pero reconocen que a pesar de la tendencia a definir líneas precisas, no se pueden establecer puntos específicos.

El trabajo de Sclater (1857), que

propugnaba el concepto de "centros de creación", sobre la distribución de las Aves, tuvo gran influencia y sirvió para la revisión posterior de Wallace, a pesar de las divisiones longitudinales propuestas por Huxley en 1868.

Basado en su trabajo sobre moluscos en el Museo Británico de Historia Natural, Woodward (1856) discutió la distribución geográfica de ese grupo y definió como provincia, por vez primera, a aquella que tiene por lo menos la mitad de las especies propias o autóctonas. Los océanos estarían divididos por los continentes, zonas climáticas y corrientes. Basado en el trabajo de varios autores como Forbes, d'Orbigny, Darwin y Sclater, Woodward (1866) reconoció 18 provincias marinas. En el Atlántico Occidental definió 4: Transatlántica (cape Cod a Florida); Caribe (Golfo de México, Indias Occidentales hasta Rio de Janeiro); Patagónica (Santa Catarina hasta golfo San Jorge); Magellánica (golfo San Jorge alrededor de Sur América hasta Concepción, Chile, incluyendo Tierra del Fuego y las Islas Falkland). Wallace (1876) no introdujo cambios en el modelo básico de Woodward.

Basado en los cefalópodos colectados por la expedición del Challenger, Hoyle (1886) hizo una synopsis de las especies conocidas en ese entonces, 388. Sin tener en cuenta lo propuesto por d'Orbigny, estableció dos divisiones: Oceánica y Litoral. En la segunda ocurrían especies limitadas a rangos definidos. Las especies litorales concuerdan con las regiones establecidas por Fischer (1887). En el Atlántico Occidental reconoce: Nueva Inglaterra (Labrador a cape Hatteras); Indias Occidentales (cape Hatteras hasta Río de la Plata); Patagónica (del Río de la Plata alrededor del extremo sur de Sur América).

Fischer (1887) discutió los trabajos de Dana y Agassiz y sigue el esquema básico de Woodward para las provincias marinas. Lo mismo hizo Cooke (1895), con la diferencia de que su subregión Caribe se extiende más, hasta Santa Catarina; Cooke reemplazó la provincia Patagónica de Woodward por la Argentina y la definió como extendiéndose desde cabo Melo, golfo San Jorge, hasta Santa Catarina, y allí hizo énfasis en la fuerte influencia de la Corriente del Brasil.

El resumen más completo y crítico de los trabajos zoogeográficos publicados anteriormente fue escrito por Ortman (1876). Este hizo énfasis en la importancia de los factores ecológicos que habían sido pasados por alto por muchos autores en la evaluación de regiones zoogeográficas, y propuso el concepto de distritos bionómicos, distinguiendo así zonas terrestres, fluviales, litorales, abisales y pelágicas. Su análisis indica que la región del Río de la Plata separa las zonas del Este Americano y Antártica. Pruvot (1896) publicó una revisión parcial del trabajo de Ortman, y el año siguiente Sclater (1897) propuso una división de regiones marinas que correspondían a sus regiones para Aves de 1857.

Dall (1901) estudió los moluscos colectados por la expedición Branner-Agassiz al Brasil; destacó la presencia de elementos Antillanos en la costa brasileña y situó el límite faunístico en la región de Montevideo.

Bartholomew, Clarke & Grimshaw (1911) resumieron la mayoría de los trabajos zoogeográficos hasta la fecha, con énfasis en animales terrestres. Para ello se basaron en las regiones definidas por Wallace (1876). Para organismos marinos utilizaron a Woodward (1856) y a Günther (1880), quien definió la fauna tropical del Atlántico como extendiéndose entre los Trópicos de Cáncer y Capricornio.

El trabajo de Ihering (1927) señala la influencia de aguas frías procedentes del sur entre 80 y 100 brazas en la región de Rio de Janeiro, sobre las cuales predominaban aguas cálidas. Ekman (1953: 47) se refirió a este trabajo e indicó que 40% de los moluscos de la región eran de origen Antillana; del texto original de Ihering, no encontré fundamento para tal conclusión por Ekman.

Burton (1932), estudió las esponjas colectadas por el "Discovery". Señala en su trabajo que desde Antártica hacia el norte hay un cambio gradual de fauna, coincidiendo con el aumento de la temperatura promedio. El carácter de la fauna de esponjas cambia fundamentalmente a la altura del Río de la Plata. Burton atribuyó este cambio, no sólo a la diferencia de temperaturas en la zona de contacto de las corrientes del Brasil y de Falkland, sino al hecho de que están moviéndose en direcciones opuestas, la

del Brasil desplazándose hacia el giro del Atlántico Sur y la de Falkland fluyendo por debajo de la brasileña.

Norman (1937) consideró la provincia Patagónica como extendiéndose entre la Isla de Chiloé en Chile, alrededor de Tierra del Fuego, incluyendo las Islas Falkland hasta península Valdés.

Deichmann (1936) concluyó que la fauna de alcyonarias de las Indias Occidentales y la del Brasil eran diferentes, la última más pobre en especies; sin embargo, en su lista de estaciones sólo hay una localidad del Brasil.

Carcelles (1944) siguió las provincias definidas por Woodward y también adoptó la subregión Argentina de Cooke, como la región Argentina. Esta provincia se extendería entre cabo Santa Marta (28°S) hasta golfo Nuevo, incluyendo así, Rio Grande do Sul, Uruguay y el norte de Patagonia. El límite de la provincia Caribe fue establecido en el Estado de Santa Catarina.

Balech (1954) reconoció 4 regiones zoogeográficas en el Atlántico Sudoccidental: 1. Antillana (Estados Unidos hasta Cabo de São Tomé, Rio de Janeiro); 2. Sur de Brasil (desde Cabo de São Tomé hasta 30-32°S); 3. Argentina (desde 32°S hasta 41-44°S); 4. Magellánica (44°S hasta la Convergencia Antártica). En la provincia Argentina reconoce subdivisiones debido a la influencia variable de aguas subtropicales y subantárticas. En la porción norte predominarían elementos brasileños y en el sur formas australes. El límite de la región del Sur de Brasil sería la margen occidental de la Convergencia Subtropical.

El excelente resumen publicado por Hedgpeth (1957) sobre biogeografía marina no contribuye nada nuevo al Atlántico Sur. Knox (1960), basado en Balech (1954) sugiere una provincia del Sur de Brasil entre 23-24°S y 30-32°S.

Vannucci (1964) está en desacuerdo con Ekman (1953) en definir el límite de la fauna tropical en el Brasil, en la región de Rio de Janeiro por la ausencia de arrecifes coralinos y manglares. Ella señala que los arrecifes coralinos tienen poco desarrollo en aguas brasileñas y que existen manglares hasta Santa Catarina. Añade, sin duda basada en su trabajo de 1957, que Cabo Frio es el límite norte para los organismos subtropicales, y que el límite de los organismos

tropicales es menos preciso.

Como resultado de las colecciones hechas por la expedición francesa del Calypso entre 1961 y 1962, se han publicado cerca de 30 artículos sobre diversos grupos de organismos. Una lista completa de los trabajos consultados aparece en la Tabla I. Forest (1966) publicó un resumen de las diferencias faunísticas observadas. Explicó las distribuciones en términos de las condiciones hidrológicas y concluyó que el primer cambio faunístico ocurre en Vitória, 20°S, que sería el límite de las especies de origen Caribe. Y desde Cabo de São Tomé hasta Argentina ocurriría una fauna heterogéneamente subtropical, hallándose el cambio faunístico a la latitud de 35°S hacia el sur de la cual predominan especies Patagónicas.

A continuación se presenta un resumen de trabajos más recientes sobre la biogeografía de varios grupos en la región del sur de Brasil.

Algas. Taylor (1960) señala un alto endemismo para este grupo en Brasil; Joly (1964; 1965) indicó que las algas de origen Caribe se encuentran hasta Santos y Santa Catarina.

Foraminíferos. Boltovskoy (1970a,b) discutió la distribución de las formas litorales del sur de Brasil, Uruguay y Argentina. Reconoce una unidad biogeográfica entre Rio Grande y Tierra del Fuego; define allí tres subprovincias: Norte Patagónica, de Rio Grande hasta península Valdés; Sur Patagónica, de península Valdés hasta Bahía Grande (52°S); y Malvina, al sur de Bahía Grande. Balech (1971) concuerda con una zona de transición subtropical-subantártica cerca a península Valdés, coincidiendo con la variación estacionaria y meteorológica de la Zona de Convergencia Subtropical. Asimismo hay acuerdo entre Balech (1964b) y Boltovskoy (1965) respecto a un límite faunístico a los 52°S, al sur del cual predominan especies típicas de la Corriente de Falkland.

Porífera. Leitão *et al.* (1961), Johnson (1971) y Boury-Esnault (1973) han escrito sobre este grupo en aguas brasileñas. El último distinguió dos grupos faunísticos, uno tropical, y otro con afinidades

Tabla 1 - Lista de los grupos estudiados como resultado de la expedición del CALYPSO en aguas brasileñas entre 1961 y 1962

G R U P O	A U T O R
Porcellanidae	Haig, 1966
Crustacea Stomatopoda	Manning, 1966
Pycnogonida	Stock, 1966
Appendicularia	Fenaux, 1967
Paguridae	Forest & Saint Laurent, 1967
Mollusca Lamellibranchia	
Arcidae	Testud, 1967
Mytilidae	Métivier, 1967a
Pectinidae	Fischer-Piette & Testud, 1967a
Ostreidae	Ranson, 1967
Lucinacea	Klein, 1967
Chamidae y Spondylidae	Métivier, 1967b
Veneridae	Fischer-Piette & Testud, 1967b
Mactridae	Cauquoin, 1967a
Tellinidae, Scorbicularidae, Donacidae	Cauquoin, 1967b
Mollusca Prosobranchia: Conidae	Van Mol, Tursch & Kempf, 1967
Ascidiacea: Phlebobranchia & Stolidobranchia	Monniot, 1970
Isopoda	Bastida & Torti, 1970
Polyplacophora	Righi, 1970
Mollusca Prosobranchia	
Fissurellidae, Acmaeidae y Patellidae	Métivier, 1970
Volutidae	Testud, 1970a
Olividae	Testud, 1970b
Hipponicacea, Calyptraeacea, Strombacea y Naticacea	Cauquoin, 1970
Octocorallia	Tixier-Durivault, 1970
Madreporaria	Laborel, 1970
Teleostei	Roux, 1973
Mollusca Prosobranchia	Testud, 1973
Mollusca Lamellibranchia y Scaphopoda	Fischer-Piette, 1973
Porifera	Boury-Esnault, 1973

Antárticas, ocurriendo una zona de transición entre Río de Janeiro y Río Grande do Sul; sin embargo, el autor no comenta sobre los factores que determinan dichas diferencias. Ribeiro *et al.* (1973) señalan que al sur de Río Grande bajas temperaturas y salinidades restringen la ocurrencia de algas calcáreas y que las 22 especies de esponjas reportadas por Laubenfels (1956) de Ceará, Pernambuco y São Paulo, no ocurren en la región sur de Río Grande.

Octocorallia. El trabajo de Bayer (1961) reconoce una subdivisión brasileña de la fauna del Atlántico Occidental, extendiéndose desde las Guianas hasta los arrecifes en Espírito Santo. La subdivisión se caracteriza por tener las formas más distintivas; los géneros son de las Indias Occidentales y algunas especies son iguales. Tixier-Durivault (1970) reportó nuevas ocurrencias en Brasil, extendiendo la distribución sur de especies del Caribe.

Moluscos. Rios (1970), Mabesoone & Coutinho (1970) y Mathews & Rios (1974) han compilado una lista de moluscos brasileños. De las 860 especies que cita Rios, 43% son de origen Caribe, 16% Patagónicas, 15% son endémicas. De las endémicas 41 especies (32%) ocurren en la costa sur; casi la mitad de las endémicas se encuentran en la costa norte de la región. Del total de especies, 860, un 23% (200) tienen distribución Patagónica-Caribe.

Crustáceos. Coelho (1969), Fausto Filho (1974) y Coelho & Ramos (1972) han reportado sobre la fauna carcinológica del Brasil. Los últimos estudiaron 483 especies de la región comprendida entre 5°N y 39°S; reconocen 4 provincias caracterizadas por un bajo porcentaje de especies. Especies tropicales representan un 66% del total y los autores sitúan el límite faunístico sur en la región entre Espírito Santo y Santa Catarina, siguiendo las fluctuaciones de la isoterma de los 24°C. Las cuatro provincias son Guianense, Brasileña, Paulista y Argentina. La división del litoral corresponde a conjuntos faunísticos determinados por la prevalencia de condiciones ecológicas. Basado en las colecciones hechas por el Calypso, Costa (1968) trabajó en Brachyura, y observó un cambio faunístico entre el Arquipélago dos Abrolhos y Cabo Frio, y otro cambio entre São Paulo y Santa Catarina. Manning (1966) estudió los stomatópodos del Brasil y reportó un 61% de las especies encontradas como de origen Caribeño, ocurriendo abundantemente entre Recife y el Arquipélago dos Abrolhos. Respecto a penaeidos, Pérez-Farfante (1969) reportó una sola especie endémica que ocurre entre Cabo Frio y Mar del Plata.

Echinodermata. Bernasconi (1964) reconoció una provincia distintiva, la del Sur del Brasil, que tendría su límite sur cerca a los 31°S. De allí hasta península Valdés, reporta la provincia Argentina bajo la influencia de la Corriente de Falkland. Los trabajos de Tommasi (1965a,b; 1966; 1969a,b; 1971a,b,c; 1972; 1974), y Tommasi & Abreu (1974) indican que las especies tropicales ocurren hasta el extremo sur de Espírito Santo. Parece que las características hidrográficas y edáficas de la

plataforma de Rio Grande do Sul son factores limitantes en la dispersión de formas tropicales y Patagónicas (Tommasi *et al.*, 1973).

Peces. El primer reporte importante de peces brasileños fue quizás, el preparado por Jordan (1891) sobre el material colectado por el Albatross. Después fueron publicados los extensos trabajos de Ribeiro (1915). Los peces colectados por la U.S. Exploring Expedition (1838-42) fueron discutidos por Fowler (1951). Posteriormente, las colecciones del Calypso de Recife a Mar del Plata, le permitieron a Roux (1973) estudiar 250 especies. Sus observaciones confirman la presencia en el sur del Brasil, del elemento Continental, postulado por Robins (1971). La fauna continental es típica de estuarios y bahías fangosas con fuerte influencia de descargas fluviales y turbideces debido a la acción de los vientos y el movimiento de sedimentos de fondo. La fauna Insular de Robins (1971) ocurre en aguas claras, de condiciones estables y predominancia de sustratos calcáreos. La fauna Insular ocurre en Fernando de Noronha y en los arrecifes típicos del Arquipélago dos Abrolhos.

En su libro sobre zoogeografía marina Briggs (1974) reconoce una fauna Atlántica Occidental extendiéndose desde Bermuda, el sur de la Florida, el sudoeste del Golfo de México hasta Cabo Frio, incluyendo Fernando de Noronha y la Isla de Trinidad. Dentro de esa amplia provincia distingue: la fauna Caribe (cape Hatteras hasta el Orinoco); de las Indias Occidentales (fauna insular desde Bermuda hasta las Antillas menores); y la provincia brasileña (Orinoco hasta Cabo Frio). Desafortunadamente, Briggs no discute barreras zoogeográficas y utiliza, sin justificación, un 10% de endemismo como criterio para definir provincias. Como resultado, su definición de provincias es inadecuada e inconsistente con lo esperado de un texto moderno de zoogeografía marina.

Discusión

El volumen de información presentado arriba permite una percepción más adecuada de la situación zoogeográfica del sur del Brasil. La evidencia oceanográfica

indica que la Corriente Ecuatorial del Sur, en su bifurcación sur, la Corriente del Brasil de aguas cálidas y salinas, predomina a lo largo de la costa brasileña, particularmente donde la plataforma es angosta, o amplia pero de poca profundidad, como en el Archipiélago dos Abrolhos. En su porción más austral la Corriente del Brasil se desvía para reitengrarse al giro del Atlántico Sur, y la extensión de su desplazamiento está determinada por las estaciones y condiciones meteorológicas, y el consecuente desplazamiento de la Corriente de Falkland en la margen occidental de la Convergencia Subtropical. En la porción sur de la Corriente del Brasil existen las condiciones ecológicas adecuadas para la presencia de especies tropicales, cuya fisiología y tolerancia a variaciones medioambientales determina su rango de extensión. La información presentada por Mileikovsky (1971) indica que especies de amplia distribución tienen poblaciones con alta variabilidad de tipos larvarios, y que esa variabilidad en función de geografía, estacionalidad y medioambiente es más común de lo que se creía anteriormente. Además, los estudios de Meadows & Campbell (1972) señalan que en la selección de fijación y hábitat existen variaciones en diferentes poblaciones y de que difícilmente se puede hablar de patrones inmodificables en el comportamiento relacionado a la selección de substrato para habitar.

La información sobre morfología costera sugiere que ésta varía de acuerdo a condiciones climáticas, a la influencia de las corrientes locales, a los patrones de sedimentación, al transporte costero, al drenaje de los ríos y la naturaleza de la plataforma interna. Áreas de manglares ocurren hasta Santa Catarina, y al sur de este Estado la reducción en temperaturas y salinidades y sus variaciones, y la naturaleza de los substratos inhiben el desarrollo de manglares y de su fauna tropical acompañante. El patrón de sedimentación al sur de Brasil revela que a lo largo de Rio Grande do Sul se combinan varios factores medioambientales que impiden la colonización por parte de elementos tropicales, y a lo largo de la costa y fondos entre Rio Grande y Rio de Janeiro hay una mezcla de condiciones bénticas.

El concepto de que la temperatura es el factor más importante en limitar la distribución marina de los organismos ha sido amplia y concluyentemente aceptada. Las regiones faunísticas resultantes de la distribución de isocrimas definidas por Dana en el siglo pasado son aún válidas conceptualmente a nivel global. Vale anotar que en una revisión de regiones zoogeográficas por Hewer (1971), este atribuye gratuitamente la función limítrofe a la salinidad en contraste con la temperatura, pero no ofrece justificación para ello.

Los conceptos de Dana de 1853 de colocar el límite de la fauna "tórrida" en el Atlántico Sudoccidental siguiendo la isocrima de 68°F (20°C) en la región de Porto Alegre (Rio Grande do Sul), es enteramente válida hoy. La zona definida por Dana, como Tórrida Atlántica, o Zona de Arrecifes Coralinos, definida por la isocrima de los 74°F (23°C) y estendiéndose hasta el Estado de Bahia, ha sido confirmada posteriormente, con la presencia de un gran desarrollo coralino en el Archipiélago dos Abrolhos a la altura del Estado de Espírito Santo. El régimen térmico fue confirmado un siglo después por el trabajo de Hutchins & Scharff (1947), quienes concluyen que agua de temperatura siempre superior a los 75°F, definida por la isocrima de los 75°F, ocurre entre Espírito Santo hasta el Ecuador en el hemisferio sur; y el agua siempre más fría que 75°F, definida por la isoterma de los 75°C, ocurre frente a la costa uruguayana. Dana también había reconocido la naturaleza variable de la región entre Espírito Santo y el Río de la Plata, de São Paulo, entre Espírito Santo y Porto Alegre con predominio de aguas cálidas, y uruguayana entre Porto Alegre y el Río de la Plata, de naturaleza templada. Posterior a los trabajos de Dana y Woodward han sido publicado varios artículos que señalan que el cambio faunístico más fundamental ocurre a la altura del estuario del Río de la Plata (Boltovskoy, 1970b).

Ha existido considerable confusión respecto a la ubicación precisa de los límites de las faunas tropical-subtropical en el sur del Brasil. La selección aproximada por parte de Ekman de Rio de Janeiro como límite concuerda

con la zona Tórrida de Dana, respecto a la ocurrencia de arrecifes coralinos. Sin embargo, el volúmen de información presentado indica claramente que existen especies tropicales, cuya representación disminuye gradualmente, hasta Santa Catarina y Rio Grande do Sul.

Diferencias de opinión han existido, y seguirán existiendo, si continúan los mismos esfuerzos por fijar con precisión las áreas limítrofes ignorando el principio de Forbes de la imposibilidad de definir con exactitud una demarcación faunística. La selección de Cabo Frio, frecuente en la literatura, ha sido desafortunada e inadecuada. Como su nombre lo indica, es una área de temperatura reducida, una área de afloramiento, donde evidentemente puede esperarse una discontinuidad faunística. A este respecto conviene anotar que muchos grupos no están uniformemente distribuidos, sino que tienden a concentrarse en las partes de su rango de distribución donde el medioambiente es favorable, que colonizan y que excluye especies competitivas. Así, la ausencia de especies tropicales en esa zona, no es indicativa del límite de la fauna tropical del Atlántico Sur.

A pesar del trabajo realizado por muchos investigadores, poca atención se le ha dado al hecho de que, como está implícito en el esquema de Dana, toda la región entre Espírito Santo y Uruguay es una amplia zona de transición en términos de su hidrografía y biogeografía. El endemismo presente en la porción sur es indicativo de una identidad provincial y de una transición entre especies de aguas cálidas y frías. Yo propongo, en reconocimiento a Dana (São Paulo) y a Coelho & Ramos (1972), que esa zona de transición entre la fauna tropical-subtropical y la fauna Patagónica, sea conocida como la región "Paulista", y sea tratada como una provincia de la fauna tropical de la parte occidental del Atlántico (Fig. 5). El límite norte de la provincia Paulista ocurre a lo largo de la isoterma de 23°C, que ha sido ubicada cerca a Espírito Santo y Rio de Janeiro (21°C). El límite sur, es la región de la isoclima de 23°C a lo largo de los límites entre Rio Grande do Sul y Uruguay.

La persistencia de la creencia de que Cabo Frio es el límite de los organismos tropicales puede entenderse por la in-

fluencia del trabajo de Ekman. Además, muchas de las colecciones hechas por los zoólogos del siglo pasado, y aún de este siglo, han tenido lugar cerca de Rio de Janeiro, una cuestión de fácil acceso. A medida que se vayan acumulando colecciones y se estudia la región en más detalle, los análisis faunísticos se harán en bases más sólidas.

Considero que ha existido una tendencia a sobre-simplificar la complejidad de los factores medioambientales que influyen en la distribución de la fauna tropical en esta región. Esto ha tenido lugar por la costumbre de fijar límites, usualmente indicativos de localidades de colección del investigador y no de la realidad de la naturaleza, una cuestión de conveniencia. Sin embargo, parece existir un acuerdo sustancial entre los especialistas de la región, de que la fauna, ya sea llamada Antillana, Caribe, Brasileña o Tropical, termina en el área de los 30°S, coincidiendo aproximadamente con la disminución en la influencia de la Corriente del Brasil y el aumento de la influencia de la Corriente de Falkland y de los desplazamientos estacionarios de estas (Ralech, 1964a,b; Bernasconi, 1964; Boltovskoy, 1964; Stuardo, 1964; Schlenz, 1965; Tommasi, 1965c; Klappenbach, 1965; y otros). Donde no ha existido acuerdo es en la categoría jerárquica de las unidades zoogeográficas. La mayoría de los trabajos son esencialmente descriptivos y carecen del poder predictivo de hipótesis biogeográficas como ha sido discutido por Ball (1975).

La distribución de especies y sus comunidades está determinada en sus límites externos por la interacción de todas las variables medioambientales sobre su ontogenia y sus relaciones comunitarias. El más amplio rango de fluctuación de una variable relativa a otra no puede considerarse como responsable de consecuencias biogeográficas primarias. Son las características biológicas de una especie y su interacción dinámica con el medio tropical lo que permite que se las llame tropicales. Así, las especies cosmopolitas que viven en los trópicos, no son especies tropicales.

Al tratar de evaluar los elementos que gobiernan la distribución geográfica uno busca correlaciones cualitativas y cuantitativas entre los facto-

res medioambientales y las características biológicas de los organismos. A este respecto, a pesar de la escasez de datos, la heterogeneidad del medio marino ha sido establecida en la provincia Paulista. No conozco información completa sobre los ciclos biológicos de especies Paulistas y su dependencia sobre la variabilidad del medio; o de la

dependencia de especies tropicales o Patagónicas sobre la zona de transición Paulista para completar algunas etapas de sus ciclos vitales. El efecto de los regímenes de temperatura sobre especies autóctonas o migratorias no ha sido investigado ni tampoco conozco estudios que tratan sobre aspectos de tolerancias térmicas allí.



Fig. 5. Provincias zoogeográficas del Atlántico Sudoccidental.

Las diferencias en los conjuntos faunísticos de las regiones Paulista, Patagónicas y tropicales adyacentes, dependen parcialmente de los niveles fisiológicos de tolerancia de individuos y de sus estructuras comunitarias, y de los requisitos de sus habitats. Las especies que viven en aguas más frías están adaptadas a rangos de variación anual más amplios que las especies tropicales. La tolerancia a la variación puede explicar la presencia de especies con poblaciones Patagónicas principales en la provincia Paulista en ciertos meses. Las especies tropicales viven dentro de un rango más limitado de temperaturas anuales y aun cuando son sensibles a temperaturas elevadas, con frecuencia pereciendo con el aumento de uno o dos grados centígrados después de 33-35°C, su resistencia a temperaturas bajas es mucho más variable. Esto puede explicar la presencia de especies tropicales en el sur de la provincia Paulista, y aún más al sur durante meses de verano. En general, especies tropicales stenotópicas no ocurren al sur de Espírito Santo; especies tropicales, y especies endémicas en la región Paulista deben exhibir eutropicidad. Asimismo, especies Patagónicas stenotópicas deben de estar ausentes de las aguas al norte de Rio Grande do Sul.

Es posible concebir que las especies tropicales están sincronizadas a las fluctuaciones medioambientales tropicales a través de todo su ciclo vital, y sus relaciones con condiciones frías del sur no es de importancia significativa. Esto sugeriría una mayor concentración de especies tropicales asociadas con la Corriente del Brasil con una proporción pequeña desviándose del patrón. Por otra parte, algunos organismos normalmente habitando aguas frías migran a condiciones más cálidas durante el invierno o aún el verano, según sus requerimientos fisiológicos. La selección del medio más favorable para reproducción es una característica común del comportamiento reproductivo, que a su vez está regulado por las limitaciones genéticas de adaptación. Las diferencias en comportamiento son probablemente debidas a las relaciones de predación-competencia en las comunidades y entre comunidades. Estas a su vez están relacionadas con densidades de población y sus variaciones temporales y espacia-

les. Los fenómenos asociados con diversidades de especies y la estructura jerárquica de los ecosistemas y su estabilidad, tienen especial importancia, y desafortunadamente, carecemos de este tipo de información de los organismos marinos de la provincia Paulista.

Orton (1920) y Hutchins (1947), entre otros, han examinado el rol de la temperatura respecto a reproducción y distribución de organismos marinos. En general, las especies tienden a reproducirse durante épocas constantes que corresponden a cambios térmicos regulares que son característicos de cada especie. Los límites de distribución son considerados extremos en términos de temperaturas de verano e invierno que influyen reproducción y supervivencia. Los límites tienen diferente configuración en varias partes del mundo y siguen patrones independientes de regímenes norte-sur. Sin embargo, Hutchins ha reconocido 4 tipos de zonas, que están definidas por extremos térmicos críticos; estos determinan las distribuciones latitudinales:

1. Respecto a supervivencia: temperaturas mínimas definidas por un límite hacia el polo y temperaturas máximas definidas por un límite hacia el Ecuador;
2. Respecto a reproducción: temperaturas mínimas definidas por un límite de verano hacia el polo, y temperaturas máximas definidas por un límite de invierno hacia el Ecuador.

La importancia de la temperatura es fundamental pero carecemos de este tipo de información sobre la biología de las especies Paulistas y Patagónicas. A otra escala, desconocemos los efectos de cambios periódicos en la provincia Paulista sobre comunidades complejas, como manglares, estuarios, fondos de algas y otros, que pueden tener un papel importante durante varias etapas de la biología de poblaciones locales y migratorias.

Conclusión

La mayoría de los trabajos publicados sobre la zoogeografía del sur del Brasil enumeran especies y citan rangos de distribución, con frecuencia con el establecimiento de límites, pero por lo general carecen de hipótesis biogeográficas con poder predictivo. Se han hecho ge-

neralizaciones sobre la fauna tropical definiendo su extensión hasta Cabo Frio, pero la evidencia presentada aquí indica que este punto de vista es insostenible. Además, no existe información adecuada sobre la biología de las especies que habitan las aguas de transición del sur de Brasil, que nos permitiría entender la manera como el medioambiente fluctúa y funciona en determinar las diferencias observadas en los conjuntos faunísticos.

La plataforma continental entre Espírito Santo y Rio Grande do Sul se considera aquí como una región de transición faunística y se la identifica como la provincia Paulista. Es una provincia en el concepto de Forbes (1856), caracterizada por conjuntos de organismos adaptados a las condiciones fluctuantes del medio, donde existe una proporción considerable de especies autóctonas y donde ocurren especies migratorias de regiones adyacentes.

La provincia Paulista forma parte de la Región Cálida del Atlántico Occidental y está limitada al norte por la provincia Caribe (Milne-Edwards, 1838), o de las Indias Occidentales, y al sur por la provincia Patagónica (d'Orbigny, 1835-43; Boltovskoy, 1970a,b) (Fig. 5). Al norte de la provincia Paulista, existe información suficiente para considerar la existencia de una subprovincia Brasileña limitada por el río Amazonas. Por una parte la influencia del Amazonas es responsable de una discontinuidad faunística, al sur de la cual ocurren especies Caribes, pero por otra parte hay evidencia de una fauna propia. Se requiere más información antes de poder llegar a conclusiones sobre una posible subprovincia.

Resumen

El estudio inicial de la fauna y distribución de cefalópodos de Brasil se convirtió en una revisión de la zoogeografía de la región Tropical-Subtropical del sur del Brasil.

Observaciones iniciales sobre zoogeografía marina brasileña tuvieron lugar en la primera parte del siglo XIX por naturalistas franceses, principalmente d'Orbigny, trabajando en cefalópodos. Posteriormente, el primer patrón global de provincias zoológicas, definidas por James Dana en 1853 y basadas en zonas de temperaturas oceánicas,

colocan el extremo meridional de la fauna tropical del Atlántico Occidental en una latitud de 30°S, incluyendo una zona de transición (São Paulo) entre Rio de Janeiro y Porto Alegre.

El análisis detallado de numerosos estudios subsecuentes en esta región lleva a la confirmación de la validez conceptual de los puntos de vista de d'Orbigny, Dana, Forbes, Woodward y algunos más durante el siglo pasado.

En su tratado zoogeográfico de 1953, Ekman no tuvo a su disposición información adecuada sobre Brasil y señaló vagamente a Rio de Janeiro como el extremo sur de la fauna tropical, basado en la aparente ausencia de manglares y de arrecifes de coral. Este punto de vista ha sido fuente de confusión y debate, especialmente en el siglo XX.

Toda la información oceanográfica, geológica, sedimentaria y faunística acumulada y estudiada hasta el presente señala a la región entre Rio Grande do Sul y Río de la Plata, como la barrera ecológica fundamental (principalmente debido a cambios de temperatura), en la distribución sur de organismos tropicales. Entre Espírito Santo y Rio Grande do Sul existe una zona de transición faunística caracterizada por complejas variaciones medioambientales estacionales, bajo la influencia alterna y combina de las Corrientes del Brasil y Falkland, en la margen occidental de la Convergencia Subtropical/Subantártica. Esta zona de transición constituye una provincia biogeográfica, designada "Paulista", que contiene una proporción significativa de elementos endémicos y algunos miembros de las faunas adyacentes, Caribe y Patagónica, además de organismos circuntropicales. Los límites de la provincia Paulista se hallan, en el norte en la isoterma de los 23°C, y en el sur, en la isoclima (temperaturas más frías durante 30 días consecutivos, definidas por Dana, 1853) de los 23°C.

Referencias bibliográficas

- BALECH, E. 1949. Estudio crítico de las corrientes marinas del litoral argentino. *Physis*, 20(57):159-164.
- 1954. División zoogeográfica del litoral sudamericano. *Revta Biol. mar.*, (4):184-195.
- 1964a. El plancton de Mar

- del Plata durante el período 1961-1962 (Buenos Aires, Argentina). Boln Inst. Biol. mar., (4):1-59.
- 1964b. Caracteres biogeográficos de la Argentina y Uruguay. Boln Inst. Biol. mar., (7):107-112.
- 1965. Nuevas contribuciones a los esquemas de circulación oceánica frente a la Argentina. Anais Acad. bras. Ciênc., 37(supl.):159-166.
- 1966. Pesquerías e investigación científica. Análisis. Edición Extraordinaria (Pesca):60-61.
- 1971. Notas históricas y críticas de la oceanografía biológica argentina. Serv. Hidrogr. Naval, B Aires, (H 1027), 57p.
- BALL, I. R. 1975. Nature and formulation of biogeographical hypotheses. Syst. Zool., 24(4):407-430.
- BASTIDA, R. & TORTI, Y. M. R. 1970. Campagne de la Calypso au large des côtes atlantiques de l'Amérique du Sud (1961-1962). 18. Crustaceos Isopodos: Serolidae. Anns Inst. océanogr., Monaco, 47:61-105.
- BARTHOLOMEW, J. G.; CLARKE, E. E. & GRIMSHAW, P. H. 1911. Atlas of zoogeography.
- BAYER, F. M. 1961. Shallow water Octocorallia of the western Atlantic region. The Hague, M. Nijhoff, 373p.
- BERNASCONI, I. 1964. Distribución geográfica de los Equinoideos y Asteroideos de la extremidad austral de Sud América. Boln Inst. Biol. mar., (7):43-50.
- BLAND, T. 1852. Facts and principles relating to the origin and the geographic distribution of Mollusca. Am. J. Sci. Arts, 14:389-404.
- BÖHNECKE, G. 1936. Temperatur, Salzgehalt und Dichte an der Oberfläche des Atlantischen Ozeans. Wiss. Ergebn. dt. atlant. Exped. "Meteor", 5, Atlas, 76p.
- BOLTOVSKOY, E. 1964. Provincias zoogeográficas de América del Sur y su sector Antártico según los foraminíferos bentónicos. Boln Inst. Biol. mar., (7):93-99.
- 1965. Los foraminíferos recientes (biología, métodos de estudio, aplicación oceanográfica). Buenos Aires, Ed. Eudeba, 510p.
- 1966. La zona de convergencia subtropical/subantártica en el Océano Atlántico (parte Occidental). Serv. Hidrogr. Naval, B Aires, (H 640), 75p.
- 1968. Hidrología de las aguas superficiales en la parte occidental del Atlántico Sur. Revta Mus. argent. Cienc. nat. Bernardino Rivadavia Inst. nac. Invest. Cienc. nat., ser. Hidrobiol., 2(6):199-224.
- 1970a. Masas de agua (características, distribución, movimiento) en la superficie del Atlántico sudoeste según indicadores biológico-foraminíferos. Serv. Hidrogr. Naval, B Aires, (H643), 99 p.
- 1970b. Distribution of the marine littoral Foraminifera in Argentina, Uruguay and southern Brazil. Mar. Biol., 6:335-344.
- BOURY-ESNAULT, N. 1973. Campagne de la Calypso au large des côtes atlantiques de l'Amérique du Sud (1961-1962). 29. Spongiaires. Anns Inst. océanogr., Monaco, 49(suppl.):263-295.
- BRASIL. DIRETORIA DE HIDROGRAFIA E NAVEGAÇÃO. 1972a. Atlântico Sul. Costa leste do Brasil. Condições na primavera de 1971. Atlas oceanogr., 2:1-36.
- 1972b. Atlântico Sul. Costa sul do Brasil. Condições no verão de 1972. NOc Almirante Saldanha. Operação Sul II. Jan.-Fev. 1972. Atlas oceanogr., 1:1-37.
- 1973. Atlântico Norte. Costa norte do Brasil. Condições em julho-agosto de 1973. Atlas oceanogr., 3:1-49.

- BRASIL. DIRETORIA DE HIDROGRAFIA E NAVEGAÇÃO. 1974a. XLII Comissão oceanográfica. Operação Sul I. NOc "Almirante Saldanha" (16/09 a 16/11/69). DG(26-18):1-220.
-
- 1974b. Oceano Atlântico: carta piloto de Trinidad ao Rio da Prata. Observações efetuadas pela Marinha do Brasil de 1951 a 1972. Projeção Mercator. Escala natural 1:10.000.000 na lat. 12°30'S. Atlas Cartas Piloto (14.200).
- BRIGGS, J. C. 1974. Marine zoogeography. New York, McGraw-Hill, 475p.
- BURTON, M. 1932. Sponges. 'Discovery' Rep., 6:237-392.
- CARCELLES, A. 1944. Catálogo de los moluscos marinos de Puerto Quequén. Revta Mus. La Plata, n.s., Secc. Zool., 3:233-309.
- CAUQUOIN, M. 1967a. Campagne de la Calypso au large des côtes atlantiques de l'Amérique du Sud (1961-1962). 14. Mollusques Lamellibranches: Mactridae. Anns Inst. océanogr. Monaco, 45:223-226.
-
- 1967b. Idem. 15. Mollusques Lamellibranches: Tellinidae, Scrobiculariidae et Donacidae. Anns Inst. océanogr., Monaco, 45:227-232.
-
1970. Idem. 23. Mollusques Lamellibranches: Hipponicacea; Calyptraeacea, Strombacea et Naticacea. Anns Inst. océanogr., Monaco, 47:137-144.
- COCHRANE, J. D. 1963. Equatorial Undercurrent and related currents off Brazil in March and April, 1963. Science, N. Y., 142(3593):669-671.
-
1968. Currents and waters of the eastern Gulf of Mexico and western Caribbean of the western Atlantic Ocean and of the eastern tropical Pacific. Texas A & M Tech. rep., (68-8T):19-28.
- COELHO, P. A. 1969. A distribuição dos crustáceos decapodos reptantes do norte do Brasil. Trabhs oceanogr. Univ. fed. PE, 9/11:223-238.
-
- & RAMOS, M. de A. 1972. A constituição e a distribuição da fauna de decápodos do litoral leste da América do Sul entre as latitudes de 5°N e 39°S. Trabhs oceanogr. Univ. fed. PE, 13:133-236.
- COOKE, A. H. 1895. Mollusca. In: Harmer, S. F. & Shipley, A. E., ed.- Cambridge natural history. London, MacMillan, vol. 3.
- COSTA, H. R. da 1968. Crustacea Brachyura récoltés par les dragages de la "Calypso" sur les côtes brésiliennes (1962). Recl Trav. Stn mar. Endoume, 59(43):333-343.
- DALL, W. H. 1901. Results of the Branner-Agassiz Expedition to Brazil. V. Molluscs from the vicinity of Pernambuco. Proc. Wash. Acad. Sci., 3:139-147.
- DANA, J. D. 1852. United States Exploring Expedition (1838-42). Vol. 13. Crustacea. Philadelphia, C. Sherman, 658p.
-
1853. On an isothermal oceanic chart, illustrating the geographical distribution of marine animal. Am. J. Sci. Arts, ser. 2, 16:153-167.
- DEACON, G. E. R. 1933. A general account of the hydrology of the South Atlantic Ocean. 'Discovery' Rep., 7:171-238.
-
1937. The hydrology of the Southern Ocean. 'Discovery' Rep., 15:1-124.
-
1965. The Southern Ocean and the convergence. Anais Acad. bras. Ciênc., 37(supl.):23-29.
- DEICHMANN, E. 1936. The Alcyonaria of the western part of the Atlantic Ocean. Mem. Mus. comp. Zool. Harv., 53:1-317.
- EKMANN, S. 1953. Zoogeography of the sea. London, Sidwick & Jackson, 417p.
- EMILSSON, I. 1961. The shelf and

- coastal waters off southern Brazil. Bolm Inst. oceanogr., S Paulo, 11(2): 101-112.
- FAUSTO FILHO, J. 1974. Stomatopod and decapod crustaceans of the Archipelago of Fernando de Noronha, northeast Brazil. Arq. Ciênc. Mar, Univ. fed. Ceará, 14(1):1-35.
- FENAUX, R. 1967. Campagne de la Calypso au large des côtes atlantiques de l'Amérique du Sud (1961-1962). 5. Appendiculaires. Anns Inst. océanogr., Monaco, 45:33-46.
- FERRUSAC, A. de & d'ORBIGNY, A. D. 1835-48. Histoire naturelle générale et particulière des céphalopodes acétabulifères, vivants et fossiles. Paris.
- FISCHER-PIETTE, E. 1973. Campagne de la Calypso au large des côtes atlantiques de l'Amérique du Sud (1961-1962). 28. Mollusques Lamellibranches. Anns Inst. océanogr., Monaco, 49(suppl.): 231-262.
- _____ & TESTUD, A. M. 1967a. Campagne de la Calypso au large des côtes atlantiques de l'Amérique du Sud (1961-1962). 9. Mollusques Lamellibranches: Pectinidae. Anns Inst. océanogr., Monaco, 45:183-188.
- _____ 1967b. Idem. 13. Mollusques Lamellibranches: Veneridae. Anns Inst. océanogr., Monaco, 45(2):205-222.
- FISHER, P. M. 1887. Manuel de conchyliologie et de paléontologie; ou Histoire naturelle des mollusques vivants et fossiles. Paris, F. Savy.
- FORBES, E. 1856. Map of the distribution of marine life. In: Johnston, A. K., ed. - The physical atlas of natural phenomena. Edinburgh, Blackwood & Sons.
- _____ & GOODWIN-AUSTEN, R. 1859. The natural history of the European seas. London, John Van Voorst, 306p.
- FOREST, J. 1966. Campagne de la Calypso au large des côtes atlantiques de l'Amérique du Sud (1961-1962). 1. Compte-rendu et liste des stations. Anns Inst. océanogr., Monaco, 44: 329-350.
- _____ & SAINT LAURENT, M. de 1967. Idem. 6. Crustacée décapodes: Pagurides. Anns Inst. océanogr., Monaco, 45(2):47-171.
- FOWLER, H. W. 1951. The Brazilian and Patagonian fishes of the Wilkes Expedition, 1838-42. Bolm Inst. oceanogr., S Paulo, 2(1):3-39.
- FUGLISTER, F. C. 1960. Atlantic Ocean atlas of temperature and salinity profiles and data from the I.G.Y. of 1957-58. Atlas Ser., Woods Hole oceanogr. Instn, 1:1-209.
- GADOW, H. 1913. The wonderings of animals. Cambridge, University Press, 150p.
- GOULET Jr., J. R. 1971. Currents off the eastern bulge of Brazil: a preliminary report. UNESCO, Symp. CICAR: 91-94.
- _____ & INGHAM, M.C. 1971. The shallow layer of high salinity in the southwestern tropical Atlantic ocean. Bull mar. Sci., 27(3):716-732.
- GUNTHER, A. C. L. G. 1880. Introduction to the study of fishes. Edinburgh, Adam & Charles Clark, 720p.
- HAIG, J. 1966. Campagne de la Calypso au large des côtes atlantiques de l'Amérique du Sud (1961-1962). 2. Porcellanid crabs (Crustacea, Anomura). Anns Inst. océanogr., Monaco, 44:351-358.
- HEDGPETH, J. W. 1957. Marine biogeography. In: Hedgpeth, J. W., ed. - Treatise on marine ecology and paleoecology. New York, Geol. Soc. Am., vol. 1, p.359-382.
- HEWER, H. R. 1971. Modern zoogeographic regions. In: Middlemiss, F. A.; Rawson, P. F. & Newald, G., ed. - Faunal provinces in space and time. Geol. J. Spec. Issue (4). Liverpool, Letterpress, p.19-30.

- HOYLE, W. E. 1886. Report on the Cephalopoda collected by H.M.S. Challenger. Rep. scient. Results Voyage "Challenger", Zool., 16(44): 1-246.
- HUTCHINS, L. W. 1947. The bases for temperature zonation in geographical distribution. Ecol. Monogr., 17(3): 325-335.
- & SCHARFF, M. 1947. Maximum and minimum monthly mean sea surface temperatures charted from the "World atlas of sea surface temperatures". J. mar. Res., 6(3):264-268.
- IHERING, H. von 1927. Die Geschichte des Atlantischen Ozeans. Jena, G. Fischer, 237p.
- JAECKEL, S. 1927. Die Mollusken der Mullerggers' schen Brasilien Expedition. Zool. Anz., 72(5/8):129-140.
- JOHNSON, M. F. 1971. Some marine sponges of northeast Brazil. Arq. Ciênc. Mar, Univ. fed. Ceará, 11(2): 103-116.
- JOLY, A. B. 1964. Extensão da flora marinha tropical no sul do Brasil. Mar del Plata, Boln Inst. Biol. mar., 7:11-15.
- 1965. Marine flora of the tropical and sub-tropical western south Atlantic. Anais Acad. bras. Ciênc., 37(supl.):279-282.
- JORDAN, D. S. 1891. Scientific results of explorations by the U.S. Fish Commission Steamer "Albatross". XVIII. List of fishes obtained in the harbor of Bahia, Brazil, and in adjacent waters. Proc. U.S. natn. Mus., 1890, 13:313-336.
- KLAEHN, J. 1923. Corrientes marinas entre Cabo de Hornos y la desembocadura del Río de La Plata. An. hidrogr., B Aires, 5:237-258.
- KLAPPENBACH, M. A. 1965. Lista preliminar de los Mytilidae brasileños con claves para su determinación y notas sobre su distribución. Anais Acad. bras. Ciênc., 37(supl.):327-352.
- KLEIN, J. C. 1967. Campagne de la Calypso au large des côtes atlantiques de l'Amérique du Sud (1961-1962). 11. Mollusques Lamellibranches: Lucinacea. Anns Inst. océanogr., Monaco, 45:193-198.
- KNOX, G. A. 1960. Littoral ecology and biogeography of the Southern Oceans. Proc. R. Soc., ser. B, 152(949):577-624.
- LABOREL, J. 1969. Les peuplements de madréporaires des côtes tropicales du Brésil. Anns Univ. Abidjan, ser. E, 2(3):1-260.
- 1970. Campagne de la Calypso au large des côtes atlantiques de l'Amérique du Sud (1961-1962). 25. Madréporaires et hydrocoralliaires récifaux des côtes brésiliennes. Systématique, écologie, répartition verticales et géographique. Anns Inst. océanogr., Monaco, 47:171-229.
- LAUBENFELS, M. W. de 1956. Preliminary discussion of the sponges of Brazil. Contrções Inst. oceanogr. Univ. S Paulo, sér. Oceanogr. biol., (1):1-4.
- LEINEBÖ, R. 1969. Study of coastal water on the Brazilian shelf at latitude 25°S. Contrções Inst. oceanogr. Univ. S Paulo, sér. Oceanogr. fís., (11):1-14.
- LEITÃO, A. M.; PEGO, A. F. & LOPES, W. M. 1961. Poríferos assinalados no Brasil. Avulso Cent. Estud. zool. Univ. Brasil, (10):1-28.
- LUEDEMANN, E. F. 1971. Relatório sobre resultados obtidos com lançamento de garrafas de deriva, realizados durante o "Programa Rio Grande do Sul". Contrções Inst. oceanogr. Univ. S Paulo, sér. Oceanogr., fís., (14):1-22.
- LUSQUINÓS, A. J. 1966. Determinación de la convergencia subtropical sobre la base de temperatura y salinidad

- obtida en las campañas Tridente I y II. Boln Serv. hidrogr. Naval, B Aires, 3(2):79-89.
- _____ & VALDEZ, A. J. 1971. Aportes al conocimiento de las masas de agua del Atlántico Sudoccidental. Serv. Hidrogr. Naval, Publico, B Aires, (H 659):1-48.
- MABESOONE, J. M. & COUTINHO, P. N. 1970. Littoral and shallow marine geology of northern and northeastern Brazil. *Trabhs oceanogr. Univ. fed. PE*, 12:1-212.
- _____ & TINOCO, I. M. 1965-66. Shelf off Alagoas and Sergipe (northeastern Brazil). 2. Geology. *Trabhs oceanogr. Univ. fed. PE*, 7/8:151-186.
- MANNING, R. B. 1966. Campagne de la Calypso au large des côtes atlantiques de l'Amérique du Sud (1961-1962). 3. Stomatopod Crustacea. *Annls Inst. océanogr.*, Monaco, 44:359-384.
- MASCARENHAS, A. da S.; MIRANDA, L. B. de & ROCK, N. J. 1971. Study of oceanographic conditions in the region of Cabo Frio. In: Costlow Jr., J. D., ed. - *Fertility of the sea*. New York, Gordon & Breach, vol. 1, p. 238-308.
- MATHEWS, H. R. & RIOS, E. C. 1974. Quarta contribuição ao inventário dos moluscos marinhos do nordeste brasileiro. *Arq. Ciênc. Mar, Univ. fed. Ceará*, 14(1):47-56.
- MEADOWS, P. S. & CAMPBELL, J. I. 1972. Habitat selection by aquatic invertebrates. *Adv. mar. Biol.*, 10: 271-382.
- MENDONÇA, C. F. 1974. Características mais frequentes das massas d'água na região de Cabo Frio e comprovação da origem profunda da água litoral. *Publção Inst. Pesq. Marinha, Rio de J.*, (080):1-29.
- METCALF, W. G. 1968. Shallow currents along the northeastern coast of South America. *J. mar. Res.*, 26(3): 232-243.
- _____ & STALCUP, M. C. 1967. Origin of the Atlantic Equatorial Undercurrent. *J. geophys. Res.*, 72(20):4959-4975.
- MÉTIVIER, B. 1967a. Campagne de la Calypso au large des côtes atlantiques de l'Amérique du Sud (1961-1962). 8. Mollusques Lamellibranches: Mytilidae. *Annls Inst. océanogr.*, Monaco, 45:177-181.
- _____ 1967b. Idem. 12. Mollusques Lamellibranches: Chamidae et Spondylidae. *Annls Inst. océanogr.*, Monaco, 45:199-204.
- _____ 1970. Idem. 29. Mollusques Prosobranches: Fissurellidae, Acmaeidae et Patellidae. *Annls Inst. océanogr.*, Monaco, 47: 115-128.
- MILEIKOVSKY, S. A. 1971. Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution and ecological significance: a re-evaluation. *Mar. Biol.*, 10:193-213.
- MILLIMAN, J. D. 1975. A synthesis. In: Milliman, J. D. & Summerhayes, C. P., ed. - *Upper continental margin sedimentation off Brazil*. *Contr. sedimentol.*, 4:151-175.
- _____ & SUMMERHAYES, C. P. ed. 1975. *Upper continental margin sedimentation off Brazil*. *Contr. sedimentol.*, 4:1-175.
- _____ & BARRETTO, H. T. 1975. Quaternary sedimentation of the Amazon continental margin: a model. *Bull. geol. Soc. Am.*, 86(5):610-614.
- MILNE-EDWARDS, H. 1838. Mémoire sur la distribution géographique des crustacées. *Annls Sci. nat., Zool.*, :129-174.
- MIRANDA, L. B. de; LUEDEMANN, E. F. & MIYAO, S. Y. 1973. Relatório sobre a segunda pesquisa oceanográfica e pesqueira do Atlântico Sul entre Torres e Maldonado (Lat. 29°S-35°S).

- Programa Rio Grande do Sul-II. Distribuição da temperatura, salinidade e circulação geral em superfície. Publicação esp. Inst. oceanogr. S Paulo, (3, pte II):1-81.
- MONNIOT, C. 1970. Campagne de la Calypso au large des côtes atlantiques de l'Amérique du Sud (1961-1962). 17. Ascidies Phlébobranches et Stolodobranches. *Annls Inst. océanogr.*, Monaco, 47:33-59.
- MOSSMAN, R. C. 1923. Las condiciones físicas del Atlántico Sud entre Río de La Plata y las Islas Orcadas del Sud durante el verano. *An. hidrogr.*, B Aires, 5:211-235.
- NORMAN, J. R. 1937. Coast fishes. Part II. The Patagonian region. 'Discovery' Rep., 16:1-150.
- d'ORBIGNY, A. D. 1835-43. Voyage dans l'Amérique Méridionale exécutée pendant les années 1826, 1827, 1828, 1829, 1830, 1831, 1832 et 1833. Tome V. Partie 3. Mollusques. Paris et Strasbourg, 1845-55. Mollusques vivant et fossiles. Paris. 1853. Histoire physique, politique et naturelle de l'Île de Cuba par M. Ramón de la Sagra. Mollusques para A. D. d'Orbigny. Paris.
- ORTMAN, A. E. 1876. Grunzunge der marinen Tiergeographie. Jena, G. Fischer, 96p.
- ORTON, J. H. 1920. Sea temperature, breeding, and distribution in marine animals. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 12:339-366.
- PALACIO, F. J. 1977. A study of coastal cephalopod from Brazil, with a review of Brazilian zoogeography. Ph.D. Dissertation. Coral Gables, Florida, University of Miami, 206p. 53 fig. 36 lám.
- PÉRES-FARFANTE, I. 1969. Western Atlantic shrimps of the genus *Penaeus*. *Fish. Bull.*, 63(3):461-591.
- PRUVOT, G. 1896. Distribution géographique. *Année biol.*, 2:558-589.
- QUOY, J. R. C. & GAIMARD, J. P. 1829. Observations sur quelques crustacées, considérés sous le rapport de leurs mœurs et de leur distribution géographique. *Annls Sci. nat., Zool.*, 13:253-258.
- RANSON, G. 1967. Campagne de la Calypso au large des côtes atlantiques de l'Amérique du Sud (1961-1962). 10. Mollusques Lamellibranches: Ostreidae. *Annls Inst. océanogr.*, Monaco, 45:189-191.
- RIBEIRO, A. de M. 1915. Fauna brasileira, Peixes - Physoclisti. *Archos Mus. nac.*, Rio de J., 17:1-679.
- RIBEIRO, C. V.; BARBOSA, R. de R.; MORAES, B. M. de & GROSSER, K. M. 1973. Nota preliminar sobre Porifera. Publicação esp. Inst. oceanogr. S Paulo, (3, pte I):233-237.
- RIGHI, G. 1970. Campagne de la Calypso au large des côtes atlantiques de l'Amérique du Sud (1961-1962). 19. Mollusques Polyplacophores. *Annls Inst. océanogr.*, Monaco, 47:107-114.
- RIOS, E. C. 1970. Coastal Brazilian seashells. Rio Grande, Museu Oceanográfico, 255p.
- ROBINS, C. R. 1971. Distributional patterns of fishes from coastal and shelf waters of the tropical western Atlantic. *F.A.O. Fish. Rep.*, (71.2): 249-255.
- ROUX, C. 1973. Campagne de la Calypso au large des côtes atlantiques de l'Amérique du Sud (1961-1962). 26. Poissons téléostéens du plateau continental brésilien. *Annls Inst. océanogr.*, Monaco, 49(suppl.):23-207.
- RYTHER, J. H.; MENZEL, D. W. & CORWIN, N. 1967. Influence of the Amazon River outflow on the ecology of the western tropical Atlantic. I. Hydrography and nutrient chemistry. *J. mar. Res.*, 25(1):69-83.
- SCHLENZ, E. 1965. Outline of the ecological distribution of the Foraminifera of the Brazilian continental shelf (summary). *Anais Acad. bras. Ciênc.*, 37(supl.):325.
- SCLATER, P. L. 1857. On the general geographical distribution of the

- members of the class Aves. J. Proc. Linn. Soc., Lond., Zool., 2:130-145.
- _____ 1897. On the distribution of marine mammals. I. Introductory remarks. Science, n.s., 5:741-748.
- SILVA, P. de C. M. da 1973. A ressurgência em Cabo Frio (I). Publicação Inst. Pesq. Marinha, Rio de J., (078):1-56.
- _____ & MENDONÇA, C. da F. 1974. Um ensaio de modelo matemático para a oceanografia de Cabo Frio. Publicação Inst. Pesq. Marinha, Rio de J., (082):1-42.
- STOCK, J. H. 1966. Campagne de la Calypso au large des côtes atlantiques de l'Amérique du Sud (1961-1962). 4. Pycnogonida. Annls Inst. océanogr., Monaco, 44:385-406.
- STUARDO B., J. 1964. Distribución de los moluscos marinos litorales en latinoamérica. Boln Inst. Biol. mar., (7):79-91.
- SUMMERHAYES, C. P. 1973. Brazilian-Woods Hole Oceanographic Institution Cooperative Study of the Brazilian Continental Margin. Part IV. Cruise Report, legs 6 and 7. Eastern and northeastern shelf, slopes, banks and plateaus. Tech. rep. Woods Hole oceanogr. Inst., (73-32). (Unpublished manuscript).
- TAYLOR, W. R. 1960. Marine algae of eastern tropical and subtropical America. Ann Arbor, University Michigan Press, 870p.
- TESTUD, A. M. 1967. Campagne de la Calypso au large des côtes atlantiques de l'Amérique du Sud (1961-1962). 7. Mollusques Lamellibranches: Arcidae. Annls Inst. océanogr., Monaco, 45:173-176.
- TESTUD, A. M. 1970a. Idem. 21. Mollusques Prosobranches: Volutidae. Annls Inst. océanogr., Monaco, 47:129-131.
- _____ 1970b. Idem. 22. Mollusques Prosobranches: Olividae. Annls Inst. océanogr., Monaco, 47:133-136.
- _____ 1973. Idem. 27. Mollusques Prosobranches (suite et fin). Annls Inst. océanogr., Monaco, 49(suppl.):209-230.
- TIXIER-DURIVault, A. 1970. Campagne de la Calypso au large des côtes atlantiques de l'Amérique du Sud (1961-1962). 24. Octocoralliaires. Annls Inst. océanogr., Monaco, 47:145-170.
- TOMMASI, L. R. 1965a. Faunistic provinces of the western South Atlantic littoral region (summary). Anais Acad. bras. Ciênc., 37(supl.):261-262.
- _____ 1965b. Alguns Amphiuroidae (Ophiuroidea) do litoral de São Paulo e Santa Catarina. Contrções Inst. oceanogr. Univ. S Paulo, sér. Oceanogr. biol., (8):1-9.
- _____ 1965c. Lista dos crinóides recentes do Brasil. Contrções Inst. oceanogr. Univ. S Paulo, sér. Oceanogr. biol., (9):1-33.
- _____ 1966. Lista dos equinóides recentes do Brasil. Contrções Inst. oceanogr. Univ. S Paulo, sér. Oceanogr. biol., (11):1-50.
- _____ 1969a. Lista dos Holothurioidea recentes do Brasil. Contrções Inst. oceanogr. Univ. S Paulo, sér. Oceanogr. biol., (15):1-29.
- _____ 1969b. Nova contribuição à lista dos crinóides recentes do Brasil. Contrções Inst. oceanogr. Univ. S Paulo, sér. Oceanogr. biol., (17):1-8.

- TOMMASI, L. R. 1971a. Equinodermes da região entre o Amapá (Brasil) e a Flórida (E.U.A.). I. Crinoidea. Contrções Inst. oceanogr. Univ. S Paulo, sér. Oceanogr. biol., (23): 1-6.
- 1971b. Equinodermes do Brasil. I. Sobre algumas espécies novas e outras pouco conhecidas, para o Brasil. Bolm Inst. oceanogr., S Paulo, 20:1-21.
- 1971c. Equinodermes do Brasil. II. Equinodermes da Baía de Trapandê, situada no complexo estuarino-lagunar de Cananéia. Bolm Inst. oceanogr., S Paulo, 20:23-26.
- 1972. Equinodermes da região entre o Amapá (Brasil) e a Flórida (E.U.A.). II. Echinozoa. Bolm Inst. oceanogr., S Paulo, 21: 15-67.
- 1974. Equinodermes do Brasil. III. Observações sobre algumas espécies coletadas durante as viagens do N/OC. "Almirante Saldanha". Bolm Inst. oceanogr., S Paulo, 23:1-15.
- & ABREU, J. de 1974. Equinodermes do Brasil. IV. Sobre seis espécies novas de Ophiuroidea da região ao largo da Ilha Grande (RJ). Bolm Inst. oceanogr., S Paulo, 23: 17-32.
- ; ADAIME, R. R.; RODRIGUES, S. C. & BORDIN, G. 1973. Bentos da plataforma continental do Rio Grande do Sul. Publicação esp. Inst. oceanogr. S Paulo, (3, pte I):93-162.
- & RIOS, E. C. 1973. Distribuição dos Pelecipoda e Gastro-poda. Publicação esp. Inst. oceanogr. S Paulo, (3, pte I):183-192.
- TOMMASI, L. R.; RODRIGUES, S. C. & ADAIME, R. R. 1973. Bentos da plataforma continental. Publicação esp. Inst. oceanogr. S Paulo, (3, pte I): 207-212.
- VAN MOL, J. J.; TURSCH, B. & KEMPF, M. 1971. Further notes on Brazilian Conidae. Zool. Meded., Leiden, 45(15):161-167.
- VANNUCCI, M. 1957. On Brazilian Hydromedusae and their distribution in relation to different water masses. Bolm Inst. oceanogr., S Paulo, 8(1/2):23-109.
- 1964. Zoogeografia marinha do Brasil. Bolm Inst. Biol. mar., (7):113-121.
- VICALVI, M. A. & MILLIMAN, J. D. 1975. Carbonate and foraminiferal assemblages on the southern Brazilian continental shelf. Ann. Ass. Petrol. Geol., Memoir.
- VOSS, G. L.; ROBINS, C. R. & STAIGER, J. C. 1977. Study of the macrofauna of the tropical western Atlantic. F.A.O. Fish. Rep., (200): 483-503.
- WALLACE, A. R. 1876. The geographical distribution of animals. New York, Harper & Brothers, 2 vol.
- WOODWARD, S. P. 1851-56. A manual of the Mollusca. London, John Weale, 486p.
- 1866. Manual of the Mollusca. London, Virtue Brothers, 542p.
- (Manuscrito recibido en 24/abr./1981; aceptado en 15/jul./1981)