

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

ANDREZA CAMPOS DE MOURA

PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO DOS ATRIBUTOS FUNCIONAIS DE
HIDROIDES (CNIDARIA, HYDROZOA) INFLUENCIADOS PELA SALINIDADE NA
COSTA ATLÂNTICA DA AMÉRICA DO SUL

RECIFE

2025

ANDREZA CAMPOS DE MOURA

PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO DOS ATRIBUTOS FUNCIONAIS DE
HIDROIDES (CNIDARIA, HYDROZOA) INFLUENCIADOS PELA SALINIDADE NA
COSTA ATLÂNTICA DA AMÉRICA DO SUL

Tese apresentada ao Programa de
Pós-Graduação em Biologia Animal da
Universidade Federal de Pernambuco, como
requisito parcial para a obtenção do título de
Doutora em Biologia Animal.

Área de concentração: Ecologia

Orientador: Profº. Dr. Carlos Daniel Pérez

Coorientador: Profº. Dr. Antonio Carlos Marques

RECIFE

2025

.Catalogação de Publicação na Fonte. UFPE - Biblioteca Central

Moura, Andreza Campos de.

Padrões de distribuição dos atributos funcionais de Hidroides (Cnidaria, Hydrozoa) influenciados pela salinidade na costa atlântica da América do Sul / Andreza Campos de Moura. - Recife, 2025.

110f.: il.

Tese (Doutorado) - Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Biociências, Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, 2025.

Orientação: Carlos Daniel Pérez.

Coorientação: Antonio Carlos Marques.

Inclui referências, anexos e apêndice.

1. Biogeografia; 2. Anthoathecata; 3. Leptothecata; 4. Macroecologia. I. Pérez, Carlos Daniel. II. Marques, Antonio Carlos. III. Título.

UFPE-Biblioteca Central

ANDREZA CAMPOS DE MOURA

PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO DOS ATRIBUTOS FUNCIONAIS DE
HIDROIDES (CNIDARIA, HYDROZOA) INFLUENCIADOS PELA SALINIDADE NA
COSTA ATLÂNTICA DA AMÉRICA DO SUL

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação
em Biologia Animal da Universidade Federal de
Pernambuco, como requisito parcial para a obtenção
do título de Doutora em Biologia Animal.

APROVADA EM: / 02 / 2025

BANCA EXAMINADORA

Profº. Dr. Carlos Daniel Pérez (Orientador)
Universidade Federal de Pernambuco

Profº. Dr. Ulisses dos Santos Pinheiro (Examinador Interno)
Universidade Federal de Pernambuco

Profº. Dr. Ralf Tarciso Silva Cordeiro (Examinador Interno)
Universidade Federal Rural de Pernambuco

Profº. Dr. Gabriel Nestor Genzano (Examinador Externo)
Universidad Nacional de Mar del Plata

Profaº. Dra. Amanda Ferreira e Cunha (Examinadora Externa)
Universidade Federal de Viçosa

À minha Tia Avó Ana,
À minha amada Mãe, Maria, pelo carinho e força.
Dedico.

AGRADECIMENTOS

Aos professores, pela dedicação, conhecimentos e conselhos que enriqueceram a caminhada até aqui. A todos os hidrozoologos que me antecederam, obrigado por suas contribuições. Ao Orientador, Dr. Carlos Daniel Pérez, ao Coorientador, Dr. Antonio Carlos Marques e ao mentor Dr. Felipe Ferreira Campos, pelos conselhos, ajuda, pelo esforço, compreensão advinda desde a graduação, obrigado pela confiança. A todos os colegas de trabalho que passaram pelo laboratório de Biodiversidade do CAV, desde o ano de 2015.

À professora, Dra. Maria Angélica Haddad, que tive o imenso prazer de conhecer, agradeço por me receber em seu laboratório e se disponibilizar para que eu pudesse realizar as atividades. Ao Dr. Marcelo Veronesi Fukuda, por se disponibilizar em receber no Museu de Zoologia da USP. Ao professor Dr. Gabriel Nestor Genzano, pela disponibilidade das espécies de sua coleção da Estación Costera J.J. Nagera, UNMdP, e à professora Dra. Laura Schejter, que, junto ao INIDEP (Instituto Nacional de Desarrollo Pesquero, Argentina), me recebeu no laboratório de ecologia de bentos. Foi uma honra estudar os hidroides da Argentina, cuja importância para a concretização deste trabalho é imensurável.

À minha mãe, pelo apoio incondicional e muita fé, pela compreensão das ausências que possibilitaram a conclusão desse trabalho. À minha tia Ana, que virou estrelinha dois anos antes da conclusão e não conseguiu ver a sobrinha-neta doutora. Mas felizmente, eu de cá, cumpri minha promessa, para que a senhora, daí, possa ver. À todos os amigos e familiares que me acompanharam até aqui.

RESUMO

A biogeografia e macroecologia oferecem estruturas essenciais para a compreensão da distribuição de espécies em relação a processos ambientais e evolutivos, porém os sistemas marinhos permanecem pouco explorados devido à sua complexidade ecológica e à influência de múltiplos fatores abióticos e bióticos. Hidroides (Cnidaria: Hydrozoa), particularmente membros de Anthoathecata e Leptothecata, são modelos biológicos ideais devido à sua ampla distribuição geográfica e batimétrica, alta plasticidade fenotípica e papel ecológico como colonizadores iniciais de diversos substratos. O primeiro capítulo deste estudo teve como objetivo examinar a relação entre características funcionais de hidroides e gradientes ambientais (salinidade e temperatura) ao longo da costa atlântica da América do Sul. O segundo capítulo se concentrou na avaliação de padrões de distribuição de espécies no Brasil, Uruguai e Argentina. O terceiro capítulo documentou a ocorrência de espécies no norte e nordeste do Brasil. No primeiro capítulo, analisamos 29 características funcionais em relação à salinidade e temperatura usando correlação de Kendall, seguida por Análise de Coordenadas Principais (PCoA), ajuste ambiental (envfit), agrupamento hierárquico e PERMANOVA. No segundo capítulo, avaliamos 535 espécies com base em dados da literatura (1946–2022), bancos de dados e coleções científicas, totalizando 1.953 locais de amostragem ao longo da costa atlântica ocidental (28°N–53°S). As análises incluíram agrupamento UPGMA, escalonamento multidimensional não métrico (nMDS) usando similaridade de Sørensen e avaliações de Distinção Taxonômica Média (Δ^+) e sua variação (Δ^+) para avaliar a estrutura da assembleia. No terceiro capítulo, examinamos 59 espécies em 32 gêneros e 14 famílias, com base em 2.058 registros de coleções científicas. Os principais resultados incluem: (1) uma relação negativa entre o comprimento total da colônia e os gradientes de salinidade e temperatura, um padrão também observado para o número de anulações basais e diâmetro do hidrocládio; uma correlação positiva entre os comprimentos dos tentáculos e dos hidrantes; e temperatura como a variável ambiental mais consistentemente significativa nas análises de ordenação (PCoA), influenciando a distribuição de características funcionais. (2) assembleias de hidroides do Caribe e do Brasil compartilharam 26,7% de suas espécies, com a foz do Rio Amazonas atuando como um filtro semipermeável e um corredor de dispersão; a região Sudeste do Brasil exibiu a maior riqueza de espécies, atribuída a fatores sinérgicos, como ser um hotspot de biodiversidade; a distribuição de espécies na Patagônia foi influenciada pela Corrente das Malvinas/Falkland; a salinidade foi a variável ambiental mais relevante explicando a distribuição de espécies no Brasil e no Caribe; (3) a riqueza de espécies foi maior em áreas com mais estações de amostragem, destacando a necessidade de estudos em regiões pouco exploradas; a riqueza diminuiu com a profundidade, sendo mais alta entre 0-50 metros; substratos biogênicos, como esponjas, representam habitats importantes para hidroides epizoicos. Essas descobertas enfatizam a importância de integrar dados funcionais, ambientais e espaciais para melhor entender a diversidade de hidroides e a estrutura da comunidade ao longo da costa atlântica da América do Sul.

Palavras-chave: Biogeografia; “Anthoathecata”; Leptothecata; Macroecologia.

ABSTRACT

Biogeography and macroecology offer essential frameworks for understanding species distribution in relation to environmental and evolutionary processes, yet marine systems remain underexplored due to their ecological complexity and the influence of multiple abiotic and biotic drivers. Hydroids (Cnidaria: Hydrozoa), particularly members of the Anthoathecata and Leptothecata, are ideal biological models due to their broad geographic and bathymetric distribution, high phenotypic plasticity, and ecological role as early colonizers of diverse substrates. The first chapter of this study aimed to examine the relationship between hydroid functional traits and environmental gradients (salinity and temperature) along the Atlantic coast of South America. The second chapter focused on assessing patterns of species distribution across Brazil, Uruguay, and Argentina. The third chapter documented species occurrences in northern and northeastern Brazil. In the first chapter, we analyzed 29 functional traits in relation to salinity and temperature using Kendall's correlation, followed by Principal Coordinates Analysis (PCoA), environmental fitting (*envfit*), hierarchical clustering, and PERMANOVA. In the second chapter, we evaluated 535 species based on data from the literature (1946–2022), databases, and scientific collections, totaling 1,953 sampling sites along the western Atlantic coast (28°N–53°S). Analyses included UPGMA clustering, non-metric multidimensional scaling (nMDS) using Sørensen similarity, and assessments of Average Taxonomic Distinctness (Δ^+) and its variation (Δ^+) to evaluate assemblage structure. In the third chapter, we examined 59 species across 32 genera and 14 families, based on 2,058 records from scientific collections. The main results include: (1) a negative relationship between total colony length and both salinity and temperature gradients, a pattern also observed for the number of basal annulations and hydrocladium diameter; a positive correlation between tentacle and hydranth lengths; and temperature as the most consistently significant environmental variable in the ordination analyses (PCoA), influencing the distribution of functional traits. (2) hydroid assemblages from the Caribbean and Brazil shared 26.7% of their species, with the Amazon River mouth acting as a semi-permeable filter and a dispersal corridor; the Southeast region of Brazil exhibited the highest species richness, attributed to synergistic factors, such as being a biodiversity hotspot; species distribution in Patagonia was influenced by the Falkland/Malvinas Current; salinity was the most relevant environmental variable explaining the distribution of species in Brazil and the Caribbean; (3) species richness was higher in areas with more sampling stations, highlighting the need for studies in underexplored regions; richness decreased with depth, being highest between 0–50 meters; biogenic substrates, such as sponges, represent important habitats for epizoic hydroids. These findings emphasize the importance of integrating functional, environmental, and spatial data to better understand hydroid diversity and community structure along the South American Atlantic coast.

Key words: Biogeography; “Anthoathecata”; Leptothecata; Macroecology.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

CAPÍTULO 1: ANÁLISE DOS ATRIBUTOS MORFOFUNCIONAIS DE HIDROIDES (CNIDARIA: HYDROZOA) DO OCEANO ATLÂNTICO SUL OCIDENTAL EM RELAÇÃO À SALINIDADE E TEMPERATURA 41

Figura 1. Pontos amostrados ao longo das costas do Brasil, Uruguai e Argentina, com dados de salinidade média (em ppt, indicados pelo diâmetro dos círculos e temperatura média, que variou entre 0°C (azul escuro) a 30°C (vermelho), ambas de fundo coletadas a partir do Bio-Oracle. 47

Figura 2. Fluxograma representando as análises para avaliação dos atributos funcionais de hidroides. As abordagens variam conforme o tipo de dado (mistos ou exclusivamente numéricos), com uso de correlação de Kendall, distâncias de Gower ou Euclidiana, análise PCoA e projeção ambiental por envfit. 50

Figura 3. Representação das matrizes de correlação de Kendall, na parte superior e os valores P de significância das correlações entre as variáveis ambientais e os atributos funcionais quantitativos. (a) Análise para antoatecados e leptotecados. (b) Análise para os atributos específicos dos hidroides leptotecados. (c) Análise para os atributos específicos dos hidroides antoatecados. Os valores em rosa (negativos) indicam uma correlação inversa, i.e., quando uma variável aumenta e a outra tende a diminuir; valores em azul (positivos) indicam uma correlação direta, i.e., quando uma variável aumenta e a outra também tende a aumentar. CTL, média do comprimento total da colônia; BD, diâmetro da base do hidrocaule; Anel, número de anelações; HDM, média do diâmetro do hidrocaule; IBR, média do número de anelações base do entrenó; IL, comprimento do entrenó; TL, comprimento dos tentáculos; HL, comprimento do hidrante; CTH, média de comprimento total da hidroteca; DMH, média de diâmetro da margem hidrotecal. 52

Figura 4. Variação do comprimento das colônias de hidroides ao longo dos gradientes ambientais de temperatura (°C) e salinidade (ppt), bem como a distribuição de atributos morfológicos e ecológicos associados. (a/i) Distribuição por temperatura (°C); (b/j) tipo de

substrato; (c/k) arranjo do hidrocaule; (d/l) diâmetro de base (mm); (e/m) ciclo de vida; (f/n) padrões de ramificação; (g/o) reprodução; e (h/p) número de anelações da base. Em cinza sinalizados os dados NA, não disponíveis, onde a medição dos valores não foi possível de ser feita. A linha tracejada em azul representa a tendência linear (método lm) entre salinidade e comprimento da colônia.

53

Figura 5. Distribuição relativa dos atributos qualitativos, de ambas as ordens, entre a temperatura (°C) e salinidade (ppt), em relação ao (a/b) tipo de substrato; (c/d) arranjo do hidrocaule; (e/f) padrões de ramificação; (g/h) ciclo de vida; (i/g) reprodução.

54

Figura 6. Distribuição quantitativa dos atributos qualitativos entre a temperatura (°C) e salinidade (ppt), em relação ao (a/b) tipo de substrato; (c/d) arranjo do hidrocaule; (e/f) padrões de ramificação; (g/h) ciclo de vida; (i/g) reprodução.

55

Figura 7. Análise de Coordenadas Principais dos atributos funcionais quantitativos e qualitativos em relação às variáveis ambientais de salinidade e temperatura. (a) Atributos funcionais quantitativos e qualitativos associados aos leptotecados e antoatecados (todos os atributos, ver abreviaturas abaixo). (b) Atributos funcionais quantitativos e qualitativos associados aos Leptotecados (TL, HL). (c) Atributos funcionais quantitativos e qualitativos associados aos Antoatecados (CTH, DMH, H.margem, H.padrão, N.padrão). As variáveis ambientais estão destacadas em vermelho, enquanto os atributos funcionais aparecem em preto. O gradiente observado na nuvem de pontos reflete a variação do gradiente de salinidade registrado no ambiente. As setas maiores representam variáveis com maior influência sobre a dispersão das observações no gráfico, ou seja, aquelas variáveis que melhor explicam as diferenças nos dados, enquanto as setas menores representam as variáveis com menor influência no espaço das coordenadas principais, indicando aquelas que têm impacto limitado na variação dos dados. Atributos quantitativos: CTH, média do comprimento total da hidroteca; CTL, média do comprimento total da colônia; DMH, média do diâmetro da margem hidrotecal; HL, comprimento do hidrante; IBR, média do número de anelações base do entrenó; IL, média do comprimento do entrenó; TL, comprimento dos tentáculos); e atributos qualitativos

(C.perissarco, exoesqueleto da colônia; G.perissarco, proteção do gonóforo; H.perissarco, exoesqueleto do hidrante/hidroteca; H.margem, margem hidrotecal; H.padrão, arranjo hidrotecal; HDM, diâmetro do hidrocládio; Ciclo.Vida, ciclo de vida; N.padrão, padrão nematotecal; Ramificação, padrões de ramificação). 59

Figura 8. Projeção das Coordenadas Principais (PCoA) com agrupamentos definidos pela clusterização hierárquica (hclust, método ward.D2), aplicados às coordenadas da PCoA, com base em todos os atributos funcionais, mencionados na figura anterior. Agrupamento das amostras considerando ambas as ordens (Leptothecata e Anthoathecata) (a), antoatecados (b), e leptotecados (c). As cores representam os agrupamentos resultantes definidos por cutree em cada conjunto. 60

CAPÍTULO 2: PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO E ESTRUTURA TAXONÔMICA DE HIDROIDES AO LONGO DA COSTA ATLÂNTICA OCIDENTAL: INFLUÊNCIAS AMBIENTAIS E BIOGEOGRÁFICAS 70

Figura 1. Registros de hidroides (pontos amarelos) no Caribe e na costa leste da América do Sul. Principais correntes oceânicas representadas no mapa na forma de frias (em azul) e quentes (em vermelho). A linha pontilhada delimita as bordas das plataformas continentais (Flanders Marine Institute, 2024). 77

Figura 2. Interpolação de variáveis ambientais no continente sulamericano para o período 2000-2014: (a) salinidade, (b) temperatura, (c) clorofila, (d) produção primária, (e) correntes. 79

Figura 3. As 47 quadrículas geográficas e sua riqueza de espécies, desde a mais baixa (azul claro) à mais alta (azul escuro). As quadrículas geográficas foram divididas em quatro regiões: CA, região do Caribe (vermelho); BR, compreendendo as regiões Norte e Sudeste do Brasil (verde); AR, Uruguai–Argentina (azul claro); e PA, que corresponde às regiões patagônicas (azul escuro). Os círculos amarelos representam as áreas de fozes dos principais rios discutidos. A linha pontilhada delimita as bordas das plataformas continentais (Flanders Marine Institute, 2024). 80

Figura 4. Porcentagem de representação das dez famílias (a) e dez gêneros (b) com maior riqueza dentre as quatro regiões analisadas: Caribe (CA, vermelho), Brasil (BR, verde),

Uruguai–Argentina (AR, azul claro) e regiões patagônicas (PA, azul escuro). No gráfico a, não aparecem os valores iguais a 1%.

82

Figura 5. (a) Agrupamento por UPGMA, baseado em uma matriz de dissimilaridade de Sorensen (correlação cofenética = 0,89568), ANOSIM (estatística da amostra (R): 0,467 e nível de significância da estatística da amostra: 0,01%). Os ramos com valores estatisticamente significativos para a análise ANOSIM estão representados em linhas vermelhas tracejadas. Os dois clusters formados são destacados nas figuras: as quadrículas do Caribe–Brasil (amarelo), Uruguai–Argentina (vermelho). (b) Ordenação Não Métrica (nMDS), stress de 0,13. As quadrículas geográficas foram divididas em quatro regiões: CA, região do Caribe (vermelho); BR, compreendendo as regiões Norte e Sudeste do Brasil (verde); AR, Uruguai– Argentina (azul claro); e PA, que corresponde às regiões patagônicas (azul escuro). As linhas tracejadas em amarelo e vermelho no nMDS representam agrupamentos definidos com base na análise hierárquica (figura a), e são apresentadas apenas como referência visual

83

Figura 6. Gráficos de funil para (a) Distinção taxonômica média (Delta +)(AvTD) e (b) Variação na distinção taxonômica (VarTD) (lambda +). As linhas pretas mostram o intervalo de probabilidade de 95% para AvTD e VarTD simulados. As quadrículas geográficas foram divididas em quatro regiões: CA, região do Caribe (vermelho); BR, compreendendo as regiões Norte e Sudeste do Brasil (verde); AR, Uruguai–Argentina (azul claro); e PA, que corresponde às regiões patagônicas (azul escuro).

85

Figura 7. Análise de distância baseada em redundância (dbRDA) de comunidades biológicas em diferentes regiões em relação a cinco variáveis ambientais, salinidade, produtividade, temperatura, clorofila e correntes: CA, a região do Caribe (vermelho); BR, que compreende as regiões Norte, Nordeste e Sudeste do Brasil (verde); AR, Uruguai–Argentina (azul claro); e PA, que corresponde às regiões patagônicas (azul escuro).

86

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1: ANÁLISE DOS ATRIBUTOS MORFOFUNCIONAIS DE HIDROIDES (CNIDARIA: HYDROZOA) DO OCEANO ATLÂNTICO SUL OCIDENTAL EM RELAÇÃO À SALINIDADE E TEMPERATURA

42

- Tabela 1.** Lista de atributos funcionais coletados. Destacados, os atributos relacionados espécie-específicos (*), e os atributos categóricos (C). Exceto o comprimento da colônia e diâmetro da base do hidrocaule, os demais atributos foram coletados em micrômetros (μm). A escolha dos atributos e sua descrição foi baseada nos trabalhos de Danko *et al.* (2019), Cornelius, (1992), Gili e Hughes, (1995), Mendoza-Becerril *et al.* (2017) e Millard (1975).

46

CAPÍTULO 2: PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO E ESTRUTURA TAXONÔMICA DE HIDROIDES AO LONGO DA COSTA ATLÂNTICA OCIDENTAL: INFLUÊNCIAS AMBIENTAIS E BIOGEOGRÁFICAS

65

- Tabela 1.** Síntese do número de espécies (a) e de espécies compartilhadas (b), presentes nas quatro regiões do estudo: CA, região do Caribe; BR, compreendendo as regiões Norte e Sudeste do Brasil; AR, Uruguai–Argentina; e PA, que corresponde às regiões patagônicas

74

- Tabela 2.** Regressão múltipla multivariada baseada em distância (DistLM), que indica o quanto a variação na distribuição e composição das assembleias de hidroides é explicada por cada variável testada

83

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	15
1.1	OBJETIVOS	22
1.1.1	<i>Objetivo geral</i>	22
1.1.2	<i>Objetivos específicos</i>	22
2	REFERENCIAL TEÓRICO	22
2.1	ESTADO DA ARTE DA PESQUISA DE HIDROIDES NO OCEANO ATLÂNTICO SUL OCIDENTAL E LACUNAS DE CONHECIMENTO	22
2.2	ESTUDOS BIOGEOGRÁFICOS SOBRE A FAUNA DO ATLÂNTICO SUL OCIDENTAL	24
2.3	VARIÁVEIS AMBIENTAIS E ATRIBUTOS FUNCIONAIS	28
2.4	DESCRIÇÃO DOS CAPÍTULOS	29
2.4.1	<i>Capítulo 1 - Análise dos atributos morfofuncionais de hidroides (Cnidaria: Hydrozoa) do oceano atlântico sul ocidental em relação à salinidade e temperatura</i>	29
2.4.2	<i>Capítulo 2 - Padrões de distribuição e estrutura taxonômica de hidroides ao longo da costa atlântica ocidental: Influências ambientais e biogeográficas.</i>	30
2.4.3	<i>Capítulo 3 - Hidroides (Cnidaria, Hydrozoa) da costa Norte e Nordeste do Brasil: abordando lacunas de conhecimento em regiões negligenciadas</i>	30
	REFERÊNCIAS	32
	ANÁLISE DOS ATRIBUTOS MORFOFUNCIONAIS DE HIDROIDES (CNIDARIA: HYDROZOA) DO OCEANO ATLÂNTICO SUL OCIDENTAL EM RELAÇÃO À SALINIDADE E TEMPERATURA	41
1	INTRODUÇÃO	42
2	MATERIAL E MÉTODOS	44
2.1	COLETA DE DADOS	44
2.2	ANÁLISE DE DADOS	47
3	RESULTADOS	50
4	DISCUSSÃO	59
5	CONCLUSÕES	64
	REFERÊNCIAS	65
	PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO E ESTRUTURA TAXONÔMICA DE HIDROIDES AO LONGO DA COSTA ATLÂNTICA OCIDENTAL: INFLUÊNCIAS AMBIENTAIS E BIOGEOGRÁFICAS	69
1	INTRODUÇÃO	70
2	MATERIAL E MÉTODOS	73
2.1	FONTE DOS DADOS	73
2.2	ANÁLISES DOS DADOS	74
3	RESULTADOS	77
3.1	DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA	77

3.2	ANÁLISES DA DISTINÇÃO TAXONÔMICA E REDUNDÂNCIA	83
4	DISCUSSÃO	85
5	CONCLUSÕES	89
	REFERÊNCIAS	90
	APÊNDICE A	100
	ANEXO A – Material suplementar do capítulo 1	101
	ANEXO B – Material complementar ao capítulo 2	110

1 INTRODUÇÃO

Hidroides constituem um grupo não monofilético de cnidários bentônicos (apesar de várias espécies apresentarem medusas em seu ciclo de vida), solitários ou coloniais, pertencentes ao subfilo Medusozoa e à classe Hydrozoa, incluindo espécies dos grupos Leptothecata e "Anthoathecata" (COLLINS *et al.*, 2006). Hidroides são amplamente reconhecidos como componentes pioneiros na colonização de ambientes (MIGOTTO; MARQUES; FLYNN, 2001; RNOWICZ *et al.*, 2013). Por meio de reprodução assexuada e crescimento rápido, podem formar densas florestas de zoobentos (DI CAMILLO *et al.*, 2017), frequentemente associadas a diversos outros organismos (OLIVEIRA; MARQUES, 2007). Apresentam ampla distribuição geográfica (GILI; HUGHES, 1995), habitando desde regiões tropicais até os polos (SCHUCHERT, 2010; RNOWICZ *et al.*, 2011) e desde zonas entremarés até profundidades abissais. Colonizam substratos consolidados e inconsolidados, de origem biogênica ou artificial, conferindo-lhes elevado potencial bioinvasor (BELZ *et al.*, 2016). Devido a essas características, denotando-lhes uma biologia complexa e plástica, os hidroides igualmente representam um desafio para os estudos que buscam compreender sua distribuição geográfica e espacial. A depender do enfoque, essas inferências podem ser feitas por meio de estudos biogeográficos e ecológicos.

Análises das relações entre os organismos e o ambiente permitem desvelar padrões de distribuição da diversidade e, baseado nestes, inferir os processos que levaram a estes padrões (WITMAN; ROY, 2009). Nesse sentido, o estudo da biogeografia marinha ainda é incipiente e relativamente mais complexo que o da biogeografia continental, o que pode ser compreendido como um reflexo da diversidade do ambiente, de sua natureza tridimensional, dos fatores abióticos e biológicos e da presença de barreiras/filtros (não permanentes, por vezes sazonais), que influenciam na distribuição das espécies (MIRANDA; MARQUES, 2011).

Por outro lado, e em complementaridade às inferências biogeográficas, inferências macroecológicas buscam descrever padrões de ocupação e repartição do espaço por meio de estudos que consideram desde o nível de riqueza das espécies, sua abundância, tamanho populacional, e características funcionais

intrínsecas às mesmas, que variam de acordo com o habitat, geografia e fatores evolutivos (WITMAN; ROY, 2009). Os atributos funcionais são a unidade fundamental para a medição da diversidade funcional. Essas propriedades mensuráveis podem variar intra e interespecificamente, englobando características morfológicas, fisiológicas e fenológicas que influenciam aspectos como a taxa de crescimento, a sobrevivência e a capacidade reprodutiva (VIOLLE *et al.*, 2007). A análise desses atributos permite inferir processos que modulam a diversidade nos ecossistemas (SCHUMM *et al.*, 2019). Assim, estudos biogeográficos funcionais têm ganhado destaque, pois possibilitam compreender como as características ambientais influenciam os atributos morfofuncionais da biota (FRAINER *et al.*, 2017).

Os estudos macroecológicos com hidroides ainda são pontuais, especialmente no oceano Atlântico. Recentemente, Fernandez *et al.* (2020a) utilizaram dados de atributos funcionais para analisar a distribuição desses traços em relação à batimetria. Apesar desse avanço, as inferências que exploram a relação entre atributos funcionais e a distribuição dos hidroides ainda estão em uma fase inicial, demandando ampliação para uma compreensão mais robusta dos processos de diversificação desses organismos (FERNANDEZ; MARQUES, 2018). Nesse contexto, há variáveis ambientais que permanecem pouco acessadas nos estudos de distribuição de espécies, mas que possuem um papel central na definição de regiões marinhas — entre elas, a salinidade. Esse fator, fundamental em ecossistemas aquáticos, têm recebido pouca atenção em estudos de padrões macroecológicos de invertebrados marinhos, incluindo hidroides. Esse hiato de conhecimento limita uma visão integrada de como o gradiente salino pode influenciar aspectos fundamentais da biologia desses organismos, como morfologia, hábitos e ciclos de vida (KAWAMURA; KUBOTA, 2008; DAŃKO; SCHAIBLE; DAŃKO, 2019).

Por outro lado, estudos em ecossistemas estuarinos têm fornecido evidências importantes sobre o papel da salinidade na estruturação de comunidades de hidroides. Esses trabalhos demonstram que a variação no gradiente salino modula a ocorrência, distribuição, riqueza e abundância desses organismos, resultando na formação de grupos distintos, como os estenoalinos e eurihalinos (CALDER, 1976;

CALDER; MAYAL, 1998). Assim, explorar com maior profundidade a relação entre salinidade e atributos funcionais pode oferecer insights valiosos para compreender os mecanismos ecológicos e evolutivos que moldaram a diversidade de hidroides.

1.1 OBJETIVOS

1.1.1 *Objetivo geral*

Compreender os padrões de distribuição, a estrutura funcional e a composição taxonômica das comunidades de hidroides no oceano Atlântico sul ocidental, analisando como fatores ambientais, particularmente salinidade e temperatura, moldam suas características ecológicas e adaptativas em diferentes gradientes ambientais.

1.1.2 *Objetivos específicos*

- Estudar a variação dos atributos funcionais de hidroides que influenciam sua distribuição em relação a salinidade e temperatura, relacionando os padrões de distribuição dos atributos funcionais à biologia do grupo e à ecologia de ambientes estuarinos do oceano Atlântico sul ocidental (Capítulo 1);
- Inferir padrões de distribuição dessas comunidades de hidroides em relação a gradientes salinos e outras variáveis ambientais no oceano Atlântico sul ocidental (Capítulo 2);
- Caracterizar e analisar a composição taxonômica das comunidades de hidroides nas regiões Norte e Nordeste do Brasil, identificando padrões de riqueza (Capítulo 3, Apêndice A).

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 ESTADO DA ARTE DA PESQUISA DE HIDROIDES NO OCEANO ATLÂNTICO SUL OCIDENTAL E LACUNAS DE CONHECIMENTO

A linha de costa Brasileira estende-se por 7.491 km, com 4,5 milhões de km² de águas costeiras sob domínio nacional. Ao sul, a plataforma patagônica,

abrangendo as costas atlânticas do Uruguai e Argentina, estende-se por 5.649 km, com mais de 3 milhões de km² de águas nacionais (MILOSLAVICH *et al.*, 2011). A costa atlântica da América do Sul apresenta uma diversidade de habitats e condições climáticas, com importantes fozes de rios, como o Amazonas (região Norte), São Francisco e Jequitinhonha (região Nordeste), Doce e Pardo (região Sudeste), além do Rio de la Plata (Uruguai e Argentina) (MILOSLAVICH *et al.*, 2011).

As primeiras campanhas de documentação da fauna marinha na América do Sul remontam aos meados do século XIX, destacando-se a expedição do Beagle (1831-1836), em que Charles Darwin descreveu os recifes areníticos de Pernambuco e os recifes de coral do nordeste, dentre outras (cf. GROHMANN; NOGUEIRA; SILVA, 2011). Como também o HMS *Challenger* no século XIX, que incluiu coletas no Brasil, Uruguai e Argentina (BATE, 1888). Devido à extensão territorial, o estudo da fauna de hidroides ao longo do litoral brasileiro é desigual, com maior negligência nas regiões Norte e Nordeste (cf., OLIVEIRA *et al.*, 2016; FERNANDEZ; COLLINS; MARQUES, 2020; MENDONÇA, 2020).

Os primeiros estudos no Nordeste começaram na década de 1980, concentrados no litoral de Pernambuco (MAÏAL, 1983; CALDER; MAÏAL, 1998), posteriormente Kelmo, Attrill (2003), Shimabukuro, Marques, Migotto (2006), Marques *et al.* (2006) e Shimabukuro (2007) compilaram e estudaram espécies para o litoral da Bahia e Ceará. Campos (2008) e Campos *et al.* (2008), compilaram dados de espécies para o litoral da Paraíba. Recentemente Mendonça *et al.* (2022) recentemente, compilou achados para o litoral de Sergipe.

A região Norte, incluindo áreas de interesse econômico como a região da foz do rio Amazonas, foi alvo de campanhas na segunda metade do século passado, como o REVIZEE (Programa de Avaliação do Potencial Sustentável dos Recursos Vivos na Zona Econômica Exclusiva) no Norte e Nordeste e o Geomar. As lacunas de informações devem-se mais à falta de incentivos e profissionais capacitados nessas regiões do que à ausência de expedições. Finalmente essas áreas têm sido alvo de estudos recentes (MOURA; CAMPOS; PÉREZ, 2022; MOURA *et al.*, 2023).

Já nas nas regiões Sudeste e Sul, observa-se uma continuidade de estudos a partir da década de 1940, com as contribuições de Marta Vannucci (VANNUCCI MENDES, 1946; VANNUCCI, 1949; 1950; 1951a; 1951b; 1954). A partir dos anos 1980, os estudos na costa das regiões sudeste e sul acentuaram-se com a solidificação de grupos de pesquisa (e.g., MIGOTTO; SILVEIRA, 1987; MIGOTTO, 1996; HADDAD, 1992; PIRES *et al.*, 1992; MIGOTTO, 1996; GROHMANN; SOUZA; NOGUEIRA, 1997; MARQUES *et al.*, 2000; MARQUES; OLIVEIRA, 2003; MIGOTTO *et al.*, 2002; GROHMANN; SOUZA; NOGUEIRA, 1997; NOGUEIRA JUNIOR; HADDAD, 2006; MIRANDA *et al.*, 2011; NAGATA *et al.*, 2014; ROSSO; MARQUES, 1995; SHIMABUKURO; MARQUES, 2006).

Na plataforma continental argentina, a Patagônia começou a ser explorada primeiro (cf. ZAMPONI; MIANZAN, 1994; BLANCO; ZAMPONI; GENZANO, 2000). A partir dos anos 1960, pesquisas na costa argentina foram intensificadas (BLANCO, 1963, 1967A, 1967B, 1968, BLANCO; DE MIRALLES, 1972, e expandidas nos anos 1980 (BLANCO; ZAMPONI; GENZANO, 1994; GENZANO, 1988, 1990, 1992; ZAMPONI; GENZANO, 1992; GENZANO; ZAMPONI, 1997), inclusive em zonas mais profundas entre Uruguai e Argentina (GENZANO *et al.*, 2009), e no região mais ao sul do país (EL BESHBEESHY, 2011). Um panorama mais abrangente nesta temática pode ser consultado em Grohmann, Quijada, Calder (2016). Dessa forma, fica claro que a costa atlântica da América do Sul ainda guarda lugares pouco explorados com grande potencial para estudos biológicos.

2.2 ESTUDOS BIOGEOGRÁFICOS SOBRE A FAUNA DO ATLÂNTICO SUL OCIDENTAL

Estudos de biogeografia marinha permitem explorar as múltiplas facetas desse ambiente. Devido à grande diversidade de condições ambientais e diferentes níveis de conhecimento sobre a taxa, pesquisas em ambientes marinhos costumam concentrar-se em táxons de topo de cadeia, cuja importância econômica é direta (TRONOLONE, 2008). Miloslavich *et al.* (2011) apontam ainda que a estabilidade na riqueza de espécies de invertebrados na América do Sul pode ser influenciada pela negligência taxonômica sobre esses grupos, derivada da falta de planejamento

global estratégico, falta de pesquisadores, limitação de fundos para pesquisa no tema e acesso limitado ou intermitente aos locais de coleta

Propostas de regionalização biogeográficas para o Atlântico Sul Ocidental iniciaram-se em Dana (1853, apud PALACIO, 1982), a partir de uma compilação de dados faunísticos e florísticos, considerando características morfológicas e sedimentológicas do bentos marinho, direções e amplitude das correntes e a profundidade. Uma das propostas mais discutidas até os dias atuais é a de Spalding *et al.* (2007), que é anterior às bases de dados online. Os autores revisaram 230 trabalhos e utilizaram esses dados biogeográficos para a definição de uma hierarquia de ecorregiões marinhas, em que pesasse os ajustes a barreiras políticas. Longhurst (2010), foi um dos pioneiros a categorizar as zonas costeiras a partir de bases de dados satelitais tendo em conta a hidrografia nerítica e oceânica, gradientes de clorofila, e modelagem de regimes de produtividade na definição das áreas Miloslavich *et al.* (2011) compilaram 300 mil registros de 7 mil espécies de diversos táxons a partir de bases de dados (especialmente OBIS) e informações da literatura, baseando sua análise limitada à presença/ausência das espécies nos limites geopolíticos dos países em face de variáveis como correntes oceânicas e dados de produtividade primária, mas, desconsiderando os dados georreferenciados.

Em uma visão de mais valia de ativos científicos, materiais de coleção, dados da literatura e aqueles de grandes bancos de dados estão disponíveis para análises biogeográficas. Houve várias abordagens relevantes nessa linha para os hidroides sul americanos. Miranda *et al.* (2015) utilizaram dados de 130 espécies de hidroides, distribuídas entre mais de mil pontos, com o objetivo de estudar padrões de endemidade para a região mais ao sul do Oceano Atlântico, registrando áreas de endemismos sobrepostas. Posteriormente, Miranda *et al.* (2021) observaram padrões de distribuição de hidroides para comunidades do sul da América do Sul e Antártica, caracterizando gradientes latitudinais e testando a hipótese de ecorregiões e províncias de Spalding *et al.* (2007), concluindo haver disparidade entre as faunas sul-americana e antártica, está com maior endemismo.

Fernandez *et al.* (2020) estudaram gradientes batimétricos influenciando na distribuição de espécies de hidroides ao longo de todo o Oceano Atlântico, caracterizando uma mudança gradual na composição de espécies ao longo de um gradiente latitudinal, e corroborando uma divergência faunística entre as comunidades da Patagônia e Antártica, novamente com maior endemismo na última. Os autores também caracterizaram uma homogeneização de populações e comunidades de mar profundo, com uma eventual conectividade entre 50 a 200 m e 201 a 1.001 m. Os poucos dados de zonas mais profundas dificultaram inferências mais robustas para esse ambiente, evidenciando a necessidade de uma maior quantidade de dados e, conseqüentemente, conhecimento, para essas áreas.

Dentre os estudos mais atuais sobre o assunto, o trabalho de Cardoso *et al.* (2024), utilizaram dados de invertebrados e vertebrados de bases online. O objetivo foi investigar lacunas e vieses de amostragem sobre a biodiversidade marinha no oceano Atlântico Ocidental, desde o limite do sul dos EUA até a costa da Patagônia. Dentre os principais resultados, destacam-se, as regiões como o sudeste dos EUA apresentaram maior densidade de registros, enquanto áreas tropicais como as costas do Brasil, Guianas e América Central mostraram lacunas significativas. A acessibilidade, incluindo proximidade de áreas costeiras, instituições de pesquisa e infraestrutura urbana, foi identificada como uma causa principal do viés de amostragem. Detectou-se também o viés ambiental, que em condições ambientais heterogêneas sub-representadas nas amostras, afetam a precisão de modelos de biodiversidade. Desta forma, os resultados apontam o que já estimamos, com relação a necessidade de investimento em pesquisas em regiões sub amostradas, e que as lacunas nas amostras comprometem estimativas precisas de biodiversidade. Estudos como este demonstram a importância da disponibilidade de dados de espécies em plataformas online e suas diversas aplicabilidades, a importância para o desenvolvimento e adaptação de metodologias, para a implementação de estratégias de conservação.

Já Oliveira *et al.* (2024) abordaram a diversidade beta e a regionalização da biota marinha do Atlântico Ocidental. Utilizaram dados de 4 milhões de espécies de vertebrados, invertebrados e algas, com 134 variáveis ambientais, para identificar os

fatores ambientais associados a essas variações, propor uma regionalização atualizada, baseada nesses padrões e avaliar se as ecorregiões propostas por Spalding *et al.* (2007) refletem as unidades biogeográficas e condições ambientais. A partir dos achados, os autores encontraram padrões de distribuição para cada macro-grupo analisado, enquanto que para a análise com todas as espécies, observou-se uma subdivisão maior do que a proposta por Spalding *et al.* (2007).

O uso de bancos de dados apresenta alguns desafios, como a frequente dificuldade em alcançar a assíntota de amostragem (cf. Miranda *et al.*, 2021), a incerteza e heterogeneidade taxonômica resultante da falta de verificação rigorosa de inconsistências e validação dos dados primários (Miloslavich *et al.*, 2011). Embora essas limitações não inviabilizam inferências sobre padrões de distribuição e conservação, como evidenciado pelos estudos mencionados, é importante reconhecer que essas análises representam as melhores aproximações possíveis com os dados atualmente disponíveis, mesmo que estejam sujeitas a restrições e vieses inerentes ao uso dessas bases.

Este panorama histórico e atual dos estudos biogeográficos no Oceano Atlântico Sul Ocidental evidencia uma evolução significativa nas abordagens metodológicas, que passaram de análises baseadas em compilações pontuais para o uso integrado de grandes bases de dados. Apesar dos avanços metodológicos e do crescente volume de dados disponíveis, persistem desafios importantes, como lacunas amostrais, vieses e incertezas taxonômicas, conforme destacado anteriormente. Estudos recentes, como os de Cardoso *et al.* (2024) e Oliveira *et al.* (2024), reforçam a relevância e a importância de integrar múltiplas fontes de dados e variáveis ambientais para uma compreensão mais robusta e atualizada dos padrões biogeográficos. Ao passo que ressaltam a cautela na interpretação dos resultados, necessárias dadas as limitações inerentes aos dados disponíveis. Nesse contexto, nossa abordagem busca maximizar a integração de diversas fontes de informação, incluindo artigos científicos, bases de dados online, registros de espécimes em museus e variáveis ambientais, com o objetivo de investigar as influências nos padrões de distribuição e nos atributos de hidroides, contribuindo para uma visão mais abrangente e fundamentada sobre o tema.

2.3 VARIÁVEIS AMBIENTAIS E ATRIBUTOS FUNCIONAIS

Processos oceanográficos, tais como correntes, frentes oceanográficas, descargas fluviais, descontinuidades em temperatura, produtividade e salinidade, podem atuar como barreiras ecológicas e biogeográficas, (WITMAN; ROY, 2009). Dentre estes, pesquisas sobre a influência da salinidade na distribuição de hidroides não são recentes. No Atlântico ocidental, estudos abordaram essa influência em regiões estuarinas, onde a salinidade exerce um papel chave na modulação da ocorrência, distribuição, riqueza e abundância dos hidroides, caracterizando grupos de espécies estenoalinas e eurialinas e definindo a dinâmica de diferentes comunidades (CALDER, 1976; CALDER; MAYAL, 1998). Investigações locais sobre comunidades de hidroides em relação à salinidade foram realizadas por Watling, Maurer (1972, Baía de Delaware, EUA) Calder (1976, estuários da Carolina do Sul, EUA), e Calder & Mayal (1998, estuários do no litoral sul de Pernambuco, Brasil).

Ao migrar de estudos mais locais para extensões espaciais maiores, as abordagens microecológicas dão lugar a metodologias que satisfaçam a novas demandas, tais como a dificuldade de amostragens amplas e mais detalhadas, e/ou um desenho amostral homogêneo para todos os dados. No Atlântico, estudos recentes têm utilizado dados de coleções de museus, abrindo novos horizontes. Fernandez *et al.* (2020) foram pioneiros na organização de dados batimétricos de hidroides ao longo do Atlântico e mares polares adjacentes, analisando-os em relação a 14 atributos funcionais, e concluindo haver correlações entre profundidade e atributos como a redução do tamanho das colônias, a ausência de exoesqueleto e nematóforos, e o aumento da frequência do hábitos de vida solitário. Posteriormente, Fernandez *et al.* (2023), utilizando o mesmo conjunto de dados, testaram as relações entre 16 atributos funcionais e seis variáveis ambientais, incluindo a salinidade, e constataram que o aumento da salinidade estava correlacionado com a redução do tamanho e ramificação dos hidroides, mesmo em diferenças halinas sutis, uma vez que não havia ambientes de baixa salinidade naquele estudo.

A adoção de metodologias combinadas que integram dados próprios coletados e os de literatura sobre análises logaritmizadas formais representam outra inovação de abordagem. Com exemplo, García-Rodríguez *et al.* (2023) utilizaram dados sobre o tamanho de ovos de Medusozoa, obtidos por meio da literatura ou por coletas próprias, para testar se a variação de tamanho estava correlacionada à biologia das espécies ou a atributos ambientais, e revelaram que as dimensões correlacionam-se tanto com as características reprodutivas como com as ambientais. Dessa forma, estudos como o nosso não só avançam o conhecimento sobre os fatores que estruturam as comunidades marinhas, mas também destacam a necessidade de abordagens mais integrativas para a compreensão da biodiversidade.

2.4 DESCRIÇÃO DOS CAPÍTULOS

2.4.1 Capítulo 1 - Análise dos atributos morfofuncionais de hidroides (Cnidaria: Hydrozoa) do oceano atlântico sul ocidental em relação à salinidade e temperatura

Os atributos funcionais englobam uma variedade de características presentes em espécies, que incluem aspectos morfológicos e genéticos. Quando combinados a indicadores de biodiversidade, esses atributos têm um potencial ampliado para descrever variações nos ecossistemas, ultrapassando os limites dos estudos tradicionais de diversidade beta. Entre as variáveis ambientais, a salinidade se destaca como um modulador importante do crescimento, zonação, morfologia, hábitos e ciclos de vida de espécies de hidroides. O objetivo principal deste capítulo foi investigar a influência da salinidade e temperatura sobre os atributos morfofuncionais de hidroides leptotecados e anthoatecados, empregando múltiplas abordagens estatísticas para avaliar essas relações ambientais-morfológicas. A pesquisa visou compreender como esses fatores abióticos podem moldar as características morfológicas desses organismos. Para isso, exploramos como a salinidade e a temperatura influenciam os atributos funcionais de 178 espécies de hidroides, analisados em 402 pontos de coleta ao longo da costa do Brasil, Uruguai e Argentina. Este estudo oferece uma compreensão detalhada das interações entre

variáveis ambientais e atributos funcionais, contribuindo para o entendimento das dinâmicas ecológicas em regiões costeiras de alta diversidade.

2.4.2 Capítulo 2 - Padrões de distribuição e estrutura taxonômica de hidroides ao longo da costa atlântica ocidental: Influências ambientais e biogeográficas.

As linhas de costa de Brasil, Uruguai e Argentina somam aproximadamente 13.000 km, abrigando uma rica diversidade de habitats e condições ambientais. Essas regiões, que incluem áreas de grande interesse econômico e zonas sub-exploradas com elevado potencial faunístico, apresentam ambientes marinhos tridimensionais variados, como correntes oceânicas, disponibilidade de nutrientes, temperatura e distribuição dos organismos. A salinidade, em particular, desempenha um papel importante na modulação de várias características ecológicas e biológicas dos hidroides. Este estudo visa analisar os padrões de distribuição de hidroides em relação a variáveis ambientais, como salinidade, temperatura, produtividade primária, correntes e clorofila, ao longo do gradiente latitudinal das costas do Brasil, Uruguai, e Argentina, além de registros do Caribe coligidos a partir de coleções, literatura e bancos de dados online. Com base nos dados de 535 espécies, distribuídas em 1.454 pontos amostrados entre as latitudes de 28°N e 53°S, inferimos os padrões de distribuição de hidroides ao longo da costa do Atlântico Sul Ocidental. Ademais, comparamos essas assembleias com as do Caribe, identificando diferenças e similaridades biogeográficas. Os resultados oferecem novos insights sobre os fatores que influenciam a distribuição e composição das comunidades de hidroides em escala regional.

2.4.3 Capítulo 3 - Hidroides (Cnidaria, Hydrozoa) da costa Norte e Nordeste do Brasil: abordando lacunas de conhecimento em regiões negligenciadas

O Atlântico Sul Ocidental possui uma grande diversidade de habitats e condições ambientais, contendo tanto áreas altamente exploradas comercialmente quanto regiões sub-exploradas, que enfrentam desafios relacionados à distribuição desigual de pesquisadores e de investimentos em pesquisa. No Brasil, as regiões Norte e Nordeste têm sido historicamente negligenciadas em termos de investigação

científica, resultando em lacunas significativas no conhecimento da fauna de hidroides. O objetivo principal deste estudo foi realizar um levantamento de espécies ao longo das costas Norte e Nordeste do Brasil. Apresentamos um mapeamento taxonômico detalhado das espécies de hidroides dessas regiões com um trabalho publicado que está anexado como Apêndice A, no final do documento, onde constam todos os resultados. Este mapeamento destaca áreas sub amostradas e fornece informações essenciais para orientar futuros esforços de pesquisa e conservação. Os resultados reforçam a importância de ampliar as iniciativas de estudo nessas regiões, promovendo uma maior compreensão da biodiversidade marinha brasileira.

REFERÊNCIAS

- BATE, C. S. Report on the Crustacea Macrura collected by the "Challenger" during the years 1873-76. **Report on the scientific results of the voyage of the HMS "Challenger" during the years 1873-76**, v. 24, p. 1-942, 1888.
- BELZ, C. D. et al. Cnidários Límnicos. In: Latini A.O; Resende, D.C.; Pombo, V.B. et al (eds) **Espécies Exóticas Invasoras de Águas Continentais no Brasil, Série Biodiversidade**, 39th edn. MMA, Brasília, p. 83–89, 2016.
- BÍBLIA, A. T. Eclesiastes. Português. **Bíblia sagrada**. Nova versão transformadora. São Paulo: Ed. Mundo Cristão, 2016. cap. 3, vers. 1-2.
- BLANCO, O. M. Sobre algunos sertularidos de la Argentina. 1963.
- BLANCO, O. M. Contribución al conocimiento de los hidrozoarios Argentinos. **Revista del Museo de La Plata**, v. 9, n. 71, p. 243-297. 1967a
- BLANCO, O. M. Un nuevo aporte al conocimiento de la fauna hidroide Argentina. **Revista del Museo de La Plata**, v. 10, n. 77, p. 97-127, 1967b.
- BLANCO, O. M. Nueva contribución al conocimiento de la fauna marina hidroide. **Revista del Museo de La Plata**, v. 10, n. 87, p. 195-224, 1968.
- BLANCO, O. M.; ZAMPONI, M.; GENZANO, G. Lafoidae de la Argentina (Coelenterata, Hydrozoa, Hydroidea). **Naturalia patagonica**, v. 2, p. 1-31, 1994.
- BLANCO, O. M.; ZAMPONI, M. O.; GENZANO, G. N. Campanulinidae de la Argentina (Coelenterata, Hydrozoa, Hydroida). **Revista del Museo de La Plata**, v.14, p. 267–278, 2000.
- BLANCO, O. M.; de Miralles, D. A. B. Hydrozoos de la isla Pedro 1. **Contribuciones del Instituto antartico Argentino**, v. 145, p. 1 – 29, 1972.

CALDER, D. R. The zonation of hydroids along salinity gradients in South Carolina estuaries. In: **Coelenterate ecology and behavior**. Boston, MA: Springer US, p. 165-174, 1976

CALDER, D. R.; MAYAL, E.M. Dry season distribution of hydroids in a small tropical estuary, Pernambuco, Brazil. **Zoologische Verhandelingen**, v. 323, n. 6, p. 69-78, 1998.

CAMPOS, F. F. **Biodiversidade e Taxonomia dos Hidróides (Cnidaria, Hydrozoa) do Litoral da Paraíba, Brasil**. Monografia, João Pessoa, 2008.

CAMPOS, F. F. et al. Hidróides (Cnidaria, Hydrozoa) epifíticos do litoral da Paraíba. In: IV Simpósio Brasileiro de Oceanografia, 2008, Fortaleza. CD de resumos do IV Simpósio Brasileiro de Oceanografia, 2008.

CARDOSO, M. N. M. et al. Causes and effects of sampling bias on marine Western Atlantic biodiversity knowledge. **Diversity and Distributions**, v. 30, n. 6, p. e13839, 2024.

COLLINS, A. G. et al. Medusozoan Phylogeny and Character Evolution Clarified by New Large and Small Subunit rDNA Data and an Assessment of the Utility of Phylogenetic Mixture Models. **Systematic Biology**, v. 55, n. 1, p. 97–115, 2006.

DANA, J. On an isothermal oceanic chart, illustrating the geographical distribution of marine animal. Am. J. **Journal Of Science and Arts**, ser. 2, 16: 153-167, 1853.

DAÑKO, A.; SCHAIBLE, R.; DAÑKO, M. J. Salinity Effects on Survival and Reproduction of Hydrozoan *Eleuthera dichotoma*. **Estuaries and Coasts**, v. 43, n. 2, p. 360–374, 2019.

DI CAMILLO, C. G. et al. Hydroids (Cnidaria, Hydrozoa): a neglected component of animal forests. In: Rossi S, Bramanti L, Gori A, Orejas C (eds) Marine animal forests: the ecology of benthic biodiversity hotspots, 1st edn. **Springer**, p. 397–427, 2017.

EI BESHBEESHY, M.; JARMS, G. Thekate Hydroiden vom Patagonischen Schelf (Cnidaria, Hydrozoa, Thecata). **Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg**, 46, p. 19-233, 2011.

FERNANDEZ, M. O.; MARQUES, A. C. Combining bathymetry, latitude, and phylogeny to understand the distribution of deep Atlantic hydroids (Cnidaria). **Deep-sea research. Part 1. Oceanographic research papers/Deep sea research. Part I, Oceanographic research papers**, v. 133, p. 39–48, 1 mar. 2018.

FERNANDEZ, M. O.; COLLINS, A. G.; MARQUES, A. C. Gradual and rapid shifts in the composition of assemblages of hydroids (Cnidaria) along depth and latitude in the deep Atlantic Ocean. **Journal of biogeography**, v. 47, n. 7, p. 1541–1551, 2020.

FERNANDEZ, M. O. et al. Traits and depth: What do hydroids tell us about morphology and life-history strategies in the deep sea? **Global Ecology and Biogeography**, v. 29, n. 5, p. 908–924, 2020.

FERNANDEZ, M. O.; JAIMES-BECERRA, A.; MARQUES, A. C. Trait–environment relationships of hydroids (Cnidaria: Hydrozoa) across large spatial and environmental gradients in the Atlantic Ocean. **Global Ecology and Biogeography**, v. 32, n. 4, p. 548-560, 2023.

FRAINER, A. et al. Climate-driven changes in functional biogeography of Arctic marine fish communities. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 114, n. 46, p. 12202–12207, 2017.

GENZANO, G. N. Hallazgo de Gonothyrea loveni (Allman, 1859)(Hydrozoa: Campanulariidae) en el estuario del Río de La Plata. **Spheniscus (Argentina)**, v. 7, p. 11-12, 1988.

GENZANO, G. N. Hidropólipos (Cnidaria) de Mar del Plata, Argentina. **Revista Nerítica**, v.5, n.1, p. 35-54, 1990.

GENZANO, G. N. La fauna de hidropólipos (Cnidaria) del litoral de Buenos Aires, Argentina: I., **Neotrópica**, v. 38, n. 100, p. 141–148, 1992.

GENZANO, G. N. et al. Hydroid assemblages from the southwestern Atlantic Ocean (34–42 S). **Marine Ecology**, v.30, n.1, 33-46, 2009.

GENZANO, G. N.; ZAMPONI, M. O. Frecuencia de estudio y diversidad de los hidrozoos bentónicos de la plataforma continental argentina. **Ciencias Marinas**, v. 23, n. 3, p. 285-392, 1997.

GILI, J. M.; HUGHES, R. G. The ecology of marine benthic hydroids. **Oceanography and Marine Biology - An Annual Review**, 33, p. 351-426, 1995.

GROHMANN, P. A.; SOUZA, M. M. de; NOGUEIRA, C. C. Hydroids from the vicinity of a large industrial area in Vitória, Espírito Santo, Brazil. In: **Proceedings of the 6th International Conference on Coelenterate Biology**. p. 227-232, 1997.

GROHMANN, P. A.; QUIJADA, A. L.; CALDER, D. R. Nineteenth and early twentieth century expeditions: their explorations in Brazil, with the first contributions to knowledge of the Hydrozoa. **Breviora**, v. 550, n. 1, p. 1–25, 2016.

GROHMANN, P. A.; NOGUEIRA, C. do C.; SILVA, V. M. A. P. da. Hydroids (Cnidaria, Hydrozoa) collected on the inner continental shelf of the state of Rio de Janeiro, Brazil, during the Oceanographic Operations GEOCOSTA RIO I and II. **Biota Neotropica**, v. 11, p. 193-201, 2011.

HADDAD, M. A. **Hidroides (cnidaria, hydrozoa) de costões rochosos do litoral sul do estado do parana**. 1992. Tese (Doutorado) – Universidade de São Paulo, São Paulo, 1992.

KAWAMURA, M.; KUBOTA, S. Influences of temperature and salinity on asexual budding by hydromedusa *Proboscoidactyla ornata* (Cnidaria: Hydrozoa: Proboscoidactylidae). **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 88, n. 8, p. 1601–1606, 2008.

KELMO, F.; ATTRILL, M. J. Shallow-water Campanulariidae (Hydrozoa, Leptothecatae) from Northern Bahía, Brazil. **Revista de biologia tropical**, v. 51, n.1, p. 123-146, 2003.

LONGHURST, A. R. **Ecological geography of the sea**. Elsevier, p. 1-398, 2010.

MARQUES, A. C. et al. *Bimeria vestita* (Hydrozoa: Anthomedusae: Bougainvilliidae) senior synonym of *Eudendrium vestitum* (Hydrozoa: Anthomedusae: Eudendriidae). **Zoologische Mededelingen**, v. 73, p. 321-325, 2000.

Marques, A. C.; Shimabukuro, V., Morandini, A. C.; Migotto, A. E. (2006). Cnidaria medusozoa do litoral do estado do Ceará. In Biota marinha da costa oeste do Ceará. Brasília: Ministério do Meio Ambiente/Secretaria de Biodiversidade e Florestas.

MARQUES, A. C.; OLIVEIRA, O. M. P. *Eudendrium caraiuru* sp. n. (Hydrozoa; Anthoathecata; Eudendriidae) SHI from the southeastern coast of Brazil. **Zootaxa**, v. 307, n. 1, p. 1-12, 2003.

MENDONÇA, L. M. C. **Hidróides (Cnidaria, Hydrozoa) do estado de Sergipe, nordeste**. Tese (Doutorado em Zoologia) – Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2020.

MENDONÇA, L. M. Castro; GUIMARÃES, C. R. P.; HADDAD, M. A. Taxonomy and diversity of hydroids (Cnidaria: Hydrozoa) of Sergipe, Northeast Brazil. **Zoologia (Curitiba)**, v. 39, p. e21032, 2022.

MIGOTTO, A. E. Benthic shallow-water hydroids (Cnidaria, Hydrozoa) of the coast of São Sebastião, Brazil, including a checklist of Brazilian hydroids. **Zoologische Verhandelingen**, v. 306, n. 1, p. 1-125, 1996.

MIGOTTO, A. E.; DA SILVEIRA, F. L. Hidróides (Cnidaria, Hydrozoa) do litoral sudeste e sul do Brasil: Halocordylidae, Tubulariidae e Corymorphidae. **Iheringia. Série Zoologia**, v. 66, p. 3-32, 1987.

MIGOTTO, A. E.; MARQUES, A. C.; FLYNN, M. N. Seasonal recruitment of hydroids (Cnidaria) on experimental panels in the São Sebastião Channel, Southeastern Brazil. **Bulletin of Marine Science**, v. 68, n. 2, p. 287-298, 2001.

MIGOTTO, A. E. et al. Checklist of the cnidaria medusozoa of Brazil. **Biota Neotropica**, v. 2, p. 1-31, 2002.

MILOSLAVICH, P. et al. Marine Biodiversity in the Atlantic and Pacific Coasts of South America: Knowledge and Gaps. **PLoS ONE**, v. 6, n. 1, p. 1-43, 2011.

MIRANDA, T. P.; MARQUES, A. C. Abordagens atuais em biogeografia marinha. **Revista da Biologia**, v. 7, p. 41–48, 2011.

MIRANDA, T. P. et al. Fauna de hidroides (Cnidaria, Hydrozoa) da região de Bombinhas, Santa Catarina, Brasil. **Biota Neotropica**, v. 11, p. 331-353, 2011.

MIRANDA, T. P.; GENZANO, G. N.; MARQUES, A. C. Areas of endemism in the Southwestern Atlantic Ocean based on the distribution of benthic hydroids (Cnidaria: Hydrozoa). **Zootaxa**, v. 4033, n.4, p.484-506, 2015.

MIRANDA, T. P. et al. Biodiversity and biogeography of hydroids across marine ecoregions and provinces of southern South America and Antarctica. **Polar biology**, v. 44, n. 8, p. 1669–1689, 2021.

MOURA, A. C.; CAMPOS, F. F.; PÉREZ, C. D. Rediscovery and redescription of *Callicarpa chazaliei* Versluys, 1899 (Cnidaria: Hydrozoa) in the southwestern Atlantic Ocean. **Zootaxa**, v. 5120, n. 2, p. 251–262, 2022.

MOURA, A. C. et al. Hydroids (Cnidaria, Hydrozoa) from the Northern and North-eastern coast of Brazil: addressing knowledge gaps in neglected regions. **Marine biodiversity**, v. 53, n. 6, 2023.

NAGATA, R. M.; JÚNIOR, M. N.; HADDAD, M. A. Faunistic survey of Hydromedusae (Cnidaria, Medusozoa) from the coast of Paraná State, Southern Brazil. **Zootaxa**, v. 3768, n. 3, p. 291, 2014.

NOGUEIRA JÚNIOR, M.; HADDAD, M. A. Variações morfológicas em *Olindias sambaquiensis* (Cnidaria, Hydrozoa, Limnomedusae) no litoral de Guaratuba, Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 23, n. 3, p. 879–882, 2006.

OLIVEIRA, O. M. P. et al. Census of Cnidaria (Medusozoa) and Ctenophora from South American marine waters. **Zootaxa**, v. 4194, n. 1, p. 1–256, 2016.

OLIVEIRA, U. et al. Beta diversity and regionalization of the western Atlantic marine biota. **Journal of Biogeography**, 2024.

OLIVEIRA, O.; MARQUES, A. Epiphytic hydroids (Hydrozoa: Anthoathecata and Leptothecata) of the world. **Check List**, v. 3, n. 1, p. 21–38, 2007.

PALACIO, F. J. Revisión Zoogeográfica Marina Del Sur Del Brasil. **Boletim do Instituto Oceanográfico de São Paulo**, v. 31, p. 69–92, 1982.

PIRES, D. O. et al. Cnidários bentônicos do Arquipélago de Fernando de Noronha, Brasil. **Boletim Do Museu Nacional**, 354, p.1–21, 1992.

RODRÍGUEZ, J. G. et al. Reproductive and environmental traits explain the variation in egg size among Medusozoa (Cnidaria). **Proceedings of the Royal Society B**, v. 290, n. 2004, p. 20230543, 2023.

RONOWICZ, M.; WŁODARSKA-KOWALCZUK, M.; KUKLIŃSKI, P. Patterns of hydroid (Cnidaria, Hydrozoa) species richness and distribution in an Arctic glaciated fjord. **Polar Biology**, v. 34, n. 10, p. 1437–1445, 2011.

RONOWICZ, M.; WŁODARSKA-KOWALCZUK, M.; KUKLIŃSKI, P. Depth- and substrate-related patterns of species richness and distribution of hydroids (Cnidaria, Hydrozoa) in Arctic coastal waters (Svalbard). **Marine Ecology**, v. 34, p. 165–176, 2013.

ROSSO, S.; MARQUES, A. C. Is there any conspicuous geographical pattern in intertidal hydrozoan distribution along the coast of sao paulo state, southeastern brazil?. In: **Programme and Abstracts**. 1995.

SCHUCHERT, P. The European athecate hydroids and their medusae (Hydrozoa, Cnidaria): Capitata part 2. **Revue suisse de zoologie.**, v. 117, n. 3, p. 337–555, 2010.

SCHUMM, M. et al. Common latitudinal gradients in functional richness and functional evenness across marine and terrestrial systems. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 286, n. 1908, p. 1–9, 2019.

SHIMABUKURO, V.; MARQUES, A. C. Morphometrical analysis, histology, and taxonomy of *Thyroscyphus ramosus* (Cnidaria, Hydrozoa) from the coast of Brazil. **Zootaxa**, v. 1184, n. 1, p. 29–42, 2006.

SHIMABUKURO, V.; MARQUES, A. C.; MIGOTTO, A. E. Fauna de hidrozoários atecados (Hydrozoa, Anthoathecata) da costa do Estado do Ceará, Brasil. **Biota neotropica**, v. 6, 2007.

SHIMABUKURO, V. **As associações epizóicas de Hydrozoa (Cnidaria: Leptothecata, Anthoathecata e Limnomedusae): I) Estudo faunístico de hidrozoários epizóicos e seus organismos associados; II) Dinâmica de comunidades bentônicas em substratos artificiais em São Sebastião, SP.** 2007. Dissertação de mestrado. Universidade de São Paulo.

SMYTH, K; ELLIOTT, M. Effects of changing salinity on the ecology of the marine environment. **Stressors in the marine environment: physiological and ecological responses**; societal implications, p. 161–174, 2016.

SPALDING, M. D. et al. Marine Ecoregions of the World: A Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas. **BioScience**, v. 57, n. 7, p. 573–583, 2007.

TRONOLONE, V. B. **Estudo faunístico e da distribuição das hidromedusas (Cnidaria, Hydrozoa) da região compreendida entre Cabo Frio (RJ) e Cabo de Santa Marta Grande (SC), Brasil.** 2008. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo.

VANNUCCI MENDES, M. **Hydroida thecaphora do Brasil.** São Paulo: Arquivos de Zoologia, v. 4, p. 535–538, 1946.

VANNUCCI, M. Hydrozoa do Brasil. **Boletins da Faculdade de Filosofia, Ciencias e Letras, Universidade de São Paulo. Zoologia**, v. 14, n. 14, p. 219–265, 1949.

VANNUCCI, M. Resultados científicos do cruzeiro do "Baependi" e do "Vega" à Ilha da Trindade: Hydrozoa. **Boletim do Instituto Paulista de Oceanografia**, v. 1, p. 81–96, 1950.

VANNUCCI, M. Hydrozoa e Scyphozoa existentes no instituto paulista de oceanografia. **Boletim do Instituto Paulista de Oceanografia**, v. 2, n. 1, p. 69–104, 1951a.

VANNUCCI, M. Distribuição dos Hydrozoa até agora conhecidos nas costas do Brasil. **Boletim do Instituto Paulista de Oceanografia**, v. 2, n. 1, p. 105–124, 1951b.

VANNUCCI, M. Hydrozoa e Scyphozoa existentes no Instituto Oceanográfico II. **Boletim do Instituto Oceanográfico**, v. 5 p. 95-149, 1954.

VIOLLE, C. et al. Let the concept of trait be functional!. **Oikos**, v. 116, n. 5, p. 882-892, 2007.

WATLING, L.; MAURER, D. Shallow water hydroids of the Delaware Bay region. **Journal of natural history**, v. 6, n. 6, p. 643–649, 1972.

WITMAN, J. D.; ROY, K. (Ed.). **Marine macroecology**. University of Chicago Press, 2009.

ZAMPONI, M. O.; GENZANO, G. N. La fauna asociada a Tubularia crocea (Agassiz, 1862)(Anthomedusae; Tubulariidae) y la aplicación de un método de cartificación. **Hidrobiológica**, v. 2, n. 1-2, p.35-42, 1992.

ZAMPONI, M. O.; MIANZÁN, H. Coelenterate research in Argentina. **Plankton Newsletter**, v. 19, p. 22–26, 1994.

ANÁLISE DOS ATRIBUTOS MORFOFUNCIONAIS DE HIDROIDES (CNIDARIA: HYDROZOA) DO OCEANO ATLÂNTICO SUL OCIDENTAL EM RELAÇÃO À SALINIDADE E TEMPERATURA

RESUMO

O estudo dos atributos funcionais em conjunto com variáveis ambientais é uma abordagem importante para caracterizar padrões e processos ecológicos e evolutivos. Os hidroides, pertencentes à classe Hydrozoa, são cnidários pioneiros na colonização de diferentes ambientes. Sua presença em uma ampla variedade de substratos, associada à sua vasta distribuição geográfica e batimétrica, bem como à variação intraespecífica, os torna relevantes para investigações macroecológicas. O objetivo principal deste estudo foi analisar as relações entre salinidade e temperatura com os atributos morfofuncionais de hidroides antoatecados e leptotecados ao longo da costa Atlântica da América do Sul. Para isso, utilizamos 29 atributos coletados em amostras depositadas em coleções científicas com amostras das costas do Brasil, Uruguai e Argentina. Foram coletados dados de 173 espécies, distribuídas em 402 pontos de amostragem, totalizando 2.058 registros. A maioria dos registros provém do Brasil (1.452 registros, 215 pontos amostrados), seguido por Uruguai e Argentina (606 registros, 187 pontos amostrados). A metodologia envolveu análises de correlação de Kendall para seleção de variáveis ambientais relevantes, seguidas por uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA) baseada na distância de Gower, complementada por testes de envfit, PERMANOVA e clusterização hierárquica (hclust). Encontramos uma relação negativa entre o comprimento total da colônia e a salinidade e temperatura, o mesmo ocorre entre as anelações de base e diâmetro dos hidrocládios. O comprimento dos tentáculos é proporcional ao comprimento dos hidrantes, apresentando correlação positiva. Na PCoA, a variável temperatura foi a que teve significância – em mais de uma análise, na distribuição dos atributos. Hidrantes e tentáculos tendem a ser menores em condições de salinidade mais elevada, enquanto colônias maiores e mais complexas estão associadas a substratos consolidados. Esses padrões reforçam a necessidade de considerar múltiplas variáveis ambientais ao analisar a distribuição e a morfologia dos hidroides no Atlântico Sudoeste.

Palavras-chaves. Hidrozoários, Leptothecata, “Anthoathecata”, Macroecologia, Atributos funcionais.

1 INTRODUÇÃO

Estudos baseados nas análises de atributos biológicos (do inglês '*traits*') têm como objetivo caracterizar as respostas das espécies moduladas pela heterogeneidade e mudanças ambientais, quantificando assim a relação entre esses atributos funcionais e as variáveis ambientais. Essas análises permitem estimar o quanto cada variável influencia na diversidade das espécies, o que traz consequências imediatas para o planejamento de estratégias de manejo e modelos de conservação (KECK *et al.*, 2014). Os atributos funcionais englobam uma variada gama de características, entre as quais as morfológicas, as fisiológicas, as bioquímicas, as comportamentais e as genéticas, colaboram na compreensão da resposta de diferentes espécies e populações ao ambiente (VIOLE *et al.*, 2007). Além das variações ambientais, esses atributos também estão correlacionados, e são influenciados por características genéticas, o que remete às respostas aos níveis intra e interespecífico (GILBERT, 2012). De fato, sabe-se que a variação intraespecífica, incluindo nesta a plasticidade fenotípica, é particularmente comum em espécies de hidroides (CUNHA *et al.*, 2016). Assim, relacionar a distribuição dos organismos, seus atributos funcionais e as condições ambientais adiciona um componente valioso na compreensão dos processos que regulam a diversidade de hidroides.

Os hidroides pertencem à classe Hydrozoa e estão divididos entre os "Anthoathecata" (antoatecados, grupo não monofilético) e Leptothecata (leptotecados). Eles são reconhecidos por sua capacidade de crescimento rápido por meio da reprodução assexuada, e por uma notável diversidade fenotípica (GILL; HUGHES, 1995). Hidroides são pioneiros na colonização de ecossistemas marinhos, sendo encontrados em uma vasta gama de habitats, desde zonas tropicais até as regiões polares (SCHUCHERT, 2010; RNOWICZ *et al.*, 2011), assim como ocupando uma ampla faixa batimétrica, desde áreas de entremarés até profundidades abissais (RNOWICZ *et al.*, 2013), e desempenhando um papel fundamental na formação de habitats e florestas zoobentônicas (DI CAMILLO *et al.*, 2017). Estão associados a uma grande diversidade de organismos, interagindo na forma de colonizadores de uma ampla variedade de substratos, tanto consolidados

quanto inconsistentes, incluindo substratos artificiais, o que destaca o seu potencial invasor (CALDER *et al.*, 2014).

Os estudos macroecológicos envolvendo hidroides do Oceano Atlântico Sul Ocidental e no mundo, são pontuais e recentes. Dentre estes, por exemplo, há uma investigação sobre a influência da batimetria na distribuição das assembleias de hidroides ao longo de todo o Oceano Atlântico (FERNANDEZ *et al.*, 2020). Da mesma forma, inferências sobre padrões macroecológicos de invertebrados marinhos em relação à salinidade são igualmente escassas. A salinidade foi uma das nove variáveis ambientais analisadas por Fernandez *et al.* (2023), embora não tenha sido analisada de forma isolada. Esse estudo inédito, conseguiu integrar em larga escala, traços funcionais de hidrozoários, biogeografia, filogenia e variáveis ambientais. A partir disso, identificaram padrões biogeográficos, a influência da história evolutiva nos traços funcionais e os padrões relacionados às variáveis ambientais.

A variação da salinidade em oceano aberto é bastante restrita se comparada à região costeira, que apresenta várias zonas de escoamento de água das chuvas, poças de marés e fozes de rios, onde as mudanças de salinidade influenciam na regulação osmótica dos organismos (DAÑKO; SCHAIBLE; DAÑKO, 2019). A salinidade é uma variável com potencial para interferir em processos reprodutivos, de dispersão, de recrutamento larval, de tolerância ecofisiológica relacionada à distribuição geográfica, e do comportamento de espécies de hidroides (KAWAMURA; KUBOTA, 2008; DAÑKO; SCHAIBLE; DAÑKO, 2019), além de influenciar a zonação de espécies estuarinas (CALDER, 1976; CALDER; MAYAL, 1998; SMYTH; ELLIOTT, 2016). Embora os ambientes estuarinos desempenhem um papel relevante na compreensão da biologia e da distribuição de hidroides, os estudos sobre o tema estão limitados no Atlântico, restringindo-se a poucos estuários. Dentre esses, estudos faunísticos, análises de distribuição e inferências ecológicas sobre as assembleias de espécies foram realizados no complexo estuarino de Cananéia, São Paulo (ROSSO; MARQUES, 1995; BARDI, 2011), e estudos sobre a diversidade e padrões de zonação dos hidroides foram realizados nos estuários da Carolina do Sul, EUA (CALDER, 1976; 1983), e no Rio Formoso, no litoral sul de Pernambuco

(CALDER; MAYAL, 1998). Nesse contexto, este estudo tem como objetivo caracterizar e avaliar a influência da salinidade em relação aos atributos funcionais dos hidroides na costa atlântica da América do Sul. Para isso, investigamos a influência da salinidade e da temperatura sobre os atributos morfofuncionais de hidroides antoatecados e leptotecados por meio de abordagens macroecológicas.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 COLETA DE DADOS

Este estudo baseia-se em assembleias de hidroides presentes no Oceano Atlântico Sul Ocidental (SWAO). Incluindo uma extensão de costas de aproximadamente 13.000 km ao longo de Brasil, Uruguai e Argentina, possui uma grande variedade de habitats e condições climáticas, incluindo grandes sistemas estuarinos como o do Rio Amazonas (Brasil) e o do Río de La Plata (Argentina) (MILOSLAVICH *et al.*, 2011). As análises realizadas neste estudo foram baseadas em hidroides no estágio de póipo, excluindo os grupos calcificados Milleporidae e Stylasteridae, assim como póipos de Limnomedusae. Coletamos dados de 29 atributos funcionais (Tabela 1, 17 quantitativos e 12 qualitativos). Para os atributos quantitativos, exceto comprimento total da colônia, foram tomadas 5 medidas, em diferentes partes da colônia. Foram identificadas 173 espécies distribuídas em 402 pontos ao longo da costa do Brasil, Uruguai e Argentina. Os atributos foram obtidos a partir de materiais depositados nas seguintes coleções: Museu de Oceanografia Prof. Petrônio Alves Coelho da Universidade Federal de Pernambuco (MOUFPE), com 655 lotes; Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) e Laboratório de Evolução Marinha do Instituto de Biociências da mesma universidade (IBUSP), totalizando 869 lotes; e na Coleção do Laboratório de Zoologia Marinha da Universidade Federal do Paraná, com 165 lotes. Os dados provenientes da Argentina e Uruguai foram coletados de material depositado na coleção de hidroides da Universidad Nacional Mar del Plata (214 lotes), incluindo material inédito coletado no banco Burdwood pelo pesquisador Dr. Diego Zelaya, a bordo do navio Prefecto García. Não foram levados em consideração para a medição dos caracteres questões como anestesia ou não dos animais, bem como o tipo de fixador. Os

atributos quantitativos dos hidroides foram medidos através do programa AmScope v. 4.12.

Tabela 1. Lista de atributos morfofuncionais coletados. Os atributos categóricos estão destacados com (C). Exceto pelo comprimento da colônia e diâmetro da base do hidrocaule, os demais atributos tem seus dados apresentados em micrômetros (μm). A escolha dos atributos e sua descrição foi baseada nos trabalhos de Cornelius, (1992), Gili, Hughes, (1995), Mendoza-Becerril *et al.* (2017), Millard (1975), e Daňko, Schaible, Daňko (2019).

ATRIBUTOS	DESCRIÇÃO
1. Comprimento da colônia	Comprimento total da colônia (medida em cm) . Para hidroides solitários, o comprimento foi medido entre a base do hidrocaule e o hidrante/hidroteca em sua porção mais apical
2. Diâmetro na base do espécime	Diâmetro variável dos (hastes eretas) na região basal de origem da mesma. Foi considerado como hidrocaule, o eixo principal de colônias completas. (medida em mm)
3. Número de anelações na base do hidrocaule	Pode ter um número variável de anelações, que são anéis de perissarco, em sua base.
4. Comprimento do entrenó	O comprimento do entrenó é o intervalo entre um nó e outro, e varia entre espécies.
5. Diâmetro do hidrocládio	Medida do diâmetro da base do hidrocládio. Foi considerado como hidrocládio os eixos secundários ao eixo principal.
6. Número de anelações no entrenó	O entrenó pode ter um número variável de anelações, da mesma forma que o hidrocaule, presumidamente para dar flexibilidade à estrutura, foi contabilizado o número de anelações dos hidrocládios.
7-10. Comprimento hidrotecal	A hidroteca é a estrutura do perissarco que protege o gastrozooide, apenas para hidroides tecados, e foi medida com relação ao: (7) comprimento total da hidroteca, comprimento das paredes ad- (8) e abcaulinar (9) , diâmetro da margem da hidroteca (10) .
11-12. Comprimento do nematoteca	Nematotecas são estruturas em que um perissarco envolve um dactilozooide, que por sua vez é um zooide especializado na defesa da colônia. Dentre os padrões de nematotecas mais comuns, medimos o comprimento total das nematotecas mesiais (11) e pares laterais da nematoteca (12) .
13. Comprimento total da gonoteca	Gonoteca é a estrutura de perissarco que envolve o gonozooide, e varia em tamanho e formato entre espécies, presente nos tecados.
14. Comprimento total da córbula	Córbula é uma estrutura formada por hidrocládios modificados encontrados em gêneros de plumulariídeos como <i>Aglaophenia</i> e <i>Lytocarpia</i> .
15. Comprimento do hidrante	Hidrantes têm comprimento variável entre espécies e no nível intraespecífico, em consequência do estágio de desenvolvimento da colônia.
16. Comprimento do	O comprimento varia entre espécies e no nível intraespecífico.

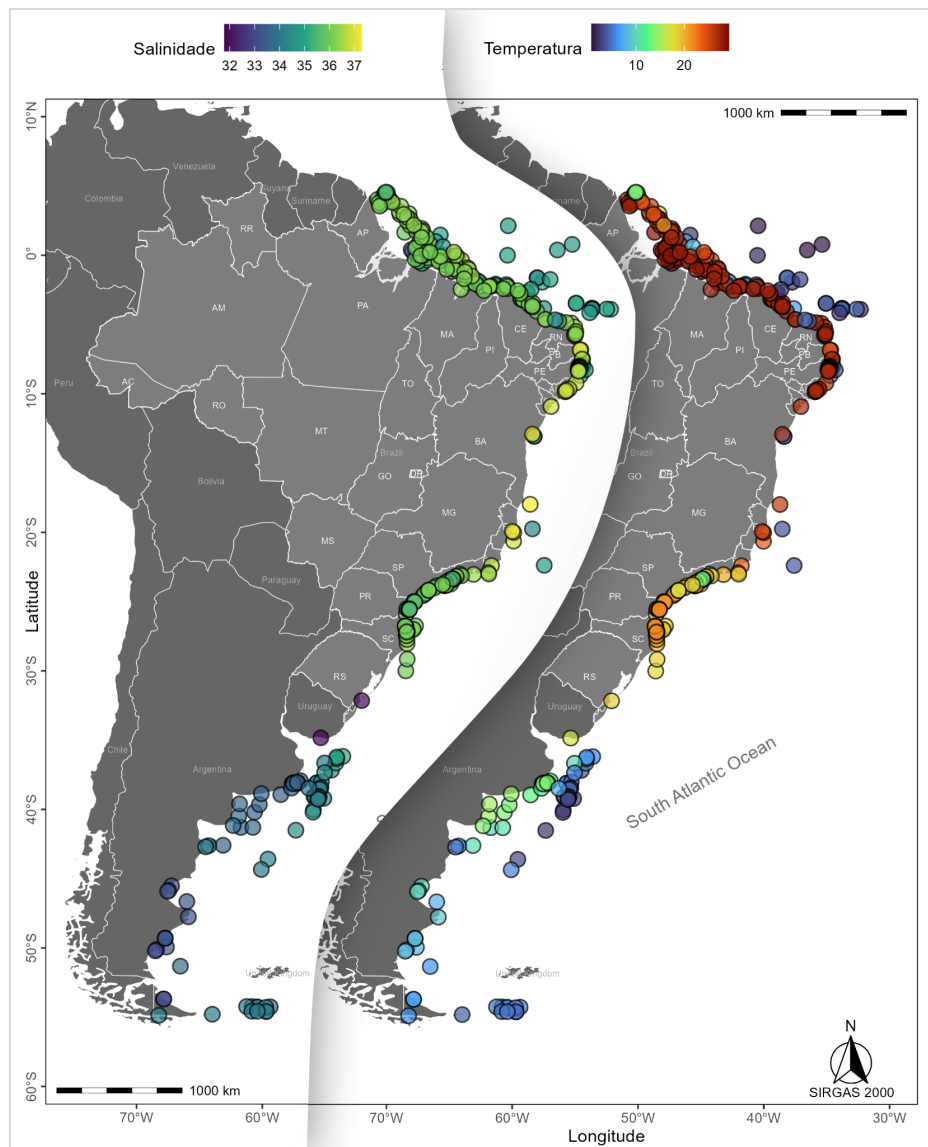
tentáculo	
17. Comprimento do gonóforo/bulbo medusoide	O comprimento do bulbo medusoide é variável de acordo com o estágio de desenvolvimento da colônia (ontogenético).
18. Ordens de ramificação (C)	Os hidrocaules ramificam-se com padrões diferentes, e adotamos a seguinte categorização: estolonar/solitário , ereto (não ramificado), ramificado de ordem primária , secundária , terciária , quaternária .
19. Arranjo basal (C)	O hidrocaule pode ser composto por tubos simples (monossifônicos) ou múltiplos (polissifônicos).
20. Exoesqueleto do hidrocaule (C)	O exoesqueleto tubular protege o hidrocaule em diferentes espécies, sendo categorizado como: presente , ausente e membranoso .
21. Exoesqueleto ao redor do hidrante (C)	A proteção do exoesqueleto pode estender-se até os hidrantes, como nos leptotecados, sendo classificado como: presente , ausente/raso e com opérculo .
22. Margem hidrotecal (C)	A margem hidrotecal apresenta duas categorias, lisa e não lisa (denteado, sinuosa, etc.).
23. Nematóforo (C)	Nematóforos são estruturas defensivas armados com nematocistos, foram considerados como ausente ou presente .
24. Proteção do gonóforo (C)	Os gonóforos podem ser envolvidos apenas pelo exoesqueleto ou por estruturas protetoras extras, sendo considerados como: ausente , envolto por exoesqueleto (gonoteca) , filactocarpo/copínia , córbula/pseudocórbula .
25. Ciclo de vida (C)	Os ciclos de vida foram considerados como bentônicos (sem medusa) ou meroplanctônicos (com medusa), o que configura estratégias com vantagens ou desvantagens a depender das condições de vida. Utilizamos também a categoria desconhecido/variável , para aquelas espécies que não tem seu ciclo de vida conhecido.
26. Colonialidade (C)	Os hidroides foram categorizados como solitários ou coloniais .
27. Reprodução sexuada (C)	Os hidroides bentônicos foram classificados como monoicos ou dioicos . Algumas espécies são variáveis , com ambos os tipos de colônias registradas, outros apresentam medusas e muitas espécies não têm reprodução sexual definida, considerada assim como ciclo desconhecido .
28. Fertilidade (C)	Os espécimes foram verificados quanto à presença (fértil) ou ausência (infértil) de estruturas para reprodução sexuada.
29. Substrato (C)	Os substratos foram classificados quanto a sua natureza: biogênico , duro (abiogênico), inconsolidado e desconhecido , quando não foi observado.

Fonte: A autora (2025).

2.2 ANÁLISE DE DADOS

As possíveis influências ambientais sobre os atributos das espécies de hidroides foram avaliadas com base nas variáveis salinidade e temperatura (Fig. 1), média de fundo, obtidas para cada ponto amostrado a partir do banco de dados BioOracle (ASSIS et al., 2017).

Figura 1. Pontos amostrados ao longo das costas do Brasil, Uruguai e Argentina, com dados de salinidade média (em ppt, indicados pelo diâmetro dos círculos e temperatura média, que variou entre 0°C (azul escuro) a 30°C (vermelho), ambas de fundo coletadas a partir do Bio-Oracle.



Fonte: A autora (2025).

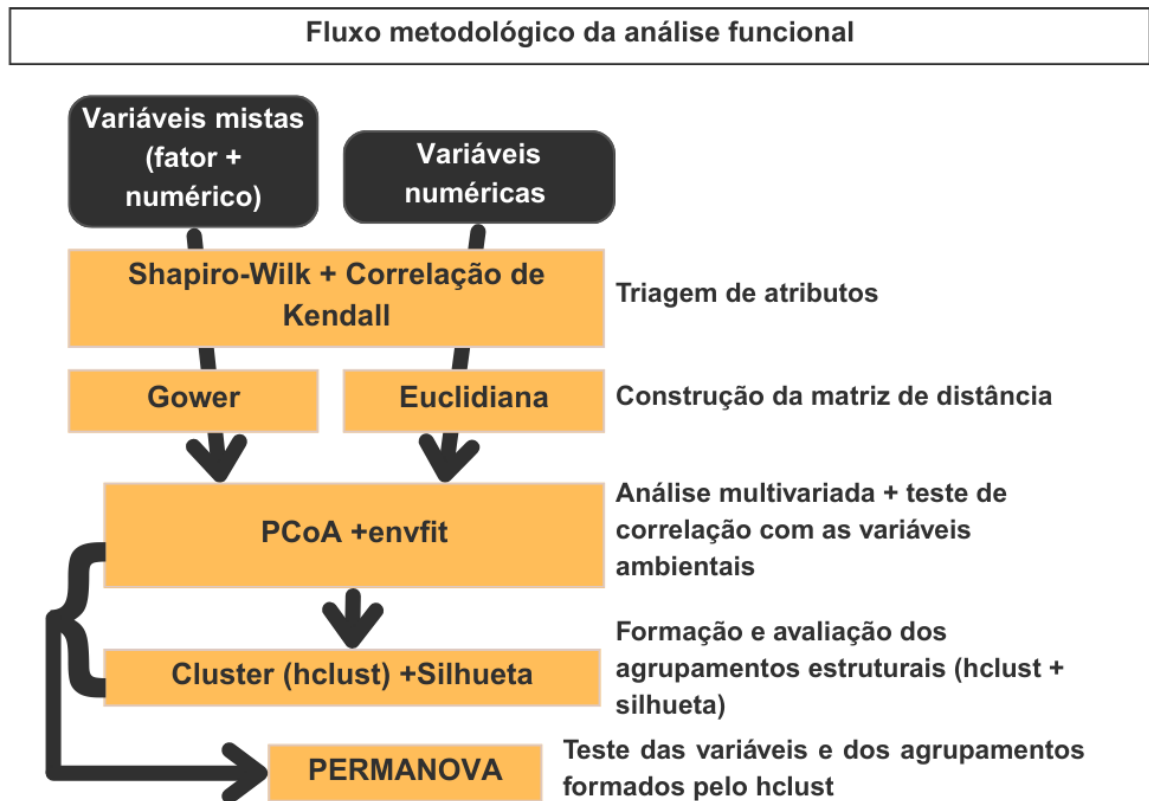
Aplicamos o teste de normalidade de Shapiro-Wilk às tabelas de atributos. Como os dados não seguiram a distribuição normal, foi adotado o teste de correlação de Kendall, adequado para esse tipo de distribuição, apresentado no correlograma. Esse teste, realizado de forma par a par (Kendall, 1938), auxilia na identificação de correlações entre os atributos e na definição de quais variáveis seriam mantidas nas análises subsequentes. É válido ressaltar que, a análise de correlação entre as variáveis não determina relação causal entre elas. Apesar de algumas variáveis apresentarem correlação de Kendall igual ou superior a 0,5 (e.g., HDM e IL; Anel e IBR; CTH, AB, AD), todas foram mantidas nas análises multivariadas. Essa decisão se justifica pelo valor ecológico e interpretativo individual de cada atributo, considerados indispensáveis para a compreensão da estrutura funcional e ambiental das assembleias de hidroides. Para assegurar a robustez dos resultados, foi verificado que tais correlações não comprometem a multicolinearidade nas análises subsequentes, uma vez que métodos apropriados como a distância de Gower foram utilizados. A matriz completa de correlação e os respectivos p-valores encontram-se disponíveis no material suplementar.

Para avaliar como a abundância relativa de cada categoria de atributo varia com a salinidade e temperatura, calculamos a proporção de registros e espécies dentro de cada categoria de atributo pelos estratos de ambas as variáveis ambientais. Estas proporções permitem compreender e comparar as diferentes categorias em função dos estratos das variáveis. Para verificar a variação entre tamanho e salinidade/temperatura, as categorias de atributos foram plotados, a fim de que se possa observar alguma padronização ou subdivisão em relação aos estratos. Foram utilizados apenas dados de comprimento de colônias completas, para a análise das relações entre tamanho e salinidade/temperatura. Para as análises multivariadas (Fig.2), utilizou-se a PCoA (Análise de Coordenadas Principais) com a distância de Gower, apropriada para dados mistos (GOWER, 1971), implementada por meio do pacote *vegan* (OKSANEN et al., 2024). A influência das variáveis, salinidade e temperatura sobre a distribuição dos pontos na PCoA foi testada por meio da PERMANOVA, utilizando também a distância de Gower. No caso específico dos dados dos antoatecados, compostos exclusivamente

por variáveis numéricas, a distância utilizada foi a euclidiana. Para avaliar a associação entre variáveis ambientais e os eixos principais da PCoA, foi utilizada a função `envfit` do pacote `vegan`, que utiliza permutação para testar a significância dos vetores ambientais sobre o espaço multivariado (Legendre & Legendre, 2012). Nas nossas análises utilizamos 9999 permutações.

A posteriori, aplicou-se a clusterização hierárquica (`hclust`), em complemento à PCoA, com o objetivo de verificar a formação de agrupamentos estruturais com base nos atributos funcionais. Como o método *ward.D2* exige uma matriz de distâncias euclidiana, a clusterização foi realizada sobre as coordenadas da PCoA, previamente obtidas a partir da matriz de distância de Gower — ou diretamente euclidiana no caso dos Antoatecados. Essa abordagem permitiu utilizar uma medida compatível com o método de agrupamento, preservando a estrutura funcional dos dados em um espaço euclidiano adequado para o cálculo da variância entre os grupos. A qualidade dos agrupamentos obtidos foi avaliada por meio do índice de *Silhouette*, que mede a coesão interna e a separação entre os clusters. Empregou-se a PERMANOVA para testar se os agrupamentos observados pelo `hclust` eram estatisticamente distintos, e se as variáveis ambientais (temperatura e salinidade) estavam significativamente associadas à distribuição dos pontos nos eixos da PCoA. Os autovalores e escores das análises de Coordenadas Principais (PCoA) estão disponíveis no Anexo A, bem como os dendrogramas resultantes do `hclust` e os gráficos de *silhouette*. Todas as análises descritas foram realizadas no software R 4.3.3 (R Core Team, 2024).

Figura 2. Fluxograma representando as análises para avaliação dos atributos funcionais de hidroides. As abordagens variam conforme o tipo de dado (mistos ou exclusivamente numéricos), com uso de correlação de Kendall, distâncias de Gower ou Euclidiana, análise PCoA e projeção ambiental por envfit.



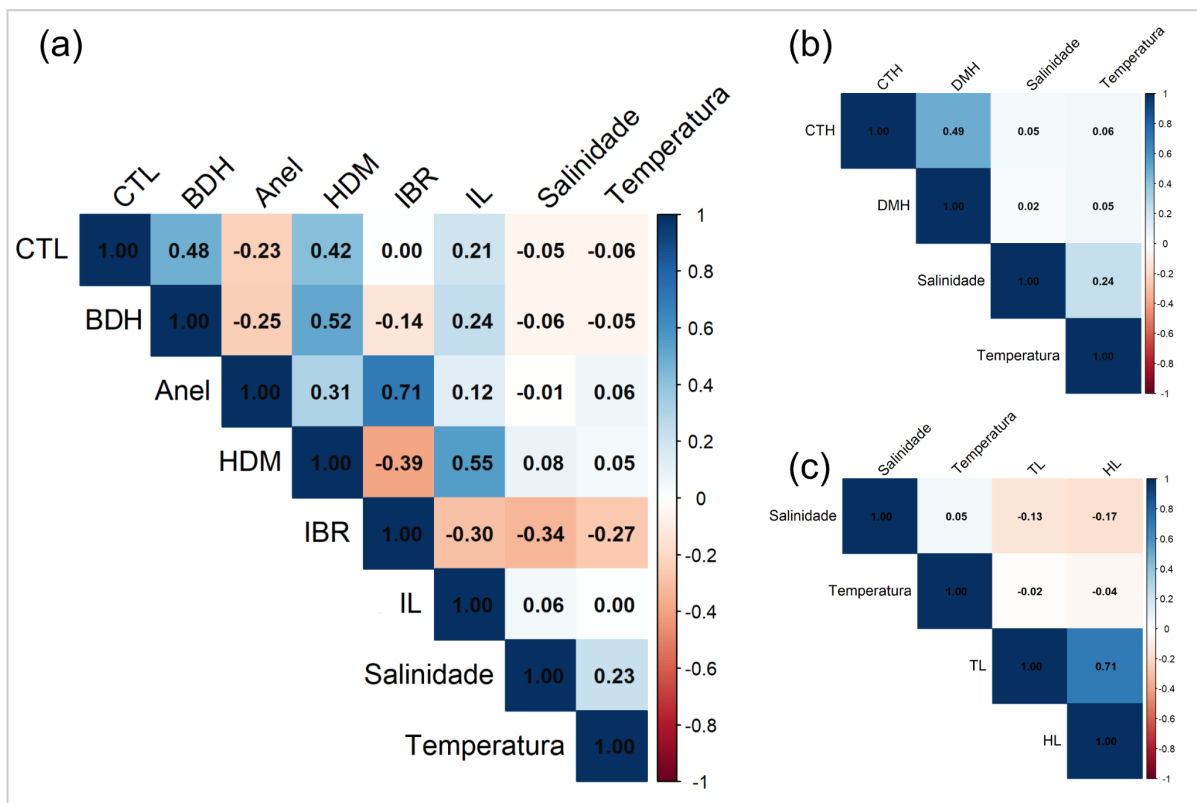
Fonte: A autora (2025).

3 RESULTADOS

A salinidade média de fundo foi majoritariamente menor na Argentina, assim como as temperaturas foram mais baixas em comparação com as águas brasileiras (Fig. 1), que são influenciadas por correntes quentes (MILOSLAVICH *et al.*, 2011). A distribuição do comprimento das colônias ao longo do gradiente de salinidade (Fig. 4) parece sugerir um padrão bimodal, efeito que pode estar relacionado aos níveis entre 34–35 ppt. Uma distribuição mais homogênea de amostras ao longo do gradiente seria necessária para confirmar essa hipótese. A ausência de um padrão semelhante com a temperatura, onde os dados apresentaram uma distribuição mais contínua ao longo do gradiente ambiental, sugere que a aparente bimodalidade observada com a salinidade pode refletir um viés amostral. A escassez de dados

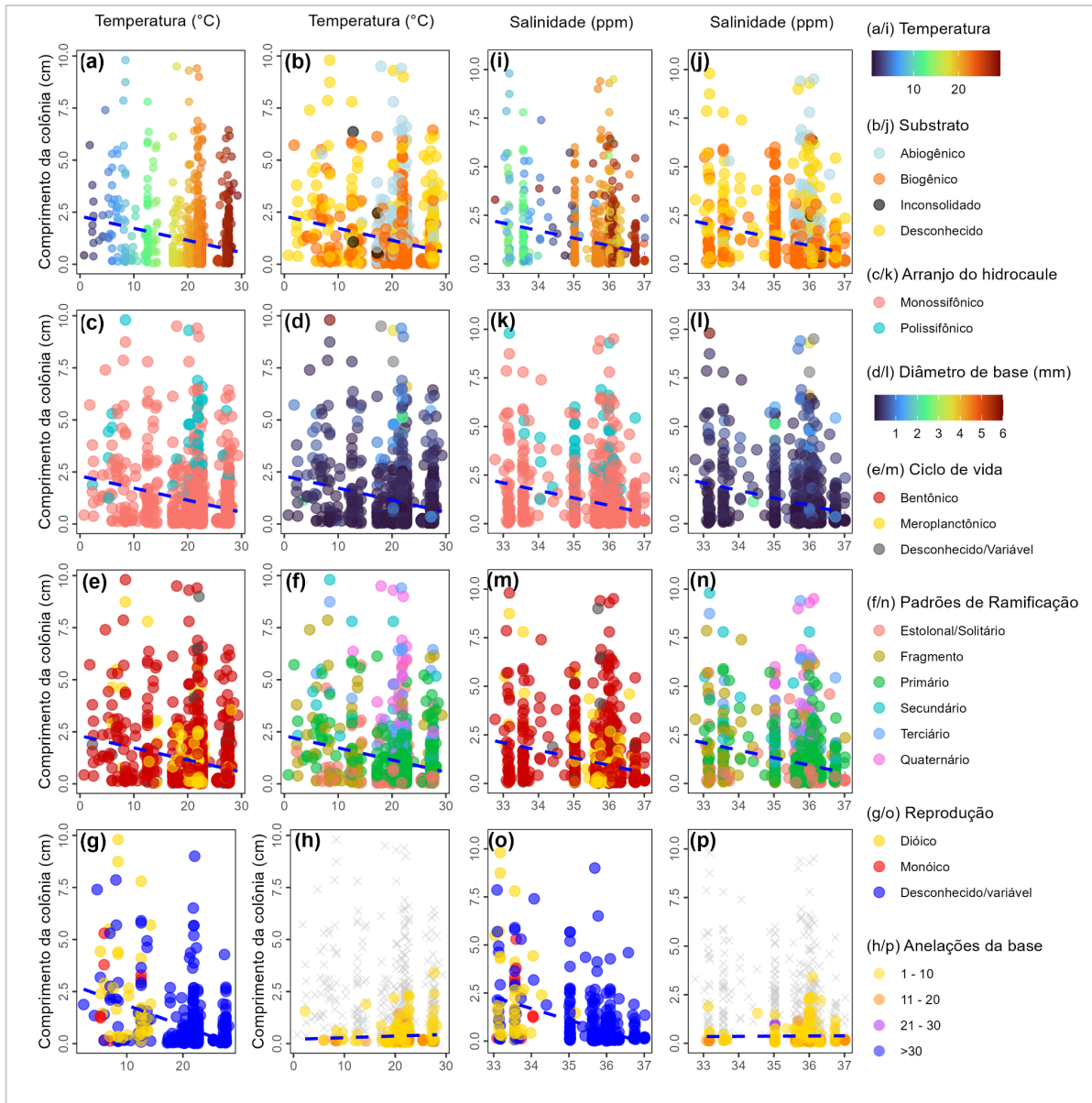
entre 34 e 35 ppt dificulta a identificação de transições graduais, embora seja à natureza do estudo, pode gerar interpretações incertas.

Figura 3. Representação das matrizes de correlação de Kendall, na parte superior e os valores P de significância das correlações entre as variáveis ambientais e os atributos funcionais quantitativos. (a) Análise para antoatecados e leptotecados. (b) Análise para os atributos específicos dos hidroides leptotecados. (c) Análise para os atributos específicos dos hidroides antoatecados. Os valores em rosa (negativos) indicam uma correlação inversa, *i.e.*, quando uma variável aumenta e a outra tende a diminuir; valores em azul (positivos) indicam uma correlação direta, *i.e.*, quando uma variável aumenta e a outra também tende a aumentar. CTL, média do comprimento total da colônia; BD, diâmetro da base do hidrocaule; Anel, número de anelações; HDM, média do diâmetro do hidrocaule; IBR, média do número de anelações base do entrenó; IL, comprimento do entrenó; TL, comprimento dos tentáculos; HL, comprimento do hidrante; CTH, média de comprimento total da hidroteca; DMH, média de diâmetro da margem hidrotecal.



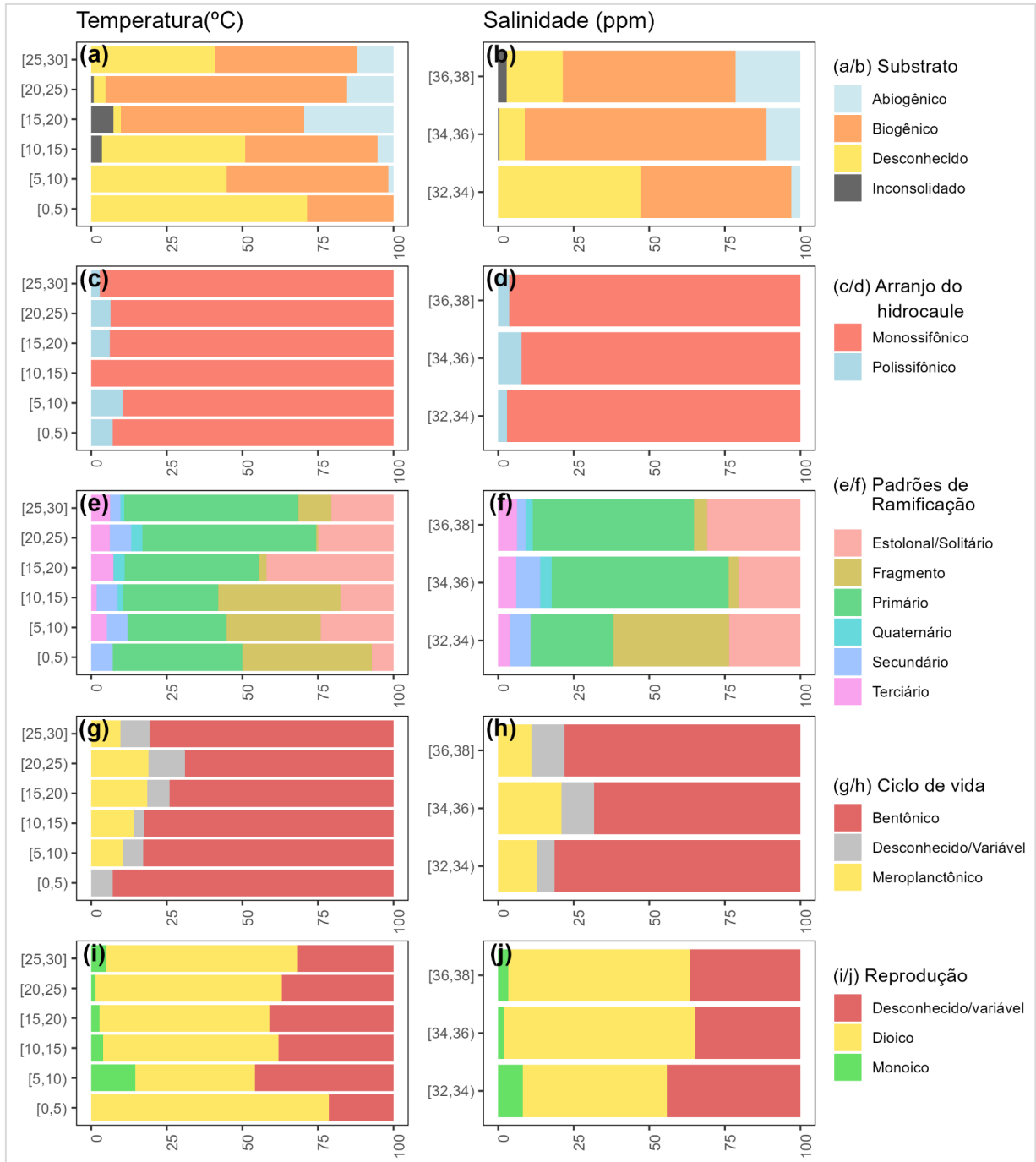
Fonte: A autora (2025).

Figura 4. Variação do comprimento das colônias de hidroides ao longo dos gradientes ambientais de temperatura (°C) e salinidade (ppt), bem como a distribuição de atributos morfológicos e ecológicos associados. (a/i) Distribuição por temperatura (°C); (b/j) tipo de substrato; (c/k) arranjo do hidrocaule; (d/l) diâmetro de base (mm); (e/m) ciclo de vida; (f/n) padrões de ramificação; (g/o) reprodução; e (h/p) número de anelações da base. Em cinza sinalizados os dados NA, não disponíveis, onde a medição dos valores não foi possível de ser feita. A linha tracejada em azul representa a tendência linear (método lm) entre salinidade e comprimento da colônia.



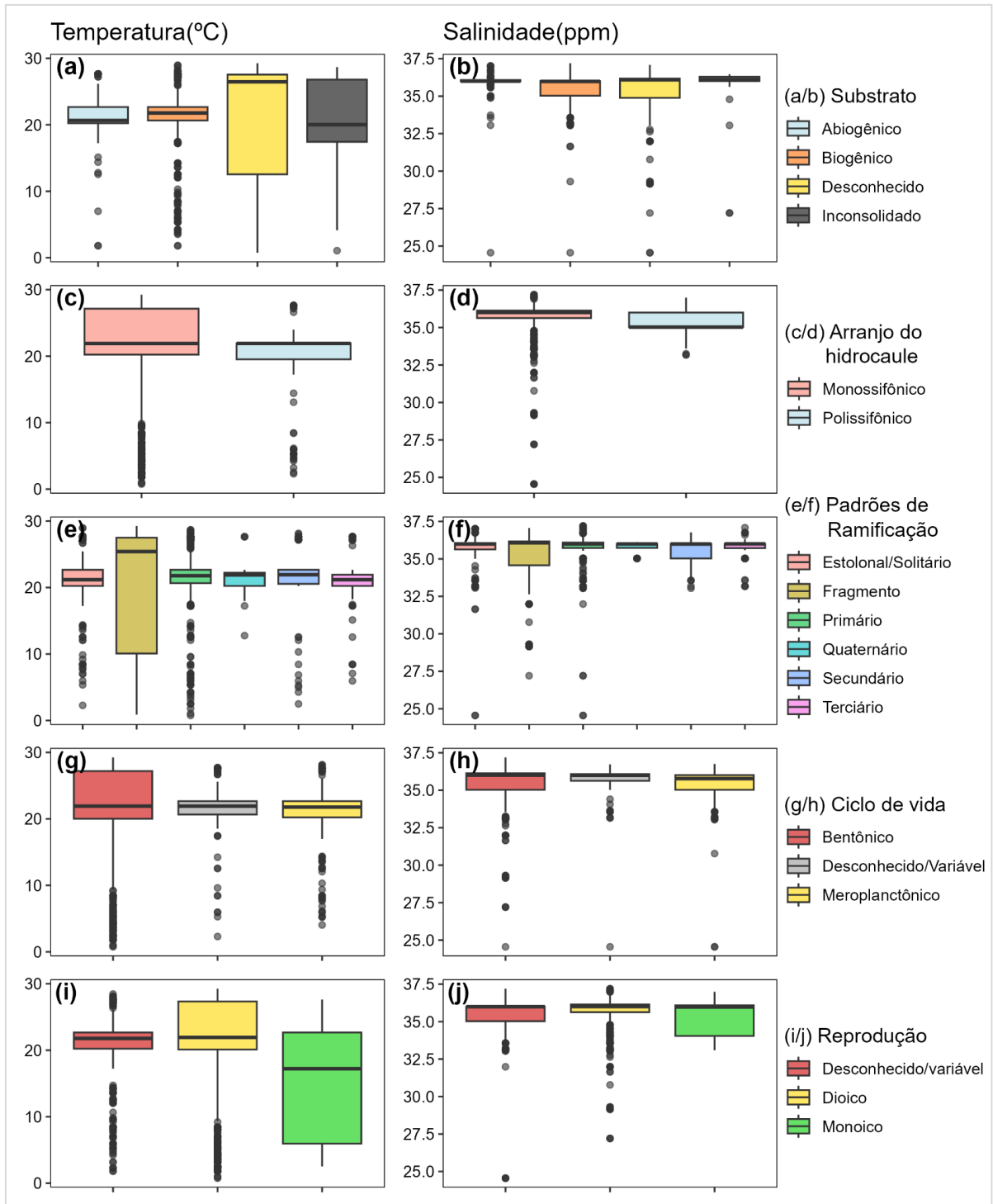
Fonte: A autora (2025).

Figura 5. Distribuição relativa dos atributos qualitativos, de ambas as ordens, entre a temperatura (°C) e salinidade (ppt), em relação ao (a/b) tipo de substrato; (c/d) arranjo do hidrocaule(e/f); padrões de ramificação; (g/h) ciclo de vida; (i/j) reprodução.



Fonte: A autora (2025).

Figura 6. Distribuição quantitativa dos atributos qualitativos entre a temperatura (°C) e salinidade (ppt), em relação ao (a/b) tipo de substrato; (c/d) arranjo do hidrocaule; (e/f); padrões de ramificação; (g/h) ciclo de vida; (i/g) reprodução.



Fonte: A autora (2025).

Foram identificados indícios de uma relação negativa fraca entre a salinidade e o comprimento das colônias, conforme observado nos painéis (i–p) da Figura 4. Essa tendência também foi corroborada pelo teste de correlação de Kendall (Figura 2a), sugerindo que, à medida que a salinidade aumenta, o comprimento das colônias tende a diminuir — embora essa associação não tenha apresentado significância estatística robusta. Em relação à temperatura, foi identificado um padrão negativo mais evidente (Figura 4a–h), indicando que colônias maiores estão associadas a ambientes com temperaturas mais baixas, o que reforça a influência de gradientes térmicos sobre atributos morfológicos dos hidroides.

A maioria das colônias está associada aos substratos biogênicos e desconhecidos em todas as faixas de temperatura e salinidade (Fig. 5a/b). Os substratos biogênicos incluem organismos coletados junto aos hidroides, como esponjas, algas, conchas de moluscos e outros hidroides — indicando casos de auto-epizoísmo. Com relação ao ciclo de vida (Fig. 5e), observou-se que colônias bentônicas (vermelho) apresentam, em média, comprimentos maiores do que as meroplanctônicas (amarelo), que são menos frequentes nos maiores comprimentos. Essa tendência também aparece na distribuição relativa (Fig. 5g/h), onde colônias meroplanctônicas são mais frequentes em temperaturas mais altas (25–30 °C) e estratos de salinidade entre (32–34 ppt). Quanto à distribuição dos atributos funcionais, poucos padrões marcantes foram encontrados. Um exemplo é o substrato biogênico, que parece ser mais frequente em faixas de temperaturas intermediárias (15–25 °C) (Fig. 5a). A distribuição relativa também revela a predominância do arranjo monossifônico sobre o polissifônico em todas as faixas de temperatura e salinidade (Fig. 5c/d). O ciclo de vida bentônico e a reprodução dioica foram os tipos mais frequentes na amostragem. No entanto, observa-se uma maior proporção de colônias monoicas (verde) em salinidade de 32 à 34 ppt e temperaturas mais baixas (0,5–10 °C) (Fig. 4i/j). Os boxplots permitem visualizar a distribuição dos atributos funcionais ao longo dos gradientes ambientais, revelando uma concentração mais acentuada nos estratos superiores de salinidade (Fig. 6b, d,

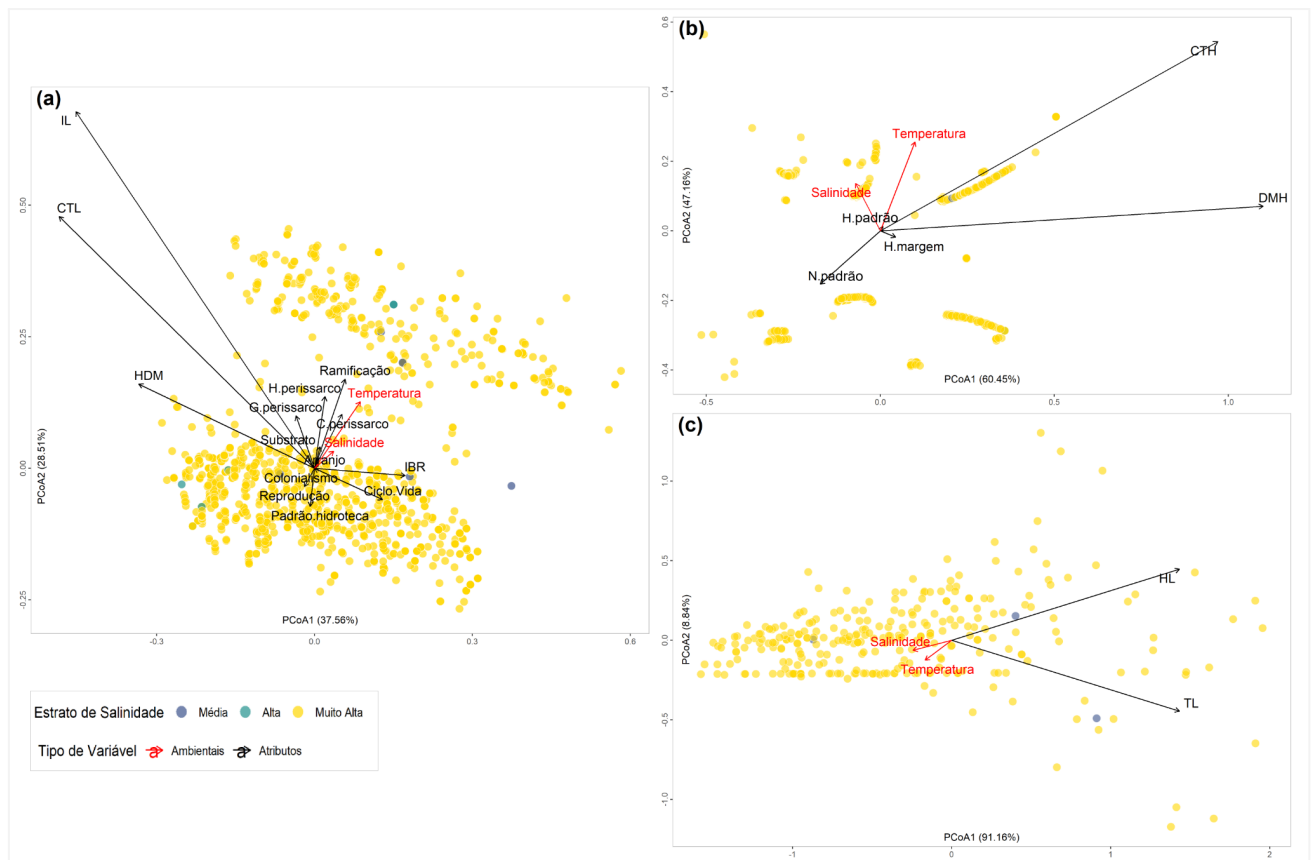
f, h, j)), enquanto a distribuição em relação à temperatura é mais equilibrada entre as diferentes faixas (Fig. 6a, c, e, g, i).

A análise de ordenação multivariada (PCoA), aliada ao teste de ajuste ambiental (envfit), revelou padrões contrastantes na associação entre atributos funcionais e variáveis ambientais entre os grupos taxonômicos analisados. Considerando as espécies de ambas as ordens (Fig. 7a), apenas a temperatura média de fundo apresentou relação estatisticamente significativa com a variação dos atributos funcionais ($p = 0,0024$), especialmente em associação com atributos como IBR, Ciclo de Vida e Arranjo. A salinidade, por sua vez, não se mostrou significativamente associada à ordenação funcional nesse conjunto mais amplo. Entre os leptotecados (Fig. 7b), tanto a temperatura ($p = 0,0001$) quanto a salinidade ($p = 0,0069$) foram significativamente correlacionadas com a distribuição funcional, indicando forte influência dessas variáveis ambientais sobre os atributos do grupo — com destaque para características relacionadas ao padrão de inserção e à margem da hidroteca (H.padrão, H.margem). Em contraste, no grupo dos Antoatecados (Fig. 7c), nenhuma das variáveis ambientais analisadas apresentou significância estatística em relação à distribuição dos eixos da PCoA, sugerindo que a variação funcional neste grupo independe da temperatura ou da salinidade, sendo explicada principalmente pelos próprios atributos estruturais, como HL e TL. Esses achados evidenciam respostas funcionais diferenciadas dos grupos frente às condições ambientais, refletindo possíveis variações em estratégias adaptativas.

A fim de averiguar os padrões de agrupamentos, em decorrência da polarização dos dados visualizados na PCoA (Fig. 7), utilizamos a clusterização hierárquica (método ward.D2), aplicada às coordenadas da PCoA (Fig. 8). Para ambas as ordens, a análise indicou a presença de dois agrupamentos estatisticamente distintos (Fig. 8a), com suporte de uma PERMANOVA ($F = 1332,17$; $R^2 = 0,393$; $p = 0,0001$). Quando testadas com as variáveis ambientais temperatura e salinidade apresentaram baixo poder explicativo dessa conformação, e apenas a temperatura mostrou efeito significativo ($F = 5,87$; $p = 0,004$; $R^2 = 0,0285$), mas com uma variação explicada modesta, enquanto a salinidade não teve efeito relevante (p

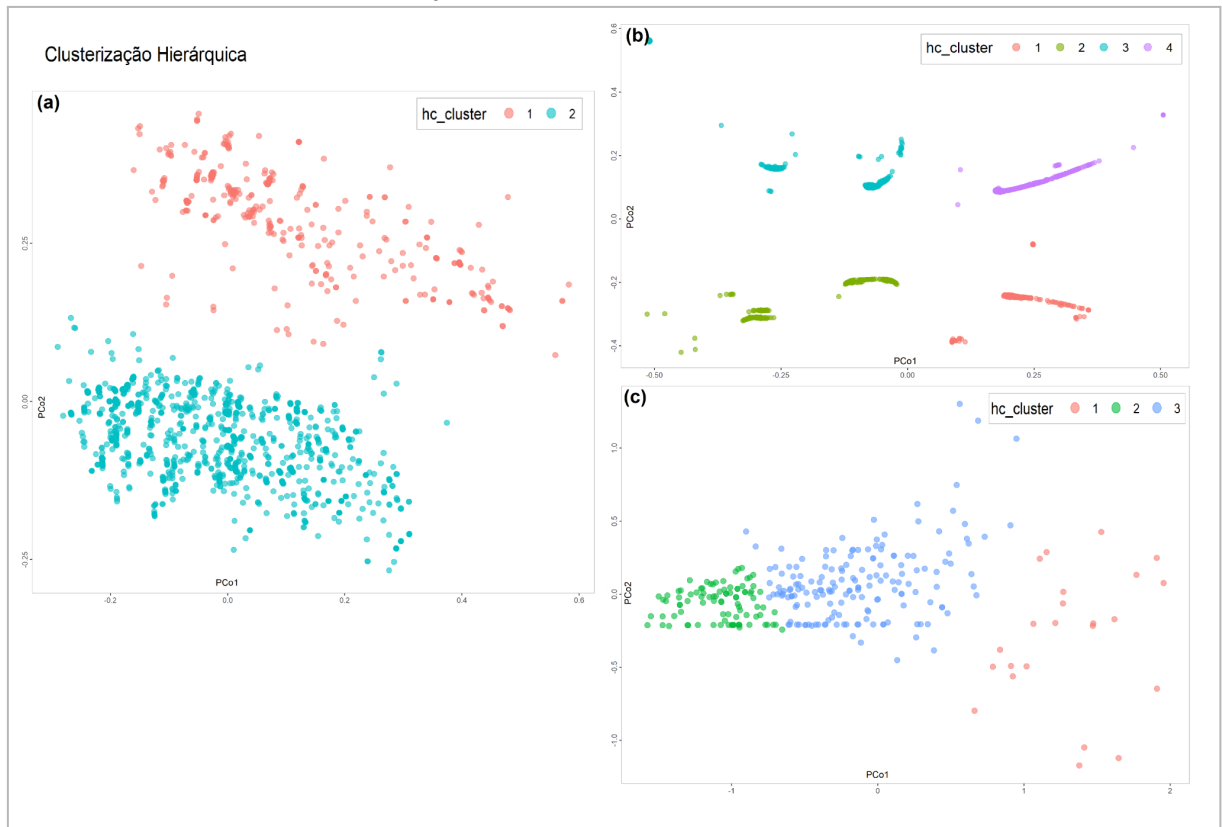
= 0,918). Para os Antoatecados, a solução mais adequada foi a divisão em três grupos (Fig. 8b), que apresentou a melhor média de silhueta (0,45) em comparação com outras alternativas. Um dos clusters ($n = 93$) destacou-se por sua alta coesão interna (silhueta média = 0,68). A PERMANOVA confirmou a robustez da estrutura, com os três grupos explicando aproximadamente 70,7% da variação total ($R^2 = 0,7075$; $F = 341,07$; $p = 0,001$). A qualidade da separação foi avaliada pelo índice de silhueta, cuja média foi 0,45, com um dos grupos destacando-se por sua alta coesão interna (silhueta média = 0,68). Adicionalmente, uma segunda PERMANOVA foi realizada para testar a associação entre as variáveis ambientais e a distribuição multivariada das amostras. A salinidade se aproximou do limiar de significância ($F = 2,82$; $p = 0,0837$), mas ambas variáveis ambientais (temperatura ou salinidade) não tiveram efeito significativo sobre a estrutura dos dados, com valores de R^2 muito baixos (0,26% e 0,98%, respectivamente). Esses resultados sugerem que a diferenciação observada entre os agrupamentos de Antoatecados não pode ser explicada pelas variáveis ambientais analisadas, apontando para a influência de outros fatores funcionais ou ecológicos. Já entre os Leptotecados, o cluster hierárquico indicou quatro agrupamentos bem definidos, com elevado suporte do índice de silhueta (média = 0,72). Embora todos os grupos apresentem valores entre 0,59 e 0,83, a PERMANOVA aplicada entre os clusters formados não teve significância estatística ($F = 3598,24$; $R^2 = 0,8619$; $p = 0,144$). A PERMANOVA com variáveis ambientais indicou que tanto a temperatura ($F = 18$; $p = 0,0001$) quanto a salinidade ($F = 4$; $p = 0,0342$) tiveram efeito significativo na distribuição funcional das amostras, no entanto, ambas tiveram baixo poder explicativo ($R^2 = 1,03\%$ e $0,22\%$, respectivamente).

Figura 7. Análise de Coordenadas Principais dos atributos funcionais quantitativos e qualitativos em relação às variáveis ambientais de salinidade e temperatura. (a) Atributos funcionais quantitativos e qualitativos associados aos leptotecados e antoatecados (todos os atributos, ver abreviaturas abaixo). (b) Atributos funcionais quantitativos e qualitativos associados aos Leptotecados (TL, HL). (c) Atributos funcionais quantitativos e qualitativos associados aos Antoatecados (CTH, DMH, H.margem, H.padrão, N.padrão). As variáveis ambientais estão destacadas em vermelho, enquanto os atributos funcionais aparecem em preto. O gradiente observado na nuvem de pontos reflete a variação do gradiente de salinidade registrado no ambiente. As setas maiores representam variáveis com maior influência sobre a dispersão das observações no gráfico, ou seja, aquelas variáveis que melhor explicam as diferenças nos dados, enquanto as setas menores representam as variáveis com menor influência no espaço das coordenadas principais, indicando aquelas que têm impacto limitado na variação dos dados. Atributos quantitativos: CTH, média do comprimento total da hidroteca; CTL, média do comprimento total da colônia; DMH, média do diâmetro da margem hidrotecal; HL, comprimento do hidrante; IBR, média do número de anelações base do entrenó; IL, média do comprimento do entrenó; TL, comprimento dos tentáculos); e atributos qualitativos (C.perissarco, exoesqueleto da colônia; G.perissarco, proteção do gonóforo; H.perissarco, exoesqueleto do hidrante/hidroteca; H.margem, margem hidrotecal; H.padrão, arranjo hidrotecal; HDM, diâmetro do hidrocládio; Ciclo.Vida, ciclo de vida; N.padrão, padrão nematotecal; Ramificação, padrões de ramificação).



Fonte: A autora (2025).

Figura 8. Projeção das Coordenadas Principais (PCoA) com agrupamentos definidos pela clusterização hierárquica (*hclust*, método *ward.D2*), aplicados às coordenadas da PCoA, com base em todos os atributos funcionais, mencionados na figura anterior. Agrupamento das amostras considerando ambas as ordens (Leptothecata e Anthoathecata) (a), antoatecados (b), e leptotecados (c). As cores representam os agrupamentos resultantes definidos por *cutree* em cada conjunto.



Fonte: A autora (2025).

4 DISCUSSÃO

A capacidade competitiva das colônias foi sugerida como associada ao seu tamanho (GILI & HUGHES, 1995). De fato, dimensões da colônia podem estar correlacionadas a outras partes como um todo. O tamanho total da colônia por sua vez pode estar relacionado ao substrato. Segundo Gili, Hughes (1995), as colônias geralmente dependem mais de substratos consolidados (biogênicos ou abiogênicos) para se fixar e crescer. Alguns estudos (FERNANDEZ *et al.*, 2020) sugerem que algumas colônias de hidroides desenvolveram adaptações nas hidrorrizas, semelhantes a raízes, que permitem uma melhor fixação em sedimentos inconsolidados. Segundo os autores essa estratégia, onde a hidrorriza apresenta

mais emaranhamentos, embora pouco documentada, já foi observada. Algumas espécies de Antoatecados de grande porte, como aquelas dos gêneros *Eudendrium* Ehrenberg, 1834 e *Ectopleura* L. Agassiz, 1862, geralmente também apresentam hidrantes maiores, proporcionais aos tamanhos de suas colônias. Observamos em nossas análises (Fig. 3c), uma correlação positiva forte entre os comprimentos de tentáculos (TLM) e de hidrantes (HLM), indicando que colônias com hidrantes maiores tendem a ter tentáculos proporcionalmente maiores.

Já em relação às dimensões coloniais, observou-se um padrão esperado: colônias com maior comprimento apresentam, por conseguinte, maior diâmetro basal, ainda que haja reservas com o baixo número amostral destas (Fig. 4d/l, vermelho/amarelo). Também encontramos uma correlação negativa entre o comprimento total da colônia e a salinidade e temperatura, este padrão corrobora os achados de Fernandez *et al.* (2023).

Por um lado, esse padrão conta com uma esperada explicação mecânica, já que grandes dimensões de comprimento colonial, presumidamente demandam maiores dimensões de diâmetro basal para evitar a quebra da colônia em ambientes de maior hidrodinamismo (uma variável ambiental não avaliada neste estudo), como já mencionado acima. Entre as demais estratégias que teoricamente poderiam evitar a quebra de colônias maiores em relação ao hidrodinamismo, como a fasciculação e a presença de anelações basais. O mecanismo da fasciculação envolve a fusão de múltiplos tubos o que, funcionalmente, pode conferir à colônia um maior suporte estrutural favorecendo, assim, o crescimento de colônias de grande porte (cf. Fig. 3c/k). Um exemplo desse padrão é *Callicarpa chazaliei* Versluys, 1899, cujas colônias polissifônicas podem ultrapassar 20 cm de altura (Moura *et al.*, 2022).

Além dessas estratégias morfológicas, estudos experimentais demonstram como as colônias de hidroides respondem plasticamente às mudanças no regime de correntes, ajustando sua estrutura e crescimento de acordo com a direção e intensidade do fluxo. Svoboda (1976) testou em laboratório como as correntes influenciam colônias da espécie *Aglaophenia picardi* Svoboda, 1979 fazendo observações importantes a respeito. O autor observou que nos períodos de ausência de correntes – o fluxo de correntes era desligado, os hidrantes eram

absorvidos, deixando apenas os estolões e entrando em um estado de dormência. Quando as ondas retornaram, a dormência era quebrada e a regeneração reiniciada. As colônias orientadas perpendicularmente à corrente maximizam a captura de partículas, contudo, quando a direção da corrente muda, essa eficiência é comprometida. Caso a corrente mudasse a direção, os novos brotos cresceriam perpendicularmente à nova direção da corrente. Se as correntes fossem distintas entre a base e o topo da colônia, a estrutura da colônia, cresceria ao invés do padrão de pena, com os ramos alternados entre si, cresceriam em um padrão helicoidal. Esse estudo demonstra claramente como podem ser efetivas as mudanças plásticas ao qual essa espécie de hidroide passa para ter uma melhor adaptabilidade ao ambiente, conseguindo capturar mais alimento em decorrência dessas alterações. O autor conclui que os hidroides da família Aglaopheniidae, construídos simetricamente e de forma bilateral, especialmente as espécies grandes e ramificadas que habitam fundos profundos, são altamente adaptados a fluxos de água unidirecionais. Em contrapartida, nas zonas mais rasas, as colônias de Aglaopheniidae desenvolvem-se de forma mais compacta e elástica, adquirindo características hidrodinâmicas mais robustas. Em *C. chazaliei*, espécie mencionada anteriormente, foi registrada a uma profundidade de 65 m, polissifônica (Moura *et al.*, 2022) e ramificada. Sua colônia possui uma estrutura em forma de pena ou pluma, referida pelo autor como leque. Esse exemplo ilustra como a combinação entre polissifonia e ramificações contribui para o sucesso da colônia em regiões mais profundas, onde o crescimento não é limitado pelo hidrodinamismo intenso, como ocorre nas regiões mais rasas.

Já o número de anelações no ramo principal e nos secundários proporcionam maior mobilidade à colônia (GILI & HUGHES, 1995). Anelações estão presentes em gêneros de leptotecados de pequeno porte, como *Obelia* Péron & Lesueur, 1810 e *Clytia* Lamouroux, 1812, assim como em gêneros de maior porte, como o antoatecado *Eudendrium*. Funcionalmente, um maior número de anelações contribuiria para uma maior maleabilidade da colônia em ambientes hidrodinâmicos, diminuindo a chance de sua quebra. Os nossos dados corroboram os achados de Murdock (1976) e Svoboda (1976). Murdock (1976) estudou as anelações em três

espécies de hidroides, concluindo que as regiões das colônias onde as anelações ocorriam tornam o perissarco mais flexível – tubos sanfonados são mais flexíveis do que tubos retos, auxiliando na orientação passiva das colônias às correntes, de água e facilitando uma maior captura de partículas.

Nossas análises revelaram a correlação negativa entre a média de anelações na base do entrenó (IBR) com a salinidade ($t=-0,34$; Fig. 4a) e temperatura ($t=-0,27$). De forma semelhante, a salinidade também apresentou uma correlação negativa, porém fraca, com o diâmetro do hidrocládio (HDM; $t=-0,39$) em antoatecados, sugerindo que colônias com hidrocaules de hidrocládios mais grossos tendem a ocorrer em condições de menor salinidade. Essas relações podem refletir adaptações estruturais a ambientes rasos, hidrodinamicamente instáveis e sujeitos à sedimentação, onde colônias mais flexíveis — por meio de maior número de anelações —, teriam maior vantagem adaptativa. Complementarmente, regiões com salinidade mais baixa, como estuários ou áreas influenciadas por águas fluviais, também apresentam maior aporte de nutrientes e matéria orgânica, o que poderia favorecer o crescimento de colônias maiores e morfologicamente mais complexas. Todas essas características, *viz.*, menor salinidade e temperaturas mais baixas, além de ambientes rasos e bastante hidrodinâmicos, são variáveis comuns em águas mais ao sul América.

As relações entre colônias maiores e mais complexas já foram discutidas face a outros parâmetros ambientais, como por exemplo em função da batimetria (Fernandez *et al.*, 2020). Verificou-se uma maior ocorrência, a partir de mil metros de profundidade, os hidroides tendem a diminuir de tamanho e serem solitários, inférteis e meroplanctônicos (*i.e.*, com medusa no ciclo de vida), embora não haja uma relação linear simples entre esses parâmetros, pois as variáveis ambientais atuam usualmente de forma conjunta, moldando os organismos, principalmente em ambientes aquáticos (Fernandez *et al.*, 2020).

Em relação à temperatura e à profundidade, colônias de hidroides mais ramificadas foram amostradas em substratos consolidados, enquanto substratos inconsolidados limitaram a complexidade dessas colônias – mas à medida que a

profundidade aumenta, a disponibilidade de substratos duros diminui, o que impacta diretamente a distribuição e o desenvolvimento colonial (Fernandez *et al.*, 2020). Nossos resultados (Fig. 4b) corroboram essa relação, evidenciando que colônias maiores estão associadas a substratos mais estáveis ou consolidados, sejam eles de origem biogênica ou abiogênica, enquanto substratos inconsolidados resultam em colônias menores. Desta forma, é evidente que diversos fatores interagem para moldar a morfologia das colônias em contextos ambientais específicos. Contudo, em nosso estudo, a salinidade não se sobressaiu como um fator na modulação dos atributos morfofuncionais dos hidroides, dentro do conjunto de dados analisados. A temperatura, foi o fator que mais influenciou a distribuição dos atributos funcionais (Fig. 7). De acordo com os resultados do envfit, a temperatura teve significância estatística nos diagramas de PCoA dos Leptotecados ($p = 0,0001$) e de ambas as ordens ($p = 0,0024$), enquanto que a salinidade só foi significativa na análise dos Leptotecados ($p = 0,0069$).

Como observamos uma tendência de agrupamentos dos pontos nos diagramas de PCoA, realizamos análises adicionais a posteriori, com o objetivo de testar se esses agrupamentos poderiam ser explicados pelas variáveis ambientais consideradas no capítulo. De maneira geral, o agrupamento funcional gerado pelo hclust (Fig. 8) foi melhor sustentado nos Antoatecados, com considerável suporte estatístico pela PERMANOVA ($R^2 = 0,7075$; $p = 0,001$), mesmo com uma silhueta média moderada (0,45). Apesar da menor coesão visual, os agrupamentos refletem diferenças estruturais significativas entre os conjuntos funcionais. Já em relação aos Leptotecados, que embora tenham apresentado elevada coesão interna (silhueta média = 0,72), não apresentaram significância estatística na PERMANOVA entre os grupos. Isto pode indicar que a estrutura visualmente bem delimitada pode ter sido influenciada por desequilíbrios internos ou limitações amostrais. Na análise conjunta de ambas as ordens, observamos a separação estatisticamente significativa entre dois grupos formados ($p = 0,0001$), com silhueta média intermediária (0,52), indicando uma organização funcional perceptível, porém menos informativa que nas análises específicas por ordem.

Quanto às variáveis ambientais, apenas nos Leptotecados e no conjunto combinado das ordens ao menos uma variável (temperatura ou salinidade) apresentou significância estatística. Ainda assim, o baixo poder explicativo observado ($R^2 < 3\%$) sugere que essas variáveis contribuem apenas de forma marginal para a estrutura funcional dos dados observados. Nos Antoatecados, a ausência de significância ambiental reforça a hipótese de que outros fatores podem estar mais fortemente associados à diferenciação funcional. Como processos ecológicos, biogeográficos ou traços específicos de história de vida, que embora relevantes, não foram incluídos, por fugirem ao escopo funcional deste capítulo. Esses achados destacam a importância de combinar abordagens estatísticas, exploratórias e ambientais para compreender melhor os padrões de organização funcional em grupos de invertebrados, como os hidrozoários.

5 CONCLUSÕES

Os resultados deste estudo demonstram que atributos morfológicos de colônias de hidrozoários, especialmente o comprimento, parecem responder de forma distinta aos gradientes ambientais de salinidade e temperatura. A distribuição do comprimento ao longo do gradiente salino sugere um padrão bimodal, possivelmente influenciado por lacunas amostrais entre 34–35 ppt. Esse padrão ressalta a importância da coleta integrada de dados bióticos e abióticos durante levantamentos de campo, pois lacunas na amostragem ambiental podem limitar a interpretação dos padrões ecológicos. Na ausência de medições locais, recorre-se com frequência a bases de dados ambientais secundárias, como o BioOracle, que embora contenha dados padronizados são valiosos para estudos em larga escala. Uma estratégia amplamente adotada nos estudos macroecológicos e biogeográficos atuais, esses dados podem atenuar variações ecológicas mais sutis, especialmente em ambientes complexos, como regiões estuarinas e áreas costeiras.

Os resultados apontaram uma relação negativa e clara entre a temperatura e o comprimento das colônias, com evidências de que colônias maiores tendem a ocorrer em ambientes com temperaturas mais baixas. Esse padrão, mais evidente nos quadros de dispersão e nos testes de correlação, sugere que o gradiente

térmico pode atuar como um filtro ecológico mais determinante sobre a morfologia colonial do que a salinidade, pelo menos dentro do conjunto de dados analisados. De forma geral, os achados reforçam a relevância de variáveis ambientais na modulação de traços morfológicos dos hidrozoários, apesar das limitações amostrais e dos fatores ambientais envolvidos na complexidade dos ambientes marinhos.

REFERÊNCIAS

ASSIS, J. *et al.* Bio-ORACLE v2.0: Extending marine data layers for bioclimatic modelling. **Global Ecology and Biogeography**, 2017.

BARDI, J. **Comunidades de hidrozoários (Cnidaria) estuarinos do sudeste e sul do Brasil**. 2011. São Paulo, Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, 197p.

CALDER, D. R. The zonation of hydroids along salinity gradients in South Carolina estuaries. In: **Coelenterate ecology and behavior**. Boston, MA: Springer US, 1976. p. 165–174.

CALDER, D. R. Hydroida from estuaries of South Carolina, USA: families Sertulariidae and Plumulariidae. **Proceedings of the Biological Society of Washington**, v. 96, n. 1, p. 7–28, 1983.

CALDER, D.; CHOONG, H.; CARLTON, J.; *et al.* Hydroids (Cnidaria: Hydrozoa) from Japanese tsunami marine debris washing ashore in the northwestern United States. **Aquatic Invasions**, v. 9, p. 425–440, 2014.

CORNELIUS, P. F. S. Medusa loss in leptolid Hydrozoa (Cnidaria), hydroid rafting, and abbreviated life-cycles among their remote-island faunae: An interim review. **Scientia Marina**, v. 56, p. 245–261, 1992.

CUNHA, A. F.; MARONNA, M. M.; MARQUES, A. C. Variability on microevolutionary and macroevolutionary scales: a review on patterns of morphological variation in Cnidaria Medusozoa. **Organisms Diversity & Evolution**, v. 16, p. 431–442, 2016.

DAŃKO, A.; SCHAIBLE, R.; DAŃKO, M. J. Salinity effects on survival and reproduction of hydrozoan *Eleutheria dichotoma*. **Estuaries and Coasts**, v. 43, p. 360–374, 2020.

DI CAMILLO, C. G. *et al.* Hydroids (Cnidaria, Hydrozoa): A Neglected Component of Animal Forests. **Marine Animal Forests**, p. 397–427, 2017.

FERNANDEZ, M. O. *et al.* Traits and depth: What do hydroids tell us about morphology and life-history strategies in the deep sea? **Global Ecology and Biogeography**, v. 29, n. 5, p. 908–924, 2020.

FERNANDEZ, M. O.; JAIMES-BECERRA, A.; MARQUES, A. C. Trait–environment relationships of hydroids (Cnidaria: Hydrozoa) across large spatial and environmental gradients in the Atlantic Ocean. **Global Ecology and Biogeography**, v. 32, n. 4, p. 548–560, 2023.

FOLINO-ROREM, N. C.; RENKEN, C. J. Effects of salinity on the growth and morphology of the invasive, euryhaline hydroid *Cordylophora* (Phylum Cnidaria, Class Hydrozoa). **Invertebrate Biology**, v. 137, n. 1, p. 78–90, 2018.

GILBERT, S. F. Ecological developmental biology: environmental signals for normal animal development. **Evolution & development**, v. 14, n. 1, p. 20–28, 2012.

GILI, J. M.; HUGHES, R. G. The ecology of marine benthic hydroids. **Oceanography and Marine Biology: an Annual Review**, v. 33, p. 351–426, 1995.

GOWER, J. C. A general coefficient of similarity and some of its properties. **Biometrics**, p. 857–871, 1971.

GROHMANN, P. A. Importância dos acompanhamentos de longa duração no estudo da biodiversidade: exemplo da fauna de hidróides (Cnidaria) da Baía do Espírito Santo. **Floresta e Ambiente**, v. 13, n. 2, p. 97–112, 2006.

KAWAMURA, M.; KUBOTA, S. Influences of temperature and salinity on asexual budding by hydromedusa *Proboscoidactyla ornata* (Cnidaria: Hydrozoa:

Proboscoidactylidae). **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 88, n. 8, p. 1601–1606, 2008.

KECK, B. P. *et al.* Fish functional traits correlated with environmental variables in a temperate biodiversity hotspot. **PLoS One**, v. 9, n. 3, p. e93237, 2014.

KENDALL, M. G. A new measure of rank correlation. **Biometrika**, v. 30, n. 1–2, p. 81–93, 1938.

KINNE, O.; PAFFENHÖFER, G. A. Hydranth structure and digestion rate as a function of temperature and salinity in *Clava multicornis* (Cnidaria, Hydrozoa). *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, v. 12, n. 4, p. 329–341, 1965.

MENDOZA-BECERRIL, M. A. *et al.* Exoskeletons of Bougainvilliidae and other Hydroidolina (Cnidaria, Hydrozoa): Structure and composition. **PeerJ**, v. 5, p. e2964, 2017.

MILLARD, N. A. H. Monograph on the Hydroida of southern Africa. **Annals of the South African Museum**, v. 68, p. 1–513, 1975.

MILOSLAVICH, P. *et al.* Marine Biodiversity in the Atlantic and Pacific Coasts of South America: Knowledge and Gaps. **PLoS ONE**, v. 6, p. e14631, 2011.

MOURA, A. C.; CAMPOS, F. F.; PÉREZ, C. D. Rediscovery and redescription of *Callicarpa chazaliei* Versluys, 1899 (Cnidaria: Hydrozoa) in the southwestern Atlantic Ocean. **Zootaxa**, v. 5120, p. 251–262, 2022.

MURDOCK, G. R. Hydroid skeletons and fluid flow. In: **Coelenterate ecology and behavior**. Boston, MA: Springer US, 1976. p. 33–40.

OKSANEN, J. *et al.* **vegan: Community Ecology Package**. R package version 2.6-6.1, 2024. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>. Acesso em: 6 abril 2025.

R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing.** Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2024. Disponível em: <https://www.r-project.org/>.

RONOWICZ, M.; WŁODARSKA-KOWALCZUK, M.; KUKLIŃSKI, P. Patterns of hydroid (Cnidaria, Hydrozoa) species richness and distribution in an Arctic glaciated fjord. **Polar Biology**, v. 34, p. 1437–1445, 2011.

RONOWICZ, M.; WŁODARSKA-KOWALCZUK, M.; KUKLIŃSKI, P. Hydroid epifaunal communities in Arctic coastal waters (Svalbard): effects of substrate characteristics. **Polar Biology**, v. 36, p. 705–718, 2013.

ROSSO, S.; MARQUES, A. C. Is there any conspicuous geographical pattern in intertidal hydrozoan distribution along the coast of sao paulo state, southeastern brazil?. In: **Programme and Abstracts**. 1995.

SCHUCHERT, P. The European athecate hydroids and their medusae (Hydrozoa, Cnidaria): Capitata part 2. **Revue suisse de zoologie**, v. 117, p. 337–555, 2010.

SMYTH, K.; ELLIOTT, M. Effects of changing salinity on the ecology of the marine environment. In: SOLAN, M.; WHITELEY, N. (Org.). **Stressors in the marine environment: physiological and ecological responses; societal implications**. Oxford: Oxford University Press, p. 161–174, 2016.

SVOBODA, A. The orientation of Aglaophenia fans to current in laboratory conditions (Hydrozoa, Coelenterata). In: **Coelenterate ecology and behavior**. Boston, MA: Springer US, 1976. p. 41–48.

VIOLLE, C. *et al.* Let the concept of trait be functional!. **Oikos**, v. 116, n. 5, p. 882–892, 2007.

PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO E ESTRUTURA TAXONÔMICA DE HIDROIDES AO LONGO DA COSTA ATLÂNTICA OCIDENTAL: INFLUÊNCIAS AMBIENTAIS E BIOGEOGRÁFICAS

RESUMO

Estudos biogeográficos tendo os hidroides por modelo constituem uma área de pesquisa ainda em desenvolvimento, mas que apresenta uma maior intensidade nas últimas décadas. A linha de costa do Brasil, Uruguai e Argentina, com aproximadamente 13.000 km, abriga uma diversidade de habitats e condições ambientais, incluindo fozes de grandes rios e correntes marinhas que influenciam a distribuição da biota. O objetivo deste estudo foi analisar os padrões de distribuição das espécies de hidroides ao longo dessa costa, comparando-os com as assembleias do Caribe, além de avaliar as características das zonas oceânicas e suas relações com variáveis ambientais, como salinidade, temperatura, produtividade primária, correntes oceânicas e clorofila. Para tal, foram analisados dados de 535 espécies, extraídos de diversas fontes bibliográficas publicadas entre 1946 e 2022, além de bancos de dados e coleções, totalizando 1.953 pontos amostrados ao longo da costa atlântica ocidental, desde a zona caribenha até o sul da Argentina (28°N – 53°S). As análises de agrupamento foram UPGMA e a ordenação de nMDS, com dados de ocorrência transformados pelo índice de Sorensen. Além disso, procedemos às análises dos índices de Distinção Taxonômica Média (AVTD - Delta+) e Variação da Distinção Taxonômica (VarTD - Lambda+), visando a verificar o grau de estruturação das assembleias. O agrupamento por UPGMA revelou a formação de dois grandes grupos: um compreendendo as quadrículas geográficas do Brasil e do Caribe, e outro formado pelas quadrículas do Sul do Brasil, Uruguai e Argentina. A foz do Rio Amazonas foi identificada como um filtro semipermeável, com um compartilhamento de 26,7% das espécies entre o Caribe e o Brasil, enquanto a região Sudeste do Brasil, caracterizada como um *'hotspot'* de biodiversidade, apresenta maior a riqueza de espécies, atribuída a uma série de fatores sinérgicos. As assembleias do Brasil e do Uruguai–Argentina seguem padrões descritos por Miloslavich e colaboradores, com menor diversidade em áreas distantes da costa e das ilhas oceânicas, devido à baixa produtividade. A região da foz do Río de La Plata apresenta uma composição de espécies distintas, influenciada por gradientes de salinidade. Entre as cinco variáveis ambientais analisadas, os principais fatores que moldam a distribuição das espécies foram a salinidade, a clorofila e as correntes oceânicas.

Palavras-chave: Biogeografia; correntes oceânicas; riqueza de espécies.

1 INTRODUÇÃO

A linha de costa do Brasil, Uruguai e Argentina abrange cerca de 13.000 km e sustenta uma rica diversidade de climas e habitats (MILOSLAVICH *et al.*, 2011). A região do Oceano Atlântico Sul Ocidental (SWAO), compreendendo as zonas costeiras do Brasil, Uruguai e Argentina, é influenciada por três correntes primárias, a saber, a Corrente Equatorial Sul (SEC), a Corrente do Brasil (BC) e a Corrente das Malvinas/Falkland (FC) (HAMILTON, 2018). Essas correntes impactam a distribuição de nutrientes, calor e advecção de organismos ao longo do litoral (HAYS, 2017). A Corrente do Brasil caracteriza-se por águas quentes e pobres em nutrientes, enquanto a Corrente das Malvinas/Falkland, originada de uma bifurcação na Corrente Circumpolar Antártica, carrega águas frias e ricas em nutrientes para o norte. A convergência dessas correntes cria gradientes térmicos e de salinidade, além de redemoinhos, que influenciam os ecossistemas locais (PIOLA; FALABELLA, 2009).

Além das correntes, a região possui plumas pluviais significativas, como as dos rios Amazonas, São Francisco e La Plata. A foz do Rio Amazonas (0°42'N 50°17'W), por si só, é responsável pelo aporte fluvial de 180 mil m³/s no Atlântico (SILVA *et al.*, 2009). A pluma de água doce gerada por essa foz tem profundidade variável, mas que não ultrapassa os 25 metros (MOURA *et al.*, 2016), e essa massa de água doce é impulsionada para o noroeste pela Corrente Norte do Brasil, uma bifurcação da Corrente Sul Equatorial, que flui em direção às Guianas (COLES *et al.*, 2013; MILOSLAVICH *et al.*, 2011; SILVA *et al.*, 2009). Outro estuário importante na região é o do Rio São Francisco (10°25'S, 36°23'W, situado na região Nordeste do Brasil (10°36'S, 36°23'W), entre os estados de Sergipe e Alagoas. Embora seja a segunda maior bacia hidrográfica do Brasil, o fluxo do Rio São Francisco é significativamente reduzido devido à construção de barragens ao longo de seu curso, além de apresentar variação diária e sazonal, devido ao regime de chuvas sua pluma varia entre 800–8000 m³/s (KNOPPERS *et al.*, 2004), e seu estuário sofre impactos antropogênicos decorrentes da agricultura e da carcinicultura (SANTOS *et al.*, 2014). A pluma costeira do São Francisco normalmente se propaga

para o sul, onde encontra a Corrente Sul Equatorial (SEC), modificando as características da costa (SANTOS *et al.*, 2014). Por fim, o estuário do Rio de La Plata (34°27'S 58°08'W), o segundo maior da América do Sul, é formado pela confluência dos rios Paraná e Uruguai, com uma descarga anual média de 22 mil m³/s (MIANZAN *et al.*, 2001; MOREIRA; SIMONATO, 2019). Este estuário apresenta uma estratigrafia estável ao longo do ano, com uma pluma menos densa nas áreas superficiais em direção ao oceano, o que está associado à redução da biodiversidade (ACHA *et al.*, 2003; MILOSLAVICH *et al.*, 2011). O estuário do Rio de La Plata também sofre a influência direta de atividades portuárias e das populações humanas das áreas metropolitanas das capitais do Uruguai e da Argentina (MIANZAN *et al.*, 2001).

Em termos de conhecimento biogeográfico, a fauna de diversas áreas do SWAO continua insuficientemente caracterizada (cf. FERNANDEZ; MARQUES 2018). Além desse desconhecimento relacionado à falta de amostragem adequada, colabora o fato que, historicamente, estudos biogeográficos de organismos marinhos têm priorizado táxons considerados economicamente importantes (MILOSLAVICH *et al.*, 2011; TARGINO; GOMES, 2020). Esse hiato e conhecimento acentua-se com a negligência de estudos realizados nas costas norte e nordeste do Brasil (MOURA; CAMPOS; PÉREZ, 2022; MOURA *et al.*, 2023; CAMPOS *et al.*, 2024), o que demonstra a necessidade de ampliar os estudos básicos de taxonomia e faunística.

Dentre os sistemas biogeográficos propostos para os ambientes marinhos, dois se destacam por apresentarem abordagens para o estudo de espécies sésseis. Spalding *et al.* (2007) construíram o sistema de ecorregiões marinhas do mundo (MEOW), considerando divisões geográficas e políticas, para áreas costeiras e de plataforma continental em escala global, com três níveis. Os reinos, abrangem habitats únicos com história evolutiva e alto endemismo, definidos por táxons distintos. Já as províncias, correspondem a biomas com certa coesão evolutiva e endemismo. E ecorregiões, são áreas menores com composição de espécies relativamente homogêneas. Outra proposta de divisão biogeográfica regional para as costas Atlântica e Pacífica da América do Sul foi baseada em dados do OBIS (Ocean Biodiversity Information System) e literatura de acesso livre, reunindo 300 mil

registros, com 7 mil espécies de diferentes grupos (MILOSLAVICH *et al.*, 2011), com dados de presença para o país, mas sem coordenadas. As seis subdivisões – a saber, Pacífico Leste Tropical, Sistema de Corrente Humboldt (Oceano Pacífico), Atlântico Oeste Tropical (Guianas), Caribe, Plataforma Brasileiras e Plataforma Patagônica (Uruguai–Argentina) – foram baseadas em correntes oceânicas, distribuição de espécies, e dados de produtividade primária.

Nos últimos anos, os estudos biogeográficos ao longo do Oceano Atlântico Sul Ocidental (SWAO) tendo hidroides como modelo têm se intensificado (FERNANDEZ *et al.*, 2020; MERCADO CASARES *et al.*, 2017; MIRANDA *et al.*, 2015; 2021). O termo hidroide refere-se a um grupo não-monofilético da classe Hydrozoa, caracterizado por sua fase sésil e bentônica, incluindo espécies das ordens “Anthoathecata” (também não monofilético) e Leptothecata (e.g., MILLARD, 1975). Esses organismos são colonizadores pioneiros de ecossistemas marinhos de fundo duro (MIGOTTO *et al.*, 2001), com crescimento rápido devido à reprodução assexuada e uma ampla diversidade fenotípica (GILI; HUGHES, 1995; CUNHA *et al.*, 2022). Hidroides podem ser encontrados desde zonas intermareais até profundidades abissais, em todas as latitudes (SCHUCHERT, 2010; RNOWICZ *et al.*, 2011; 2013; FERNANDEZ; MARQUES, 2018). O grupo desempenha um papel fundamental na construção de florestas zoobentônicas (DI CAMILLO *et al.*, 2017), frequentemente associados a diversos outros organismos (OLIVEIRA; MARQUES, 2007), e colonizam diferentes substratos, incluindo os artificiais, o que evidencia seu potencial de organismos bioinvasores (CALDER *et al.*, 2014).

O objetivo principal deste estudo foi analisar os padrões de distribuição de espécies de hidroides, utilizando como fonte primária os registros ao longo do gradiente latitudinal das costas do Brasil, Uruguai e Argentina e suas áreas adjacentes derivados de bancos de dados online, de coleções de museus e da literatura publicada. Os padrões de distribuição das espécies foram inferidos em relação às vazões dos principais rios da região, e a cinco variáveis ambientais (salinidade, temperatura, produtividade primária, correntes e clorofila). Por fim, os padrões observados na região do SWAO são comparados aos registros de hidroides

do Caribe, permitindo uma comparação entre as assembleias de hidroides caribenhas e brasileiras.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 FONTE DOS DADOS

Os dados deste estudo foram extraídos a partir de três fontes diferentes: materiais de coleção depositados em diferentes instituições, repositórios online, e fontes bibliográficas. O material de coleção provém de coletas realizadas por diferentes campanhas oceanográficas, a saber, (i) PIATAM Oceano (Potenciais Impactos Ambientais da Exploração); (ii) Projeto de Caracterização da Bacia Potiguar; (iii) Campanha Geomar Norte e Nordeste; (iv) Campanha Revizee Score Nordeste; (v) Material do Estado da Paraíba e (vi) Campanha Oceanográfica Comissão Recife. Os materiais de coleções são aqueles depositados no (i) Museu de Oceanografia Prof. Petrônio Alves Coelho da Universidade Federal de Pernambuco (MOUFPE); (ii) Coleção do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP); (iii) Coleção de Cnidaria do Laboratório de Evolução Marinha, no Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (IBUSP); (iv) Coleção de Cnidaria do Campus Curitiba da Universidade Federal do Paraná (UFPR); e (v) Coleção de Cnidários da Universidad Nacional de Mar del Plata depositados na Estación Costera J.J. Nagera, UNMdP. Os bancos de repositórios online utilizados foram: (i) Specieslink; (ii) Extant Specimen; (iii) Ocean Biodiversity Information System (OBIS); (iv) Registros do Sistema de Informação do Programa Biota/Fapesp (SinBiota); (v) Smithsonian Collections Database; (vi) Coleção de Cnidaria do Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP); (vii) Laboratório de Zooplâncton da Universidade Federal do Espírito Santo (NMNHDA). Por fim, as fontes bibliográficas utilizadas consistem em referências publicadas entre os anos 1946 e 2016, retiradas da compilação de dados de espécies de Medusozoa a América do Sul (OLIVEIRA *et al.*, 2016); levantamento dos artigos da plataforma Clarivaret do Web of Science, para os anos de 2016 a 2022, com busca baseada nos seguintes termos “Hydroids” + “Brasil”; “Hydroids” + “Brazil”; “Hidroides” + “Brasil”; “Hydroids” + “Uruguay”; “Hydroids” + “Argentina”; “Hidrozoos” + “Uruguay”;

“Hidrozoos” + “Argentina”. Foram excluídos os trabalhos com dados de coordenadas geográficas incompletas ou faltantes, bem como aqueles cuja origem do material não é confiável. Os mapas com a síntese dos dados foram desenvolvidos no software R. O sistema de indexação de informação do nosso estudo focou no uso de coordenadas geográficas, sendo as fronteiras políticas ignoradas para as análises e testes dos padrões de distribuição. As determinações taxonômicas mantidas em "cf." (=“confer” ou “conferatur”), ou no nível de família ou gênero, também foram desconsideradas. Assim, dos 13.920 registros encontrados, 9.259 registros foram considerados adequados para uso, totalizando 375 espécies, das quais 182 pertencem aos “anthoathecata” e 353 à leptothecata. No total, foram catalogados 1.454 pontos com coordenadas reais, amostrados entre as latitudes 28°N e 53°S, dos quais 898 pontos estavam concentrados na costa do Brasil e 377 pontos entre o Uruguai e a Argentina. Uma vez que os registros ao longo das Guianas são escassos para os hidroides, assim como também para outros grupos biológicos (MILOSLAVICH *et al.*, 2011), incorporamos ainda os dados de 163 pontos na região do Caribe (Fig. 1) com o intuito de poder comparar as assembleias de hidroides caribenhas e brasileiras. As cinco variáveis foram selecionadas por seu potencial de influenciar a distribuição de espécies marinhas. O gradiente salino e de temperatura influenciam a distribuição latitudinal e estratificação horizontal (GILI; HUGHES, 1995; SMYTH; ELLIOT, 2016), além de atuarem juntos como importantes osmorreguladores em espécies aquáticas. Os dados de clorofila e produção primária, além dos decorrentes, relacionam-se à circulação das águas e à distribuição de nutrientes, fatores importantes acerca da distribuição das espécies de hidroides.

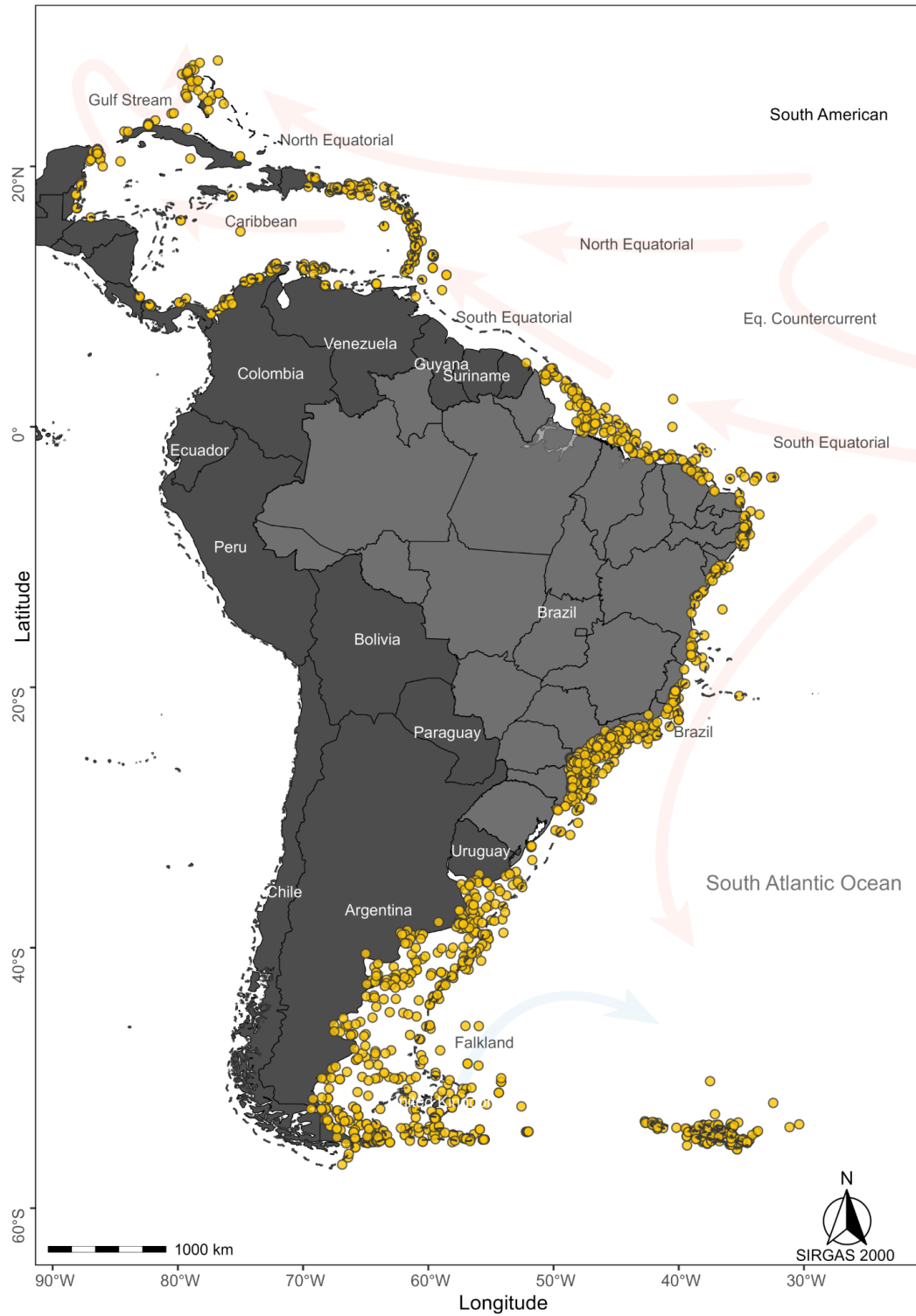
2.2 ANÁLISES DOS DADOS

A rotina de análises foi realizada nos softwares R v. 4.3.3 (R Core Team 2024), Primer v. 7 (Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research), e SAM (Spatial Analysis in Macroecology) (RANGEL *et al.*, 2010). Os 1.454 pontos amostrados foram plotados em quadrículas de grade (de 5x5°), resultando em 47 quadrículas geográficas, subdivididas em quatro regiões (Fig. g3): (i) a região Caribenha (CA), banhada pelo oceano Atlântico; (ii) quadrículas que compõem a

costa brasileira (BR); (iii) a região que compreende a costa do Uruguai–Argentina (na província de Buenos Aires, AR) e (iv) as quadrículas que concentram as regiões Patagônicas (PA). O agrupamento hierárquico UPGMA (Unweighted Pair-Group Method using Arithmetic Averages) foi conduzido utilizando uma matriz de dissimilaridade de Sorensen, a partir dos dados de presença e ausência de espécies. A ordenação nMDS (escalonamento multidimensional não métrico) foi também executada para avaliar mudanças faunísticas graduais entre as assembleias. Utilizamos ANOSIM (Analysis of similarities) por meio de uma matriz de similaridade de Sorensen, para testar a similaridade entre os quatro grupos. A análise ANOSIM, um teste não paramétrico, foi aplicada para determinar se a variação entre os grupos é significativamente maior do que a variação dentro de cada grupo. Esse teste tem por objetivo auxiliar na avaliação da adequação da divisão dos grupos e foi conduzido de forma equivalente para os quatro conjuntos analisados.

As diferenças na estrutura taxonômica das assembleias utilizadas foram inferidas por meio dos índices de Distinção Taxonômica Média (AVTD) e Variação da Distinção Taxonômica (VarTD). O uso combinado dos dois índices permite observar a diferença entre assembleias de espécies a partir de listas taxonômicas, e eles não são influenciados por dados de amostragens distintas/heterogêneas, sendo portanto independentes do esforço amostral, e podem ser usados para dados binários de presença/ausência (CLARKE; WARWICK, 1994; 2001; WARWICK; CLARKE, 1998). A análise de redundância (RDA) é uma metodologia foi adotada para relacionar a variação em dados de espécies ou variáveis de comunidades com variáveis ambientais (WOLLENBERG, 1977), ao passo que a dbRDA foi utilizada como uma análise de redundância baseada em distância (dbRDA – LEGENDRE; ANDERSON; 1999). A regressão múltipla multivariada baseada em distância (DistLM – ANDERSON *et al.*, 2008) foi utilizada para calcular as correlações da composição da comunidade com fatores ambientais, sendo complementada pela análise de redundância baseada em distância (dbRDA) para visualizar essas correlações. As médias das variáveis ambientais (Fig. 2) foram obtidas para cada coordenada (Fig. 1) a partir do Bio-Oracle (ASSIS *et al.*, 2017) por interpolação de dados.

Figura 1. Registros de hidroides (pontos amarelos) no Caribe e na costa leste da América do Sul. Principais correntes oceânicas representadas no mapa na forma de frias (em azul) e quentes (em vermelho). A linha pontilhada delimita as bordas das plataformas continentais (Flanders Marine Institute, 2024).



Fonte: A autora (2025).

3 RESULTADOS

3.1 DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA

As 375 espécies registradas estão distribuídas nos 1.454 pontos geográficos analisados (Fig. 1) agrupados em 47 quadrículas de quatro regiões do Atlântico ocidental (Caribe, Brasil, Uruguai–Argentina, e Patagônia), desde 28°N a 53°S (Fig. 3, Tabela 1a). Dentre as quatro regiões analisadas, o Brasil apresentou a maior riqueza, seguida da região Caribenha, Uruguai–Argentina e Patagônia (Tabela 1a). Somadas, as regiões do Brasil e Uruguai–Argentina possuem registros de 320 das 375 espécies do universo total, sendo 61 de “Anthoathecata” e 259 de Leptothecata. Em termos de riqueza de espécies por família, a maior é de Campanulariidae (77), seguida por Sertularellidae (56), Sertulariidae (48), Thyroscyphidae (45), Plumulariidae (39) e Aglaopheniidae (39) (Fig. 4a). Para os gêneros, *Sertularella* (54), *Symplectoscyphus* (29), *Halecium* (27), *Clytia* (26), *Aglaophenia* (17) e *Bougainvillia* (17) foram os mais frequentes (Fig. 4b; veja informações dos totais no material complementar - Anexo B). O maior compartilhamento de espécies ocorreu entre as assembleias do Uruguai–Argentina e Patagônia (41,9%), seguidas por Caribe e Brasil (26,7%), Brasil e Uruguai–Argentina (17,9%), e Brasil e Patagônia (10,3%) (Tabela 1b).

Tabela 1. Síntese do número de espécies (a) e de espécies compartilhadas (b), presentes nas quatro regiões do estudo: CA, região do Caribe; BR, compreendendo as regiões Norte e Sudeste do Brasil; AR, Uruguai–Argentina; e PA, que corresponde às regiões patagônicas.

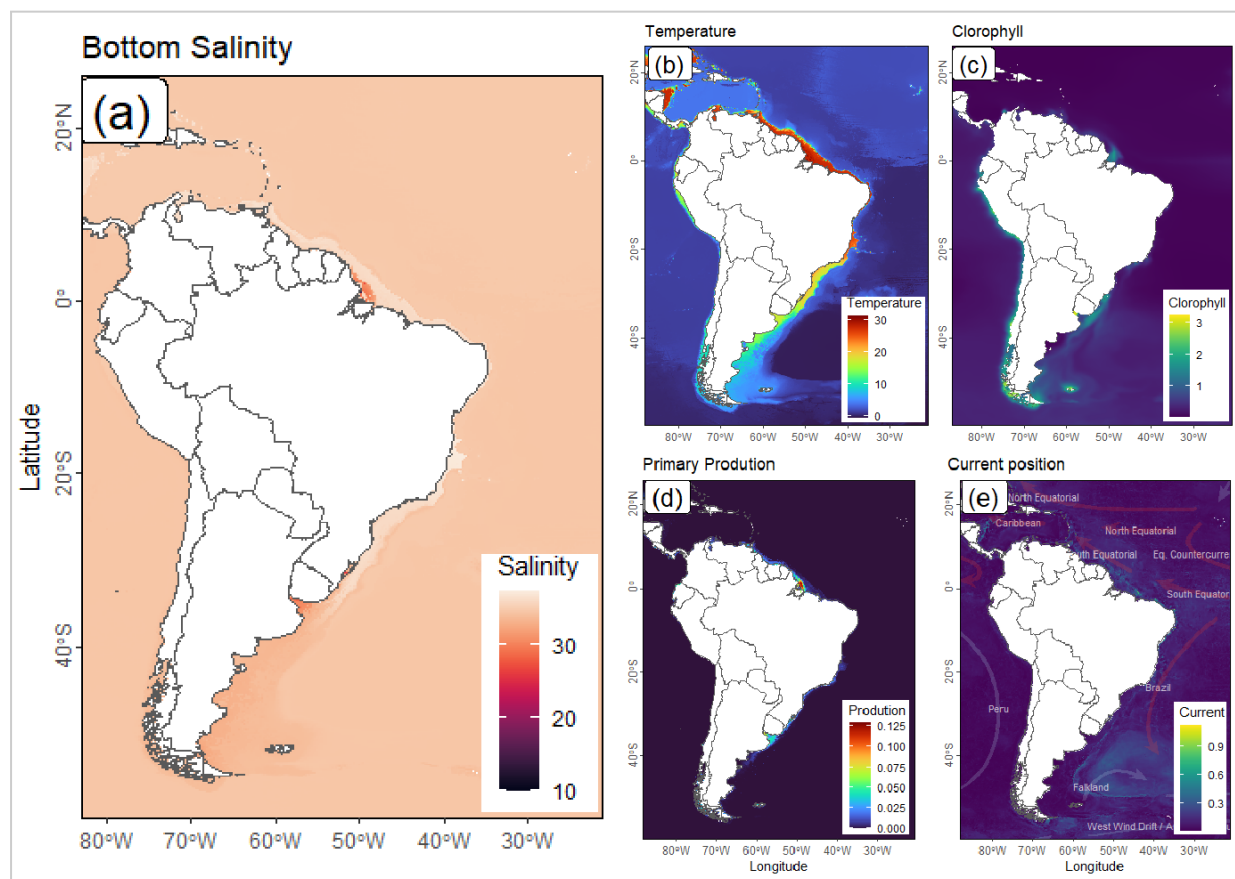
(a)	CA	BR	UR/AR	PA
Famílias	26	34	27	25
Gêneros	58	76	51	44
Espécies	126	200	123	121
Leptothecata	105	150	105	108
Anthoathecata	21	50	18	13
Pontos (coord.)	163	909	187	195

(b)	Espécies compartilhadas			
	CA	BR	UR/AR	PA
CA		49	19	12
BR	126		49	30
UR/AR	126	123		72

PA	121	121	123
Somatório de espécies			

Fonte: A autora (2025).

Figura 2. Interpolação de variáveis ambientais no continente sulamericano para o período 2000-2014: (a) salinidade, (b) temperatura, (c) clorofila, (d) produção primária, (e) correntes.



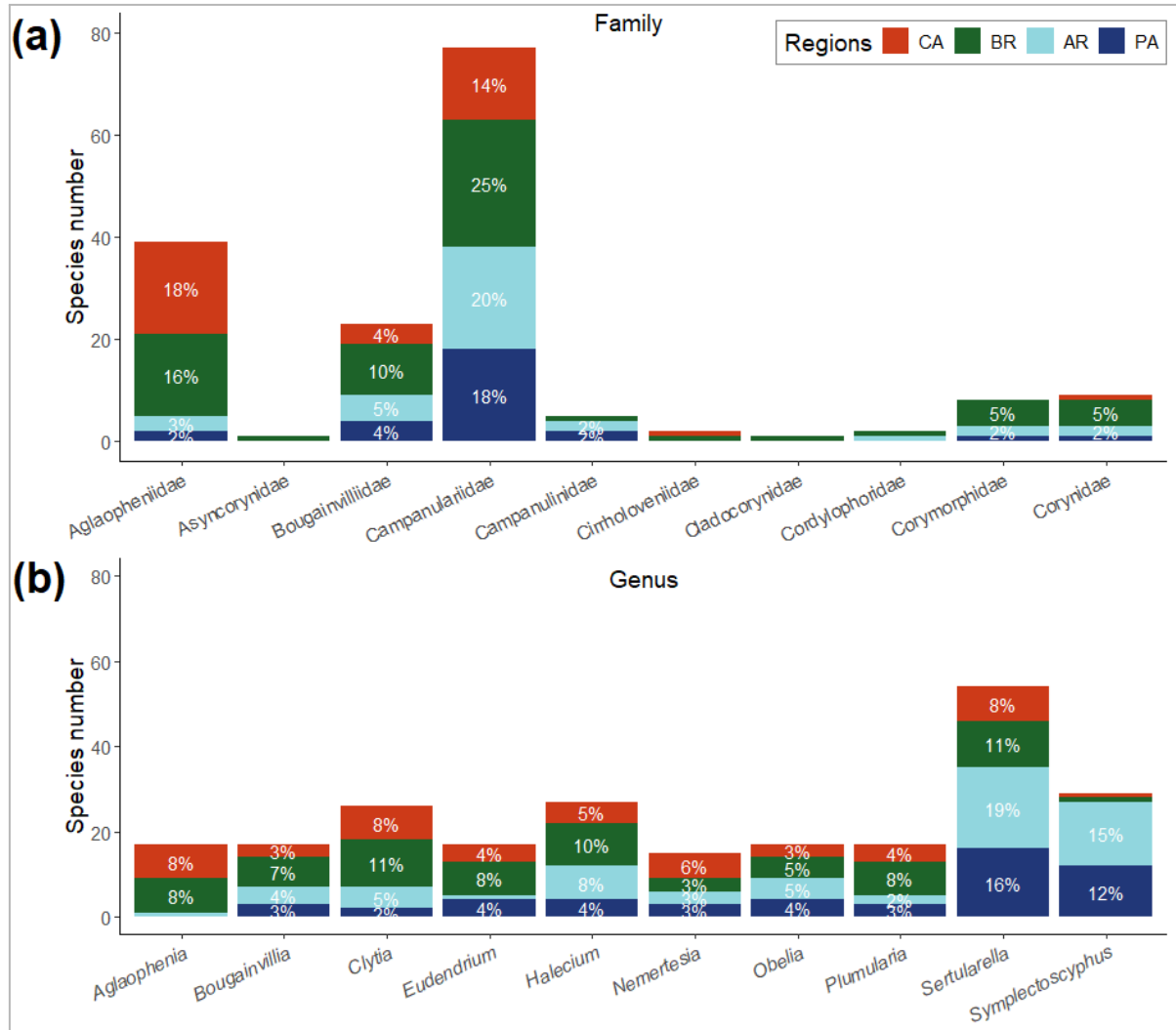
Fonte: A autora (2025).

As análises UPGMA e nMDS resultaram em dois grandes agrupamentos, o caribenho/brasileiro (CB) e o argentino-patagônico (AP) (Fig. 5a-b). Além desses, há um pequeno grupo (G13) que inclui três quadrículas contíguas ao largo do sul do Brasil e da foz do Rio de La Plata, sob influência das correntes do Brasil e da Malvinas/Falkland. Para as quadrículas brasileiras encontramos dois grupos de grande similaridade que estão presentes na área recifal ao largo da costa amazônica, o G5 (B2 + B5) e o G7 (B4 + B7).

Esses grupos, conjuntamente à quadrícula (B6) e ao grupo G6 (quadrículas B8 e B9), caracterizam a identidade de um grande grupo que representa toda a costa norte e norte-nordeste do Brasil. As quadrículas B2 e B5 (G5, Fig. 5a) são as mais semelhantes, compartilham 28 das 38 espécies que possuem em comum (77,8%). Esse grupo corresponde à área do sistema recifal que é influenciado pela pluma do rio Amazonas, estendendo-se desde o Maranhão até o Amapá (CAMPOS *et al.*, 2024). Já as quadrículas B4 e B7 (G7) correspondem às porções mais oceânicas da região Norte, às margens da borda da plataforma continental. Já o grupo de maior riqueza formado se localiza na região Sudeste do Brasil (G4, incluindo B13–B15), com 166 espécies, foram observados em ambas análises.

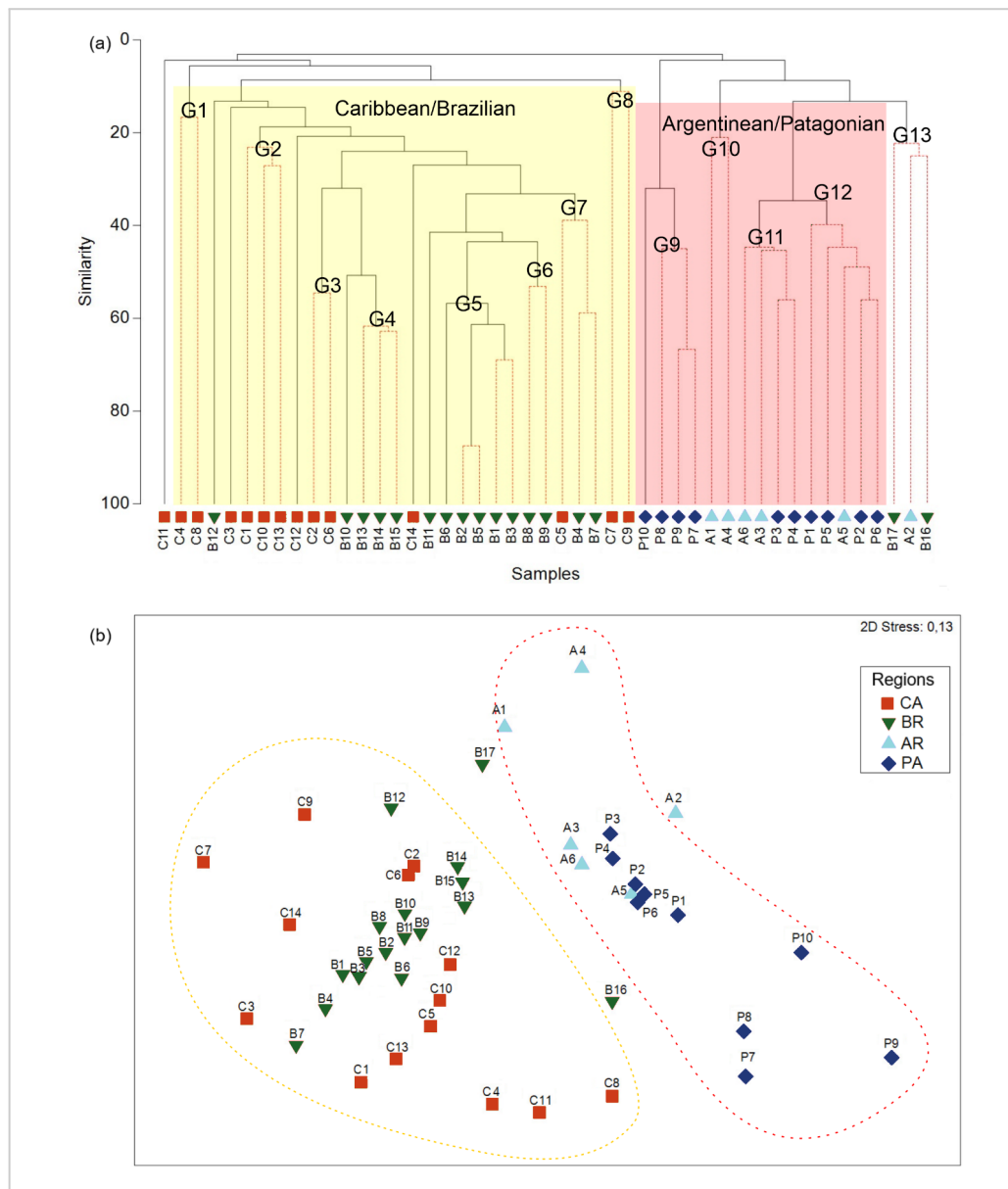
Para o grupo Argentino/Patagônico é bem delimitado na sua representação. O G10 (A1 e A4) abrange a área que corresponde à foz do rio La Plata e à região estuarina de Bahía Blanca, são áreas geográficas não contíguas que compartilham 11,8% das 17 espécies encontradas. O G9 (P7, P8, P9) com a adição da quadrícula P10, corresponde às ilhas oceânicas Geórgia do Sul e Sandwich do Sul, apresenta-se bem delimitado das demais demais quadrículas Patagônicas e Argentinas. Juntos, o grupo 10 compartilha 5 (20%) das 25 espécies. Na figura 6b é possível observar os altos índices de variação da distinção taxonômica do G9(P7–P9), porém a alta variedade taxonômica concentra-se na quadrícula P8.

Figura 4. Porcentagem de representação das dez famílias (a) e dez gêneros (b) com maior riqueza dentre as quatro regiões analisadas: Caribe (CA, vermelho), Brasil (BR, verde), Uruguai–Argentina (AR, azul claro) e regiões patagônicas (PA, azul escuro). No gráfico a, não aparecem os valores iguais a 1%.



Fonte: A autora (2025).

Figura 5. (a) Agrupamento por UPGMA, baseado em uma matriz de dissimilaridade de Sorensen (correlação cofenética = 0,89568), ANOSIM (estatística da amostra (R): 0,467 e nível de significância da estatística da amostra: 0,01%). Os ramos com valores estatisticamente significativos para a análise ANOSIM estão representados em linhas vermelhas tracejadas. Os dois clusters formados são destacados nas figuras: as quadrículas do Caribe–Brasil (amarelo), Uruguai–Argentina (vermelho). (b) Ordenação Não Métrica (nMDS), stress de 0,13. As quadrículas geográficas foram divididas em quatro regiões: CA, região do Caribe (vermelho); BR, compreendendo as regiões Norte e Sudeste do Brasil (verde); AR, Uruguai– Argentina (azul claro); e PA, que corresponde às regiões patagônicas (azul escuro). As linhas tracejadas em amarelo e vermelho no nMDS representam agrupamentos definidos com base na análise hierárquica (figura a), e são apresentadas



apenas como referência visual.

Fonte: A autora (2025).

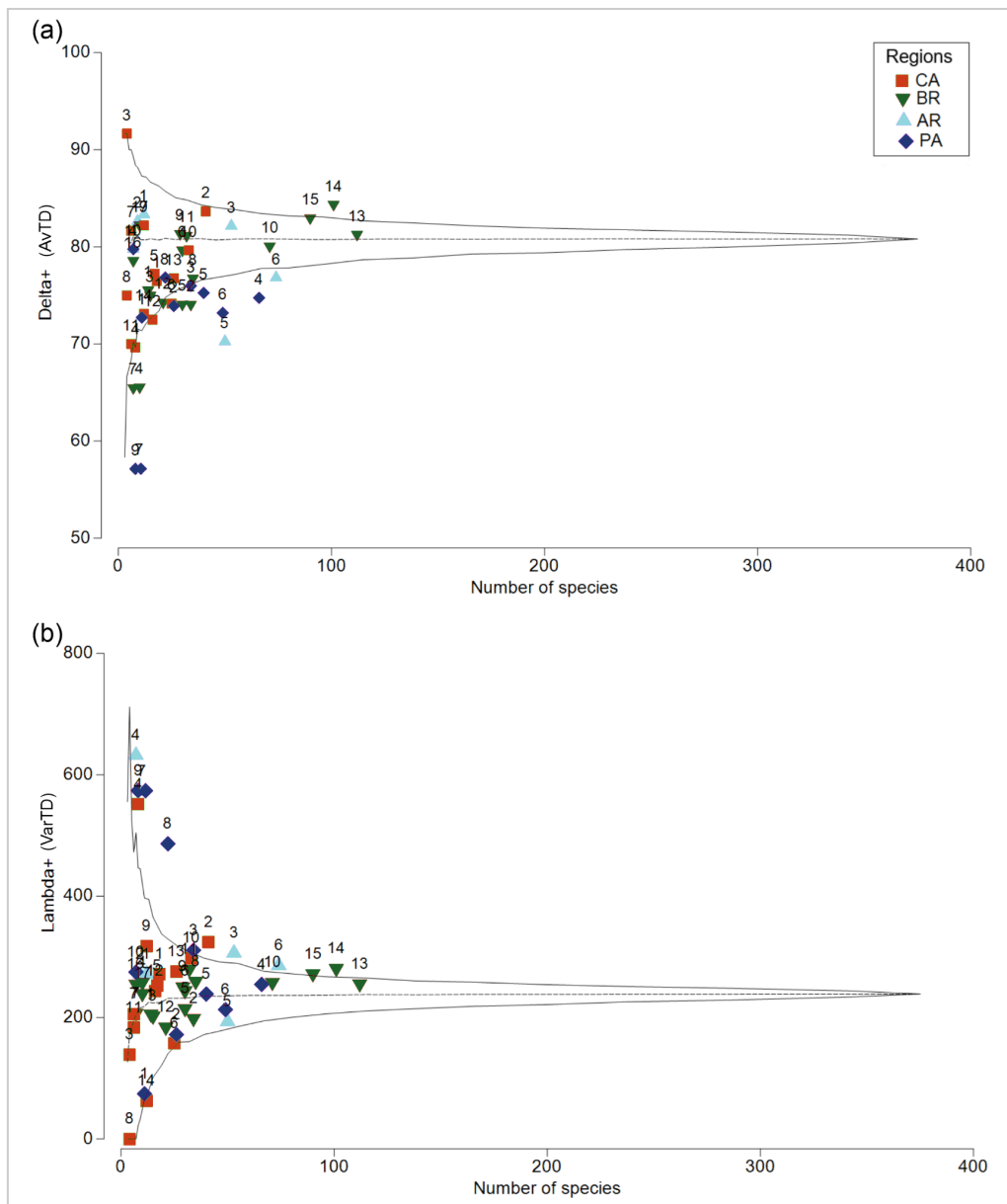
3.2 ANÁLISES DA DISTINÇÃO TAXONÔMICA E REDUNDÂNCIA

A média da distinção taxonômica (AvTD) e a variação da distinção taxonômica (VarTD) indicam que a maioria das quadrículas analisadas encontra-se dentro do intervalo de confiança esperado (Fig. 6a–b). No entanto, 2% das quadrículas apresentaram valores de AvTD acima do intervalo de confiança, enquanto 29,7% ficaram abaixo, sugerindo menor profundidade taxonômica nessas regiões. No caso da VarTD, 21,2% das quadrículas mostraram valores acima do esperado, e 4,2% abaixo (Fig. 6a–b). Destacam-se as quadrículas P7 e P9, localizadas nas proximidades das ilhas Geórgia do Sul e Sandwich do Sul, que apresentaram valores baixos de AvTD e altos de VarTD, indicando uma fauna com linhagens próximas mas com variação considerável entre as espécies presentes. Por outro lado, valores nulos de VarTD foram observados na região caribenha, como na célula C8 (Fig. 5b), o que sugere uma composição com táxons muito próximos entre si ou ausência de diversidade taxonômica significativa.

O grupo G4 (B13–B15), bem delimitado no agrupamento e também evidente no nMDS (Fig. 5b), demonstrou índices de AvTD e VarTD compatíveis com uma possível estabilização ou saturação da comunidade. A tendência observada — aumento do número de espécies acompanhado de uma diminuição na variação taxonômica — sugere que a comunidade local pode estar em equilíbrio ecológico e taxonômico, mantendo a diversidade mesmo com a adição de novas espécies. O teste marginal DistLM indicou que as variáveis ambientais que mais contribuíram para a explicação da distribuição e composição da fauna de hidroides foram salinidade (13%) e temperatura (11%) (Tabela 2). A salinidade e as correntes mostraram correlação positiva com o primeiro eixo da dbRDA, exercendo maior influência na estrutura da comunidade. Já a produtividade e a temperatura apresentaram influência mais moderada. Regionalmente, observou-se que as quadrículas da Argentina são mais influenciadas por produtividade e temperatura, enquanto Brasil e Caribe demonstraram menor influência dessas variáveis. Na Patagônia, especialmente nas quadrículas associadas às ilhas Malvinas/Falkland,

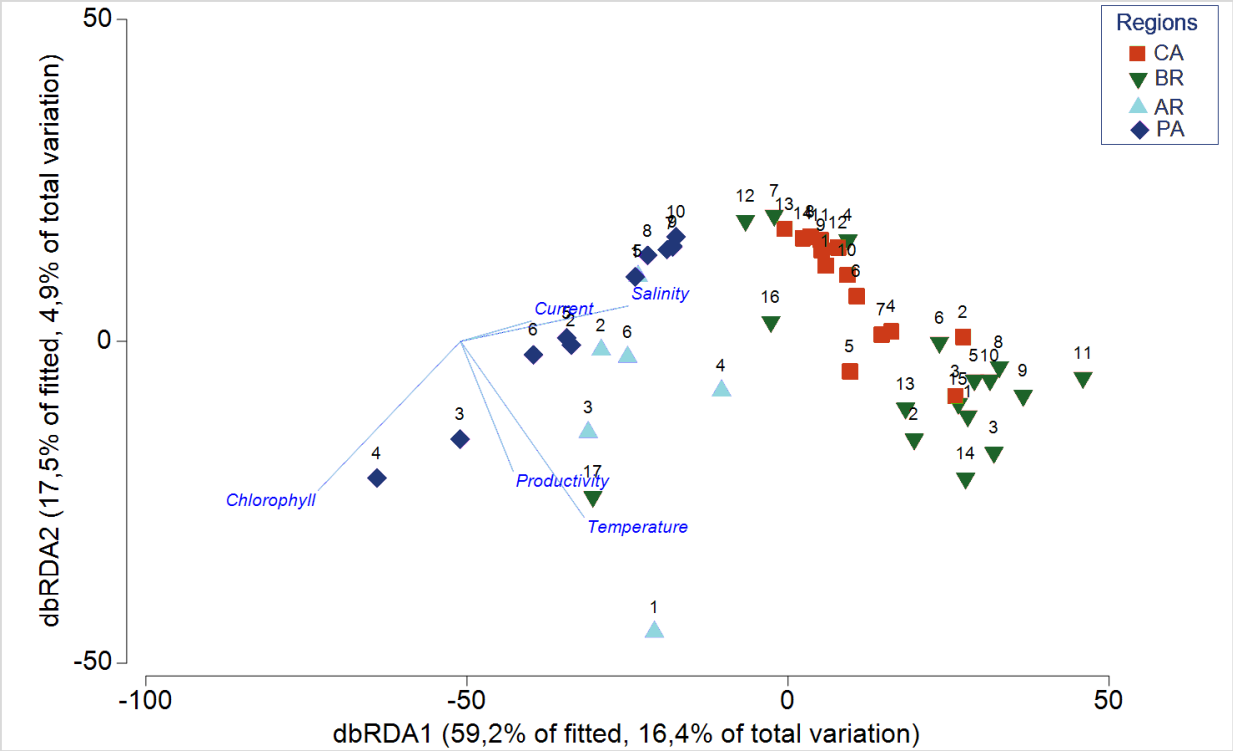
Geórgia do Sul e Sandwich do Sul (PA7 a PA10), a salinidade, a clorofila e as correntes oceânicas se destacam como os principais fatores ambientais associados à composição da fauna.

Figura 6. Gráficos de funil para (a) Distinção taxonômica média (Delta +)(AvTD) e (b) Variação na distinção taxonômica (VarTD) (lambda +). As linhas pretas mostram o intervalo de probabilidade de 95% para AvTD e VarTD simulados. As quadrículas geográficas foram divididas em quatro regiões: CA, região do Caribe (vermelho); BR, compreendendo as regiões Norte e Sudeste do Brasil (verde); AR, Uruguai–Argentina (azul claro); e PA, que corresponde às regiões patagônicas (azul escuro).



Fonte: A autora (2025).

Figura 7. Análise de distância baseada em redundância (dbRDA) de comunidades biológicas em diferentes regiões em relação a cinco variáveis ambientais, salinidade, produtividade, temperatura, clorofila e correntes: CA, a região do Caribe (vermelho); BR, que compreende as regiões Norte, Nordeste e Sudeste do Brasil (verde); AR, Uruguai–Argentina (azul claro); e PA, que corresponde às regiões patagônicas (azul escuro).



Fonte: A autora (2025).

Tabela 2. Regressão múltipla multivariada baseada em distância (DistLM), que indica o quanto a variação na distribuição e composição das assembleias de hidroides é explicada por cada variável testada.

Variáveis	Pseudo-F	P value	Proporção da variação explicada (%)
Salinidade	6.763	1	13
Produtividade	1.780	14	4
Correntes	3.272	1	7
Clorofila	4.935	1	9
Temperatura	5.573	1	11

Fonte: A autora (2025).

4 DISCUSSÃO

A pluma do rio Amazonas aparentemente não atua como uma barreira rígida à distribuição das assembleias de hidroides entre as regiões caribenha e brasileira

(cf. CAMPOS et al., 2024). Ao contrário, os dados sugerem que essa pluma pode funcionar como um corredor ecológico, facilitando a dispersão de espécies impulsionadas pela Corrente Sul Equatorial em direção às Guianas e ao Caribe (DIEZ et al., 2019). A sobreposição de 26,7% das espécies entre Brasil e Caribe (18 de 69 espécies) reforça essa hipótese de intercâmbio faunístico. A profundidade da pluma amazônica (5 a 25 m ao longo do ano; MOURA et al., 2016) é inferior às batimetrias ocupadas por hidroides no sistema recifal amazônico (até 240 m) e em outras regiões mais profundas (até 3.888 m; MOURA et al., 2023), o que pode reduzir seu efeito como barreira efetiva. Esse padrão é coerente com a proposta de semi-permeabilidade em fozes de grandes rios, como observado para anêmonas nos sistemas Amazonas-Orinoco e La Plata (TARGINO; GOMES, 2020). Ainda assim, hipóteses contrárias sugerem que a pluma pode atuar como filtro à dispersão de organismos sésseis ou de baixa mobilidade (TOSETTO et al., 2022).

Apesar da limitada mobilidade do estágio sésil, os hidroides apresentam notável capacidade dispersiva, associada à alternância entre os estágios de póipo e medusa (PAGLIARA *et al.*, 2000). Espécies com medusas livres-natantes tendem a apresentar maior alcance dispersivo (BOERO; BOUILLON, 1993), podendo permanecer semanas na coluna d'água e ser transportadas por correntes oceânicas (BOERO, 1984; CALDER, 1993). Além disso, o estágio sésil contribui para a dispersão via “rafting”, com fixação em substratos móveis, cascos de embarcações, algas flutuantes, animais marinhos e até lixo plástico (GOFFREDO; DUBINSKY, 2016; CARLTON *et al.*, 2018; HARAM *et al.*, 2023). As correntes marinhas desempenham papel crucial na dispersão de hidroides (BOERO, 1984). No Atlântico Sudoeste (SWAO), destacam-se a Corrente Sul Equatorial, a Corrente do Brasil e a Corrente das Malvinas. A Corrente do Brasil, quente e oligotrófica, bifurca-se a partir da Sul Equatorial e, ao atingir o sul, encontra a Corrente das Malvinas, fria e rica em nutrientes, formando zonas de ressurgência (MILOSLAVICH *et al.*, 2011). Durante o inverno, a Corrente de Sul carrega águas do Rio da Prata para o Sudeste brasileiro, enquanto no verão predomina a Corrente do Brasil (MIRANDA; MARQUES, 2011). Essas dinâmicas ajudam a explicar os padrões observados: a clorofila aparece como a principal variável associada às quadrículas da Patagônia (Fig. 5), influenciada pela

Corrente das Malvinas. Já a salinidade e temperatura afetam majoritariamente as regiões brasileiras e argentinas, respectivamente, enquanto o Caribe é marcado por alta conectividade e possível acúmulo de espécies via rafting e transporte passivo.

Na análise de riqueza, a região Sudeste do Brasil (quadrículas 13–15) destaca-se, reunindo 90 espécies, das quais 51 (45,9%) são compartilhadas. Esse pico representa 45% do total de espécies registradas no Brasil e pode ser explicado pela combinação entre esforço amostral, presença de especialistas (LANDE *et al.*, 2000; CARDOSO *et al.*, 2024) e fatores ecológicos, como alta produtividade e influência de correntes costeiras. Além disso, trata-se de uma zona de transição biogeográfica, onde coexistem elementos subtropicais e tropicais (PALACIO, 1982), o que tende a aumentar a diversidade. Esse padrão é compatível com tendências globais de aumento da diversidade marinha próximo aos trópicos (FERNÁNDEZ; MARQUES, 2017). O Sudeste, por reunir alta biodiversidade e ser fortemente impactado, configura-se como hotspot de biodiversidade marinha (cf. MYERS, 1988, 1990). Os índices de média da distinção taxonômica (AvTD) e de sua variação (VarTD) confirmam que a maioria das quadrículas apresenta uma diversidade taxonômica compatível com o número de espécies. Nas quadrículas 13–15, mesmo com alta riqueza, os valores de AvTD e VarTD permanecem dentro do intervalo de confiança de 95%, sugerindo uma comunidade equilibrada em termos taxonômicos. Em contraste, as quadrículas patagônicas P7 e P9 mostram baixa AvTD e alta VarTD, indicando que a comunidade é formada por poucos grupos taxonômicos com grande distância entre si — um padrão semelhante ao de regiões subantárticas (FERNANDEZ *et al.*, 2021). Já as quadrículas oceânicas do Nordeste brasileiro (B4 e B7) apresentaram ambos os índices em valores baixos, possivelmente devido à baixa produtividade e à menor conectividade com o continente (CLEARY *et al.*, 2016).

As ecorregiões propostas por Spalding *et al.* (2007) ajudam a contextualizar os agrupamentos observados. A região da foz do La Plata, embora considerada parte da província temperada quente do Atlântico Sudoeste, agrupa-se com a ecorregião Sul do Brasil apenas parcialmente e com baixa similaridade interna

(MIRANDA *et al.*, 2011). Isso é reforçado em nosso estudo: as quadrículas A1 (La Plata) e A4 (Bahía Blanca) compartilham apenas 9,3% das espécies. Bahía Blanca, estuário de origem pleistocênica de baixa salinidade (PERILLO *et al.*, 2001), apresenta características similares às da foz do La Plata, incluindo pressões antrópicas relevantes, porém com menos fluxo de água doce ao longo do ano. Essa convergência pode favorecer semelhanças faunísticas, ainda que influências distintas de temperatura e clorofila sejam identificadas pela análise de redundância (dbRDA). Complementarmente, a proposta de grandes ecossistemas marinhos de Miloslavich *et al.* (2011) reforça os padrões espaciais observados. O Brasil está inserido na Plataforma Brasileira (BR), de baixa produtividade e águas quentes; a Argentina e Patagônia pertencem à Plataforma Patagônica (PA/AR), fria e rica em nutrientes; o Caribe (CA) forma uma unidade à parte, marcada por alta conectividade e risco de bioinvasões. A coincidência parcial entre os agrupamentos deste estudo e os ecossistemas propostos por Miloslavich sugere que a estruturação das comunidades de hidroides responde fortemente a fatores como correntes, batimetria e produtividade.

Este estudo oferece uma síntese abrangente da distribuição dos hidroides ao longo de um gradiente latitudinal no Atlântico Sudoeste. Embora o recorte temporal dos dados ainda não permita detectar eventos recentes de bioinvasão, ele revela padrões claros de diversidade e regionalização. Também ajuda a preencher lacunas históricas de conhecimento para o Norte e Nordeste do Brasil, regiões de crescente interesse econômico, especialmente pela exploração de petróleo. Contudo, a ausência de dados atualizados nessas regiões pode comprometer estimativas de riqueza, padrões de endemismo e esforços de conservação. Assim, reforça-se a necessidade de monitoramento contínuo e de incorporação de dados funcionais e filogenéticos na gestão costeira e marinha. Além das lacunas taxonômicas e geográficas, destaca-se um problema recorrente na literatura sobre hidroides: a ausência de coordenadas geográficas precisas e dados ambientais contextualizados nas publicações. Ainda que diversos estudos sobre hidroides tenham contribuído significativamente para o avanço do conhecimento taxonômico e faunístico da região, observa-se que a ausência de coordenadas geográficas precisas em parte

da literatura pode representar um desafio adicional à realização de análises espaciais e comparações inter-regionais. A inexistência ou imprecisão desses dados pode limitar a resolução de inferências sobre padrões de distribuição, diversidade e endemismo, especialmente em regiões sub amostradas, como o Norte e Nordeste do Brasil. Portanto, ressalta-se a importância de que futuras iniciativas de coleta e publicação considerem a inclusão sistemática de dados georreferenciados e ambientais, como forma de potencializar o uso dos dados em análises integradas e fortalecer sua aplicação em políticas de conservação, biogeografia e gestão costeira.

5 CONCLUSÕES

Constata-se que a separação entre as assembleias de espécies do Caribe e do Brasil não é absoluta, evidenciada pela sobreposição de 26,8% das espécies compiladas neste estudo. Esse padrão sugere que, no cenário mais restritivo, a foz do rio Amazonas atua como um filtro semipermeável para a dispersão de hidroides. Já no cenário mais permissivo, essa região poderia funcionar como um corredor ecológico, facilitando a troca de espécies, uma vez que a pluma de água doce é deslocada pela Corrente Atlântica Sul-Equatorial em direção às Guianas. As quadrículas mais afastadas da costa apresentaram valores mais baixos para os índices de AvTD e VarTD, indicando redução na diversidade taxonômica. Esse padrão pode ser atribuído à localização em áreas com plataforma continental mais estreita e baixa produtividade, resultando em menor riqueza de espécies. Esse achado é consistente com estudos anteriores que indicam que regiões distantes da costa e de ilhas oceânicas tendem a abrigar menos espécies (e.g., CLEARY et al., 2016). A análise de dbRDA (Fig. 7) revelou que correntes marinhas e salinidade são as variáveis ambientais que mais influenciam a distribuição das espécies nas regiões argentinas e patagônicas. Por outro lado, nas regiões brasileiras e caribenhas, a salinidade se destaca como o principal fator ambiental associado à composição das assembleias. A baixa produtividade primária e as temperaturas mais elevadas nessas áreas estão relacionadas à Corrente Sul Equatorial, caracterizada por suas águas quentes e pobres em nutrientes.

A região Sudeste do Brasil apresentou um pico de riqueza de espécies, corroborando diversos estudos anteriores que já haviam identificado essa área como biologicamente rica para grupos como moluscos prosobrânquios, cnidários escleractíneos, anêmonas e peixes recifais (AUED et al., 2018; BARROSO et al., 2016; KITAHARA, 2007; TARGINO; GOMES, 2020; PINHEIRO et al., 2018). Essa alta biodiversidade pode ser explicada por uma combinação sinérgica de fatores: a presença de zonas de ressurgência, a histórica representatividade de taxonomistas e coletas na região, e o fato de ser uma zona de transição faunística entre províncias tropicais e subtropicais. Apesar dessa riqueza, destaca-se que a região também sofre com intensa pressão antrópica, o que reforça sua caracterização como um verdadeiro ‘hotspot’ de biodiversidade marinha.

Em relação à organização das assembleias, observa-se que as regiões do Brasil e do Uruguai–Argentina estão conforme a proposta biogeográfica de Spalding et al. (2007), com exceção da quadrícula da foz do Rio de La Plata. Nessa área, a distribuição das espécies se alinha melhor ao modelo proposto por Miloslavich et al. (2011), particularmente no que se refere às regiões da Argentina e do Uruguai. A foz do Rio de La Plata, considerada uma ecorregião distinta (cf. SPALDING et al., 2007), exhibe uma composição específica de espécies, diferenciando-se das áreas vizinhas. Essa variação pode ser explicada pelo gradiente de salinidade promovido pela descarga fluvial, além de pressões antrópicas e abióticas comuns a zonas estuarinas altamente urbanizadas, como a presença de regiões metropolitanas, capitais federais e intensa atividade de navegação. Por fim, destaca-se que a clorofila é a variável ambiental mais associada às quadrículas da Patagônia, provavelmente devido à influência da Corrente das Malvinas, que, por ser fria e rica em nutrientes, desempenha um papel fundamental na produtividade primária local.

REFERÊNCIAS

ACHA, E. M.; MIANZAN, H. W.; IRIBARNE, O.; GAGLIARDINI, D. A.; LASTA, C.; DALEO, P. The role of the Río de la Plata bottom salinity front in accumulating debris. **Marine Pollution Bulletin**, v. 46, n. 2, p. 197-202, 2003.

- AMARAL, A. C. Z.; JABLONSKI, S. Conservation of marine and coastal biodiversity in Brazil. **Conservation Biology**, v. 19, n. 3, p. 625-631, 2005.
- ANDERSON, M.; GORLEY, R. N.; CLARKE, R. K. Permanova+ for primer: guide to software and statistical methods. Plymouth: PRIMER-E Ltd, 2008.
- ASSIS, J.; TYBERGHEIN, L.; BOSCH, S.; VERBRUGGEN, H.; SERRÃO, E. A.; DE CLERCK, O. Bio-ORACLE v2.0: extending marine data layers for bioclimatic modelling. **Global Ecology and Biogeography**, 2017.
- AUED, A. W. et al. Large-scale patterns of benthic marine communities in the Brazilian province. **PLoS ONE**, v. 13, n. 6, p. 1–15, 2018.
- BARNES, D. K. A.; MILNER, P. Drifting plastic and its consequences for sessile organism dispersal in the Atlantic Ocean. **Marine Biology**, v. 146, n. 4, p. 815–825, 2005.
- BARROSO, C. X.; LOTUFO, T. M. da C.; MATTHEWS-CASCON, H. Biogeography of Brazilian prosobranch gastropods and their Atlantic relationships. **Journal of Biogeography**, v. 43, p. 2477–2488, 2016.
- BOERO, F. The ecology of marine hydroids and effects of environmental factors: a review. **Marine Ecology**, v. 5, n. 2, p. 93-118, 1984.
- BOERO, F.; BOUILLON, J. Zoogeography and life cycle patterns of Mediterranean hydromedusae (Cnidaria). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 48, n. 3, p. 239-266, 1993.
- CALDER, D. R. Local distribution and biogeography of the hydroids (Cnidaria) of Bermuda. **Caribbean Journal of Science**, v. 29, n. 1–2, p. 61–74, 1993.
- CALDER, D. R. et al. Hydroids (Cnidaria: Hydrozoa) from Japanese tsunami marine debris washing ashore in the northwestern United States. **Aquatic Invasions**, v. 9, p. 425–440, 2014.

CAMPOS, F. F. et al. Hydroids from a reef system under the influence of the Amazon River plume, Brazil. **Marine Environmental Research**, v. 198, p. 106563, 2024.

CARLTON, J. T. et al. Ecological and biological studies of ocean rafting: Japanese tsunami marine debris in North America and the Hawaiian Islands. **Aquatic Invasions**, v. 13, n. 1, p. 1–9, 2018.

CLARKE, K. R.; WARWICK, R. M. Similarity-based testing for community pattern: the two-way layout with no replication. **Marine biology**, v. 118, p. 167–176, 1994.

CLARKE, K. R.; WARWICK, R. M. Further biodiversity index applicable to species lists: variation in taxonomic distinctness. **Marine Ecology Progress Series**, v. 216, p. 265–278, 2001.

CLARKE, K. R. et al. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Plymouth: PRIMER-e, 2014.

CLEARY, D. F. R. et al. Variation in the composition of corals, fishes, sponges, echinoderms, ascidians, molluscs, foraminifera and macroalgae across a pronounced in-to-offshore environmental gradient in the Jakarta Bay–Thousand. **Marine Pollution Bulletin**, v. 110, n. 2, p. 701–717, 2016.

COLES, V. J. et al. The pathways and properties of the Amazon River plume in the tropical North Atlantic Ocean. **Journal of Geophysical Research: Oceans**, v. 118, p. 6894–6913, 2013.

COLTON JR, J. B.; BURNS, B. R.; KNAPP, F. D. Plastic Particles in Surface Waters of the Northwestern Atlantic: The abundance, distribution, source, and significance of various types of plastics are discussed. **Science**, v. 185, n. 4150, p. 491–497, 1974.

CUNHA, A. F. CARMELET-RESCAN, D.; MARQUES, A. C.; MORGAN-RICHARDS, M. Contrasting morphological and genetic patterns suggest cryptic speciation and phenotype-environment covariation within three marine hydrozoans (*Cnidaria*, *Hydrozoa*). **Marine Biology**, v. 169, p. 103, 2022.

DI CAMILLO, C. G.; BAVESTRELLO, G.; CERRANO, C.; GRAVILI, C.; PIRAINO, S.; PUCE, S.; BOERO, B. Hydroids (*Cnidaria*, *Hydrozoa*): A Neglected Component of Animal Forests. **Marine Animal Forests**, p. 397–427, 2017.

DIEZ, S. M.; et al. **Marine pollution in the Caribbean: not a minute to waste**. Washington, DC: World Bank Group, 104p, 2019.

DUTTO, M. S. et al. Trophic ecology of a corymorphid hydroid population in the Bahía Blanca Estuary, Southwestern Atlantic. **Regional Studies in Marine Science**, v. 31, p. 100746, 2019.

FERNANDEZ, M. O.; COLLINS, A. G.; MARQUES, A. C. Gradual and rapid shifts in the composition of assemblages of hydroids (*Cnidaria*) along depth and latitude in the deep Atlantic Ocean. **Journal of Biogeography**, v. 47, n. 7, p. 1541–1551, 2020.

FERNANDEZ, M. O.; MARQUES, A. C. Diversity of diversities: a response to Chaudhary, Saeedi, and Costello. **Trends in ecology & evolution**, v. 32, n. 4, p. 232–234, 2017.

FERNANDEZ, M. O.; MARQUES, A. C. Combining bathymetry, latitude, and phylogeny to understand the distribution of deep Atlantic hydroids (*Cnidaria*). **Deep-Sea Research I: Oceanographic Research Papers**, v. 133, p. 39–48, 2018.

FERNANDEZ, M. O. et al. Traits and depth: What do hydroids tell us about morphology and life-history strategies in the deep sea? **Global Ecology and Biogeography**, v. 29, n. 5, p. 908–924, 2020.

FLANDERS MARINE INSTITUTE. Maritime Boundaries Geodatabase: Extended Continental Shelves, version 2. 2024. Disponível em: <https://www.marineregions.org/>. Acesso em: 3 maio 2025.

GILI, J. M.; HUGHES, R. G. The ecology of marine benthic hydroids. **Oceanography and Marine Biology: An Annual Review**, v. 33, p. 351–426, 1995.

GOFFREDO, S.; DUBINSKY, Z. *The Cnidaria, Past, Present and Future || Cnidarian Alien Species in Expansion*, 10.1007/978-3-319-31305-4 (Chapter 10). 2016. p. 139–160.

HAMILTON, S. *currents.mxd*, Ocean Currents Data and Map. Harvard Dataverse, v. 1, 2018. Disponível em: <https://dataverse.harvard.edu/dataset.xhtml?persistentId=doi:10.7910/DVN/TKGO2Z>. Acesso em: 20 novembro 2024.

HARAM, L. E. et al. Extent and reproduction of coastal species on plastic debris in the North Pacific Subtropical Gyre. **Nature Ecology & Evolution**, v. 7, n. 5, p. 687–697, 2023.

HAYS, G. C. Ocean currents and marine life. **Current Biology**, v. 27, n. 11, p. 470–473, 2017.

KITAHARA, M. V. Species richness and distribution of azooxanthellate Scleractinia in Brazil. **Bulletin of Marine Science**, v. 81, p. 497–518, 2007.

KNOPPERS, B. et al. The São Francisco Estuary, Brazil. **Estuaries**, p. 51–70, 2006.

LANDE, R.; DEVRIES, P. J.; WALLA, T. R. When species accumulation curves intersect: implications for ranking diversity using small samples. **Oikos**, v. 89, p. 601–605, 2000.

LEGENDRE, P.; ANDERSON, M. J. Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. **Ecological Monographs**, v. 69, n. 1, p. 1–24, 1999.

MAYTÍA, S.; SCARABINO, V. Las comunidades del litoral rocoso del Uruguay: zonación, distribución local y consideraciones biogeográficas. In: **Memorias del Seminario sobre Ecología Bentónica y Sedimentación de la Plataforma Continental del Atlántico Sur**. Montevideo: Technical Report, UNESCO, 1979. p. 149–160.

MARQUES, A. C. Invasives: sea of data still to come. **Science**, v. 333, n. 6045, p. 936–936, 2011.

MERCADO CASARES, B.; SOTO ÀNGEL, J. J.; PEÑA CANTERO, Á. L. Towards a better understanding of Southern Ocean biogeography: new evidence from benthic hydroids. **Polar Biology**, v. 40, p. 1975–1988, 2017.

MIANZAN, H. et al. The Río de la Plata estuary, Argentina-Uruguay. In: SEELIGER, U.; KJERFVE, B. (eds.). **Coastal Marine Ecosystems of Latin America**. Ecological Studies, v. 144. Berlin: Springer, 2001.

MIGOTTO, A. E.; MARQUES, A. C.; FLYNN, M. N. Seasonal recruitment of hydroids (Cnidaria) on experimental panels in the São Sebastião Channel, Southeastern Brazil. **Bulletin of Marine Science**, v. 68, n. 2, p. 287–298, 2001.

MILLARD, N. A. H. Monograph on the Hydroida of southern Africa. **Annals of the South African Museum**, v. 68, p. 1–513, 1975.

MILOSLAVICH, P.; KLEIN, E.; DÍAZ, J. M.; et al. Marine Biodiversity in the Atlantic and Pacific Coasts of South America: Knowledge and Gaps. **PLoS ONE**, v. 6, p. e14631, 2011.

MIRANDA, T. P.; MARQUES, A. C. Abordagens atuais em biogeografia marinha. **Revista da Biologia**, v. 7, p. 41–48, 2011.

MIRANDA, T. P. et al. Fauna de hidroides (Cnidaria, Hydrozoa) da região de Bombinhas, Santa Catarina, Brasil. **Biota Neotropica**, v. 11, p. 331–353, 2011.

MIRANDA, T. P. et al. Biodiversity and biogeography of hydroids across marine ecoregions and provinces of southern South America and Antarctica. **Polar Biology**, v. 44, p. 1669–1689, 2021.

MIRANDA, T. P.; GENZANO, G. N.; MARQUES, A. C. Areas of endemism in the Southwestern Atlantic Ocean based on the distribution of benthic hydroids (Cnidaria: Hydrozoa). **Zootaxa**, v. 4033, p. 484, 2015.

MOREIRA, D.; SIMIONATO, C. G. Hidrología y circulación del estuario del Río de la plata. **Metereologica**, v.44, n. 1, p. 1–30, 2019.

MOURA, R. L. et al. Unexpected richness of reef corals near the southern Amazon River mouth. **Coral Reefs**, v. 18, p. 170, 1999.

MOURA, R. L. et al. An extensive reef system at the Amazon River mouth. **Science Advances**, v. 2, n. 4, p. e1501252–e1501252, 2016.

MOURA, C. J. et al. Predominant east to west colonizations across major oceanic barriers: Insights into the phylogeographic history of the hydroid superfamily Plumularioidea, suggested by a mitochondrial DNA barcoding marker. **Ecology and Evolution**, v. 9, n. 23, p. 13001–13016, 2019.

MOURA, A. C.; CAMPOS, F. F.; PÉREZ, C. D. Rediscovery and redescription of *Callicarpa chazaliei* Versluys, 1899 (*Cnidaria: Hydrozoa*) in the southwestern Atlantic Ocean. **Zootaxa**, v. 5120, p. 251–262, 2022.

MOURA, A. C. CAMPOS, F. F.; DE OLIVEIRA, U. D. R.; MARQUES, A. C.; PÉREZ, C. D. Hydroids (*Cnidaria, Hydrozoa*) from the Northern and North-eastern coast of Brazil: addressing knowledge gaps in neglected regions. **Marine Biodiversity**, v. 6, p. 53–81, 2023.

NEVES, C. S.; ROCHA, R. M. D. Introduced and cryptogenic species and their management in Paranaguá Bay, Brazil. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 51, p. 623–633, 2008.

OLIVEIRA, O.; MARQUES, A. Epiphytic hydroids (Hydrozoa: Anthoathecata and Leptothecata) of the world. **Check List**, v. 3, n. 1, p. 21–38, 2007.

OLIVEIRA, O. M. P. et al. Census of Cnidaria (Medusozoa) and Ctenophora from South American marine waters. **Zootaxa**, v. 4194, p. 1–256, 2016.

OLIVEIRA, Ubirajara et al. Beta diversity and regionalization of the western Atlantic marine biota. **Journal of Biogeography**, v. 51, p.1469–1480, 2024.

PALACIO, F. J. Revisión Zoogeográfica Marina Del Sur Del Brasil. **Boletim do Instituto Oceanográfico de São Paulo**, v. 31, p. 69–92, 1982.

PAGLIARA, P.; BOUILLON, J.; BOERO, F. Photosynthetic planulae and planktonic hydroids: contrasting strategies of propagule survival. **Scientia Marina**, v. 64, n. S1, p. 173–178, 2000.

PERILLO, G. M. E. et al. The Bahía Blanca Estuary, Argentina. In: Coastal marine ecosystems of Latin America. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2001. p. 205–217.

PICCOLO, M. C.; PERILLO, G. M. E. Physical characteristics of the Bahía Blanca estuary (Argentina). **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 31, n. 3, p. 303–317, 1990.

PINHEIRO, H. T. et al. South-western Atlantic reef fishes: Zoogeographical patterns and ecological drivers reveal a secondary biodiversity centre in the Atlantic Ocean. **Diversity and Distributions**, v. 24, n. 7, p. 951–965, 2018.

PIOLA, A. R.; FALABELLA, V. El mar patagónico. **Atlas del Mar Patagónico: especies y espacios**, Buenos Aires: Wildlife Conservation Society y Birdlife Internacional, p. 54–75, 2009.

RANGEL, T. F. L. V. B.; DINIZ-FILHO, J. A. F.; BINI, L. M. SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. **Ecography**, v. 33, p. 46–50, 2010.

R CORE TEAM. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2024. Disponível em: <https://www.R-project.org/>.

RONOWICZ, M.; WŁODARSKA-KOWALCZUK, M.; KUKLIŃSKI, P. Patterns of hydroid (Cnidaria, Hydrozoa) species richness and distribution in an Arctic glaciated fjord. **Polar Biology**, v. 34, p. 1437–1445, 2011.

RONOWICZ, M.; WŁODARSKA-KOWALCZUK, M.; KUKLIŃSKI, P. Hydroid epifaunal communities in Arctic coastal waters (Svalbard): effects of substrate characteristics. **Polar Biology**, v. 36, p. 705–718, 2013.

SANTOS, L. C. M. et al. Anthropogenic activities on mangrove areas (São Francisco River Estuary, Brazil Northeast): a GIS-based analysis of CBERS and SPOT images to aid in local management. **Ocean & Coastal Management**, v. 89, p. 39–50, 2014.

SCHUCHERT, P. The European athecate hydroids and their medusae (Hydrozoa, Cnidaria): Capitata part 2. **Revue Suisse de Zoologie**, v. 117, p. 337–555, 2010.

SILVA, A. C. D. et al. Observações hidrológicas e resultados de modelagem no espalhamento sazonal e espacial da pluma de água Amazônica. **Acta Amazonica**, v. 39, n. 2, p. 361–369, 2009.

SMYTH, K.; ELLIOTT, M. Effects of changing salinity on the ecology of the marine environment. In: SOLAN, M.; WHITELEY, N. (Org.). **Stressors in the marine environment: physiological and ecological responses; societal implications**. Oxford: Oxford University Press, p. 161–174, 2016.

SONG, X. et al. Unexpected systematic affinities and geographic expansion of a marine alien hydroid (Cnidaria: Hydrozoa). **Systematics and Biodiversity**, v. 17, n. 3, p. 230–244, 2019.

SPALDING, M. D. et al. Marine Ecoregions of the World: A Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas. **BioScience**, v. 57, p. 573–583, 2007.

TARGINO, A. K. G.; GOMES, P. B. Distribution of sea anemones in the Southwest Atlantic: biogeographical patterns and environmental drivers. **Marine Biodiversity**, v. 50, n. 5, p. 80–, 2020.

TOSETTO, E. G. et al. The Amazon River plume, a barrier to animal dispersal in the western tropical Atlantic. **Scientific Reports**, v. 12, p. 537, 2022.

WOLLENBERG, A. L. V. D. Redundancy analysis an alternative for canonical correlation analysis. **Psychometrika**, v. 42, n. 2, p. 207–219, 1977.

WARWICK, R. M.; CLARKE, K. R. Taxonomic distinctness and environmental assessment. **Journal of Applied ecology**, v. 35, n. 4, p. 532-543, 1998.

WORMS EDITORIAL BOARD. World Register of Marine Species. Checklist dataset, 2024. Disponível em: <https://www.marinespecies.org>. Acesso em: 26 novembro 2044.

APÊNDICES

APÊNDICE A – Hydroids (Cnidaria, Hydrozoa) from the Northern and North-eastern coast of Brazil: addressing knowledge gaps in neglected region

Doi do artigo publicado: <https://doi.org/10.1007/s12526-023-01388-3>

Link do artigo publicado: <https://link.springer.com/article/10.1007/s12526-023-01388-3>

ANEXO A – Material suplementar do capítulo 1

Disponível também em formato digital do link:
<https://github.com/cmouraandreza/Tese>

Correlação de Kendall com P-valor - Antoatecados			
Variável_1	Variável_2	Kendall_tau	p_valor
TL	HL	0,706	5,59E-77
TL	Salinidade	-0,134	0,000699
TL	Temperatura	-0,015	0,695
HL	Salinidade	-0,167	0,0000246
HL	Temperatura	-0,043	0,28
Salinidade	Temperatura	0,052	0,205

Correlação de Kendall com P-valor - Ambos			
Variável_1	Variável_2	Kendall_tau	p_valor
CTL	BD	0,483	1,10E-106
CTL	HDM	0,356	1,10E-36
CTL	IBR	0,015	0,71144
CTL	ANEL	-0,232	2,96E-08
CTL	Arranjo	0,245	6,58E-21
CTL	Substrato	0,071	0,004624
CTL	Padrão.hidroteca	-0,22	3,93E-20
CTL	C.perissarco	0,042	0,10804
CTL	Ciclo.Vida	-0,115	6,24E-06
CTL	Colonialismo	0,064	0,014543
CTL	Reprodução	0,288	3,20E-30
CTL	Salinidade	-0,05	0,022141
CTL	Temperatura	-0,059	0,006679
BD	HDM	0,435	4,18E-53
BD	IBR	0,003	0,9372
BD	ANEL	-0,246	7,19E-09
BD	Arranjo	0,27	1,47E-24
BD	Substrato	0,073	0,004022
BD	Padrão.hidroteca	-0,14	7,00E-09
BD	C.perissarco	-0,03	0,25263
BD	Ciclo.Vida	-0,075	0,003305
BD	Colonialismo	-0,003	0,89661
BD	Reprodução	0,212	7,75E-17
BD	Salinidade	-0,058	0,008763
BD	Temperatura	-0,053	0,016005
HDM	IBR	-0,081	0,010143
HDM	ANEL	0,128	0,039469
HDM	Arranjo	0,113	1,29E-06
HDM	Substrato	0,169	2,35E-14
HDM	Padrão.hidroteca	-0,062	0,004449
HDM	C.perissarco	0,055	0,018835
HDM	Ciclo.Vida	-0,053	0,019532
HDM	Reprodução	0,213	1,81E-21
HDM	Salinidade	-0,017	0,37872
HDM	Temperatura	0,015	0,43897
IBR	ANEL	0,38	5,09E-07
IBR	Arranjo	0,106	0,003814

IBR	Substrato	-0,093	0,007083
IBR	Padrão.hidroteca	0,08	0,02568
IBR	C.perissarco	0,023	0,52695
IBR	Ciclo.Vida	0,217	1,38E-09
IBR	Reprodução	-0,202	2,08E-08
IBR	Salinidade	-0,216	3,69E-12
IBR	Temperatura	-0,129	3,17E-05
ANEL	Substrato	-0,06	0,21275
ANEL	Padrão.hidroteca	0,283	1,11E-09
ANEL	C.perissarco	0,092	0,058489
ANEL	Ciclo.Vida	0,263	2,29E-08
ANEL	Reprodução	-0,35	2,65E-13
ANEL	Salinidade	-0,009	0,82958
ANEL	Temperatura	0,06	0,14428
Arranjo	Substrato	-0,062	0,003249
Arranjo	Padrão.hidroteca	-0,167	1,36E-16
Arranjo	C.perissarco	-0,058	0,007805
Arranjo	Ciclo.Vida	-0,078	0,000288
Arranjo	Colonialismo	-0,012	0,57941
Arranjo	Reprodução	0,046	0,031058
Arranjo	Salinidade	-0,095	1,72E-07
Arranjo	Temperatura	-0,044	0,015857
Substrato	Padrão.hidroteca	-0,13	1,67E-11
Substrato	C.perissarco	0,007	0,72783
Substrato	Ciclo.Vida	-0,175	1,88E-17
Substrato	Colonialismo	-0,017	0,41368
Substrato	Reprodução	0,259	2,25E-37
Substrato	Salinidade	0,068	9,94E-05
Substrato	Temperatura	0,115	4,34E-11
Padrão.hidroteca	C.perissarco	0,094	3,00E-06
Padrão.hidroteca	Ciclo.Vida	0,267	2,37E-41
Padrão.hidroteca	Colonialismo	-0,009	0,66726
Padrão.hidroteca	Reprodução	-0,165	2,39E-17
Padrão.hidroteca	Salinidade	-0,008	0,61623
Padrão.hidroteca	Temperatura	-0,044	0,007956
C.perissarco	Ciclo.Vida	-0,098	5,74E-06
C.perissarco	Colonialismo	-0,091	3,36E-05
C.perissarco	Reprodução	0,123	6,55E-09
C.perissarco	Salinidade	0,011	0,54503
C.perissarco	Temperatura	-0,013	0,4769
Ciclo.Vida	Colonialismo	-0,025	0,2432
Ciclo.Vida	Reprodução	-0,303	2,57E-48
Ciclo.Vida	Salinidade	-0,084	2,33E-06
Ciclo.Vida	Temperatura	-0,031	0,086125
Colonialismo	Reprodução	0,047	0,028157
Colonialismo	Salinidade	-0,063	0,000555
Colonialismo	Temperatura	0,006	0,72624
Reprodução	Salinidade	-0,042	0,017912
Reprodução	Temperatura	-0,079	7,55E-06
Salinidade	Temperatura	0,228	1,29E-51

Correlação de Kendall com P-valor - Leptotecados			
Variável_1	Variável_2	Kendall_tau	p_valor
CTH	DMH	0,49	5,00E-202

CTH	CNM	0,449	1,77E-43
CTH	CG	0,236	0,002579
CTH	CC	0,319	0,12679
CTH	AB	0,828	0
CTH	AD	0,882	0
CTH	N.pattern	-0,36	1,61E-79
CTH	H.pattern	-0,259	1,39E-39
CTH	Salinidade	0,045	0,005405
CTH	Temperatura	0,06	0,000253
DMH	CNM	0,134	3,72E-05
DMH	CG	0,058	0,45657
DMH	CC	-0,055	0,82991
DMH	AB	0,509	1,10E-160
DMH	AD	0,431	3,10E-115
DMH	N.pattern	-0,22	1,06E-30
DMH	H.pattern	-0,44	3,50E-110
DMH	Salinidade	0,022	0,18061
DMH	Temperatura	0,053	0,001104
CNM	CG	-0,181	0,37945
CNM	CC	-0,061	0,84059
CNM	AB	0,312	2,48E-21
CNM	AD	0,453	1,01E-42
CNM	N.pattern	0,634	4,38E-63
CNM	H.pattern	0,267	1,45E-11
CNM	Salinidade	0,094	0,003868
CNM	Temperatura	0,078	0,016679
CG	CC	-0,429	0,23889
CG	AB	0,356	0,000171
CG	AD	0,311	0,001027
CG	N.pattern	-0,196	0,034015
CG	H.pattern	0,179	0,058398
CG	Salinidade	-0,232	0,003373
CG	Temperatura	-0,172	0,029458
CC	AB	0,308	0,16349
CC	AD	0,245	0,24551
CC	N.pattern	0,342	0,14413
CC	H.pattern	0,342	0,14413
CC	Salinidade	0,09	0,65869
CC	Temperatura	-0,294	0,15111
AB	AD	0,801	0
AB	N.pattern	-0,386	9,71E-69
AB	H.pattern	-0,32	5,37E-44
AB	Salinidade	0,048	0,011498
AB	Temperatura	0,064	0,000723
AD	N.pattern	-0,42	7,16E-81
AD	H.pattern	-0,304	1,16E-39
AD	Salinidade	0,063	0,000903
AD	Temperatura	0,079	3,35E-05
N.pattern	H.pattern	0,372	1,18E-57
N.pattern	Salinidade	0,096	4,95E-07
N.pattern	Temperatura	0,025	0,19471
H.pattern	Salinidade	0,039	0,048807
H.pattern	Temperatura	-0,001	0,94451
Salinidade	Temperatura	0,24	1,09E-48

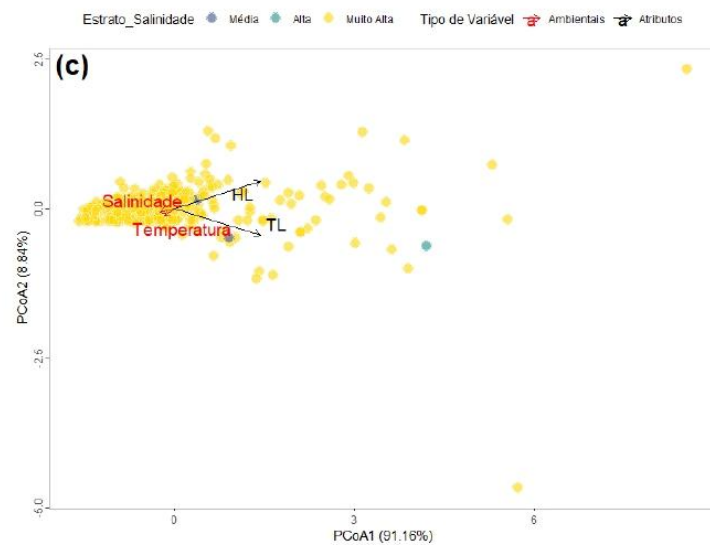
Resultados de envfit:

Envfit - Ambos			
variavel	PCoA1	PCoA2	p_valor
Temperatura	0,04351525	0,06321957	0,0024
Salinidade	0,01819018	0,01640428	0,5435

Envfit - Antoatecados			
variavel	PCoA1	PCoA2	p_valor
Temperatura	-0,04566552	-0,03251332	0,637
Salinidade	-0,11427503	-0,03024161	0,129

Envfit - Leptotecdos			
variavel	PCoA1	PCoA2	p_valor
Temperatura	0,04466310	0,12971875	0,0001
Salinidade	-0,03207812	0,06987176	0,0069

Resultado de PCoA dos Leptotecdos com outliers.



Resultados da PCoA

Autovalores - Antoatecados		
Eixo	Autovalor	Variância Explicada
PCo1	5,65E+08	91,16
PCo2	5,48E+07	8,84

Autovalores - Ambos		
Eixo	Autovalor	Variância Explicada
PCo1	58,8515708	37,56
PCo2	44,6779876	28,51

PCo3	28,9272126	18,46
PCo4	19,9356882	12,72
PCo5	16,1334048	10,3
PCo6	13,2343991	8,45
PCo7	11,3115699	7,22
PCo8	8,6831970	5,54
PCo9	7,4604686	4,76
PCo10	5,6595354	3,61
PCo11	4,9485911	3,16
PCo12	4,4335752	2,83
PCo13	4,2097316	2,69
PCo14	3,3123884	2,11
PCo15	3,1727241	2,02

Autovalores - Leptotecados		
Eixo	Autovalor	Variancia Explicada
PCo1	73,13119	60,45
PCo2	57,04729	47,16
PCo3	17,63292	14,58
PCo4	6,587815	5,45
PCo5	3,065541	2,53
PCo6	1,497294	1,24
PCo7	1,329515	1,1
PCo8	0,880439	0,73

Resultados da PERMANOVA :

PERMANOVA - Antoatecados					
	Df	SumOfSqs	R ²	F	
h_cluster	2	123,7675	0,7075110	341,0701	0,001
Residual	282	51,16607	0,2924890		
Total	284	174,9336	1		

PERMANOVA + variáveis ambientais - Antoatecados					
	Df	SumOfSqs	R ²	F	Valor-p
Temperatura	1	0,461725	0,002639	0,753743	0,404
Salinidade	1	1,725492	0,009864	2,816781	0,0837
Residual	282	172,7463	0,987497		
Total	284	174,9336	1		

PERMANOVA - Leptotecados					
	Df	SumOfSqs	R ²	F	Valor-p
h_cluster	3	2574317168	0,8619419	3598,236	0,144
Residual	1729	412331109	0,1380581		
Total	1732	298664827	1		

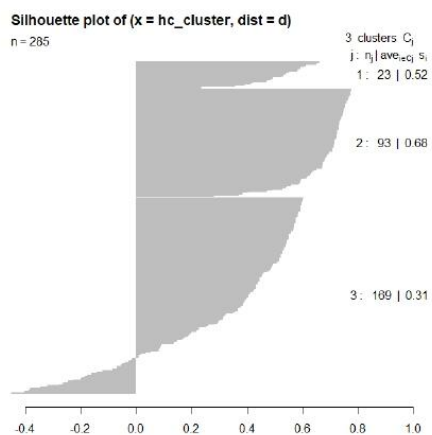
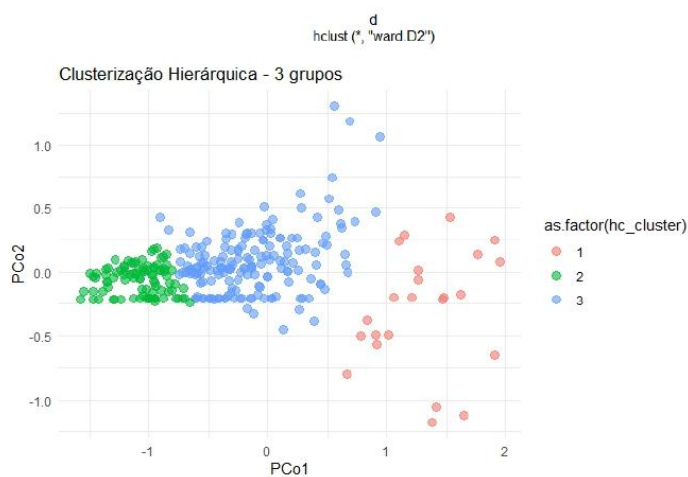
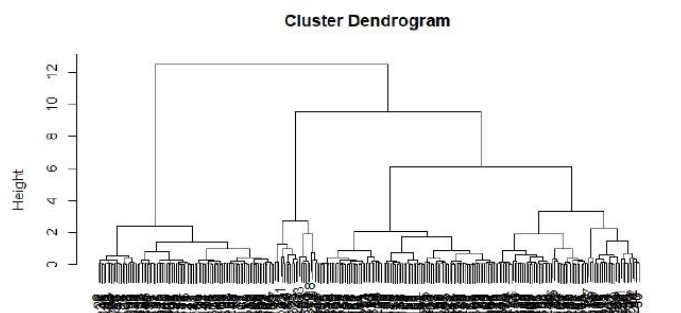
PERMANOVA + variáveis ambientais - Leptotecados					
	Df	SumOfSqs	R ²	F	Valor-p
Temperatura	1	1	0,01036414	18	0,0001
Salinidade	1	1	0,00222032	4	0,0342
Residual	1730	1730	0,98741555		
Total	1732	1732	1		

PERMANOVA - Ambas ordens					
	Df	SumOfSqs	R ²	F	Valor-p
h_cluster	1	40,70608	0,3931832	1332,172	0,0001
Residual	2056	62,82348	0,6068168		
Total	2057	103,52956	1		

PERMANOVA + variáveis ambientais - Ambas ordens					
	Df	SumOfSqs	R ²	F	Valor-p
Temperatura	1	2,952476	2,85182	5,87748398	0,004
Salinidade	1	4,106141	3,966154	0,08174081	0,918
Residual	2055	1,032302	9,971085		
Total	2057	1,035296	1		

Resultado de hclust:

hclust - Antoatecados



Silhouette width s_i
Average silhouette width : 0.45

hclust - Leptoatecados:

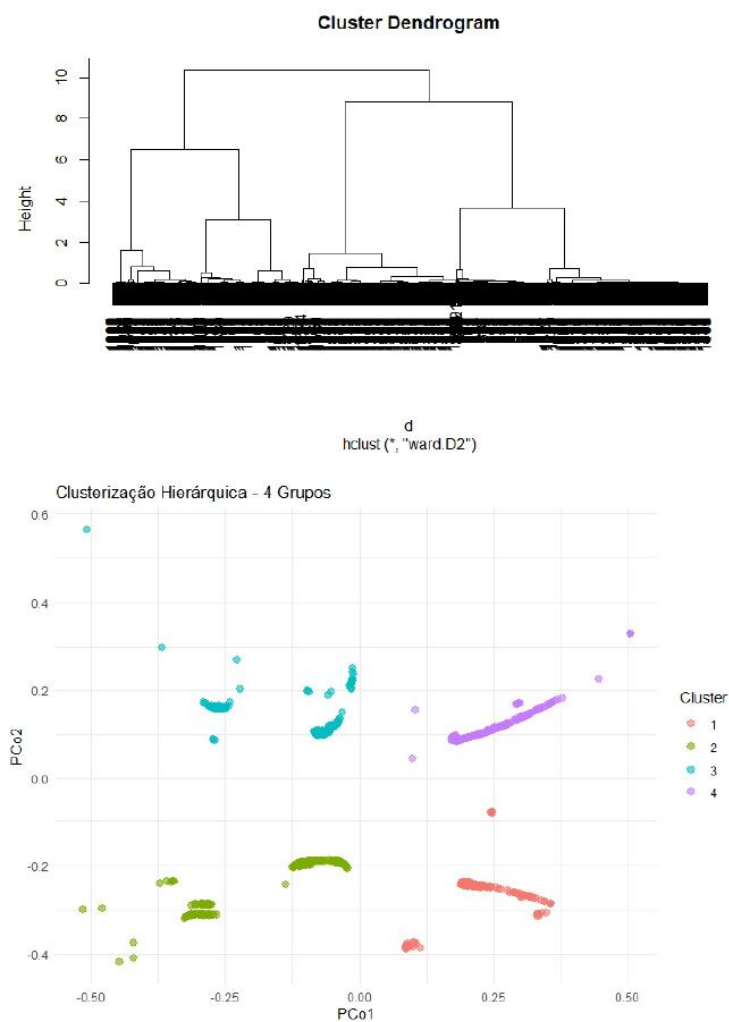
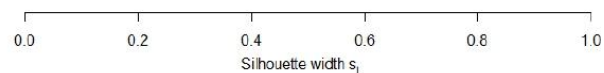


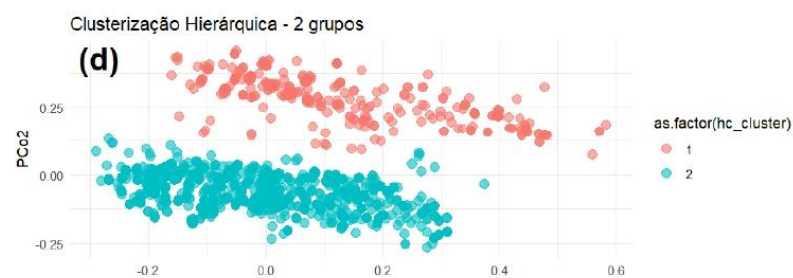
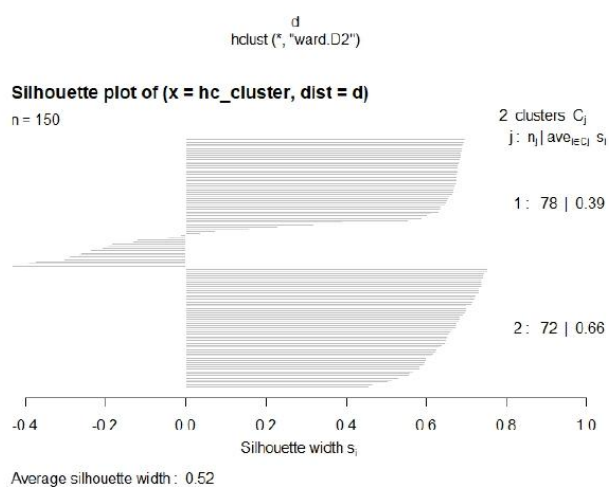
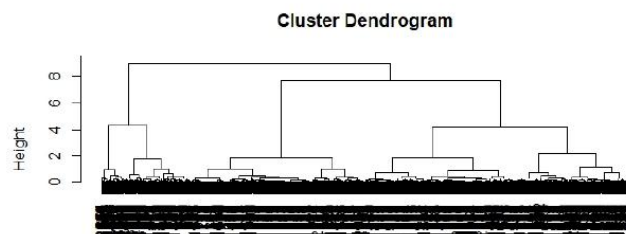
Gráfico de Silhueta - hclust

$n = 1733$





hclust - Amba's ordens:



-0.2 0.0 0.2 0.4 0.6

PCo1

Scores PCoA - Atecados		Scores PCoA - Tecados		Scores PCoA - Ambos	
PCo1	PCo2	PCo1	PCo2	PCo1	PCo2
1,266044	-0,063	-0,10498	0,153574	-0,10498	0,153574
-1,49803	-0,01559	-0,09438	0,198955	-0,09438	0,198955
-0,6106	-0,20875	-0,10333	0,164303	-0,10333	0,164303
-1,55326	-0,15124	-0,14744	0,214371	-0,14744	0,214371
-0,87763	-0,20983	-0,15171	0,082938	-0,15171	0,082938
-1,23001	-0,21126	-0,09337	0,069187	-0,09337	0,069187
-0,80376	-0,14182	0,288601	0,028179	0,288601	0,028179
-0,98623	-0,21027	0,261591	0,067041	0,261591	0,067041
-1,34772	0,025752	0,449707	0,157495	0,449707	0,157495
-0,75625	-0,20934	0,084504	0,112857	0,084504	0,112857
-0,97014	-0,02239	0,100984	0,114598	0,100984	0,114598

ANEXO B – Material complementar ao capítulo 2

Tabela 1. Dados de presença de espécies por gênero em relação aos locais amostrados. Destacadas em negrito estão as famílias representantes da Ordem “Anthoathecata”. As espécies foram divididas em quadriculas e agrupadas em quatro regiões: AR, Uruguai–Argentina; BR, Brasil; CA, Caribe; PA, Patagônia.

GÊNEROS	AR	BR	CA	PA	SOMA	AMOSTRAS
<i>Sertularella</i>	19	11	8	16	54	108
<i>Symplectoscyphus</i>	15	1	1	12	29	58
<i>Halecium</i>	8	10	5	4	27	54
<i>Clytia</i>	5	11	8	2	26	52
<i>Aglaophenia</i>	1	8	8	0	17	34
<i>Bougainvillia</i>	4	7	3	3	17	34
<i>Eudendrium</i>	1	8	4	4	17	34
<i>Obelia</i>	5	5	3	4	17	34
<i>Plumularia</i>	2	8	4	3	17	34
<i>Nemertesia</i>	3	3	6	3	15	30
<i>Halopteris</i>	1	9	4	0	14	28
<i>Staurotheca</i>	2	0	0	12	14	28
<i>Orthopyxis</i>	2	5	1	5	13	26
<i>Campanularia</i>	4	3	1	4	12	24
<i>Dynamena</i>	1	6	4	1	12	24
<i>Amphisbetia</i>	3	3	1	4	11	22
<i>Filellum</i>	4	1	1	5	11	22
<i>Acryptolaria</i>	3	1	4	2	10	20
<i>Tridentata</i>	0	7	3	0	10	20
<i>Thyroscyphus</i>	1	5	3	0	9	18
<i>Antennella</i>	0	6	2	0	8	16
<i>Macrorhynchia</i>	0	4	4	0	8	16
<i>Corymorpha</i>	2	4	0	1	7	14
<i>Hebella</i>	3	3	0	1	7	14
<i>Diphasia</i>	1	2	3	0	6	12
<i>Coryne</i>	1	2	1	1	5	10
<i>Ectopleura</i>	1	3	0	1	5	10
<i>Gymnangium</i>	0	3	2	0	5	10
<i>Hybocodon</i>	3	0	0	2	5	10
<i>Kirchenpaueria</i>	1	1	1	2	5	10
<i>Lafoea</i>	1	1	2	1	5	10
<i>Lytocarpia</i>	2	1	1	1	5	10
<i>Phialella</i>	2	1	0	2	5	10
<i>Schizotricha</i>	1	0	0	4	5	10
<i>Zanclea</i>	0	2	3	0	5	10
<i>Amphinema</i>	1	2	1	0	4	8
<i>Hincksella</i>	0	2	2	0	4	8
<i>Hydractinia</i>	1	1	2	0	4	8

<i>Laomedea</i>	1	1	1	1	4	8
<i>Monostaechas</i>	1	2	1	0	4	8
<i>Oswaldella</i>	1	0	0	3	4	8
<i>Synthecium</i>	1	1	1	1	4	8
<i>Calycella</i>	1	1	0	1	3	6
<i>Dentithea</i>	0	1	2	0	3	6
<i>Nemalecium</i>	0	1	2	0	3	6
<i>Parascyphus</i>	1	0	0	2	3	6
Podocoryna	0	3	0	0	3	6
<i>Sertularellaoides</i>	1	1	1	0	3	6
<i>Sertularia</i>	0	3	0	0	3	6
Stauridiosarsia	0	3	0	0	3	6
<i>Abietinella</i>	1	0	0	1	2	4
Bimeria	1	1	0	0	2	4
<i>Calamphora</i>	0	1	1	0	2	4
<i>Cirrhovenia</i>	0	1	1	0	2	4
<i>Cladocarpus</i>	0	0	2	0	2	4
Cordylophora	1	1	0	0	2	4
<i>Grammaria</i>	1	0	0	1	2	4
<i>Hartlaubella</i>	1	0	0	1	2	4
<i>Idiellana</i>	0	1	1	0	2	4
<i>Lovenella</i>	0	2	0	0	2	4
<i>Monothea</i>	1	1	0	0	2	4
Parawrightia	0	1	0	1	2	4
Pennaria	0	1	1	0	2	4
<i>Ptychogena</i>	1	0	0	1	2	4
Ralpharia	0	1	1	0	2	4
Rhizogeton	1	1	0	0	2	4
<i>Salacia</i>	0	2	0	0	2	4
<i>Scandia</i>	0	1	1	0	2	4
<i>Silicularia</i>	1	0	0	1	2	4
Solanderia	0	1	1	0	2	4
<i>Stegella</i>	1	0	0	1	2	4
<i>Thuiaria</i>	0	1	1	0	2	4
<i>Zygophylax</i>	0	1	1	0	2	4
Zyzyzus	0	1	1	0	2	4
<i>Callicarpa</i>	0	1	0	0	1	3
<i>Aglaophenopsis</i>	0	0	0	1	1	2
<i>Antarctoscyphus</i>	0	0	0	1	1	2
<i>Anthohebella</i>	0	1	0	0	1	2
<i>Antomma</i>	0	0	1	0	1	2
Asyncoryne	0	1	0	0	1	2
<i>Bicaularia</i>	0	0	1	0	1	2
<i>Billardia</i>	0	0	0	1	1	2
Bouillonactinia	0	1	0	0	1	2
Calyptospadix	0	1	0	0	1	2

<i>Cladocarpoides</i>	0	0	1	0	1	2
Cladocoryne	0	1	0	0	1	2
Corydendrium	0	1	0	0	1	2
<i>Cryptolaria</i>	0	0	1	0	1	2
<i>Eutima</i>	0	1	0	0	1	2
<i>Geminella</i>	0	1	0	0	1	2
<i>Gonothyræa</i>	1	0	0	0	1	2
<i>Halisiphonia</i>	0	0	0	1	1	2
<i>Hydrallmania</i>	0	0	1	0	1	2
<i>Hydranthea</i>	0	1	0	0	1	2
Hydrocoryne	0	1	0	0	1	2
<i>Hydrodendron</i>	0	0	0	1	1	2
<i>Modeeria</i>	0	0	0	1	1	2
<i>Monostaeooides</i>	0	0	1	0	1	2
Myrionema	0	0	1	0	1	2
Pachycordyle	0	0	1	0	1	2
Pinushydra	0	1	0	0	1	2
<i>Pycnotheca</i>	0	1	0	0	1	2
<i>Sarsia</i>	1	0	0	0	1	2
Sphaerocoryne	0	0	1	0	1	2
<i>Symmetrosphyphus</i>	0	0	1	0	1	2

Tabela 2. Dados de presença de espécies por família em relação aos locais amostrados. Destacadas em negrito estão as famílias representantes da Ordem “Anthoathecata”. As espécies foram divididas em quadrículas e agrupadas em quatro regiões: AR, Uruguai–Argentina; BR, Brasil; CA, Caribe; PA, Patagônia.

FAMÍLIA	AR	BR	CA	PA	SOMA	AMOSTRAS
Campanulariidae	20	25	14	18	77	231
Sertularellidae	19	12	9	16	56	168
Sertulariidae	5	25	13	5	48	144
Thyroscyphidae	18	7	6	14	45	135
Plumulariidae	6	14	13	6	39	119
Aglaopheniidae	3	16	18	2	39	117
Haleciidae	8	11	7	4	30	90
Lafoeidae	9	3	7	10	29	87
Halopterididae	2	17	8	0	27	81
Bougainvilliidae	5	10	4	4	23	69
Eudendriidae	1	8	5	4	18	54
Staurothecidae	2	0	0	12	14	42
Tubulariidae	4	5	2	3	14	42
Hebellidae	3	5	1	2	11	33
Kirchenpaueriidae	2	2	1	5	10	30

Corynidae	2	5	1	1	9	27
Corymorphidae	2	5	0	1	8	24
Hydractiniidae	1	5	2	0	8	24
Synthechiidae	1	3	3	1	8	24
Campanulinidae	2	1	0	2	5	15
Phialellidae	2	1	0	2	5	15
Schizotrichidae	1	0	0	4	5	15
Zancleidae	0	2	3	0	5	15
Zygophylacidae	1	1	2	1	5	15
Lovenellidae	0	4	0	0	4	12
Pandeidae	1	2	1	0	4	12
Oceaniidae	1	2	0	0	3	9
Cirrholoveniidae	0	1	1	0	2	6
Cordylophoridae	1	1	0	0	2	6
Laodiceidae	1	0	0	1	2	6
Pennariidae	0	1	1	0	2	6
Sertularioidea	0	1	1	0	2	6
Solanderiidae	0	1	1	0	2	6
Symplectoscyphidae	0	0	1	1	2	6
Asyncorynidae	0	1	0	0	1	3
Cladocorynidae	0	1	0	0	1	3
Eirenidae	0	1	0	0	1	3
Hydrocorynidae	0	1	0	0	1	3
Phylactothecidae	0	0	0	1	1	3
Sphaerocorynidae	0	0	1	0	1	3
Tiarannidae	0	0	0	1	1	3

Tabela 3. Valores de AvTD (Distinção taxonômica média) e VarTD (Variação da Distinção Taxonômica) para cada parcela amostrada.

PARCELA	AvTD	VarTD
AR1	83,33	271,5
AR2	82,64	271,5
AR3	82,15	306,3
AR4	79,76	632,1
AR5	70,24	193,2
AR6	76,82	285,7
BR1	75,55	205,7
BR2	74,06	198,5
BR3	75	202,4
BR4	65,56	258
BR5	74,08	214,7
BR6	79,66	244,1
BR7	65,48	206,9
BR8	76,76	259,5
BR9	81,34	250,7

BR10	80,06	257,8
BR11	81,15	279,7
BR12	74,29	184
BR13	81,27	255,5
BR14	84,35	280,7
BR15	82,97	272,1
BR16	78,57	255,1
BR17	82,22	239,5
CA1	76,47	271,5
CA10	79,64	298,1
CA11	70	183,3
CA12	72,5	243,8
CA13	76,77	275,7
CA14	73,11	62,7
CA2	83,66	324,4
CA3	91,67	138,9
CA4	69,64	551,7
CA5	77,21	252,5
CA6	74,17	157,6
CA7	81,67	205,6
CA8	75	0
CA9	82,2	317,5
PA1	72,73	74,38
PA8	76,84	486,3
PA9	57,14	574
PA10	79,76	274,9
PA2	73,92	171,9
PA3	75,98	311
PA4	74,74	254,6
PA5	75,26	238,7
PA6	73,19	213
PA7	57,22	572,8