

UNIVERSIDADE FEDERAL DA BAHIA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM DIVERSIDADE ANIMAL

JÚLIO CÉSAR CRUZ FERNANDEZ

**Filogenia e uma biogeografia integrada de *Acanthotetilla*
Burton, 1959 (Demospongiae, Spirophorida, Tetillidae):
transito em mão dupla no traço peri-Africano**

Salvador
2011

JÚLIO CÉSAR CRUZ FERNANDEZ

**“Filogenia e uma biogeografia integrada de *Acanthotetilla*
Burton, 1959 (Demospongiae, Spirophorida, Tetillidae):
transito em mão dupla no traço peri-Africano”**

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biologia da Universidade Federal da
Bahia para a obtenção do Título de
Mestre pelo Programa de Pós-
graduação em Diversidade Animal, na
Área de Zoologia.

Orientador(a): Eduardo Hajdu

Co-orientador (a): Carla Menegola

Salvador
2011

Ficha Catalográfica

Fernandez, Júlio César Cruz

Filogenia e uma biogeografia integrada de *Acanthotetilla* Burton, 1959 (Demospongiae, Spirophorida, Tetillidae): transito em mão dupla no traço peri-Africano.

62 páginas

Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biologia da Universidade Federal da Bahia. Departamento de Zoologia. Programa de Pós-graduação em Diversidade Animal.

1. Porifera 2. Filogenia morfológica 3. Biogeografia integrada
I. Universidade Federal da Bahia. Instituto de Biologia. Departamento de Zoologia. Programa de Pós-graduação em Diversidade Animal.



Programa de Pós-Graduação em
DIVERSIDADE ANIMAL
Instituto de Biologia
Universidade Federal da Bahia
<http://www.diversidadeanimal.bio.ufba.br>



ATA DA SESSÃO PÚBLICA DO COLEGIADO
DEFESA DE DISSERTAÇÃO

Título da Dissertação: **“Filogenia e uma biogeografia integrada de *Acanthotetilla* Burton, 1959 (Demospongiae, Spiroplorida, Tetillidae): trânsito em mão dupla no traço peri-Africano”.**

Mestrando: Júlio César Cruz Fernandez
Orientador: Dr. Eduardo Hajdu

De acordo com o regimento geral da UFBA e com o regimento interno deste programa de pós-graduação, foram iniciados os trabalhos da Comissão Examinadora, composta pelos professores **Dr. Eduardo Hajdu (presidente)**, **Dr. Ulisses dos Santos Pinheiro** e **Dra. Ângela Maria Zanata**, às 15:00 horas do dia 06 de abril de 2011.

O mestrando fez a apresentação oral da dissertação durante 40 minutos. Após o encerramento das arguições, às 15:30 horas, a Comissão Examinadora pronunciou-se pela sua APROVAÇÃO, conforme parecer em anexo.

Esta Ata será assinada pelos membros da Comissão Examinadora e deste Colegiado, para compor o processo de emissão do diploma.

Salvador, 06 de abril de 2011.

COMISSÃO EXAMINADORA

Membro Dr. Eduardo Hajdu
Instituição: Universidade Federal do Rio de Janeiro

Membro: Dr. Ulisses dos Santos Pinheiro
Instituição: Universidade Federal de Pernambuco

Membro: Dra. Ângela Maria Zanata
Instituição: Universidade Federal da Bahia

COLEGIADO

Dedicatória

Este trabalho é dedicado a querida Profa. Solange Peixinho *in memoriam*, quem me mostrou, nos bons anos de convivência, a beleza do estudo das esponjas, compartilhou comigo sua sabedoria e, sobretudo, amizade.

Epígrafe

Não basta dar os passos que nos devem levar um dia ao objetivo, cada passo deve ser ele próprio um objetivo em si mesmo, ao mesmo tempo que nos leva para diante.

Johann Goethe

Agradecimentos

À querida Profa. Solange Peixinho *in memoriam*, por ter sido uma das principais responsáveis pelo desenvolvimento da sistemática de Porifera no Brasil desde os anos ‘1970’, em especial a taxonomia de Calcarea e Demospongiae. Além disso, agradeço a ela por todas as oportunidades oferecidas a mim, desde o primeiro momento como estudante de iniciação científica até meu ingresso na Pós-graduação. Também agradeço sua grande estima e amizade durante os bons, saudosos e inesquecíveis anos de convivência (2005-2010);

À minha mãe Margareth, quem nunca deixou de acreditar na minha capacidade e nos meus sonhos, não medindo esforços para que eu sempre pudesse estudar;

A todas as pessoas da minha família, especialmente a M^a Piedade (minha vó) e a Sergio Saldanha (meu Tio/Pai), por se preocuparem bastante comigo e acreditarem nos meus estudos;

À minha noiva Jéssika e sua família, pela estadia de alguns dias na sua casa em São Paulo, em outubro de 2010, me ajudando durante o período em que cursei a disciplina ‘Biogeografia Histórica’ na USP. Além disso, agradeço a ela por incentivar meus estudos e compreender a falta de tempo em certos momentos;

Ao meu querido padrinho Alberto Quirino (Beto), quem me ajudou bastante ao oferecer sua casa para estadia no Rio de Janeiro em fevereiro de 2009, onde pude participar de um simpósio nessa cidade e apresentar resultados preliminares do meu projeto para especialistas da área;

À Adriana Rangel, Cláudio Figueira e a toda equipe do Centro de Pesquisa Gonçalo Moniz da Fundação Oswaldo Cruz (FIOCRUZ-BA), pelo auxílio e sessões cedidas no microscópio eletrônico de varredura;

À amiga Thalita Belmonte (LABPOR-UFRJ), quem me ajudou com o envio de amostras da coleção MNRJ, e por se mostrar disposta a me ajudar sempre que necessito;

À querida amiga Maria Cunha (AMPHIBIA-UFBA), quem me ajudou bastante com o inglês durante o primeiro ano de curso e que compartilhou comigo bons momentos;

Às minhas queridas amigas equinodermatólogas Camilla Souto (Milla), Luciana Martins (Luly) e Rosana Fernandes (Sininho), as quais sempre escutam com admiração os resultados das minhas pesquisas, sempre me apontando profundos *insights* através das nossas discussões produtivas;

Ao querido e grande amigo Bruno Cosme, quem desde o começo incentiva meus estudos, além disso, me ajudou bastante com o programa de análise filogenética PAUP* e por sempre mostrar-se disposto a me ajudar quando tenho qualquer tipo de dúvida;

A todos os colegas e amigos do curso de Pós-graduação: Camila Primitivo, Deise Cruz, Euvardo Jr., Karina Martins, Laís Maciel, Patrícia Fonseca, Rafael Burger, Tiago Jordão e em especial, a Joice Ruggeri pela estadia na sua casa no Rio de Janeiro quando participei de um simpósio da minha área em julho de 2010;

A todos os amigos (velhos e novos) espongiólogos do LABPOR-UFBA, Profa. Dra. Carla Menegola, Anaíra Laje (Ana), Cristiana Castelo Branco (Cris), George Santos (Bal) Louriane Santos (Louri), Ueslei Lopes (“U”), Karoline (Karol) e Manuela (Mani) pelo bom convívio e ajuda sempre que necessito;

À Profa. Gisele Lobo-Hajdu, por incentivar meus estudos, me oferecer estadia em sua bela casa e por sempre me recebe de braços abertos quando estou no Rio de Janeiro participando de algum evento científico;

Ao Prof. Guilherme Muricy (LABPOR-MNRJ) por sempre estar disposto a esclarecer minhas dúvidas e pela doação de material biológico da coleção científica de Porifera do Museu Nacional do Rio de Janeiro;

Ao Prof. Eduardo Hajdu (TAXPOR-MNRJ), por ter realizado pedidos de empréstimo de material a instituições fora do Brasil, por sua grande amizade e dedicação a mim, demonstradas principalmente no momento que não tive mais a Profa. Solange como orientadora. Também gostaria de agradecer por ter aceitado ser meu orientador oficial e não ter deixado “a peteca cair”;

À **FAPESB** e à **CAPES** pela concessão da bolsa de estudos durante esses dois anos, a qual foi muito importante para incentivar meus estudos e para realização desta dissertação;

À coordenação e ao colegiado do Programa de Pós-Graduação em Diversidade Animal (PPGDA) da Universidade Federal da Bahia (UFBA) pelo apoio as minhas pesquisas através de auxílios financeiros durante o curso.

Índice

Resumo.....	x
Abstract.....	xi
1 – Introdução geral.....	1
1.1 – Delimitação e definição <i>a priori</i> do grupo interno.....	3
1.2 – Escolha do grupo externo (G.E.).....	4
1.3 – Padrão de distribuição de <i>Acanthotetilla</i> Burton, 1959.....	6
1.4 – Biogeografia de esponjas marinhas.....	7
1.5 – Biogeografia: panorama geral.....	8
1.5.1 – Biogeografia Cladística.....	9
1.5.1.1 – Áreas de endemismo e o ambiente marinho.....	12
1.6 – Panbiogeografia.....	13
1.7 – Análise de Dispersão-Vicariância (DIVA).....	14
1.8 – Objetivos	15
1.8.1 – Objetivo geral.....	15
1.8.2 – Objetivos específicos.....	15
Capítulo 1.....	16
“Phylogeny and an integrated biogeography of <i>Acanthotetilla</i> Burton 1959 (Demospongiae, Spirophorida, Tetillidae): two-way traffic on the peri- African track”	17
Abstract.....	18
Introduction.....	18
Material and methods.....	19
Phylogenetics analysis.....	19
<i>Ingroup</i>	19
<i>Outgroup</i>	19

<i>Caracteres compilation</i>	20
<i>Search for the shortest tree</i>	20
Biogeography	20
<i>Analytical units – Natural areas</i>	20
<i>Taxon Area Cladograms – TACs</i>	20
<i>Cladistic biogeography</i>	20
<i>Dispersal and Vicariance Analysis – DIVA</i>	20
<i>Panbiogeography</i>	20
Results	21
<i>Taxonomy</i>	21
<i>Phylogeny</i>	21
<i>Biogeography</i>	22
Discussion	22
<i>Phylogeny</i>	22
<i>Biogeography</i>	23
Conclusion	25
Acknowledgements	26
References	27
Tables	30
Legend of the figures	36
Appendix 1 (List of materials (specimens) analyzed).....	38
Appendix 2 (List of characters and their states used to infer the phylogenetic relationships of <i>Acanthotetilla</i> spp.)	40
Figures	44
Referências Bibliográficas	47
Anexos I e II	62

Resumo

A recente descrição de espécies de *Acanthotetilla* da Indonésia e do Brasil motivou uma análise filogenética e biogeográfica deste táxon, para descobrir se uma origem no Atlântico ou no Indo-Pacífico é a mais provável, e então descobrir se uma rota Tetiana ou pelo sul da África teria sido seguida. Uma matriz de dados foi construída a partir de caracteres morfológicos e analisada no programa PAUP* usando algoritmo de parcimônia. A árvore resultante tem alto 'Bootstrap', como uma consequência da maior taxa de estados de caracteres morfológicos por unidade taxonômica operacional (OTU) jamais conseguida entre as filogenias de poríferos. Os resultados mostram províncias do Indo-Pacífico central basais para todo o clado, e então províncias do Indo-Pacífico ocidental basais em relação às províncias do Atlântico tropical ocidental do mesmo clado, sugerindo inequivocamente colonização dessas últimas a partir das primeiras, tendo provavelmente seguido uma rota pelo sul da África. É sugerido aqui que isto pode ter sido realizado através de "rafting" nos anéis da Corrente das Agulhas. A análise de Dispersão-Vicariância postulou um evento de dispersão recente com recolonização das Seychelles a partir o Atlântico Ocidental. Esta relação de áreas irmãs é apoiada por duas sinapomorfias e dois caracteres homoplásticos, e tem 98% de "Bootstrap". O mapa Panbiogeográfico para *Acanthotetilla* também indica origem no Indo-Pacífico ocidental das espécies do Atlântico tropical ocidental. Uma comparação adicional com 10 filogenias de esponjas não recuperou nenhum padrão prevalecente para as relações das principais áreas utilizadas na presente análise, mas foram identificados dois táxons com provável origem no Indo-Pacífico central (*Thrinacophora*, *Placospongia*), e um com uma origem no Indo-Pacífico ocidental do clado Atlântico tropical ocidental (*Petromica*).

Palavras-chave: Porifera, morfologia, biogeografia integrada, biogeografia cladística, análise de dispersão-vicariância, panbiogeografia.

Abstract

The recent description of Indonesian and Brazilian species of *Acanthotetilla* motivated the onset of a phylogenetic and biogeographic analyses of this taxon, to figure whether an Atlantic or an Indo-Pacific origin were more likely, and then whether a Tethyan or southern African route might have been followed. A datamatrix was tabulated from morphological characters and run on PAUP using a parsimony algorithm. The resulting preferred tree has a high Bootstrap support, as a consequence of the largest ever ratio of morphological character states per OTU among poriferan phylogenies. The results show Central Indo-Pacific provinces basal to the whole clade, and then Western Indo-Pacific provinces basal to the Tropical Western Atlantic ones, thus unequivocally suggesting colonization of the latter from the former, and likely following a southern African route. It is suggested here this might have been accomplished through rafting on rings of the Agulhas Current. The dispersal – vicariance analysis undertaken postulates a highly recent dispersal event with recolonization of the Seychelles from the western Atlantic. This sister area relationship is supported by two synapomorphies and two homoplastic characters, and has 98% Bootstrap support. The panbiogeographic map for *Acanthotetilla* also points to Western Indo-Pacific origin of Tropical Western Atlantic species. A comparison with 10 additional sponge phylogenies did not recover any prevailing trends for the relationships of the major areas utilized in the present analyses, but identified two taxa with likely Central Indo-Pacific origins (*Thrinacophora*, *Placospongia*), and one with a Western Indo-Pacific origin of Tropical Western Atlantic clades (*Petromica*).

Keywords: Porifera, morphology, integrated biogeography, cladistic biogeography, dispersal-vicariance analysis, panbiogeography.

1 – Introdução geral

A organização relativamente simples das esponjas dificulta a estimativa e o uso de caracteres morfológicos. Porém, suas espículas aparentemente têm baixo valor adaptativo (Princípio de Darwin; WHELLER, 1986). Assim, usar essa estrutura em estudos de sistemática das esponjas, através das diferenças morfométricas e disparidade parece ser confiável (*e.g.* HAJDU & DESQUEYROX-FAÚNDEZ, 1994). Uma prova disso é que a classificação de certos táxons decorrente da identificação a partir do estudo de suas espículas estão de acordo com resultados cladísticos desses mesmos táxons (*e.g.* CHOMBARD *et al.*, 1998; BORCHIellini *et al.*, 2004). HAJDU & VAN SOEST (1996) listaram apenas 17 trabalhos filogenéticos morfológicos *sensu strictu* com esponjas (*e.g.* HIEMSTRA & VAN SOEST, 1991; VAN SOEST *et al.*, 1991; VAN SOEST, 1993; VAN SOEST & HOOPER, 1993; MALDONADO, 1993; HAJDU & DESQUEYROX-FAÚNDEZ, 1994; HAJDU, 1995, entre outros). Após quase 15 anos ainda são raros os trabalhos com essa abordagem. Alguns dos estudos mais recentes de filogenia morfológica são: REITNER & MEHL, 1996; HAJDU & DESQUEYROX-FAÚNDEZ, 2008; MURICY *et al.*, 2001. Um dos fatores que parecem influenciar isso é o crescente desenvolvimento da área molecular e de suas técnicas, além da dificuldade de se obter uma quantidade relativamente grande de caracteres morfológicos em Porifera. Deste modo, muitos pesquisadores vêm optando por uma abordagem molecular somente, ou em conjunto com a primeira, para lidar com a aparente simplicidade morfológica das esponjas (*e.g.* KELLY-BORGES *et al.*, 1991; KELLY-BORGES & POMPONI, 1994; CHOMBARD *et al.*, 1997; BORCHIellini *et al.*, 2000; MANUEL *et al.*, 2003; SCHRÖDER *et al.*, 2003; BORCHIellini *et al.*, 2004; MANUEL *et al.*, 2004; NICHOLS, 2005; MANUEL *et al.*, 2006; ERPENBERCK & WÖRHEIDE, 2007).

A combinação de uma sistemática morfológica e molecular parece ser uma abordagem promissora para resolver questões taxonômicas e evolutivas, tanto em Porifera (*e.g.* CHOMBARD *et al.*, 1998; ERWIN, & THACKER, 2007; HEIM *et al.*, 2007) quanto em outros filos, por exemplo, Echinoderma (*e.g.* SMITH *et al.*, 1992, 1995; LAFAY *et al.*, 1995). Apesar das ferramentas moleculares responderem uma gama de questões, o uso dessas pode ser limitado devido a inúmeros fatores, tais como: o material não ter sido fixado e/ou conservado corretamente, ou ainda ser insuficiente, ausência de estudos prévios que possam ter revelado sequências de um marcador

molecular de interesse, ou dificuldade de se obter um ‘primer’ que amplifique a região molecular de interesse, etc. Além disso, boa parte das técnicas moleculares são relativamente caras. Por outro lado, acessar caracteres morfológicos é bem mais prático e menos custoso. Ainda é importante mencionar que, quando usadas ferramentas e técnicas que permitam boa visualização da morfologia, os resultados dos trabalhos são bastante confiáveis. A microscopia eletrônica de varredura é uma poderosa ferramenta e vem mostrando-se confiável em estudos de taxonomia em Porifera, e de avaliação de caracteres morfológicos em estudos filogenéticos com táxons desse mesmo filo (*e.g.* HAJDU & DESQUEYROX-FAÚNDEZ, 1994; CHOMBARD *et al.*, 1998; ESTEVES *et al.*, 2007).

A cladística (HENNIG, 1966) tem sido cada vez mais aceita como protocolo de pesquisa a ser usado para acessar as relações evolutivas entre táxons existentes e fósseis, ou de suas áreas de ocorrência (*e.g.* NELSON & PLATNICK, 1981; WILEY, 1981; HUMPHRIES & PARENTI, 1986; AX, 1987; BROOKS & MCLENNAN, 1991; FOREY *et al.*, 1992; SMITH, 1994; HAJDU, 1995; HEIM *et al.*, 2007). Através desse protocolo podemos inferir perguntas do tipo: Quais táxons são mais próximos evolutivamente? Quais características são exclusivas a esses táxons mais relacionados? Quais padrões evolutivos filogenéticos e de áreas podem ser identificados nestes grupos? (ver detalhes em WILEY, 1981; FARRIS, 1983; BROOKS & MCLENNAN, 1991; KITCHING *et al.*, 1998; AMORIM, 2002). Portanto, a sistemática filogenética é uma poderosa ferramenta para abordar questões evolutivas de maneira comparativa, pois seu eficiente método cladístico está apoiado na teoria da evolução de DARWIN (1859).

Reconstruções filogenéticas só fazem sentido quando *a priori* há conjectura de um grupo natural (PINNA, 1991). Então, fica evidente que a primeira pergunta que surge nesse tipo de abordagem é “O grupo de interesse é natural?” Filogenias geradas a partir de grupos naturais são base de estudos biogeográficos cladísticos (= biogeografia de vicariância) e estes analisam as relações históricas de áreas para tentar explicar os padrões evolutivos dos táxons. Existem diversas técnicas biogeográficas cladísticas, conseqüentemente, há muitas discussões sobre qual dessas seria capaz de recuperar mais informações (*e.g.* MORRONE & CARPENTER, 1994; VAN SOEST & HAJDU, 1997). Ambos os estudos cladísticos, filogenéticos e de área, são investigados de maneira comparativa (FUNK & BROOKS, 1990; HARVEY & PAGEL, 1991), por procurar semelhanças nos padrões de caracteres e de distribuição, respectivamente, fora

do grupo alvo. A partir dessas idéias que surgem as duas principais perguntas deste trabalho, “O gênero de esponjas marinhas *Acanthotetilla* Burton, 1959 é um grupo natural?”; “Que padrões evolutivos, filogenéticos e biogeográficos esse táxon pode revelar?”. Assim, este estudo começa por definir e delimitar o grupo alvo a ser investigado filogenética e biogeograficamente, além de analisar táxons com possibilidade de ser usados como grupo (os) externo (os). Para tentar compreender o atual padrão de distribuição do gênero *Acanthotetilla*, processos e fatores históricos serão inferidos através da comparação dos resultados obtidos com padrões biogeográficos encontrados para outros táxons na literatura. Porém, antes apresentaremos a atual distribuição das espécies do grupo alvo. Também é interessante expor um panorama geral sobre biogeografia de esponjas marinhas e sobre biogeografia histórica, a fim de identificar quais abordagens e técnicas podem ser usadas para este estudo biogeográfico.

1.1 – Delimitação e definição *a priori* do grupo interno

Diversos táxons da Orden Demospongiae, tanto marinhos quanto de água doce, apresentam diactinas portando discretos a conspícuos espinhos por toda a superfície, por exemplo, Astrophorida, “Lithistida”, Poecilosclerida, Spirophorida, Haplosclerida (ver mais detalhes em HOOPER & VAN SOEST, 2002). Em alguns desses, essas espículas são genericamente chamadas de micróxeas microespinadas (com espinhos inconspícuos), enquanto que em outros são chamadas de acantóxeas ou megacantóxeas (com espinhos conspícuos). Apesar da semelhança morfológica entre tais espículas, segundo DE PINNA (1991), hipóteses de homologias só devem ser aceitas após realizado uma teste de congruência de caracteres. Dentro da Orden Spirophorida Bergquist & Hogg, 1969 (VAN SOEST & HOOPER, 2002), apenas as espécies do gênero *Acanthotetilla*; Família Tetillidae Sollas, 1886 (VAN SOEST & RÜTZLER, 2002), compartilham acantóxeas conspícuas. Esse gênero é atualmente representado por sete espécies: *A. hemisphaerica* Burton, 1959; *A. enigmatica* (Lévi, 1964); *A. seychellensis* (Thomas, 1973); *A. gorgonosclera* Van Soest, 1977; *A. celebensis* De Voogd & Van Soest, 2007; *A. rocasensis* Peixinho *et al.*, 2007; e *A. walteri* Peixinho *et al.*, 2007. Dessas, somente a última espécie tem série tipo, ao passo que todas as outras foram descritas com base em apenas um exemplar; *i.e.* holótipo. VAN SOEST (1977) argumenta sobre a possível fragilidade taxonômica das espécies desse gênero descritas

até então sem uma série tipo ou outros exemplares para comparação, pois, não haveria como acessar variações intraespecíficas. Por outro lado, o mesmo autor argumenta que há um número de características morfométricas consideráveis que distingue cada uma dessas espécies, tornando-as válidas. O mesmo raciocínio é aplicado para *A. celebensis* e *A. rocasensis*, ambas descritas recentemente com base apenas em um exemplar; *i.e.* holótipo.

A hipótese inicial de *Acanthotetilla* ser um grupo natural apóia-se na principal característica diagnóstica do gênero, as acantóxeas, e por isso estas merecem destaque aqui. Estas são relativamente distintas em cada uma das suas espécies, porém podem ser definidas genericamente como diactinas de tamanho médio (200 – 600µm), curvadas, portando conspícuos espinhos por toda a superfície. A partir do momento que é atribuído a esse tipo espicular o status de caráter, consegue-se reunir *a priori* todas as espécies de *Acanthotetilla* em um grupo exclusivo, oferecendo deste modo suporte inicial para uma investigação filogenética. Pois em nenhum outro gênero da Família Tetillidae, a qual *Acanthotetilla* pertence, apresenta espículas com características tão conspícuas.

1.2 – Escolha do grupo externo (G.E.)

Talvez a escolha de um G.E. com poucas semelhanças taxonômicas em relação ao grupo alvo garanta a monofilia deste último após uma análise cladística. Entretanto, esse tipo de escolha pode aumentar o número de homoplasias, além de se obter uma baixa resolução filogenética no que tange a sinapomorfias verdadeiras (BROOKS & MCLLENAN, 1991). O emprego de G.E. é indicado para análises irrestritas e simultâneas (NIXON & CARPENTER, 1993). Este trabalho segue recomendações de NIXON & CARPENTER (1993) para o uso de G.E. Por ainda não haver estudos cladísticos que indiquem qual táxon seria o mais relacionado a *Acanthotetilla*, essa investigação segue um critério taxonômico. Deste modo, é usada a classificação taxonômica mais atual para esponjas marinhas da classe Demospongiae proposta por HOOPER & VAN SOEST (2002). Essa busca terá como limite superior a Ordem Spirophorida, à qual pertence *Acanthotetilla*, e limite inferior em algum gênero ou espécie de alguma das famílias dessa mesma ordem taxonômica.

A Ordem Spirophorida é um grupo de esponjas marinhas bem definido taxonomicamente contem três famílias: Samidae Sollas, 1888, Spirasigmidae Hallmann, 1912 e Tetillidae Sollas, 1886, todas compartilhando sigmaspiras (VAN SOEST & HOOPER, 2002). Contudo a parafilia dessa Ordem é aceita, pois provavelmente alguns táxons presentes em “Llithistida” deveriam estar em Spirophorida (VAN SOEST & HOOPER, 2002). Sobre Spirophorida, com exceção das sigmaspira, as duas primeiras famílias citadas acima divergem bastante no hábito e nos tipos espiculares, e por isso não são consideradas próximas. Spirasigmidae é *incertae sedis*, contendo dois gêneros, cada um com uma espécie; Samidae é monotípica e Tetillidae é a família mais diversa, apresentando oito gêneros e mais de 150 espécies (VAN SOEST & HOOPER, 2002). Essa última é representada em sua maioria por esponjas globulares, com protriênios (megascleras) e sigmaspiras (microscleras) sendo os tipos espiculares característicos. Além destes, ainda existem outras megascleras, óxeas longas, anatriênios, e raramente caltrops e anfitriênios. Todas essas espículas compõem um esqueleto estritamente radial. Atualmente oito gêneros são considerados válidos em Tetillidae: *Acanthotetilla* Burton, 1959; *Amphitethya* Lendenfeld, 1907; *Cinachyra* Sollas, 1886; *Cinachyrella* Wilson, 1925; *Craniella* Schmidt, 1870; *Fangophilina* Schmidt, 1880; *Paratetilla* Dendy, 1905 e *Tetilla* Schmidt, 1868 (VAN SOEST & RÜTZLER, 2002).

Em vista do que foi exposto acima fica evidente que os táxons mais indicados como G.E são da família Tetillidae. Além disso, VAN SOEST (1977) menciona sobre uma possível relação entre os gêneros *Cinachyrella* Wilson, 1925 e *Acanthotetilla*, postulando uma possível parafilia do primeiro. Isso foi justificado com base na observação do desenvolvimento das acantóxeas de *Acanthotetilla*, onde estas revelaram alguns estádios semelhantes ao das micróxeas microespinadas presentes em algumas espécies de *Cinachyrella*. Além disso, o autor também menciona que a única diferença entre esses dois gêneros é a condição de acantóxea “acanthose condition” das diactinas com espinhos presentes em *Acanthotetilla*. Vale destacar aqui que maior parte das espécies descritas como *Cinachyra* tornou-se sinônimo de *Cinachyrella* Wilson, 1925 (VAN SOEST *et al.*, 2010) e atualmente o gênero *Cinachyra* não porta espécies com micróxeas microespinadas.

Devido as observações feitas por VAN SOEST (1977) será utilizado algumas espécies de *Cinachyrella* como representantes do G.E, sendo essas selecionadas com base em três pré-requisitos: **i)** Ser taxonomicamente reconhecida como uma espécie de *Cinachyrella*; **ii)** Apresentar algum tipo de micróxea microespinada (diactinas com

espinhos) para ser avaliada evolutivamente, *i.e.* ser submetida ao teste de congruência de caracteres (de Pinna, 1991); e **iii**) Haver amostras e/ou material bibliográfico acessível para comparação. Então, as espécies são: *C. kuekenthali* (Uliczka, 1929), sugerido como próximo de *Acanthotetilla* por Van Sost (1977) por apresentar diactinas com espinhos; e *C. levantinensis* Vacelet *et al.*, 2007, por também apresentar diactinas com espinhos, morfologicamente semelhantes as de *C. kuekenthali*.

Apesar de um dos objetivos específicos do estudo filogenético deste trabalho ser verificar se existe relação de homologia entre as diactinas com espinhos presentes em *Acanthotetilla* e aquelas de *Cinachyrella*, também se torna interessante avaliar se espécies desse último táxon são mais próximas de outras congêneras sem diactinas microespinadas. Por tanto, será quebrado o pré-requisito “**ii**” e serão adicionadas mais duas espécie ao G.E., *C. alloclada* (Uliczka, 1929), com micróxeas, porém lisas; e *C. apion* (Uliczka, 1929), sem micróxea. Não é justificável o uso de muitas ou de todas as espécies de *Cinachyrella*. Pois, se de fato as micróxeas presentes neste último táxon forem homólogas às acantóxeas presentes em *Acanthotetilla*, esse resultado irá emergir na análise cladística, independentemente da quantidade de espécies suspeitas que possam ser usadas. O mais importante nesta investigação, com base no que foi discutido acima, é que seja usada pelo menos uma espécie do gênero *Cinachyrella* que porte micróxeas espinadas (diactinas com espinhos).

Também utilizaremos espécies do gênero *Cinachyra* como G.E., *C. barbata* Sollas, 1886 e *C. helena* Rodriguez & Muricy, 2007. Pois, as diversas sinonímias entre *Cinachyra* e *Cinachyrella* (Van Soest *et al.*, 2010) torna interessante o uso dos caracteres do primeiro. Além disso, *Cinachyra* também pertence à mesma família que *Acanthotetilla* e diferentemente de *Cinachyrella*, não apresenta qualquer forma de diactinas com espinhos entre suas espécies.

1.3 – Padrão de distribuição de *Acanthotetilla*

O gênero *Acanthotetilla* foi apontado por VAN SOEST (1994) como tendo uma distribuição disjunta. Entretanto, as descrições recentes de três espécies (ver DE VOOGD & VAN SOEST, 2007 e PEIXINHO *et al.*, 2007) sugere que essa consideração seja reavaliada. Atualmente *Acanthotetilla* é representada por sete espécies que encontra-se distribuídas na faixa intertropical dos oceanos Índico, Pacífico e Atlântico: *A. hemisphaerica* (Costa do Sul da Arábia, Oman); *A. enigmatica* (Leste da

Ilha de Inhaca, Moçambique); *A. seychellensis* (Ilha Mahé, Seychelles); *A. gorgonosclera* (Barbados, Caribe); *A. celebensis* (Ilha Celebes ou Sulawesi, Indonésia); *A. rocasensis* (Atol das Rocas, Brasil); e *A. walteri* (Costa do Estado da Bahia, Brasil).

Como hipóteses plausíveis para explicar esse padrão de distribuição, PEIXINHO *et al.* (2007) sugeriram duas alternativas (1 e 2 - origem no Oceano Índico). Nessa alternativa '1', espécies do Oceano Índico teriam se dispersado através do Mar de Tethys pela conexão com o Atlântico Norte, e posteriormente colonizado águas do Atlântico Sul - consequentemente, as espécies brasileiras assumiriam posição mais derivada no cladograma relativamente à espécie caribenha. Posterior extinção no Mar Mediterrâneo e costa ocidental da África. Na alternativa '2', espécies do Oceano Índico teriam se dispersado mais cedo que na primeira hipótese, em torno do Cabo da Boa Esperança (África do Sul) e posteriormente colonizado águas do Atlântico Norte - consequentemente, as espécies brasileiras assumiriam posição mais basal relativamente à espécie caribenha. Posterior extinção na costa ocidental da África. Serão discutidas aqui outras possibilidades (3 e 4 - origem no Atlântico).

1.4 – Biogeografia de esponjas marinhas

Estudos biogeográficos com esponjas marinhas variam desde comparar: lista de espécies que ocorrem em várias áreas (*e.g.* BOURY-ESNAULT & LOPES, 1985; VAN SOEST, 1993; DESQUEYROX-FAÚNDEZ, 1994; XAVIER & VAN SOEST, 2007), número de táxons que ocorrem em várias áreas (*e.g.* VAN SOEST, 1989, 1993, 1994) e filogenias de grupos de esponjas transformados em cladogramas taxonômicos de áreas 'Taxon Area cladogram' – TAC (*e.g.* DE WEERDT, 1989; VAN SOEST, 1993; HAJDU, 1995). Além desses, há também trabalhos de filogeografia devido ao desenvolvimento de técnicas moleculares (*e.g.* WÖRHEIDE *et al.*, 2005; XAVIER *et al.*, 2010). Trabalhos que comparam TAC's são classificados como cladísticos e requerem o uso de áreas naturais; *i.e.* áreas de endemismo. Barreiras que delimitam áreas naturais para esponjas são massas de terra, profundidades oceânicas e isoterms (VAN SOEST, 1994). Ainda não foram identificadas áreas de endemismo exclusivas para esponjas marinhas. Isto se deve à pouca ou nenhuma amostragem da fauna de Porifera em diversas regiões. Entretanto, VAN SOEST (1994) encontrou padrões de distribuição para diversos níveis taxonômicos desse grupo com base em áreas de endemismo propostas por BRIGGS (1974). No nível de gênero VAN SOEST identificou

cinco principais padrões: Cosmopolita; Tetiano; Indo-Australiano; de Águas frias; e Disjunto, sendo este último possivelmente um artefato devido a sub-amostragem dos táxons que apresentaram essa distribuição. Esse autor também realizou uma análise parcimoniosa de endemismo (PAE – ROSEN, 1988) com os gêneros e encontrou relações de áreas coincidentes com os padrões encontrados anteriormente. O uso de PAE para propor relações de áreas somente é válido quando ele é aplicado de maneira dinâmica ao invés de estática (NIHEI, 2006). Apesar de VAN SOEST (1994) ter utilizado o PAE estático, algumas das relações de áreas reencontradas por esse autor foram encontradas por VAN SOEST & HAJDU (1997) através do seu estudo biogeográfico cladístico com esponjas marinhas, sob três distintas técnicas; TAS (Tree Area Statements), BPA (Brooks Parsimony Analysis) e Component Analysis.

1.5 – Biogeografia: Panorama geral

Biogeografia pode ser entendida como o estudo da distribuição geográfica dos organismos. Apesar de poder ser definida de maneira simples, essa disciplina é bastante complexa (CRISCI, 2001). Estudos biogeográficos podem ser descritivos ou interpretativos. Estes últimos buscam encontrar padrões espaciais da biodiversidade, além de inferir eventos e processos inerentes à distribuição dos organismos vivos e fósseis. A biogeografia pode ser entendida como uma ciência comparativa e não experimental, pois a partir de padrões de distribuição observados, hipóteses biogeográficas são aceitas ou refutadas com base em novas observações. Ao longo da história dois enfoques ou campos biogeográficos se desenvolveram na biogeografia interpretativa (= analítica), ecológico e histórico (CRISCI *et al.*, 2003). O primeiro analisa padrões de distribuição individual ou populacional, em escalas espaciais e temporais pequenas, ao passo que o segundo analisa padrões de distribuição de espécies e de táxons supraespecíficos, existentes ou fósseis, em escalas espaciais e temporais maiores (MORRONE *et al.*, 1996; POSADAS *et al.*, 2006). Evolução, extinção e dispersão são os três processos fundamentais da biogeografia histórica e a principal questão abordada é “Por que os táxons estão distribuídos atualmente onde ocorrem?” (PLATNICK & NELSON, 1978). Para tentar responder essa pergunta, diferentes métodos e técnicas foram propostos na literatura. Métodos biogeográficos históricos objetivam (1) reconhecer homologia espacial, (2) identificar áreas de endemismo, (3) formular hipóteses sobre relações de áreas, e (4) reconhecer os principais eventos que

causam a distribuição espacial dos táxons (MORRONE & CRISCI, 1995; MCDOWALL, 2004; SANTOS, 2005). Existem atualmente nove classes de métodos biogeográficos históricos (SPELLERBERG & SAWYER, 1999; CRISCI, 2001; POSADAS *et al.*, 2006). Esses métodos podem ser usados de maneira complementar em diferentes momentos de uma análise (MORRONE & CRISCI, 1995), por exemplo; reconhecer homologia espacial primária (Panbiogeografia), identificar áreas de endemismo (PAE), formular hipóteses sobre relações de áreas (biogeografia cladística), etc. Alguns estudos já demonstram uma abordagem integrada desses métodos (*e.g.* HAJDU, 1995; MIRANDA-ESQUIVEL, 1999; POSADAS & MORRONE, 2001; CRISCI *et al.*, 2001; KATINAS *et al.*, 2004; SOARES & CARVALHO, 2005). Deste modo, a biogeografia atualmente está sendo entendida como uma unidade de muitas idéias que busca o mesmo objetivo (EBACH & MORRONE, 2005) e uma integração dessa ciência/disciplina vem sendo cada vez mais defendida (CRISCI *et al.*, 2003; DONOGHUE & MOORE, 2003; NIHEI, 2006; MORRONE, 2009; PARENTI & EBACH, 2009).

Como o interesse biogeográfico deste trabalho é entender o atual padrão de distribuição do gênero *Acanthotetilla*, é interessante expor os principais fundamentos e técnicas do método biogeográfico cladístico, pois como já foi dito, este é apropriado para o estudo de relações históricas de área. Além disso, dois outros métodos não cladísticos também serão explicados, pois irão compor uma abordagem biogeográfica integrada; *i.e.* Panbiogeografia e Análise de Dispersão-Vicariância (DIVA).

1.5.1 – Biogeografia Cladística

“Cladistic biogeography would be uncomplicated if all groups of organisms were each represented by one, taxon in each of the smallest identifiable areas of endemism, but this is not the case”

(HUMPHRIES, 1992).

A biogeografia cladística investiga relações de áreas para entender a história evolutiva dos táxons que resultou no arranjo espacial atual desses mesmos táxons (NELSON & PLATNICK, 1981; HUMPHRIES & PARENTI, 1999; EBACH & HUMPHRIES, 2002). Ela assume que as relações filogenéticas exibidas pelos táxons têm correspondência com as relações das áreas habitadas por esses táxons. Essa metodologia compreende basicamente três passos (MORRONE & CARPENTER,

1994): construção de cladogramas áreas taxonômicos (TAC's) a partir de cladogramas de táxons pela substituição de seus táxons terminais pelas áreas de endemismo que eles habitam; conversão de TAC's em um cladograma de área resolvido (se necessário); e derivação de um cladograma geral de áreas. Existem atualmente 13 técnicas cladísticas que buscam recuperar essas relações de área (MORRONE, 2005; POSADAS *et al.*, 2006). Algumas dessas técnicas já foram confrontadas e nenhuma mostrou-se melhor em relação à outra (*e.g.* MORRONE & CARPENTER, 1994; VAN SOEST & HAJDU, 1997). Vale ressaltar que estudos biogeográficos cladísticos não se restringem ao uso de alguma dessas 13 técnicas disponíveis. Comparar as relações de área encontradas em distintos TAC's é uma abordagem cladística.

Um dos requisitos para aplicação do método cladístico é o reconhecimento de áreas de endemismo (PLATNICK, 1991), ou áreas naturais. Além disso, há necessidade de filogenias de grupos naturais (NELSON & PLATNICK, 1981; HUMPHRIES & PARENTI, 1999; EBACH & HUMPHRIES, 2002). Os resultados de uma análise cladística são influenciados diretamente pelos tipos de áreas e filogenias inseridas. Alguns “problemas” da biogeografia são: táxons amplilocados, distribuições redundantes e áreas ausentes. Para lidar com esses três casos, diferentes procedimentos foram propostos: **Suposição 0** – considera que duas áreas habitadas pelo mesmo táxon são monofiléticas (ZANDEE & ROOS, 1987); **Suposição 1** – considera que duas áreas habitadas pelo mesmo táxon podem ser monofilética ou parafilética; e **Suposição 2** – considera que duas áreas habitadas pelo mesmo táxon pode ser monofilética, parafilética ou polifilética (NELSON & PLATNICK, 1981; PLATNICK, 1981). Áreas ausentes são consideradas não informativas pelas suposições 1 e 2 e como primitivamente ausentes sob a suposição 0. Com respeito a distribuição redundante, sob as suposições 0 e 1 se dois táxons estão presentes sobre a mesma área, suas ocorrências são igualmente válidas, enquanto que sob a suposição 2 cada ocorrência da distribuição redundante é considerada como separada; *i.e.* em diferentes cladogramas de áreas (CRISCI, *et al.*, 2003). Sendo relativamente mais recente, **Sem Suposição** ou “**No Assumption**” é uma estratégia para lidar com táxons amplilocados. “No Assumption” – não restringe o tamanho das áreas de endemismo usadas na análise, pois aceita que essas áreas possam ser combinadas para formar uma nova área de endemismo em função da distribuição dos táxons analisados (HAJDU, 1995; VAN SOEST, 1996; VAN SOEST & HAJDU, 1997). Apesar de “No Assumption” ser bastante interessante, essa estratégia para analisar dados biogeográficos foi pouco usada e atualmente está ostracizada. Já as três

primeiras suposições; 0, 1 e 2, são bastante usadas em estudos biogeográficos cladísticos desde seu surgimento até os dias atuais. Entretanto, o uso dessas suposições inevitavelmente introduz viés na análise devido à manipulação dos dados de entrada, porém algumas estratégias podem ser usadas para tentar diminuir, ou quem sabe, eliminar o ‘ruído’ das análises (VAN VELLER *et al.*, 2000; VAN VELLER & BROOKS, 2001).

Os diferentes pontos de vista dos especialistas em relação aos fundamentos e aplicação das diversas técnicas biogeográficas cladísticas resultaram em várias discussões e subdivisões do método. MORRONE (2005) listou alguns desses: método baseado em padrão vs. método baseado em evento (RONQUIST & NYLIN, 1990), parcimônia vs. métodos de manipulação de árvore (HUMPHRIES & PARENTI, 1999), métodos *a priori* vs. métodos *a posteriori* (VAN VELLER *et al.*, 2000, 2002; VAN VELLER & BROOKS, 2001), biogeografia de táxon vs. biogeografia de área (CRISCI *et al.*, 2003), métodos cladogenéticos vs. métodos baseados em eventos (VAN VELLER, 2004). Essas divisões apesar de serem baseadas em algum critério, são insuficientes porque não consideram inteiramente toda complexidade de cada técnica (MORRONE, 2005).

Outro ponto importante em relação ao método cladístico deve ser considerado. DONOGHUE & MOORE (2003) alertaram para o fato de que todas as técnicas biogeográficas cladísticas atualmente disponíveis são susceptíveis aos efeitos de “pseudo-congruência” e “pseudo-incongruência”, pois não incorporam o tempo absoluto de diversificação das linhagens e isso obscurece a conexão entre padrões biogeográficos e suas causas subjacentes. Tentativas de corrigir a ausência ou parte do componente tempo através de abordagens *ad hoc* específicas em trabalhos de biogeografia cladística foram identificadas e listadas no trabalho por esses autores. DONOGHUE *et al.* (2001) dividiram seus grupos de estudos baseados em suas distribuições geográficas – Rotas Atlânticas e Rotas Pacíficas; SANMMARTÍN *et al.* (2001) dividiu seus grupos de estudos por períodos de tempo – Baseado em eventos geológicos; PAGE (1990, 1996) propôs um teste não paramétrico usando análise de componentes; HUELSENBECK *et al.* (1997) propuseram um teste paramétrico análogo ao teste de PAGE (1990, 1996); e HUELSENBECK *et al.* (2000a) desenvolveram a análise Bayesiana. Além disso, trabalhos que integram dados moleculares e fósseis aumentam a confiabilidade nos resultados (*e.g.* SANDERSON, 1997, 2002; RAMBAUT & BROMHAM, 1998; THORNE *et al.*, 1998; CULTER, 2000;

HUELSENBECK *et al.*, 2000b; KISHINO *et al.*, 2001; ARIS-BROUSO & YANG, 2002; THORNE & KISHINO, 2002). Entretanto, ainda há chance dos resultados de alguma dessas análises serem ambíguos devido a não incorporação do tempo absoluto de diversificação de todas as linhagens analisadas.

Apesar das importantes observações de DONOGHUE & MOORE (2003) sobre o método biogeográfico cladístico, este ainda tem a capacidade de encontrar relações verdadeiras de áreas. Ainda que a diversificação dos táxons possam ter ocorrido sobre as áreas em tempos distintos devido a processos vicariantes distintos, a medida que encontram-se padrões históricos de distribuição similares a partir de diversos grupos taxonômicos com distintas capacidade de dispersão, aumenta a chance de encontrar padrões verdadeiros decorrentes dos mesmos processos evolutivos históricos da terra. Assim, o método cladístico será usado neste estudo para entender o atual padrão de distribuição do gênero *Acanthotetilla*. Porém, antes é preciso conhecer quais áreas podem ser usadas em estudos cladísticos com esponjas marinhas, já que o uso de áreas de endemismo é muito importante para esse método.

1.5.1.1 – Áreas de endemismo e o ambiente marinho

Áreas de endemismo são unidades básicas de estudos biogeográficos históricos cladísticos (CRISCI *et al.*, 2003). Tais unidades não correspondem simplesmente à área de distribuição (SANTOS, 2005), e sim à uma região geográfica onde dois ou mais táxons monofiléticos exibem congruência filogenética e distribucional (HAROLD & MOOI, 1994).

Recentemente SPALDING *et al.* (2007) propuseram a divisão do ambiente marinho em diversas áreas, além de fornecer um sistema de classificação para elas; 12 reinos, 62 províncias e 232 ecorregiões. Essa divisão está baseada no consenso dos padrões biogeográficos globais do ambiente marinho propostos anteriormente por diferentes autores (ver referências em SPALDING *et al.*, 2007). Uma dessas é a divisão proposta por BRIGGS (1974), que também foi utilizada por VAN SOEST (1994) & VAN SOEST & HAJDU (1997) para encontrar padrões históricos de distribuição dos táxons e de relações de áreas marinhas, ambos os trabalhos utilizaram grupos de esponjas marinhas, distribuição dos táxons e cladogramas de áreas taxonômicos respectivamente. As áreas propostas por SPALDING e colaboradores podem ser usadas como unidades de análise em estudos biogeográficos cladísticos, pois são divisões naturais do

ambiente. Como a real distribuição das espécies do gênero *Acanthotetilla* e de muitos outros táxons marinhos não é completamente conhecida, não se torna interessante o uso de unidades relativamente pequenas como ecorregiões para buscar padrões históricos de relações de áreas, pois tais unidades são delimitadas por fatores históricos relativamente recentes; *i.e.* fatores ecológicos. Além disso, pode-se deixar de incluir uma ou mais ecorregiões devido ao baixo conhecimento relativo a distribuição atual dos táxons investigados. Já o uso de províncias nos permite inferir uma maior abrangência da distribuição atual dos táxons a partir da localidade de coleta, pois aceita-se que o táxon provavelmente ocorra em outras áreas com mesmas características históricas; *i.e.* por toda a província. Aumentando assim a chance de encontrar padrões biogeográficos históricos verdadeiros.

1.6 – Panbiogeografia

A Panbiogeografia é semelhante à Biogeografia Cladística, no sentido de que em ambas as teorias existem uma estreita correlação entre a história da biota e a história da Terra. A Biogeografia Cladística adotou o conceito de traçado proposto por Croizat, mas depois foi omitido de seu método de análise. Ainda que a base teórica, baseada em vicariância, seja a mesma, a Biogeografia Cladística e a Panbiogeografia mantêm diferenças não apenas nos métodos, mas também em aspectos filosóficos (CROIZAT 1982; CRAW, 1983; CRAW & WESTON 1984; WILEY 1988). Atualmente em estudos biogeográficos, a Panbiogeografia vem sendo usada para analisar homologia espacial primária (MORRONE & CRISCI, 1995; MORRONE, 2001), encontrar unidades de análises biogeográficas, como por exemplo, elementos bióticos (MORRONE, 2004), áreas de endemismo (MORRONE, 2001), e também para análise de possíveis rotas de vicariância (HENDERSON, 1989; HAJDU, 1995).

Quando é levado em conta apenas a distribuição atual para inferir relações de áreas através dos traços panbiogeográficos, como proposto originalmente, é natural que se pense que as relações encontradas entre as áreas reflitam as mais recentes. Contudo quando são encontrados alguns ou diversos traços sobrepostos a partir de diferentes táxons, e estes últimos com distintas capacidades de dispersão, percebe-se que há uma história comum entre as áreas correlacionadas. O procedimento de análise panbiogeográfica proposto por HENDERSON (1989) e adotado em HAJDU (1995), utiliza, além da sua distribuição do táxon sobre um mapa, dados das relações

filogenéticas do táxon investigado. Isso permite obter traços por uma metodologia que não seja simplesmente conectar áreas pela distância mínima. Deste modo, introduz um componente histórico forte nas relações de áreas encontradas. Essa abordagem proposta por HENDERSON (1989) permite inferir a polarização desses traços utilizando dados da própria filogenia. O algoritmo é descrito abaixo (traduzido a partir de HAJDU, 1995):

1 - Conecte todas as localidades dentro de cada Táxon-Multilocalidade (TML) por uma distância mínima entre os pontos;

2 – Conecte todos os pares irmãos de táxons terminais com linhas não direcionadas, escolhendo a menor distância no caso de uma ou ambas os terminais serem um TML;

3 – Se alguma espécie nos pares irmãos é uma TML, oriente seus próprios traços na direção oposta de onde a conexão foi feita com a espécie irmã;

4 – Encontre o grupo irmão de cada par de táxons ligados nos passos anteriores;

5 – Analise os grupos um por um. Se todos eles são táxons terminais, ou um clado no qual as localidades de todos seus membros estão conectadas por um traço; encontre o par de localidades, um no traço do táxon ou clado encontrado no ‘4’ e outro no traço de seu grupo irmão, com a menor distância geográfica entre elas, e conecte-as com um traço não direcionado. Outros traços serão orientados no sentido contrário a partir da última conexão.

6 – Se o sentido dos traços já é estabelecido e surge uma direção oposta no mesmo traço, faça o traço com uma direção ambígua (flecha nos dois sentidos);

7 – Se as rotas não estão todas conectadas, volte para o passo ‘4’;

8 – Pare.

1.7 – Análise de Dispersão-Vicariância (DIVA)

Baseado nas idéias de RONQUIST & NYLIN (1990), o método de Análise de Dispersão-Vicariância (DIVA) foi criado por RONQUIST (1997) para estudar a associação entre organismos, hospedeiros e parasitas. Aplicados à estudos biogeográficos, DIVA reconstrói a distribuição ancestral de cada dos táxons com base em um modelo biogeográfico simples. É atribuído um valor para cada tipo de evento, e então, tem-se uma matriz de custos; dispersão (valor = 1), extinção (valor = 1),

vicariância (valor = 0) e duplicação (valor = 0). Além disso, o método inclui a possibilidade de reticulação entre áreas e não apenas relações hierárquicas como nas técnicas biogeográficas cladísticas (CRISCI *et al.*, 2003). DIVA tem algumas limitações, pois parece ser bastante eficaz somente quando o cenário biogeográfico é simples, ou seja, envolve apenas vicariância (KODANDARAMAIAH, 2010). Além disso, pode haver problemas quando há táxons amplilocados (SANMMARTÍN & RONQUIST, 2002). Por isso vem sendo alvo de críticas (KODANDARAMAIAH, 2010). Entretanto, DIVA vem sendo usado (*e.g.* CHATTERJEE, 2006; GÓMEZ & LOBO, 2006) e comparado com outros métodos (BROOKS & MCLANNAN, 2001; BUERKI *et al.*, 2011).

1.8 – Objetivos

1.8.1 – Objetivo geral

- Realizar um estudo filogenético e biogeográfico histórico com o gênero de esponjas marinhas *Acanthotetilla* Burton, 1959.

1.8.2 – Objetivos específicos

- Verificar se *Acanthotetilla* é um grupo monofilético;
- Analisar se as diactinas com espinhos presentes no grupo alvo e *Cinachyrella* são homólogas;
- Encontrar padrões evolutivos, filogenéticos e biogeográficos, do gênero estudado;
- Propor uma hipótese biogeográfica plausível que explique o atual padrão de distribuição de *Acanthotetilla*.

CAPÍTULO I

Este capítulo contém o artigo intitulado

“Phylogeny and an integrated biogeography of *Acanthotetilla*

Burton, 1959 (Demospongiae, Spirophorida, Tetillidae):

two-way traffic on the peri-African track”

Submetido para publicação no periódico científico

ZOOTAXA,

em: 09/05/2011

Normas da revista, assim como a confirmação de envio do artigo,
encontram-se na seção ANEXOS no final desta dissertação.

1 **Phylogeny and an integrated biogeography of *Acanthotetilla* Burton,**
2 **1959 (Demospongiae: Spirophorida: Tetillidae): two-way traffic on**
3 **the peri-African track**

4
5 Running title

6 *Acanthotetilla* - two-way traffic on the peri-African track

7
8 JÚLIO CÉSAR CRUZ FERNANDEZ¹, SOLANGE PEIXINHO^{1, †} & EDUARDO
9 HAJDU^{2, *}

10
11 1. *Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia, Universidade Federal da*
12 *Bahia, Programa de Pós-graduação em Diversidade Animal, Campus de*
13 *Ondina, s/n, Ondina, 40210-170, Salvador, BA, BRAZIL –*
14 *juliocezarbio@yahoo.com.br*

15 2. *Departamento de Invertebrados, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio*
16 *de Janeiro – Quinta da Boa Vista, s/n, 20940-040, Rio de Janeiro, RJ, BRAZIL –*
17 *eduardo.hajdu@gmail.com*

18 †. *In memoriam* (deceased 11 November 2010)

19 *. Author to whom correspondence should be addressed

20

21 **ABSTRACT**

22

23 The recent description of Indonesian and Brazilian species of *Acanthotetilla* motivated
24 the onset of a phylogenetic and biogeographic revision of this taxon, to figure whether it
25 had an Atlantic or an Indo-Pacific origin, and whether a Tethyan or southern African
26 route might have been followed. A datamatrix with 27 morphological characters and 63
27 character states was tabulated and run on PAUP*4.0 using a parsimony algorithm. The
28 resulting phylogenetic hypothesis was converted in a Taxon Area Cladogram (TAC)
29 and used as a basis for a comparative analysis of the evolutionary history of the
30 comprised biogeographic provinces, which in turn was contrasted to additional
31 poriferan phylogenies. The *Acanthotetilla* TAC was further used in a dispersal-
32 vicariance analysis with the software DIVA 1.1, and in a manual panbiogeographic
33 analysis. The resulting preferred tree has a high Bootstrap support, as a consequence of
34 the largest ever ratio of morphological character states employed per OTU among
35 published poriferan phylogenies. The result shows Central Indo-Pacific provinces basal
36 to the whole clade, then Western Indo-Pacific provinces basal to the Tropical Western
37 Atlantic ones, thus unequivocally suggesting colonization of the latter from the former,
38 and likely following a southern African route. It is suggested here that this might have
39 been accomplished through rafting on rings of the Agulhas Current. The dispersal –
40 vicariance analysis undertaken postulated a recent dispersal event with recolonization of
41 the Seychelles from the western Atlantic. The panbiogeographic map for *Acanthotetilla*
42 also points to Western Indo-Pacific origin of Tropical Western Atlantic species. A
43 comparison with 10 additional sponge phylogenies did not recover any prevailing trends
44 for the relationships of the major areas utilized in the present analyses, but identified
45 two taxa with likely Central Indo-Pacific origins (*Thrinacophora*, *Placospongia*), and
46 one with a Western Indo-Pacific origin of Tropical Western Atlantic clades (*Petromica*).
47 The integrated biogeographic approach to the analysis of *Acanthotetilla* data permitted
48 distinct interpretations, which might have been overlooked in case a single method was
49 chosen *a priori*.

50

51 **Keywords:** Porifera, morphology, integrated biogeography, cladistic biogeography,
52 dispersal-vicariance analysis, panbiogeography

53

54 **INTRODUCTION**

55

56 The biogeographic scenario for *Acanthotetilla* Burton, 1959 has markedly changed in
57 the latter years as a consequence of new species being found in areas where the genus
58 had not been previously recorded. Van Soest (1994) considered it a typical case of
59 discontinuous distribution, given its Central western Atlantic – Western Indian Ocean
60 occurrence known at that time. The recent description of a species from Indonesia (De
61 Voogd & Van Soest 2007) and of two southwestern Atlantic species (Peixinho *et al.*
62 2007) expanded the genus' distribution easterly and strengthened the western
63 hemisphere imprint in its evolution.

64 Peixinho *et al.* 2007 proposed two alternative scenarios for the colonization of
65 northeastern Brazil by *Acanthotetilla*. The first scenario, dubbed Hypothesis 1,
66 predicted invasion from the north; while the second one, Hypothesis 2, suggested a
67 southern route around Cape of Good Hope. These authors went further in listing a few
68 evolutionary implications of these, but did not assay any cladistic exercise to verify the
69 better likelihood of one hypothesis over the other. On the other hand, it appears to us
70 that further scenarios are obvious in case of an Atlantic origin of the genus.

71 Accordingly, inversion of the routes proposed in Hypotheses 1 and 2, predicting
 72 invasion of the Indian Ocean from the north (Hypothesis 3) or south (Hypothesis 4),
 73 cannot be discarded *a priori*.

74 Despite the relative simplicity of sponges, spicules are an important source of
 75 morphological richness (disparity), wherefrom evolutionary histories may be
 76 reconstructed (*e.g.* Hiemstra & Van Soest 1991; Hooper & Lévi 1994; Hajdu 1995;
 77 Reitner & Mehl 1996). The Spirophorida Bergquist & Hogg, 1969 is not particularly
 78 rich in morphological disparity, neither is it particularly speciose – only 155 species are
 79 considered currently valid (Van Soest *et al.* 2011). Nevertheless, a few groupings can be
 80 recognized on the basis of conspicuous characters such as rhizoidal tufts, porocalices or
 81 well developed cortices, while others rest on more ill-defined characters such as
 82 “reduced triaenes” (calthrops) or “enlarged acanthoxeas” (megacanthoxeas). Another
 83 motivation for the undertaking of this study is the doubt over the phylogenetic
 84 significance of the latter.

85 Several spirophorid taxa possess acanthose diactines, but it is only *Acanthotetilla*
 86 which bears conspicuous (meg)acanthoxeas (Van Soest & Rützler 2002). These can be
 87 defined as medium-sized, curved diactines (100 – 600 µm), conspicuously spined all
 88 over, and constitute the principal character for recognition of *Acanthotetilla* spp. Van
 89 Soest (1977) suggested a likely proximity of *Cinachyrella* Wilson, 1925 (as *Cinachyra*
 90 Sollas, 1886), given that no positive trait diagnosed the latter. He also pointed out that
 91 some developmental stages of (meg)acanthoxeas remind the micracanthose oxeas of *C.*
 92 *australiensis* (Carter, 1886) and *C. kuekenthali* (Uliczka, 1929), which suggests a
 93 possible paraphyly of *Cinachyrella*. To the best of our knowledge, no cladistic study has
 94 addressed this problem yet.

95 Therefore, we decided to generate a phylogenetic hypothesis of relationships for
 96 species of *Acanthotetilla*, to serve as a basis for an integrated approach to understanding
 97 the genus’ biogeography, at the same time that we verify its monophyly and the
 98 synapomorphic value of important morphologic characters.

99

100 MATERIALS AND METHODS

101

102 Phylogenetic analysis

103 *Ingroup*

104 The seven species of *Acanthotetilla* (target group): *A. celebensis* De Voogd & Van
 105 Soest 2007, *A. enigmatica* (Lévi, 1964), *A. gorgonosclera* Van Soest, 1977, *A.*
 106 *hemisphaerica* Burton, 1959, *A. rocasensis* Peixinho *et al.* 2007, *A. seychellensis*
 107 (Thomas, 1973) and *A. walteri* Peixinho *et al.* 2007.

108 *Outgroup*

109 Outgroup taxa were selected following the strategy outlined by Nixon and
 110 Carpenter (1993). In the absence of any previous cladistic approach towards
 111 understanding higher taxa relationships within the Tetillidae, the likely outgroups were
 112 selected from the latest revision of the family classification (Van Soest & Rützler
 113 2002). Two genera were chosen: *Cinachyra*, represented by two species – *C. barbata*
 114 Sollas, 1886 and *C. helena* Rodriguez and Muricy, 2007 and; *Cinachyrella*, by four – *C.*
 115 *alloclada* (Uliczka, 1929), *C. apion* (Uliczka, 1929), *C. kuekenthali* (Uliczka, 1929) and
 116 *C. levantinensis* Vacelet *et al.* 2007. The latter genus has been sampled in such a way
 117 that species bearing micracanthose oxeas (*C. kuekenthali* and *C. levantinensis*) could
 118 have their affinities evaluated, whether closer to *Cinachyrella* spp. without such oxeas
 119 (*C. alloclada* and *C. apion*) or to *Acanthotetilla* spp. In this way the monophyly of both
 120 taxa has been verified.

121 *Character compilation*

122 The majority of characters analysed was obtained from spicule morphometry
 123 undertaken under light microscopy. Additionally, the categories of spicules, their
 124 position in the skeletal architecture, as well as habit of the species were also included in
 125 the analyses. Published taxonomic descriptions were the source for establishment of
 126 characters and their states (Tables 1 and 2). Nevertheless, whenever possible,
 127 morphologic data has been cross-checked from various sources (Appendix 1), as a way
 128 to guarantee the quality of input data. These additional sources included specimens
 129 and/or microscopic preparations of dissociated spicules and thick sections and, in
 130 particular, SEM electronmicrographies of micromorphologic features (Hajdu 1994;
 131 Carballo & Hajdu 1998). The SEM used was a Jeol JSM-6390LV of the Centro de
 132 Pesquisa Gonçalo Muniz/FIOCRUZ (Salvador, BA).

133 *Search for the shortest tree*

134 A Nexus format datamatrix was constructed using NDE 5.0 (Nexus Data Editor
 135 for Windows) containing 13 taxa and 27 characters (63 character states, Table 3). All
 136 characters were treated as unordered and equally weighted. The datamatrix has been
 137 analysed by PAUP* 4.0 (Swofford 2001) with the Branch & Bound parsimony
 138 algorithm. After a preliminary congruence test (*sensu* de Pinna 1991), characters were
 139 weighted by their Rescaled Consistency Indices (RC). Further parsimony runs were
 140 undertaken with characters reweighted each time, until stabilization of size of the tree
 141 bush. The best tree was chosen by comparison with the Majority-Rule Consensus (with
 142 other compatible groups), with consistency (CI), retention (RI) and rescaled consistency
 143 (RC) indices, as well as bootstrap values calculated. Characters were polarized after
 144 rooting and optimized by Wagner parsimony under ACCTRAN.

145

146 **Biogeography**

147 *Analytical units – Natural areas*

148 The biogeographic units employed in this study are provinces *sensu* Spalding *et al.*
 149 (2007), even though most species of the ingroup are known from single localities.
 150 Selecting these larger areas as surrogates of their distributions permitted slightly wider
 151 comparisons with previously published data. See Table 4 for a correspondence between
 152 areas used originally in the literature and their transformation into the provinces of
 153 Spalding *et al.* used here.

154 *Taxon Area Cladograms – TACs*

155 The phylogeny for *Acanthotetilla* obtained here, as well as a selection of
 156 previously published phylogenies for purportedly monophyletic Demosponge taxa (Fig.
 157 4) were transformed in TACs, with Operational Geographic Units (OGUs) adjusted to
 158 the provinces (*sensu* Spalding *et al.* 2007) where they occur.

159 *Cladistic Biogeography*

160 A search for topological congruence has been conducted comparing the
 161 *Acanthotetilla* TAC with the TACs of other taxa, as well as with the general area
 162 cladograms obtained by Van Soest and Hajdu (1997) under the ‘No assumption’ coding
 163 strategy. We have refrained from generating any resolved area cladograms, and have
 164 always analysed standardized data following the system of Spalding *et al.* (2007).

165 *Dispersal and Vicariance Analysis – DIVA*

166 The *Acanthotetilla* TAC has been analysed with the DIVA 1.1 software
 167 (Ronquist 1996), to infer likely ancestral areas, as well as possible dispersal events.

168 *Panbiogeography*

169 The analytical method employed here is a slight modification from that derived
 170 by Hajdu (1995) from the steps outlined in Henderson (1989). The *Acanthotetilla* TAC

171 was used as a source for inferring polarized tracks, graphically representing
 172 evolutionary routes in present days geography. The slight change proposed relates to
 173 track polarization. The original protocol determines that each connection established in
 174 the map will be directed away from the last point of connection. In some instances
 175 tracks become bipolar, as a consequence of opposing polarities being determined at
 176 different stages of the analysis. It has been decided that each polarization event would
 177 add an arrow head to the track. Different numbers of heads pointing to opposite
 178 directions might reflect different probabilities for each possible polarity.

179

180 RESULTS

181

182 Taxonomy

183 A detailed revision of most species of *Acanthotetilla* has been undertaken, and yielded
 184 new data on the spicules of some of them (Table 1). *Acanthotetilla rocasensis*,
 185 originally described with two categories of smooth oxeas, is now considered to have
 186 only one, as the smaller category reported by Peixinho *et al.* (2007) was found to
 187 represent growth stages of the larger (meg)acanthoxeas. *Acanthotetilla walteri* was
 188 reported to have two size-categories of protriaenes, but has only one. This conclusion
 189 was reached in view of both overlapping considerably in dimensions, a finding made
 190 here after further reexamination of the type materials, as well as of several additional
 191 specimens. The anatriaenes of *A. gorgonosclera* were further analysed, and
 192 complementary data (ranges and means) were provided to the original description by
 193 Van Soest (1977). The micrometries for the spicules of *A. celebensis* were revised by
 194 reexamination of the holotype, as well as study of an additional specimen originating
 195 from Micronesia (NIWA 49897).

196

197 Phylogeny

198 The list of characters and their states used to infer the phylogenetic relationships of
 199 *Acanthotetilla* spp., as well as some remarks on the coding decisions undertaken, are
 200 presented in Appendix 2.

201 Six equally parsimonious cladograms (49 steps, CI = 0.73, HI = 0.26, RI = 0.82,
 202 RC = 0.60) were found after analysis of the datamatrix shown in Table 3. Subsequently
 203 weighting characters by their RCs yielded four trees (29.86 steps, CI = 0.89, HI = 0.10,
 204 RI = 0.93 RC = 0.83), the most resolved of which is shown in Fig. 2. The genus
 205 *Acanthotetilla* appears as a well supported monophyletic clade, with eight
 206 synapomorphies. Five of these stem from the (meg)acanthoxeas (character states 8.1,
 207 11.3, 12.2, 15.2 and 17.1). Additional synapomorphic characters were 2.1 (irregular
 208 subspherical form), 24.1 (shorter anatriaenes) and 27.3 (stout cortex without exclusive
 209 spicules). Other clades within the genus are supported with 2–4 synapomorphies.
 210 Bootstrap values ranged between 81 and 98%, being 97% for the whole target group.
 211 Besides the entire genus, other well supported clades (synapomorphies / % bootstrap
 212 support) were (*seychellensis*, *rocasensis*), 2 / 98%; (*walteri* (*seychellensis*, *rocasensis*)),
 213 4 / 97%; and (*gorgonosclera* (*walteri* (*seychellensis*, *rocasensis*))), 4 / 96%. The sister
 214 taxon to *Acanthotetilla* remains unknown as a consequence of the basal trichotomy
 215 obtained in this phylogenetic analysis. Furthermore, *Cinachyrella* has been retrieved as
 216 merophyletic, with a monophyletic *Cinachyra* nested within it.

217

218 Most characters had consistencies of 1.0. The few exceptions among non
 219 (meg)acanthoxea-derived characters were 4.1 (one category only of smooth diactines),
 219 19.1 (length of protriaene rhabdomes) and 20.1 (width of protriaene rhabdomes), all of
 220 which are parallelisms. Within the large subset of characters originating from the

221 (meg)acanthoxeas, the only homoplasies were 11.1 (moderate length of acanthose
 222 diactines, means 215–225 µm), 12.1 (moderate width of acanthose diactines, means 8–9
 223 µm), 16.1 (moderate number of spine whorls on the acanthose diactines, 22–29) and
 224 18.1 (predominantly oblique orientation of spines on acanthose diactines). First and
 225 third of these are reversals, second and last, parallelisms. The homology of acanthose
 226 diactines in *Acanthotetilla* and *Cinachyrella* has been corroborated, with this character
 227 state (7.1) mapped at the base of the cladogram. The loss of such spicules is
 228 synapomorphic higher in the *Cinachyra* / *Cinachyrella* clade.

229

230 **Biogeography**

231 The Taxon Area Cladogram for *Acanthotetilla* is shown in Fig. 3. Indo-Pacific areas
 232 appeared mostly on basal positions, while Atlantic areas ended up on more derived
 233 slots. One remarkable exception is the highly derived alternate position of the Western
 234 Indian Ocean. The Tropical Northwestern Atlantic is not strictly a sister area to the
 235 Tropical Southwestern Atlantic, but rather, to the latter and the Western Indian Ocean.
 236 The latter appears both as sister to the Tropical Southwestern Atlantic, in a highly
 237 derived position, as well as to the entire Tropical Western Atlantic and itself, in a more
 238 basal position.

239 The dispersal-vicariance analysis generated hypotheses of ancestral areas for
 240 nodes 1–6 (Fig. 3). Mostly, these were uninformative, comprising the mere addition of
 241 the descendant's areas, with the exception of area 20 (WIO) on nodes 2 and 3. The latter
 242 area is postulated as a dispersal event followed by speciation (node 1).

243 The panbiogeographic result is shown in Fig. 4. Mostly, tracks are directed away
 244 from the Indian Ocean. Colonization of the Central Western Pacific archipelagoes by *A.*
 245 *celebensis* has probably been in the classical W to E direction, with origin in the Coral
 246 Triangle (*e.g.* Briggs 1974; Lessios *et al.* 2001). The longitudinal Trans-Indian track
 247 (*hemisphaerica* – *celebensis*) remains unpolarized. The latitudinal one (*hemisphaerica* –
 248 *seychellensis* - *enigmatica*) is polarized southwardly. The hypothesis of an earlier
 249 colonization of the Atlantic from the Western Indian Ocean appears more likely, given
 250 the three polarization events in this direction, which contrast to only two in the opposite
 251 direction. Speciation in the Atlantic appears to have followed an anti-Equatorial pattern,
 252 with tracks originating at around 3°50'S (*rocasensis*), and directed to the SW Atlantic
 253 (13°S, *walteri*) and the NW Atlantic (13°12'N, *gorgonosclera*).

254

255 **DISCUSSION**

256

257 **Phylogeny**

258 The phylogenetic analysis undertaken here yielded one of the most supported
 259 cladograms based on sponge morphological data. This is a solid base for inference of
 260 character evolution as well as historical biogeographic scenarios. The latter will be
 261 discussed in the next section.

262 *Cinachyra* emerged as monophyletic, but not *Cinachyrella*, defined by negative
 263 traits only – undifferentiated porocalices, absence of a cortex and absence of auxiliary
 264 megascleres (Van Soest & Rützler 2002). Anyhow, verification of the latter's
 265 monophyly should ideally be based on an expanded sampling of its species and of
 266 additional tetillid genera.

267 The most visible trends in terms of character evolution are:

268 a) 2.1 → 2.2, the increased irregularity of the general morphology of
 269 *Acanthotetilla* sponges, which starts as irregularly subspherical and evolves into
 270 irregularly cushion-shaped and thinly encrusting;

- 271 b) 11.3 → 11.2, a slight reduction in the mean length of acanthose diactines,
 272 from approximately 400 μm to about 300 μm;
 273 c) 15.2 → 15.1, a considerable reduction in the height of (meg)acanthoxea
 274 spines, from over 6μm to 2–3 μm;
 275 d) 17.1 → 17.2, a relative increase in the interspine space, from nearly one spine
 276 in length to over two spines in length; and
 277 e) 27.3 → 27.2, a reduction of the cortex, from about 1500 μm, to a thin,
 278 discontinuous layer, < 200 μm thick, presumably lost sometimes.

279 As all these traits appear to follow a simplification / diminution path, one
 280 wonders if they could be reflecting adaptation to a different world, perhaps one of
 281 decreased concentrations of dissolved silica (e.g. Maldonado *et al.* 1999, 2005).

282

283 **Biogeography**

284 Van Soest and Hajdu (1997) has been used as an overview on area relationships inferred
 285 from sponge phylogenies. Figure 5a–e contains a selection of the area cladograms listed
 286 by these authors, where inferred area relationships include hypotheses regarding the
 287 areas of occurrence of *Acanthotetilla*. Also included in Figure 5, are the cladograms for
 288 the poriferan genera *Placospongia* Gray, 1867 (Nichols & Barnes 2005), a newer
 289 phylogeny for *Rhabderemia* Topsent, 1890 (Hajdu & Desqueyroux-Faúndez 2008) and
 290 *Petromica* Topsent, 1898 (List-Armitage & Hooper 2002). The major pattern of area
 291 relationships retrieved here, with an older Central Indo-Pacific (29 – TNP / Tropical
 292 Northwestern Pacific, and 30 – WCT / Western Coral Triangle Provinces), a somewhat
 293 younger Western Indo-Pacific (19 – SA / Somali/Arabian, and 20 – WIO / Western
 294 Indian Ocean Provinces), and a quite younger Tropical Western Atlantic (12 – TNA /
 295 Tropical Northwestern Atlantic, and 14 – TSA / Tropical Southwestern Atlantic
 296 Provinces) is not entirely obvious in any of the above. The numbers of cladogenic
 297 events separating the areas considered here, from each other, is shown in subscript.

298 The cladogram for the *Mycale immitis* (Schmidt, 1870) group (Fig. 5a; *Mycale* I
 299 *sensu* Van Soest & Hajdu 1997) retrieved ((SA + WIO₄ WCT)₂ TNA). In other words,
 300 the Caribbean area might have split in a similar timeframe as the Indo-Pacific provinces.
 301 The *Mycale australis* (Gray, 1867) group cladogram (Fig. 5b; *Mycale* II *sensu* Van
 302 Soest & Hajdu 1997) retrieved a trend opposite to the *Acanthotetilla* one, (((WIO₁
 303 WCT)₃ WIO)₂ TNA). There are only a few cladogenic events involved in the latter
 304 West – East trend, suggesting that it may be relatively young. The *Thrinacophora*
 305 Ridley, 1885 cladogram (Fig. 5c) approached the general *Acanthotetilla* pattern, albeit
 306 not inclusive of the WIO and SA provinces – ((TNA₁ TSA)₁ WCT). Nevertheless,
 307 another three species appear assigned to *Thrinacophora* in the WPD (Van Soest *et al.*
 308 2011), which might shuffle these relations a bit. They occur in the Lusitanian, Northern
 309 New Zealand and Sahul Shelf Provinces. Figure 5d shows the Taxon Area Cladogram
 310 for *Acarinus* Gray, 1867 where the WCT Province appears both as the basalmost area as
 311 well as integrating a highly derived widespread distribution. Three main clades are
 312 recognizable within the genus, each illustrating somewhat comparable relations for the
 313 provinces under consideration here. These were named by Van Soest *et al.* (1991), the
 314 *innominatus* group (Fig. 5d.I), the *tortilis* group (Fig. 5d.II) and the *souriei* group (Fig.
 315 5d.III). The first of these (I) shows the pattern (TNA₄ SA + WIO), the second (II)
 316 ((TNA₁ TSA)₂ WIO + WCT), and the third (III) ((TNA₃ TSA) WIO₂). The additional
 317 areas included in each of these clades suggest their timeframes might have differed
 318 substantially. On the other hand, the number of cladogenic events involved in each
 319 one's evolutionary history, where it encompasses the areas under discussion, are quite
 320 similar. In summary, the Indo-Pacific x Western Atlantic evolutionary avenue may have

321 been open in more than one occasion. *Didiscus* Dendy, 1922 (Fig. 5e) includes the area
 322 relations expressed as ((WIO + WCT)₂ TNA + TSA)₁ WIO).

323 *Placospongia* (Fig. 5f) includes (((TNA)₂ WCT)₁ WIO + WCT)₂ WCT), thus
 324 approaching our results quite closely. *Rhabderemia* (Fig. 5g) includes (((TNA)₃ WIO)₈
 325 WCT)₄ TNA). The distance between TNA and WIO is relatively short, and thus,
 326 possibly recent. It comprises three cladogenic events. On the other hand, eight events
 327 separate the former two areas from WCT, likely a much older relation. Then, four
 328 events separate all of the above from the basal Western Atlantic Provinces.

329 At first sight *Petromica* (Fig. 5h) appears to bear little on the relations of the
 330 areas comprised in the *Acanthotetilla* TAC. But accepting neighbor areas in similar
 331 longitudes as surrogates of a major historical longitudinal pattern achieves an improved
 332 match between both cladograms. *Petromica* includes provinces 33 (North-east
 333 Australia) and 51 (Agulhas), which may represent the same biogeographic trends
 334 inferred here for provinces 29 / 30 (TNP / WCT) and 19 / 20 (SA / WIO), respectively.
 335 The first proposed match considers the existence of a certain measure of homogeneity
 336 within the many provinces included in the Indo-west Pacific, represented among others,
 337 by significant numbers of widespread species (Briggs 1974; Hooper & Lévi 1994; Van
 338 Soest 1994; Van Soest & Hajdu 1997; Lessios *et al.* 2001; Barber & Bellwood 2005).
 339 Similarly, albeit Spalding *et al.* (2007) include their Agulhas Province in the Temperate
 340 Southern Africa Realm, which extends amply inside the temperate Benguela domains of
 341 SW Africa, the sponge fauna of the Natal coast (South Africa) has, for a long time, been
 342 known as an extension of the Indo-Australian one (*sensu* Burton 1933; Van Soest &
 343 Hajdu 1997), and could thus represent the affinities of an expanded Western Indian
 344 Ocean Province (*sensu* Spalding *et al.* 2007). Given the exposed rationale, the TAC for
 345 *Petromica* might as well be summarized as (((TSA)₁ “TNP + WCT”)₁ TSA + TNA)₂
 346 “SA + WIO”), where NE Australia is taken as similar as “TNP + WCT” as a
 347 representative of the Indo-west Pacific, and the Natal Coast as similar to “SA + WIO”
 348 for a Western Indian Ocean surrogate.

349 Van Soest and Hajdu’s (1997) ‘No Assumption’ general area cladograms (their
 350 Figs. 7A-C) embed three different topologies for the relations of Western Atlantic (TNA
 351 + TSA), Western Indo-Pacific (SA + WIO) and Central Indo-Pacific (TNP + WCT).
 352 The Component tree (their Fig. 7A) included (((SA + WIO)₁ TNP + WCT)₅ TNA)₁₅
 353 TSA); Brooks Parsimony Analysis (their Fig. 7B) ((TNA)₃ TSA)₅ (SA + WIO)₄ TNP +
 354 WCT)); and Tree Area Statements (their Fig. 7C) (((TNA)₄ SA + WIO)₉ TNP + WCT)₆
 355 TSA). In all these, the Atlantic provinces selected for use in the present analyses are
 356 more basal, or at least as basal as the western Indian and western Pacific ones, which
 357 denotes a major contrast in the postulated area relationships. When all 11 TACs used
 358 here are contrasted, Pacific provinces appear more basal in three (*Acanthotetilla*,
 359 *Thrinacophora*, *Placospongia*), and then, one time each, as basal as the Indian Ocean
 360 ones (*Acarnus tortilis* group – basal Indo-Pacific) and as the Atlantic ones
 361 (*Rhabderemia*). Further congruence can be sought in observing the Indian Ocean
 362 Provinces basal to the Atlantic ones. This is seen in three instances besides that of
 363 *Acanthotetilla*, each time in a different setting. *Didiscus* has the Indian Ocean basal to a
 364 composite of all three oceans. *Petromica* has the clean *Acanthotetilla* pattern, with
 365 Indian Ocean basal to the Atlantic, and no widespread occurrences masking the E – W
 366 track. Finally, *Placospongia* has a W Indo – W Pacific composite basal to a W Atlantic
 367 – W Pacific composite. Incongruence among all these patterns stem not only from the
 368 reduced topologies discussed above, but also from the markedly distinct number of
 369 cladogenic events determined in each considered phylogeny, which translates in likely
 370 different timeframes for the discussed affinities. Nevertheless, at least in part, these

371 could be due merely to different evolutionary histories of the many taxa considered, in
372 terms of dispersal abilities and diversification rates.

373 The instances where the Central Indo-Pacific appeared in a basal position against
374 either the Western Indo-Pacific or the Tropical Western Atlantic oceans, as well as
375 those where the Western Indo-Pacific appeared basal against the Tropical Western
376 Atlantic, suggest E – W (longitudinal) evolutionary tracks. The latter of these is in
377 agreement with the panbiogeographic analysis undertaken, but contradicts the suggested
378 dispersal picked up by the dispersal – vicariance analysis, where the Seychelles should
379 have been reached out from a Tropical Western Atlantic ancestor, in a recent time. The
380 link between Western Indo-Pacific and Tropical Western Atlantic sponges had been
381 previously revealed in other panbiogeographic exercises (Hajdu 1998), where this area
382 relation formed an unpolarized general individual minimum track with three
383 occurrences in the nine phylogenies on which that study was based.

384 In support of the polarized panbiogeographic hypothesis we can add the well
385 studied formation of rings and filaments by the Agulhas Current, which may extend
386 way up in the South Atlantic (Duncombe Rae 1991; Byrne *et al.* 1995; Whittle *et al.*
387 2008; Maiorano *et al.* 2009). This is a likely explanation for the observation that 5% of
388 the SW Indian Ocean reef fishes can be found in the Tropical Atlantic (Floeter *et al.*
389 2008). Invasions can also occur through rafting on various floating substrates,
390 notoriously macroalgae, natural wood and plastic (Thiel 2003), which act as vectors for
391 transport of benthic life. Some of these invasions might have been followed by
392 speciation.

393 Sponges are not well documented rafters, but their occurrence on varied floating
394 substrates has already been recorded, and was summarized in Thiel and Gutow (2005).
395 Thiel (2003) argued that organisms capable of producing propagules that can colonize
396 the floating substrate immediately, have increased chances of successful establishment
397 after dispersal. Albeit reproduction strategies are unknown for *Acanthotetilla*, other
398 tetillids, such as *Cinachyrella*, *Craniella* and *Tetilla* spp. can reproduce by asexual
399 budding or internal brooding of young sponges, with no larval stage (Bergquist 1978;
400 Rützler & Smith 1992). These traits may enhance the chances of successful rafting by
401 these sponges, and could have aided in the case of *Acanthotetilla* as well. Mid Atlantic
402 islands such as Santa Helena and Ascension might have acted as stepping stones in this
403 long journey.

404

405 CONCLUSION

406

407 Albeit limited in number, the available phylogenetic hypotheses for the relationships of
408 marine sponge taxa imply a rich panorama of contrasting area relationships. This is the
409 likely result of a complex evolutionary history, limited knowledge of sponge
410 biodiversity and of species' distribution boundaries, but also a consequence of intricate,
411 frequently reticulate, real patterns of area relationships in the wide timeframe of co-
412 evolving marine areas of endemism and their poriferan inhabitants. This contribution is
413 far from settling the issue of Indo-Pacific affinities of western Atlantic sponges. Rather,
414 it showed how many scenarios may have been involved in this arena. The subsequently
415 younger westward steps apparent in the evolution of *Acanthotetilla* are unmatched by
416 all 10 additional sponge phylogenies considered. Step by step, some corroboration can
417 be retrieved. Thus, *Thrinacophora* and *Placospongia* also support a Central Indo-
418 Pacific origin of sponge clades; while *Petromica* is the only additional sponge taxon
419 supporting a Western Indo-Pacific origin of Tropical Western Atlantic taxa. The
420 integrated biogeographic approach to the analysis of *Acanthotetilla* data permitted

421 distinct interpretations, which might have been overlooked in case a single method was
422 chosen *a priori*. Coming back to the hypotheses outlined in the introduction, hypothesis
423 2 seems the best choice to explain colonization of the Atlantic by the *Acanthotetilla*
424 clade, implying expansion into the Atlantic from the Western Indian Ocean, possibly
425 taking advantage of rafting inside Agulhas rings.

426

427 **ACKNOWLEDGEMENTS**

428

429 We would like to express our sincere thanks to colleagues who permitted access to
430 important comparative materials, exchanged ideas on the methods employed in this
431 study and/or helped us obtain important pieces of specialized literature: Amir
432 Szitenberg (Tel Aviv University, Israel), Carla M. Menegola S. (Universidade Federal
433 da Bahia, Salvador, Brazil), Claire Valentine and Emma Sherlock (The Natural History
434 Museum, London, England), Didier Van den Spiegel (Royal Museum of Central Africa,
435 Tervuren, Belgium), Guilherme Muricy (Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio
436 de Janeiro, Brazil), Michelle Kelly (NIWA, Auckland, New Zealand), Nicole de Voogd
437 (Naturalis, Leiden, The Netherlands), Philippe Willenz (Royal Belgian Institute of
438 Natural Sciences, Brussels, Belgium), Rob van Soest (Zoological Museum, Amsterdam,
439 The Netherlands). The team of Laboratório de Malacologia e Ecologia de Bentos
440 (LAMEB), especially W. Andrade (Universidade Federal da Bahia, Salvador, Brazil)
441 are thanked for collection of several specimens of *Acanthotetilla walteri*. Coordenadoria
442 Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), Conselho Nacional de
443 Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), Fundação de Amparo à Pesquisa do
444 Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ) and Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da
445 Bahia (FAPESB), all from Brazil, provided grants and/or fellowships which are deeply
446 acknowledged.

447

448 REFERENCES

449

450 Barber, P.H. & Bellwood, D.R. (2005) Biodiversity hotspots: evolutionary origins of
 451 biodiversity in wrasses (*Halichoeres*: Labridae) in the Indo-Pacific and New World
 452 tropics. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 35, 235–253.

453 Bergquist, P.R. (1978) *Sponges*. London:Hutchinson University Library.

454 Briggs, J.C. (1974) *Marine Zoogeography*. Mc Graw-Hill, New York.

455 Burton, M. (1933) Report on a small collection of sponges from Stil Bay, S. Africa.
 456 *Annals and Magazine of Natural History*, 10, 235–244.

457 Byrne, D.A., Gordon, A.L. & Haxby, W.F., 1995. Agulhas eddies: a synoptic view
 458 using Geosat ERM data. *Journal of Physical Oceanography*, 25, 902–917.

459 Campos, M., Mothes, B. & Mendes, I.L.V. (2007). Antarctic sponges (Porifera,
 460 Demospongiae) of the South Shetland Islands and vicinity. Part I. Spirophorida,
 461 Astrophorida, Hadromerida, Halichondrida and Haplosclerida. *Revista Brasileira de*
 462 *Zoologia*, 24, 687–708.

463 Carballo, J.L. & Hajdu, E. (1998) Micromorphology in *Mycale* taxonomy (Mycalidae,
 464 Poecilosclerida, Demospongiae), with the description of two new micracanthoxea-
 465 bearing species. *Contributions to Zoology*, 67, 187–195.

466 De Voogd, N.J. & Van Soest, R.W.M. (2007) *Acanthotetilla celebensis* sp.nov., a new
 467 species from North Sulawesi, Indonesia (Porifera: Demospongiae: Spirophorida:
 468 Tetillidae). *Zootaxa*, 1397, 25–28.

469 Duncombe Rae, C.M. (1991) Agulhas retroflection rings in the south Atlantic Ocean :
 470 an overview. *African Journal of Marine Sciences*, 11, 327–344.

471 Hajdu, E. (1994) A phylogenetic interpretation of hamacanthids (Demospongiae,
 472 Porifera) with the redescription of *Hamacantha popana* (de Laubenfels, 1935).
 473 *Journal of Zoology*, 232, 61–77.

474 Hajdu, E. (1995) *Macroevolutionary Patterns Within the Demosponge Order*
 475 *Poecilosclerida. An Integrated Approach to Biogeography of the Marine Realm,*
 476 *with New Data Derived from the Cosmopolitan Demosponge Genus Mycale*. PhD
 477 Thesis, University of Amsterdam. Centrale Drukkerij, Universiteit van Amsterdam.

478 Hajdu, E. (1998) Toward a Panbiogeography of the Seas: Sponge Phylogenies and
 479 General Tracks. *Sponge Sciences. Multidisciplinary Perspectives* (ed. by Watanabe,
 480 Y. & Fusetani, N.), pp. 95–108. Springer-Verlag, Japan.

481 Hajdu, E. & Desqueyrox-Faúndez, R. (2008) A reassessment of the phylogeny and
 482 biogeography of *Rhabderemia* Topsent, 1890 (Rhabderemiidae, Poecilosclerida,
 483 Demospongiae). *Revue Suisse de Zoologie*, 115, 377–395.

484 Henderson, I. (1989) Quantitative Panbiogeography: an investigation into concepts and
 485 methods. *New Zealand Journal of Zoology*, 16, 495–510.

486 Hiemstra, F. & Van Soest, R.W.M. (1991) *Didiscus verdensis* spec. nov. (Porifera:
 487 Halichondrida) from the Cape Verde Islands, with a revision and phylogenetic
 488 classification of the genus *Didiscus*. *Zoologische Mededelingen Leiden*, 65, 39–52.

489 Hooper, J.N.A. & Lévi, C. (1994) Biogeography of Indo-west Pacific sponges:
 490 Microcionidae, Raspailiidae, Axinellidae. *Sponges in Time and Space: biology,*
 491 *chemistry, paleontology* (ed. by R.W. M. Van Soest, T.M.G. Van Kempen and J.C.
 492 Braekman), pp. 191–212. Balkema, Rotterdam.

493 Floeter, S.R., Rocha, L.A., Robertson, D.R., Joyeux, J.C., Smith-Vaniz, W.F., Wirtz,
 494 P.A., Edwards, J., Barreiros, J.P., Ferreira, C.E.L., Gasparini, J.L., Brito, A.,
 495 Falcón, J.M., Bowen, B.W. & Bernardi, G. (2008) Atlantic reef fish biogeography
 496 and evolution. *Journal of Biogeography*, 35, 22–47.

- 497 Lazoski, C., Peixinho, S., Russo, C.A.M. & Solé-Cava, A.M. (1999) Genetic
 498 confirmation of the specific status of two sponges of the genus *Cinachyrella*
 499 (Demospongiae: Spirophorida) in the Southwest Atlantic. *Memoirs of the*
 500 *Queensland Museum, Brisbane*, 44, 299–305.
- 501 Lessios, H.A., Kessing, B.D & Pearse, J.S. (2001) Population structure and speciation
 502 in Tropical Seas: global phylogeography of the sea urchin *Diadema*. *Evolution*, 55,
 503 955–975.
- 504 List-Armitage, S.E. & Hooper, J.N.A. (2002) Discovery of *Petromica* Topsent in the
 505 Pacific Ocean: a revision of the genus with a new subgenus (*Chaladesma*, subgen.
 506 nov.) and a new species (*P. (C.) pacifica*, sp. nov.) (Porifera: Demospongiae:
 507 Halichondrida: Halichondriidae). *Invertebrate Systematics*, 16, 813–835.
- 508 Maiorano, P., Marino, M. & Flores, J.-A. (2009) The warm interglacial Marine Isotope
 509 Stage 31: evidences from the calcareous nanofossil assemblages at site 1090
 510 (Southern Ocean). *Marine Micropaleontology*, 71, 166-175.
- 511 Maldonado, M., Carmona, M.C., Uriz, M.J. & Cruzado, A. (1999) Decline in Mesozoic
 512 reef-building sponges explained by silicon limitation. *Nature*, 401, 785-788.
- 513 Maldonado, M., Carmona, M.C., Velásquez, Z., Puig, M.A., Cruzado, A., López, A. &
 514 Young, C.M. (2005) Siliceous sponges as a Silicon sink: An overlooked aspect of
 515 benthopelagic coupling in the marine Silicon cycle. *Limnology and Oceanography*,
 516 50, 799–809.
- 517 Muricy, G. & Hajdu, E. (2006) *Porifera Brasilis. Guia de identificação das esponjas*
 518 *mais comuns do Sudeste do Brasil*. Museu Nacional – Série Livros 17, Rio de
 519 Janeiro.
- 520 Muricy, G., Esteves, E.L., Moraes, F., Santos, J.P., Silva, S.M., Almeida, E.V.R.,
 521 Klautau, M., Lanna, E. (2008) *Biodiversidade Marinha da Bacia Potiguar:*
 522 *Porifera*. Museu Nacional – Série Livros 29, Rio de Janeiro.
- 523 Nichols, S.N. & Barnes, P.A.G. (2005) A molecular phylogeny and historical
 524 biogeography of the marine sponge genus *Placospongia* (Phylum Porifera) indicate
 525 low dispersal capabilities and widespread crypsis. *Journal of Experimental Marine*
 526 *Biology and Ecology*, 323, 1–15.
- 527 Nixon, K.C. & Carpenter, J.M. (1993) On outgroups. *Cladistics*, 9, 413–426.
- 528 Peixinho, S., Fernandez, J., Oliveira, M.V., Caires, S. & Hajdu, E. (2007) Description
 529 of two new species of *Acanthotetilla* Burton, 1959 from NE Brazil, Southwestern
 530 Atlantic (Tetillidae, Spirophorida, Demospongiae). *Porifera Research: biodiversity,*
 531 *innovation and sustainability* (ed. by M.R. Custódio, G. Lôbo-Hajdu, E. Hajdu and
 532 G. Muricy), pp. 509–515. Museu Nacional – Série Livros 28, Rio de Janeiro.
- 533 Pinna, M.C.C. de (1991) Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm.
 534 *Cladistics*, 7, 367–394.
- 535 Reitner, J.G. & Mehl, D.B. (1996) Monophyly of the Porifera. *Verhandlungen des*
 536 *Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg*, 36, 5–36.
- 537 Rodriguez, P.R.D. & Muricy, G. (2007) A new species of *Cinachyra* (Demospongiae:
 538 Tetillidae) collected by Project REVIZEE off Espírito Santo State, SE Brazil.
 539 *Porifera Research: biodiversity, innovation and sustainability* (ed. by M.R.
 540 Custódio, G. Lôbo-Hajdu, E. Hajdu and G. Muricy), pp. 509–515. Museu Nacional
 541 – Série Livros 28, Rio de Janeiro.
- 542 Ronquist, F. 1996. *DIVA version 1.1*. Computer Program and Manual Available by
 543 Anonymous FTP from Uppsala University
 544 (<http://www.ebc.uu.se/systzoo/research/diva/diva.html>).

- 545 Rützler, K. & Smith, K.P. (1992) Guide to western Atlantic species of *Cinachyrella*
 546 (Porifera: Tetillidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 105,
 547 148–164.
- 548 Sollas, W.J. (1888) Report on the Tetractinellida collected by H.M.S. ‘Challenger’,
 549 during the years 1873–1876. *Report on the Scientific Results of the Voyage of*
 550 *H.M.S. ‘Challenger’, 1873–1876 Zoology*, 25, 1–458.
- 551 Spalding, M.D., Fox, H.E, Allen, G.R., Davidson, N., Ferdanã, Z.A., Finlayson, M.,
 552 Halpern, B.S., Jorge, M.A., Lombada, A., Lourie, S.A., Martin, K.D., McManus, E.,
 553 Molnar, J., Recchia, C.A. & Robertson, J. (2007) Marine Ecoregions of the World:
 554 a bioregionalization of coastal and shelf areas. *BioScience*, 57, 573–583.
- 555 Swofford, D.L. (2001) *PAUP**. *Phylogenetic analysis using parsimony (*and other*
 556 *methods)*, Version 4.0. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- 557 Thiel, M. (2003) Rafting of benthic macrofauna: important factors determining the
 558 temporal succession of the assemblage on detached macroalgae. *Hydrobiologia*,
 559 503, 49–57.
- 560 Thiel, M. & Gutow, L. (2005) The ecology of rafting in the marine environment. II.
 561 The rafting organisms and community. *Oceanography and Marine Biology: An*
 562 *Annual Review*, 43, 279–418.
- 563 Uliczka, E. (1929) Die tetraxone Schwämme westindiens auf Grund der Ergebnisse der
 564 reise Kükenthal-Hartmeyer). *Zoologische Jahrbuch supplement*, 16, 35–62.
- 565 Vacelet, J., Bitar, G., Carteron, S., Zibrowius, H. & Perez, T. (2007) Five new sponge
 566 species (Porifera: Demospongiae) of subtropical or tropical affinities from the coast
 567 of Lebanon (eastern Mediterranean). *Journal of the Marine Biological Association*
 568 *of the United Kingdom*, 87, 1539–1552.
- 569 Van Soest, R.W.M. (1977) A revision of the megacanthoxea-bearing tetillids (Porifera,
 570 Spirophorida), with a description of a new species. *Studies on the Fauna of*
 571 *Curaçao and other Caribbean Islands*, 53, 1–14.
- 572 Van Soest, R.W.M. (1994) Demosponge distribution patterns. *Sponges in Time and*
 573 *Space: biology, chemistry, paleontology* (ed. by R.W.M. Van Soest, T.M.G. van
 574 Kempen and J.C. Braekman), pp. 213–223. Balkema, Rotterdam.
- 575 Van Soest, R.W.M. & Hajdu, E. (1997) Marine area relationships from twenty sponge
 576 phylogenies. A comparison of methods and coding strategies. *Cladistics*, 13, 1–20.
- 577 Van Soest, R.W.M. & Rützler, K. (2002) Family Tetillidae Sollas, 1886. *Systema*
 578 *Porifera. Guide to the Classification of Sponges* (ed. by J.N.A Hooper and R.W.M.
 579 Van Soest), pp. 85–98. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York.
- 580 Van Soest, R.W.M., Hooper, J.N.A. & Hiemstra, F. (1991) Taxonomy, phylogeny and
 581 biogeography of the marine sponge genus *Acarinus* (Porifera: Poecilosclerida).
 582 *Beaufortia*, 42, 49–88.
- 583 Van Soest, R.W.M, Boury-Esnault, N., Hooper, J.N.A., Rützler, K., de Voogd, N.J.,
 584 Alvarez de Glasby, B., Hajdu, E., Pisera, A.B., Manconi, R., Schoenberg, C.,
 585 Janussen, D., Tabachnick, K.R., Klautau, M., Picton, B. & Kelly, M. (2011) World
 586 Porifera database. Available online at <http://www.marinespecies.org/porifera>.
 587 Consulted on 2011-01-23.
- 588 Whittle, C., Lutjeharms, J.R.E., Duncombe Rae, C.M. & Shillington, F.A. (2008)
 589 Interaction of Agulhas filaments with mesoscale turbulence: a case study. *South*
 590 *African Journal of Science*, 104, 135–139.
- 591
 592

593 **Table 1:** Spicule micrometries (means underlined) for all known species of *Acanthotetilla*. Data derived from the literature, unless stated
 594 otherwise. Values are expressed in μm .

	<i>A. hemisphaerica</i> Burton, 1959	<i>A. enigmatica</i> (Lévi, 1964)	<i>A. seychellensis</i> (Thomas, 1973)	<i>A. gorgonosclera</i> van Soest, 1977	<i>A. celebensis</i> de Voogd & Van Soest, 2007	<i>A. rocasensis</i> Peixinho <i>et al.</i> , 2007	<i>A. walteri</i> Peixinho <i>et al.</i> , 2007
Oxeas	3100- <u>3812</u> -4400 24- <u>29.9</u> -35	2200- <u>2960</u> -3800 14- <u>25.2</u> -30	I. 1400- <u>1516</u> -1680 34- <u>37.8</u> -47 II. 740- <u>1138</u> -1260 6- <u>10.9</u> -14	770- <u>1216</u> -1600 3- <u>13.2</u> -17	** 1763- <u>1923</u> -2123 20- <u>31</u> -33 *** 1950- <u>2850</u> -3380 20- <u>33</u> -47	688- <u>939.3</u> -1193 1.2- <u>5.6</u> -9	742- <u>995.1</u> -1232 5.4- <u>13</u> -21
Protriaenes - rhabdomes	1000- <u>1920</u> -2520 6- <u>10</u> -14	2000- <u>2500</u> -3000 9	360- <u>907</u> -1880 1.5- <u>2.5</u> -4	1260- <u>1377</u> -1540 4- <u>5.3</u> -9	** 1000-1250-1350 4- <u>5</u> -7 *** 800- <u>1300</u> -1500 3.5- <u>5</u> -7	582- <u>829</u> -1018 2.4	308- <u>722.7</u> -1372 3.6- <u>3.8</u> -7.2
Protriaenes - cladi	30- <u>38</u> -56 6- <u>8</u> -10	50- <u>68</u> -95 9	28- <u>38</u> -50 1.5- <u>3</u> -4	41- <u>63</u> -81 3- <u>4.1</u> -7	** 40- <u>45</u> -50 3- <u>3.5</u> -4 *** 53- <u>67</u> -85 2.5- <u>3.5</u> -5.5	19.4- <u>22.8</u> -38.8 1.2- <u>2.4</u> -2.8	18- <u>40.5</u> -58 1.8- <u>3.6</u> -7.2
Anatriaenes - rhabdomes	1260- <u>1450</u> -1600 9- <u>9.5</u> -10	3000	—	* 1190- <u>1280</u> -1400 5- <u>5.5</u> -6	** 1500- <u>1800</u> -1980 5- <u>7</u> -22 *** 1680- <u>1950</u> -2100 4- <u>7</u> -22	—	—
Anatriaenes - cladi	55- <u>70</u> -80 9	50-70	—	42- <u>53</u> -64 4- <u>5</u> -6	** 45- <u>52</u> -60 4- <u>4.5</u> -5 ***40- <u>55</u> -70 4- <u>7</u> -7.5	—	—
Acanthoxeas (acanthose diactines)	325- <u>372.3</u> -414 40- <u>46.4</u> -60	211- <u>225.8</u> -244 16- <u>19.5</u> -23	212- <u>278.4</u> -322 4- <u>8.0</u> -9	228- <u>281.1</u> -371 24- <u>29.3</u> -35	** I. 300- <u>405</u> -442 20- <u>25</u> -33 *** I. 320- <u>470</u> -575 27- <u>34</u> -43 ** II. 199- <u>257</u> -284 10- <u>15</u> -17 *** II. 210- <u>280</u> -310 13- <u>16</u> -18	192- <u>216</u> -237 4.8- <u>9.2</u> -12	238- <u>297.1</u> -378 28- <u>28</u> -28
Sigmaspines	9- <u>11</u> -13	8- <u>9.6</u> -11	8- <u>10.3</u> -12	9- <u>13.1</u> -16	** 8- <u>10</u> -12 *** 5.5- <u>9</u> -11	10- <u>11.6</u> -15	7- <u>10.2</u> -18

* New measurements from the holotype; ** measurements by De Voogd & Van Soest (2007); *** new measurements from NIWA-49897 (Chuuk atoll – Micronesia); – absent.

595 **Table 2:** Spicule micrometries (means underlined) for selected species of *Cinachyra* and *Cinachyrella*. Data derived from the literature, unless
 596 stated otherwise. Values are expressed in μm . Only those categories of spicules applied in this study are included. The smaller categories of
 597 oxeas and protriaenes of some species were left out.
 598

	<i>Cinachyrella apion</i> (Ulikzka, 1929)	<i>Cinachyrella alloclada</i> (Ulikzka, 1929)	<i>Cinachyrella kuekenthali</i> (Ulikzka, 1929)	<i>Cinachyrella</i> <i>levantinensis</i> Vacelet <i>et</i> <i>al.</i> , 2007	<i>Cinachyra barbata</i> Sollas, 1886	<i>Cinachyra helena</i> Rodriguez & Muricy, 2007
Diactines (largest category)	A. 3000-3420 35-46 B. 3500-4100-4600 35- <u>41</u> -45 C. 2217- <u>3797</u> -5478 22- <u>66</u> -108 F. 2100- <u>2400</u> -2730 39- <u>44.5</u> -70	A. 3500-5200 32-42 B. 1500- <u>3500</u> -5900 20- <u>50</u> -65 C. 1900- <u>1932</u> -2016 14.4- <u>18.2</u> -21.6 E. 1518-3066 * F. 1900- <u>2500</u> -4500 14- <u>20</u> -38	A. 2000-3000 8-40 B. 2500- <u>3200</u> -4100 35 D. 1800- <u>2462</u> -3000 * F. 2100- <u>2700</u> -3385 23- <u>32</u> -45	G. 1250-6250 2.5-42 H. 1200- <u>5200</u> -5850 3- <u>25</u> -35	I. 8000 70 J'. 3160- <u>5551</u> -7160 30- <u>57</u> -72 J''. 2001- <u>2432</u> -3059 25- <u>30</u> -37	K. 2075- <u>3305</u> -4300 40- <u>43</u> -50
Acanthose Diactines (largest category)	—	—	A. 55-65 2.5-3 B. 70- <u>135</u> -200 3 D. 81- <u>98</u> -129 * F. 54- <u>93.2</u> -151.2 1.5- <u>3.5</u> -4	G. 60-120 1-2 H. 55- <u>95</u> -110 1- <u>2</u> -2	—	—
Protriaenes (largest category) - rhabdome	A. 1360-7280 5-12 B. 1800- <u>3500</u> -8000 8.3 C. 1587- <u>3907</u> -5761 9- <u>17</u> -26 F. 1750- <u>2710.5</u> -3345 4 - <u>7.5</u> -10	A. 3500-6600 5-10 B. 2400- <u>4200</u> -6500 4- <u>10.7</u> -20 C. 1296- <u>2164</u> -3197 3.6- <u>4.6</u> -7.2 E. 1500-3500 * F. 1200- <u>1980</u> -3197 5- <u>8</u> -14	A. 1700-2600 5-7 B. 400- <u>3800</u> -4600 11 D. 1300- <u>2041</u> -3220 * F. 1440- <u>2548.8</u> -5040 3.6- <u>7.4</u> -14.5	G. 1100-2000 2.5-4 H. 1090- <u>1800</u> -2100 2- <u>2.5</u> -5	I. 13000 30 J'. 4060- <u>4820</u> -5360 14- <u>19</u> -25 J''. 2507- <u>3323</u> -4324 14- <u>15</u> -16	K. 1500- <u>3258</u> -6250 17- <u>23</u> -34

Protriaenes (largest category) - cladi	A. 28-147 * B. 25- <u>115</u> -230 * C. * * F. 65- <u>107</u> -150 3.5- <u>5.4</u> -7.2	A. 35-185 * B. 14- <u>127</u> -250 * C. * * E. * * F. 30- <u>80</u> -190 2- <u>3.5</u> -5	A. 52 2 B. 20- <u>50</u> -130 * D. * * F. 18- <u>52</u> -100 3.6- <u>5.4</u> -10.8	G. 10-100 2.5-6 H. 9- <u>80</u> -110 2- <u>2.5</u> -5	I. 180 16 J'. 110- <u>134</u> -182 10- <u>15</u> -20 J''. 99- <u>133</u> -156 8- <u>11</u> -18	K. 130- <u>214</u> -275 12- <u>16</u> -21
Anatriaenes (largest category) - rhabdome	A. 1870-5780 5-8 B. 1800- <u>2900</u> -3500 4.6 C. 2196- <u>2560</u> -2880 11- <u>13</u> -14 F. 1198- <u>1702.6</u> -2135 3.5- <u>3.6</u> -3.6	A. 2650-4350 * B. Not recorded C. 7259- <u>8289</u> -9061 5-9-14 E. 2073-3884 * F. 1051-1890-2900 3- <u>3.5</u> -5	A. 960-1500 3-4 B. 1900- <u>3700</u> -6000 6 D. 1350- <u>1510</u> -1750 * F. 2160- <u>3319.2</u> -4860 3.6- <u>6.5</u> -10.8	G. 6500 3.5-6 H. 2800- <u>4580</u> -6200 3- <u>3.5</u> -6	I. 40000 24 J'. 4800- <u>7457</u> -11220 26- <u>32</u> -36 J''. 2392- <u>3304</u> -4209 29- <u>31</u> -32	K. 1310- <u>3421</u> -8381 5- <u>24</u> -34
Anatriaenes (largest category) - cladi	A. 18-60 * B. 25- <u>40</u> -60 * C. * * F. 28- <u>32.3</u> -36 3.2- <u>3.6</u> -3.6	A. 30-119 * B. Not recorded C. * * E. * * F. 36- <u>58</u> -72 2- <u>9.5</u> -14	A. 10-20 * B. 20- <u>39</u> -60 * D. * * F. 14.4- <u>38</u> -68.5 3.5- <u>5.1</u> -7.6	G. 7-50 3-5 H. 6- <u>30</u> -55 3- <u>3.5</u> -5	I. 215 28 J'. 137- <u>166</u> -207 22- <u>28</u> -37 J''. 142- <u>163</u> -191 21- <u>25</u> -32	K. 19- <u>72</u> -116 2- <u>18</u> -31
Sigmataspres	A. 9-12 B. 12- <u>13.4</u> -16 C. 3.4- <u>10</u> -15.5 F. 7- <u>10.5</u> -14	A. 12-18 B. 7- <u>10.1</u> -11.2 C. 10- <u>14</u> -22 E. 10-15 F. 7- <u>10</u> -11	A. 10-18 B. 12- <u>16.3</u> -24 D. 9- <u>14</u> -19 F. 10- <u>14</u> -22	G. 10-16 H. 9- <u>11</u> -15	I. 12-16 J'. 9- <u>11.5</u> -14 J''. 9- <u>13</u> -16	K. 10- <u>14</u> -21

Measurement codes: A. Uliczka (1929); B. Rützler and Smith (1992); C. Lazoski *et al.* (1999); D. Muricy *et al.* (2008); E. Muricy and Hajdu (2006); F. Present data from Bahia state; G. Vacelet *et al.* (2007); H. Present data from Port Achziv, Mediterranean, Israel; I. Sollas (1888); J'. and J''. Campos *et al.* (2007); K. Rodriguez & Muricy (2007); * unmeasured; – Absent.

599 Tabela 3- Datamatrix of morphological characters and their states used to assess
 600 phylogenetic relationships of *Acanthotetilla* spp. *Cinachyra* spp. and *Cinachyrella* spp.
 601 were used as outgroups. - refers to non-applicable characters.
 602

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	
<i>Cinachyra</i>																												
<i> barbata</i>	0	0	0	1	1	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i> helena</i>	0	0	0	1	1	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Cinachyrella</i>																												
<i> alloclada</i>	0	0	0	1	1	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	1	0	0	1	1	0	
<i> apion</i>	0	0	0	0	1	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	1	0	0	1	1	0	
<i> kuekenthali</i>	0	0	1	1	1	1	0	0	0+1+2	0	0	1	0	0	0	0	0	0+1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	
<i> levantinensis</i>	0	0	1	0	1	1	0	0	1+2	0	0	1	0	0	0	0	0+1	1	1	1	1	0	0	1	1	0		
<i>Acanthotetilla</i>																												
<i> celebensis</i>	0	1	1	0	1	1	1	0	1	3	2	1	0	2	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	3	
<i> enigmatica</i>	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	2	2	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	3	
<i> gorgonosclera</i>	1	1	1	0	0	0	1	1	1	2	2	2	0	1	2	2	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	3	
<i> hemisphaerica</i>	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	3	2	1	1	2	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	3	
<i> rocasensis</i>	1	2	1	0	0	0	1	1	1	2	1	1	0	0	1	2	2	1	1	1	1	1	1	-	-	-	2	
<i> seychellensis</i>	1	2	1	1	0	1	1	1	1	1	2	1	0	0	1	1	2	1	1	1	1	1	1	-	-	-	2	
<i> walteri</i>	1	2	1	0	0	0	1	1	1	1	2	2	0	0	2	2	1	0	1	1	1	1	1	-	-	-	2	

603

604 Table 4. Conversion into the marine provinces of Spalding *et al* (2007), of the areas
605 originally utilized in several biogeographic studies on sponges.

Authors	Spalding <i>et al.</i> (2007)		Spalding <i>et al.</i> (2007)
Hiemstra and Van Soest (1991) - <i>Didiscus</i>			
Western Indian Ocean	20	Cabo Verde	16
Indian Ocean	20+30	Tropical Western Atlantic	14+12
Eastern Mediterranean	4		
Van Soest <i>et al.</i> (1991) - <i>Acarnus</i>			
East Pacific	11+43+44+45	Western Indian Ocean	20+51
West Indies	12	Central indian Ocean	21+22
Brazil	14	Indo-Australian area	26+30+32+33
West Africa	3+16	Japan	8
Mediterranean	4	Central Pacific	40
Red Sea	18	South Australia	56
Hooper and Lévi (1994) - <i>Thrinacophora</i>			
Tropical Western Pacific	8+9+30+ 35	Cool Temperate	51+55+56+57
Tropical Indo-West Pacific	58+34+32+33	Tropical-Warm Temperate Atlantic	3+12+14+16
Tropical India-North Africa	18+19+21+22	Cold - Cool Temperate Gondwanan	47+48+53+59+60+62
Hajdu (1995) - <i>Mycale</i>			
Antarctic	1	Npacific	8+10
Australsea	48+54+56+57+60	Nperu	45
Azores	3	Ochotsk	8
California	11	Peronian	57
Chile	45+48	Pergulf	19
Cwestpac	35+37+38	Philippines	30
Dampierian	34	Plate	47+48
Easterisl	40+42	Redsea	18
Flindersian	57+58	Saustralia	56+57+58
Galapagos	43+44	Seafrica	51
India	21+22	Seatlantic	17+50
Indonesia	30+31	Sebrazil	47
Indwestpac	23+24+27+34+58	Sjapan	9
Kgermany	2	Solanderian	33
Lusitania	3	Ssamerica	45+48
Maugean	56	Tropbrazil	14
Mediter	4	Tropwestafr	16
Neafrica	18	Tropwestatl	12+14

Neatlantic	2	Tropwestpac	9+30+35+54
Newcaledonia	35	Westindies	12
Newzealand	54	Westindoc	18+19+20

List-Armitage and Hooper (2002) - *Petromica*

Caribbean	12	Southern Great Barrier Reef and SE Queensland	33
Tropical Western Atlantic	14+47	Central Indian Ocean	21
Brazilian Coast	47	Western Indian Ocean	20
Northern Atlantic	3	South Africa	51
Mediterranean	4	Tropical Australasia	33

Nichols and Barnes (2005) - *Placospongia*

Baja California, Mexico	11	Berau, Indonesia (reef)	30
Panama, Pacific	43	Kakaban & Maratua lakes, Indonesia	30
Panama, Caribbean	12	Sulawesi, Indonesia	30
Seychelles	20	Palau	29
New Brittain, PNG	31	Solomon Islands	31
Brisbane, Australia	55		

Hajdu and Desqueyroux-Faúndez (2008) - *Rhabderemia*

Antartic region	61	South Africa	51
Caribbean	12	Lusitanian	3+17
South Eastern Pacific	45+46+48	South-eastern Australia	56
South Western Pacific	54+62	Philippines	30
South East Pacific	48	Galapagos	44
Tropical Eastern Pacific	11+43+44	Western Indian Ocean	20+51
Easter Island	42	Southern Australia	56+55
Western Mediterranean	4	New Zealand	54
South America	47+48	South-western Atlantic	14+47+48+60
India	21+22+24	Central South Atlantic	15+49
Indonesia	30		

607 Legend of the figures:

608

609 Figure 1. Comparative display of the acanthose diactines of *Acanthotetilla* spp.
 610 (megacanthoxeas, a–v) and *Cinachyrella* spp. (acanthomicroxeas, w–ad). a–c, *A.*
 611 *celebensis* De Voogd & Van Soest, 2007 (original material). a, megacanthoxeas I. b,
 612 detail of megacanthoxeas I. c, megacanthoxeas II. d–f, *A. celebensis* De Voogd & Van
 613 Soest, 2007 (NIWA 49897). d, megacanthoxeas I. e, detail of megacanthoxea I. f,
 614 megacanthoxeas II. g–n, *A. walteri* Peixinho *et al.*, 2007. g–h (holotype UFBA 1902
 615 POR), megacanthoxeas (g) and detail of megacanthoxea (h). i–j (paratype UFBA 1896
 616 POR), megacanthoxeas (i) and detail of megacanthoxea (j). k–l (paratype UFBA 1897
 617 POR), megacanthoxeas (k) and detail of megacanthoxea (l). m–n (UFBA 2409 POR),
 618 megacanthoxeas (m) and detail of megacanthoxea (n). o–p, *A. gorgonosclera* Van
 619 Soest, 1977 (holotype), megacanthoxeas (o) and detail of megacanthoxea (p). q–r, *A.*
 620 *rocasensis* Peixinho *et al.*, 2007 (holotype), megacanthoxeas (q) and detail of
 621 megacanthoxea (r). s–t, *A. seychellensis* (Thomas, 1973; holotype), megacanthoxeas (s)
 622 and detail of megacanthoxea (t). u, *A. hemisphaerica* Burton, 1959; holotype),
 623 megacanthoxea (from Van Soest 1977: Plate IIc). v, *A. enigmatica* (Lévi, 1964,
 624 holotype), megacanthoxea (from Van Soest 1977: Plate IIb). W–Z, *C. levantinensis*
 625 Vacelet *et al.*, 2007 (UFBA 3261 POR), acanthomicroxeas (w, y), detail of
 626 acanthomicroxeas (x, z). aa–ad, *C. kuekenthali* (Uliczka, 1929; aa–ab, UFBA 2064
 627 POR; ac–ad, UFBA 2369 POR), acanthomicroxeas (aa, ac), detail of acanthomicroxeas
 628 (ab, ad).

629

630 Figure 2. Most parsimonious cladogram for the phylogenetic relationships of
 631 *Acanthotetilla* spp. and outgroups. Bootstrap support values are given underneath each
 632 node. Numbers above the nodes represent apomorphic, homoplastic and synapomorphic
 633 character states. Refer to Appendix 1 for a list of characters and their states utilized in
 634 the present analysis. This tree has 29.86 steps, CI = 0.89, HI = 0.10, RI = 0.93 RC =
 635 0.83.

636

637 Figure 3. Taxon Area Cladogram for *Acanthotetilla* sp. obtained by substituting each
 638 terminal taxon by the provinces of Spalding *et al.* (2007) where they occur. 12, Tropical
 639 Northwestern Atlantic. 14, Tropical Southwestern Atlantic. 19, Somali / Arabian. 20,
 640 Western Indian Ocean. 29, Tropical Northwestern Pacific. 30, Western Coral Triangle.
 641 Spalding *et al.*'s Realms are identified on the right side. Provinces listed in italics above
 642 each node are reconstructions by DIVA 1.1 (Ronquist 1996) of likely ancestral areas.

643

644 Figure 4. Panbiogeographic map elaborated from the Taxon Area Cladogram of
 645 *Acanthotetilla* spp. (Fig. 3) by the hand method listed in Henderson (1989),
 646 subsequently adapted by Hajdu (1995) and in the present study. Arrowheads represent
 647 the polarity of each track. Multiple arrowheads in a single track imply several polarities
 648 inferred for that track. Letters in square: C = *A. celebensis*, E = *A. enigmatica*, G = *A.*
 649 *gorgonosclera*, H = *A. hemisphaerica*, R = *A. rocasensis*, S = *A. seychellensis*, W = *A.*
 650 *walteri*.

651

652 Figure 5. Taxon Area Cladograms for (a) *Mycale immitis* (Schmidt, 1870) group; (b)
 653 *Mycale australis* (Gray, 1867) group [= *M. (Grapelia)* spp. sensu Van Soest *et al.*
 654 (2011)]; (c) *Thrinacophora* Ridley, 1885; (d) *Acarnus* Gray, 1867; (e) *Didiscus* Dendy,
 655 1922; (f) *Placospongia* Gray, 1867; (g) *Rhabderemia* Topsent, 1890 and (h) *Petromica*
 656 Topsent, 1898. a–e, from Van Soest and Hajdu (1997). f, from Nichols and Barnes

657 (2005). g, from Hajdu and Desqueyroux-Faúndez (2008). h, from List-Armitage &
658 Hooper (2002). Areas utilized in the original biogeographic analyses were transformed
659 into Spalding *et al.*'s (2007) provinces (Table 4).

660 **Appendix 1.** List of materials (specimens) analyzed.

TAXA	SPECIMENS
<i>Acanthotetilla</i>	
<i>celebensis</i>	Holotype: RMNH POR. 2877, Indonesia, North Sulawesi (Bunaken Islands SW, Likuan I, 01°35.731' N – 124°46.129' E), 14 m depth, coll. N.J. de Voogd, 22 May 2002, #MD17/220502/137. NIWA 62123 , Palau, west barrier reef: just inside Blue Hole, 07°08.10'N, 134°13.90'E, 22 m, coll. Coral Reef Research Foundation, 28.VI.2008. NIWA 62125 , Chuuk Atoll, Micronesia: Anaw Wall, oceanside reef just w of Anaw channel, nw side of atoll, 07°34.24'N, 151°40.19'E, 66 m, coll. Coral Reef Research Foundation, 17.VII.1993.
<i>enigmatica</i>	*
<i>gorgonosclera</i>	Holotype: ZMA POR 3814, West Indies, Barbados (sta. 1442, Alleyne Bay, about 800m off Hometown, 13°06' N – 59°41' W), 90–100 m depth, coll. John B. Lewis and staff of Bellair's Institute (leg. P. Wagenaar Hummelinck), 19 February 1964, dredged.
<i>hemisphaerica</i>	*
<i>rocasensis</i>	Holotype: MNRJ 6359, Brazil, Rio Grande do Norte State, das Rocas Atoll (Cemitério tide pool, 3°51.928' S – 33°49.097' W), 3 m depth, coll. E. Hajdu, U. Pinheiro and M. V. Oliveira, 26 August 2002.
<i>seychellensis</i>	Schyzotype: RMCA n° 1410, Seychelles (Mahé Island, 4°38' S – 55°30' E), coll. J. Bouillon.
<i>walteri</i>	Holotype: UFBA 1902, Brazil, Bahia State (Camaçari 12°47.083' S – 38°06.640' W), 26 m depth, coll. W. Andrade, August 2005. Paratypes: UFBA 1896, UFBA 1897, Brazil, Bahia State (Camaçari 12°50.383' S – 38°11.368' W), 23 m depth, coll. W. Andrade, March 2005. UFBA 2409, Brazil, Bahia State (Camamu Bay 13°48'43.9'' S – 38°52'53'' W), 28 m depth, coll. W. Andrade, 21 December 2006.
<i>Cinachyrella</i>	
<i>alloclada</i>	UFBA 3647, Brazil, Bahia State, Salvador (Porto da Barra 13°13.90' S – 38°32'02.40'' W), < 5 m depth coll. E. Hajdu, 2008. UFBA 1075, Brazil, Bahia State, Salvador (Itapoan beach 12°55' S – 38°20' W), < 0.5 m depth, coll. J. C. H. Santana, 05 November 1991. UFBA 279, Brazil, Bahia State, Salvador (Pituba beach 13°01' S – 38°28' W), < 0.5 m depth, coll. S. Peixinho, 19 May 1981. UFBA 255, Brazil, Bahia State, Vera Cruz Island (Carapeba beach 13°05' S – 38°49' W), < 0.5 m depth, coll. S. Peixinho, January 1976,
<i>apion</i>	UFBA 1093, Brazil, Bahia State, Madre de Deus (Suape beach 12°44' S – 38°37' W), < 0.5 m depth, coll. S. Peixinho, 2 June 1992. UFBA 1547, Brazil, Bahia State, Madre de Deus (Das Fontes island 12°44'48'' S – 38°38'54'' W), < 0.5 m depth, coll. C. Rodrigues, 25 September 1995. UFBA 299, Brazil, Bahia State, Salvador (Pituba beach 13°01' S – 38°28' W), < 0.5 m depth, coll. S. Peixinho, 10 May 1981. UFBA 2387, Brazil, Bahia State (Camaçari 12°47'05'' S – 38°06'38.4'' W), > 10 m depth, coll. W. Andrade, February 2004.
<i>kuekenthali</i>	UFBA 2064, Brazil, Bahia State, Camaçari (12°50'40'' S – 38°11'70'' W), >15 m depth, coll. W. Andrade, July 2000. UFBA 2082, Brazil, Bahia State, Camaçari (12°44'22.6'' S – 38°05'12.4'' W), >15 m depth, coll. W. Andrade, July 2006. UFBA 3282, Brazil, Bahia State, Camaçari (12°47'05'' S – 38°06'38.4'' W), >15 m depth, coll. W. Andrade, January 2009. UFBA 2369, Brazil, Bahia State, Salvador (Quebra Mar Norte 12°57'41'' S – 38°30'54'' W), <15 m depth, coll. E. Hajdu, 2006.
<i>levantinensis</i>	UFBA 3261 – Israel, Por Achziv, 33°03'N – 35° 05' E, Israel, coll. Yaniv Aluma, 5 m depth, July 2008.
<i>Cinachyra</i>	

<i>barbata</i>	*
<i>helena</i>	<p>Holotype: MNRJ 3635C, Brazil, Espírito Santo state (Project REVIZEE Central SCORE II, station 20C-deep, 19°17' S – 37°57' W), 500 m depth, 22 September 1997, coll. RV Astro Garoupa, dredging.</p> <p>Paratype: MNRJ 3658B, same locality, date and collector.</p>

* No biological materials analysed.

661

662

663 **Appendix 2.** List of characters and their states used to infer the phylogenetic
 664 relationships of *Acanthotetilla* spp. It has been avoided to the best of our knowledge to
 665 derive spicule micrometry data from young spicules when dealing with length and
 666 width measures. On the other hand, the occurrence of centrotylote forms was best
 667 observed on young (meg)acanthoxeas (acanthose diactines). Taxa coded 'absent' for
 668 any structure were subsequently coded '-' (not applicable) for any additional character
 669 relating to the same structure.

670

671 **Character 1.** Endolithic habit. **0** = absent; **1** = present.

672 This mode of life is quite evident in *A. rocasensis* and *A. walteri*. Van Soest (1977) did
 673 not mention it for either *A. gorgonosclera* or *A. seychellensis*, but it is coded here as
 674 present in both species after reexamination of the holotype of the former, and photos of
 675 the holotype of the latter.

676 **Character 2.** External morphology. **0** = Regular (subspherical to spherical); **1** =
 677 Irregular (subspherical); **2** = Irregular (cushion-shaped to thinly encrusting).

678 The irregular *Acanthotetilla* spp. appear to be well set apart from the regular *Cinachyra*
 679 spp and *Cinachyrella* spp. Within the target group, *A. celebensis*, *A. enigmatica* and *A.*
 680 *hemisphaerica* were coded '1' for their irregularly subspherical morphology, while the
 681 remaining four species of *Acanthotetilla* have a thinly encrusting irregular form and
 682 were coded '2'.

683 **Character 3.** Surface. **0** = hirsute (pierced ≥ 2 mm); **1** = rough (pierced ≤ 1 mm)

684 *Acanthotetilla* spp, *Cinachyrella kuekenthali* and *C. levantinensis* were coded '1'. The
 685 remaining taxa were considered to bear a hirsute surface, or a surface which is often
 686 hirsute, and were coded '0'.

687 **Character 4.** Categories of smooth diactines. **0** = two or more; **1** = one.

688 *Acanthotetilla seychellensis* is the only species in the genus to possess two categories of
 689 smooth diactines, thus sharing state '0' with *Cinachyra* spp and *Cinachyrella* spp. The
 690 remaining *Acanthotetilla* spp. possess only a single category and were coded '1'.

691 **Character 5.** Length of the largest category of smooth diactines. **0** = range of means
 692 1920–5550 μm and maximum length 8000 μm ; **1** = range of means 939–1516 μm and
 693 maximum length 1680 μm .

694 *A. gorgonosclera*, *A. rocasensis*, *A. seychellensis* and *A. walteri* were the only taxa
 695 coded '1'. When mean values were not offered in the literature, neither had we the
 696 opportunity to obtain those from direct observation, they were assumed to be similar to
 697 those observed on additional specimens of the same species with comparable minimum
 698 and maximum spicule dimensions. This has been the case with some of the descriptions
 699 analysed for *Cinachyrella alloclada*, *C. apion*, *C. kuekenthali* and *Cinachyra barbata*.
 700 This same strategy has been used on further characters.

701 **Character 6.** Width of the largest category of smooth diactines. **0** = range of means 25–
 702 66 μm and maximum width 110 μm ; **1** = range of means 5.5–13.5 μm and maximum
 703 width 21 μm

704 The largest diactines are not necessarily the stouter. *Acanthotetilla gorgonosclera*, *A.*
 705 *rocasensis* and *A. walteri* were coded '1' for their slender megascleres, while all other
 706 species were coded '0'.

707 **Character 7.** Acanthose diactines. **0** = absent; **1** = present.

708 *Acanthotetilla* spp. possess acanthose diactines, so do *C. kuekenthali* and *C.*
 709 *levantinensis*. All these were coded '1'. The remaining species considered had only
 710 smooth diactines and were coded '0'.

711 **Character 8.** Distribution of acanthose diactines in the skeleton. **0** = totally confused
 712 (coanosome and ectosome); **1** = partially confused (only coanosome).

713 Character state '1' appears to be restricted to *Acanthotetilla* spp., as they all possess a
 714 (sub)ectosomal palisade of (meg)acanthoxeas, besides these same spicules occurring in
 715 a disorganized fashion in the choanosome. On the other hand, the two species of
 716 *Cinachyrella* bearing acanthose diactines do not form palisades of these spicules, which
 717 may be found spread all over the sponge.

718 **Character 9.** Centrotylote diactines. **0** = absent; **1** = present.

719 With the exception of *A. celebensis*, all *Acanthotetilla* spp. develop centrotylote forms
 720 out of developmental stages of their (meg)acanthoxeas, and were coded '1'. *Cinachyrella*
 721 spp. and *Cinachyrella* spp., as well as *A. celebensis* were coded '0'.

722 **Character 10.** Flexure of acanthose diactines. **0** = markedly curved and/or contorted
 723 ("U" / "S"); **1** = curved; **2** = slightly curved (nearly straight).

724 Character state '1' is observed in *A. celebensis*, *A. enigmatica*, *A. hemisphaerica*, *A.*
 725 *seychellensis* and *A. walteri*; while *A. gorgonosclera* and *A. rocasensis* possess state '2'.
 726 *Cinachyrella kuekenthali* possesses the tree states and *C. levantinensis* states '1' e '2'.

727 **Character 11.** Length of the acanthose diactines. **0** = range of means 90–135 μm and
 728 maximum 200 μm ; **1** = range of means 215–225 μm and maximum 245 μm ; **2** = range
 729 of means 280–300 μm and maximum 380 μm ; **3** = range of means 370–405 μm and
 730 maximum 450 μm .

731 The smallest acanthose diactines are those of *Cinachyrella* spp, which reach only up to
 732 200 μm in *C. kuekenthali* (*sensu* Rützler & Smith 1992), species coded '0' for this
 733 character. On the other hand, *Acanthotetilla* spp possess the largest acanthose diactines
 734 – *A. enigmatica* and *A. rocasensis* were coded '1'; *A. gorgonosclera*, *A. seychellensis*
 735 and *A. walteri* coded '2'; and *A. celebensis* and *A. hemisphaerica* coded '3'.

736 **Character 12.** Width of the acanthose diactines. **0** = range of means 1–3 μm and
 737 maximum 4 μm ; **1** = range of means 8–9 μm and maximum 12 μm ; **2** = range of means
 738 19–46 μm and maximum 60 μm .

739 The acanthose diactines of *Cinachyrella* spp are the thinnest, reaching 4 μm only (value
 740 obtained in this study for *C. kuekenthali*). *Acanthotetilla rocasensis* and *A. seychellensis*
 741 were coded '1'; *A. celebensis*, *A. enigmatica*, *A. gorgonosclera*, *A. hemisphaerica* and
 742 *A. walteri* coded '2'.

743 **Character 13.** Timing of (micro)spine formation in acanthose diactine development. **0**
 744 = shaft and spines develop at the same time; **1** = shaft develops first, almost completely,
 745 and finally spines develop.

746 *Cinachyrella kuekenthali*, *C. levantinensis*, *A. celebensis* and *A. hemisphaerica* were
 747 coded '1', as smooth stages assumed to be developmental forms of the acanthose
 748 diactines were spotted frequently. In the case of the last species listed, this coding
 749 decision has been reached after analysis of the illustrations included in Van Soest
 750 (1977). The remaining species of *Acanthotetilla* were coded '0'.

751 **Character 14.** Terminations of the acanthose diactines. **0** = tapering gradually; **1** =
 752 short and conical or blunt.

753 *Cinachyrella* spp. with acanthose diactines were coded state '0', as well as several
 754 species of *Acanthotetilla*, excluding *A. enigmatica*, *A. gorgonosclera* (both with short
 755 and conical points) and *A. hemisphaerica* (with blunt points), which were coded '1'.

756 **Character 15.** Height of the spines on acanthose diactines. **0** = short (< 0.5 μm); **1** =
 757 medium (> 2, \leq 3 μm); **2** = large (\geq 6 μm).

758 Acanthose diactines in *Cinachyrella* spp. need SEM analysis to be clearly visible, while
 759 those present in *Acanthotetilla* spp. can be easily seen under light microscopy alone.
 760 Consequently, the former were coded '0', while the latter were split into '1' (*A.*
 761 *rocasensis* and *A. seychellensis*) and '2' (the remaining *Acanthotetilla* spp.).

762 **Character 16.** Mean number of whorls of spines on each acanthose diactine. **0** = (\geq 50).

763 2 – enigmatica, gorgonosclera, rocasensis, walteri
 764 State '0' was applied to *Cinachyrella kuekenthali* and *C. levantinensis* only; state '1' to
 765 *Acanthotetilla celebensis*, *A. hemisphaerica* and *A. seychellensis*; and '2' to the
 766 remaining *Acanthotetilla* spp. The expectation that larger acanthose diactines would
 767 produce a larger number of whorls of spines is not always met.

768 **Character 17.** Space between the spines in acanthose diactines. **0** = without; **1** = small
 769 (generally \leq diameter of the spines); **2** = large (generally $\geq 2 \times$ diameter of the spines).
 770 *Acanthotetilla celebensis*, *A. gorgonosclera*, *A. enigmatica*, *A. hemisphaerica* and *A.*
 771 *walteri* were coded '1' as they all possess relatively stout spines located quite close to
 772 each other. *Acanthotetilla rocasensis* and *A. seychellensis* possess thinner spines,
 773 relatively far apart from each other, and were thus coded '2'. *Cinachyrella kuekenthali*
 774 and *C. levantinensis* were coded '0'.

775 **Character 18.** Orientation of longitudinal axis of spines on acanthose diactines. **0** =
 776 patternless; **1** = predominantly oblique; **2** = predominantly orthogonal.
 777 Spine apices are generally oriented to the center of the acanthose diactine (Fig. 1; Fig.
 778 4a and Plate IIa in Van Soest 1977), being thus oblique to the main axis of the spicule.
 779 Completely or predominantly orthogonal spines are found in *A. enigmatica*, *A.*
 780 *rocasensis* and *A. seychellensis*, which were coded '2'. The remaining *Acanthotetilla*
 781 spp. were coded '1', and *Cinachyrella* spp. with acanthose diactines '0' and '1'.

782 **Character 19.** Length of protriaene rhabdomes. **0** = range of means 1920–4200 and
 783 maximum 13000 μm ; **1** = range of means 720–1380 μm and maximum 2000 μm .
 784 *Cinachyrella* spp and *Cinachyrella* spp all possess quite large protriaenes and were coded
 785 '0', in the same way as *A. enigmatica* (means 2500 μm) and *A. hemisphaerica* (means
 786 1920 μm). The remaining species of *Acanthotetilla* were coded '1'.

787 **Character 20.** Width of protriaene rhabdomes. **0** = range of means 7.4–23 μm and
 788 maximum 34 μm ; **1** = range of means 2.4–5.5 μm and maximum 10 μm .
 789 Width appears to be correlated with length in the studied rhabdomes. Species with
 790 stouter rhabdomes, and thus coded '0', were those of *Cinachyrella* and *Cinachyrella*, as
 791 well as *A. enigmatica* (means 9 μm) and *A. hemisphaerica* (means 10 μm). The
 792 remaining species of *Acanthotetilla* were coded '1'.

793 **Character 21.** Length of protriaene cladi. **0** = range of means 80–215 and maximum
 794 275 μm ; **1** = range of means 23–68 μm and maximum 130 μm .
 795 State '1' was applied to all the *Acanthotetilla*, as well as *Cinachyrella kuekenthali* and
 796 *C. levantinensis*, as a consequence of their shorter protriaenes, and proportionately
 797 shorter cladi. Species with larger cladi are *Cinachyrella* spp, *Cinachyrella alloclada* and
 798 *C. apion*, coded '0'.

799 **Character 22.** Width of protriaene cladi. **0** = range of means 2.5–9 μm and maximum
 800 11 μm ; **1** = range of means 11–16 μm and maximum 21 μm .
 801 Only *Cinachyrella* spp were coded '1'.

802 **Character 23.** Anatriaenes. **0** = present; **1** = absent.
 803 Only *Acanthotetilla rocasensis*, *A. seychellensis* and *A. walteri* do not have anatriaenes
 804 and were coded '1'. All the remaining species analysed possess anatriaenes (coded '0').

805 **Character 24.** Length of anatriaene rhabdomes. **0** = range of means 1510–8290 μm and
 806 maximum 40,000 μm ; **1** = range of means 1280–1450 μm and maximum 3000 μm .
 807 *Cinachyrella* spp and *Cinachyrella* spp possess state '0'. All the *Acanthotetilla* spp.
 808 possess state '1'.

809 **Character 25.** Width of anatriaene rhabdomes. **0** = range of means 24–32 μm and
 810 maximum 36 μm ; **1** = range of means 3.5–13 μm and maximum 15 μm .
 811 State '0' is observed in *Cinachyrella* spp, and state '1' in all other species considered.
 812 Albeit no published data for the width of rhabdomes in *A. enigmatica* being available,

813 we assumed its dimensions to be comparable to those of other congeners from the
814 spicule's proportions made out of Fig. 2 in Lévi (1964). The ratio width of cladome /
815 width of rhabdome appears visually similar to what is seen in other *Acanthotetilla* spp.

816 **Character 26.** Width of anatriaene cladi. **0** = range of means 18–28 μm and maximum
817 37 μm ; **1** = range of means 3.5–10 μm and maximum 15 μm .

818 State '0' was applied solely to *Cinachyra* spp. As explained for Character 25, data for
819 *A. enigmatica* was inferred from Lévi's (1964) Fig. 2.

820 **Character 27.** Cortex. **0** = absent; **1** = present, stout (width 1000–1500 μm), with
821 exclusive spicules; **2** = thin, discontinuous layer, < 200 μm thick, presumably lost
822 sometimes; **3** = present, stout (width around 1500 μm), without exclusive spicules

823 Encrusting *Acanthotetilla* have thinner and less dense cortices. This is the case of *A.*

824 *rocasensis*, *A. seychellensis* and *A. walteri*, all coded state '2'. All other species

825 considered have thick cortices, which may or may not be reinforced by an exclusive

826 category of spicules. *Cinachyra* spp. has these specialized spicules and were coded '1'.

827 The other *Acanthotetilla* spp. do not have such specialization, and were coded '3'. Data

828 for *A. enigmatica* and *A. hemisphaerica* were assumed to be similar to those observed

829 on *A. gorgonosclera*, given their similar overall morphology (Van Soest 1977); and for

830 *A. seychellensis*, as similar to South Atlantic species (pers. obs.). *Cinachyrella* spp. does

831 not possess a cortex, and were correspondingly coded '0'.

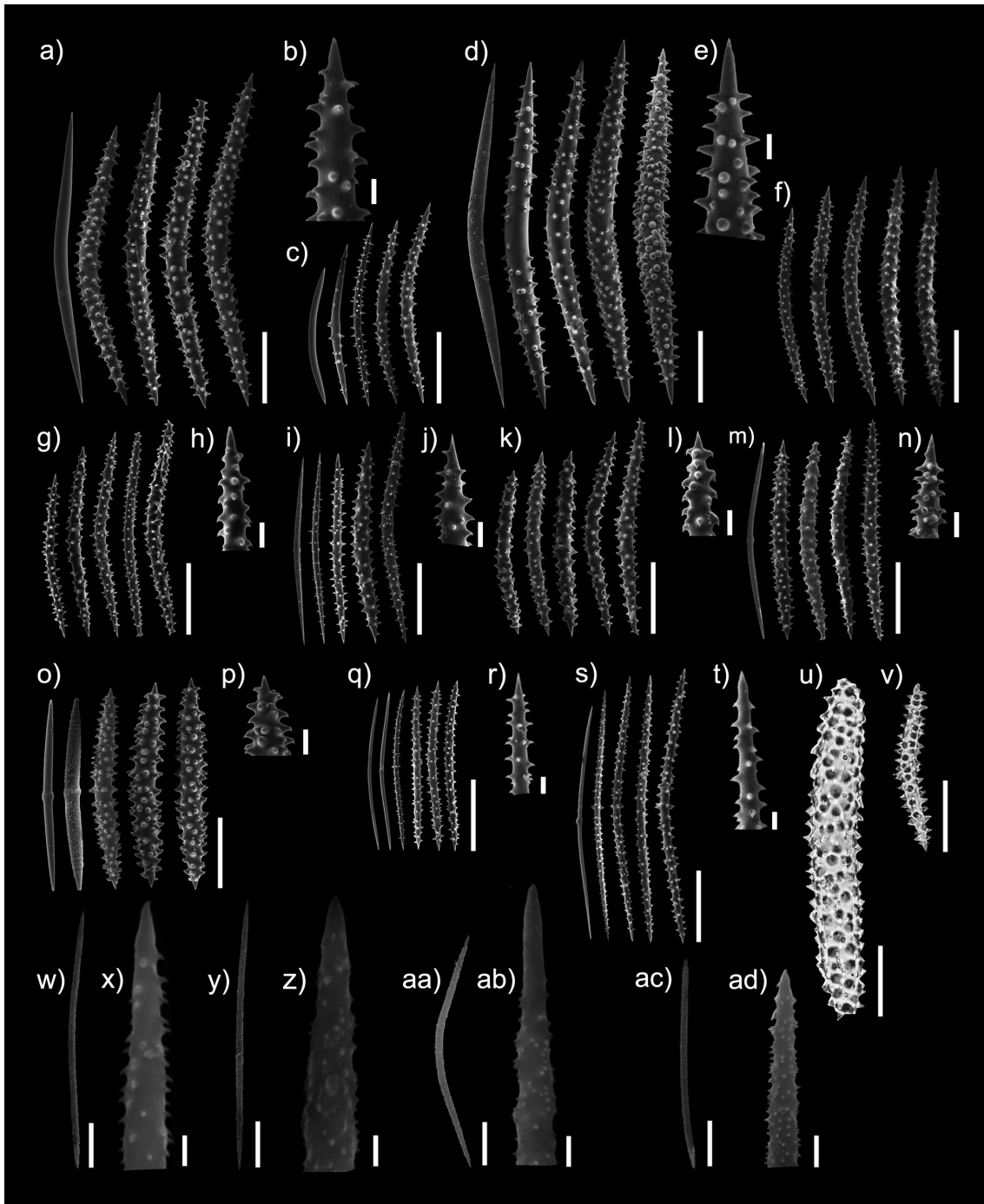


Figure 1 –

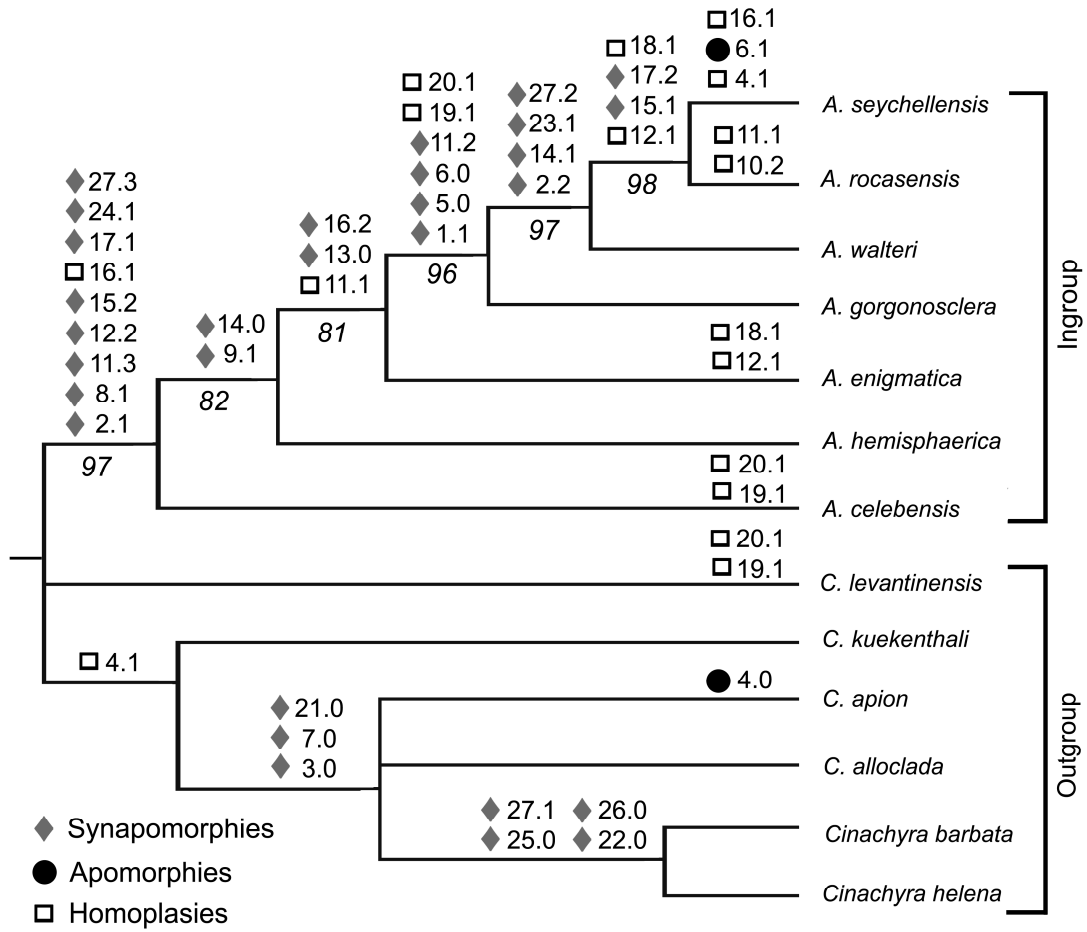


Figure 2 –

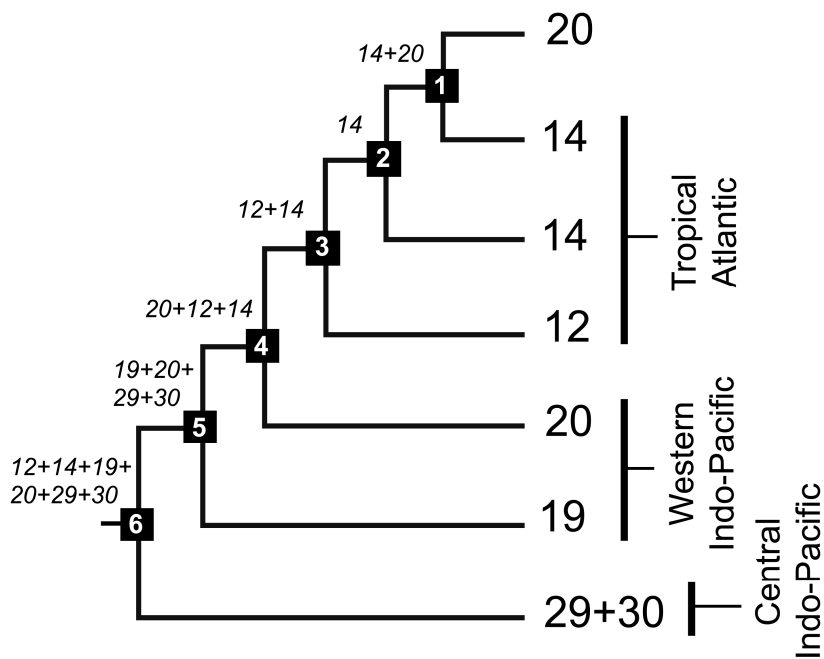


Figure 3 –

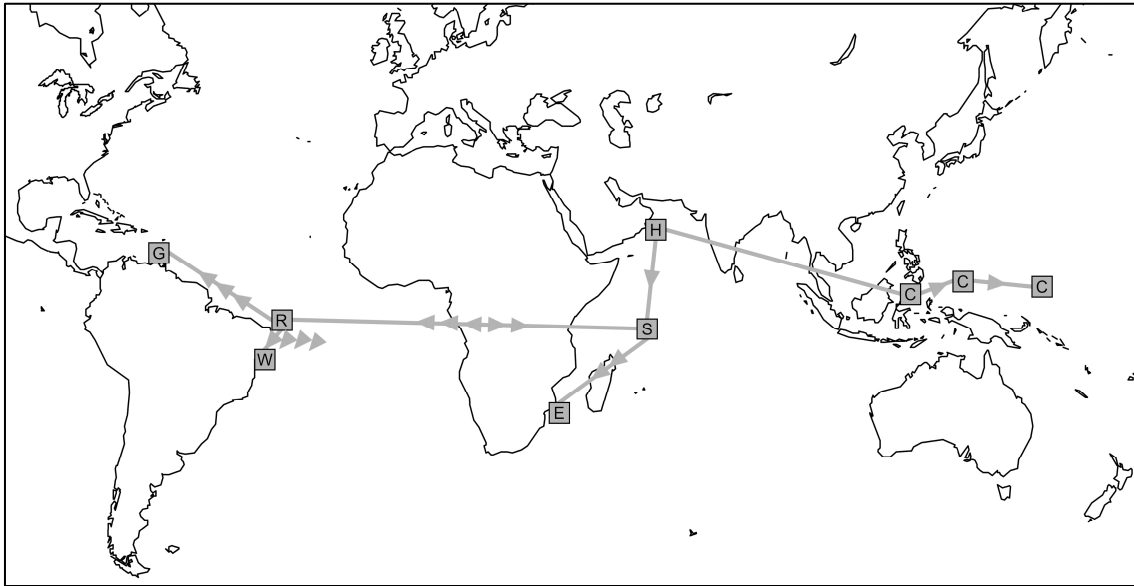


Figure 4 –

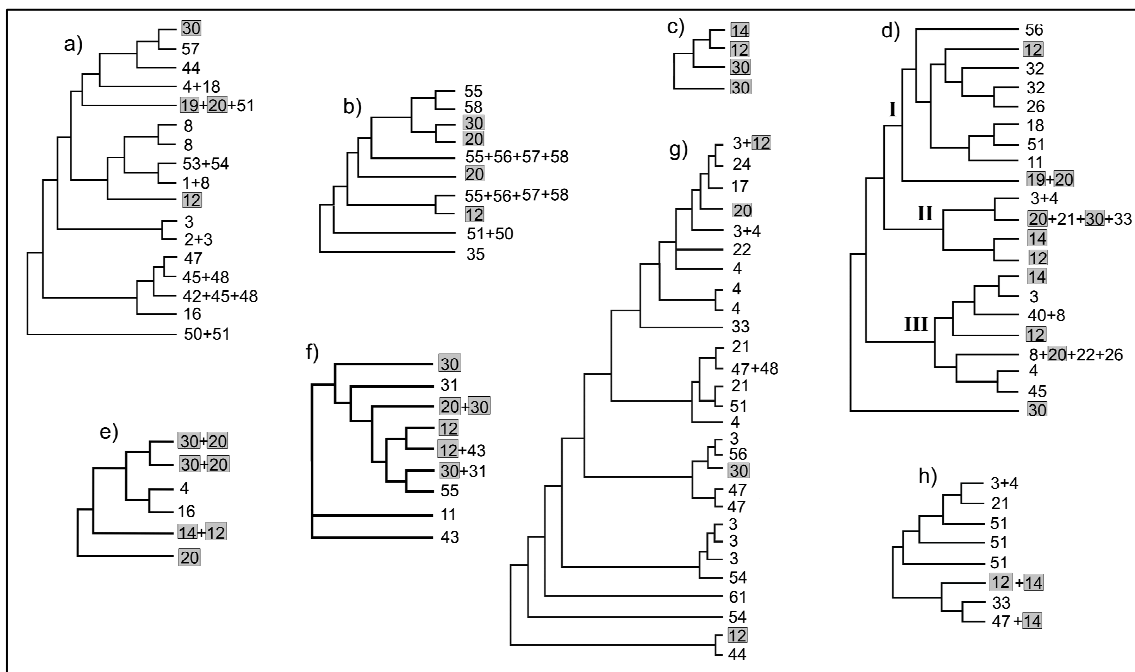


Figure 5 –

Referências Bibliográficas

AMORIM, D. S. **Fundamentos de Sistemática Filogenética**. Holos Editora: Ribeirão Preto, 2002. 156 p.

ARIS-BROSOU, S. & YANG, Z. Effects of models of rate evolution on estimation of divergence dates with special reference to the metazoan 18S ribosomal RNA phylogeny. **Systems Biology**, v. 51, p.703–714, 2002.

AX, P. **The Phylogenetic System**. John Wiley & Sons: Chichester, 1987. 340 p.

BORCHIPELLINI, C.; CHOMOBARD, C.; LAFAY, B. & BOURY-ESNAOUT, N. Molecular systematics of sponges (Porifera). **Hydrobiologia**, v. 420, p. 5–27, 2000.

BORCHIPELLINI, C.; CHOMBARD, C.; MANUEL, M.; ALIVON, E.; VACELET, J. & BOURY-ESNAULT, N. Molecular phylogeny of Demospongiae: implications for classification and scenarios of character evolution. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 32, p. 823–837, 2004.

BOURY-ESNAULT, N., & LOPES, T. Les Démosponges littorales de l'Archipel des Açores. **Ann. Institut Océanog**, v. 61, p. 149–225, 1985.

BRIGGS, J. C. **Marine Zoogeography**. McGraw Hill: New York, 1974. 475 p.

BROOKS, D. R. & MCLENNAN, D. A. **Phylogeny, Ecology and Behavior. A research Program in Comparative Biology**. The University of Chicago Press: Chicago, 1991. 434 p.

_____. A comparison of a discovery-based and an event-based method of historical biogeography. *Journal of Biogeography*, 28, 757 – 767. 2001

- BUERKI, S., FOREST, F., ALVAREZ, N., NYLANDER, J. A. A., ARRIGO, N. SANMARTIN, I. An evaluation of new parsimony-based versus parametric inference methods in biogeography: a case study using the globally distributed plant family Sapindaceae. **Journal of Biogeography**, v. 38, p. 531–550, 2011.
- CHARTTERJJE, H. J. Phylogeny and Biogeography of Gibbons: A Dispersal-Vicariance Analysis. *International Journal of Primatology*, Vol. 27, No. 3, June 2006
- CHOMBARD, C.; BOURY-ESNAULT, N. & TILLIER, S. Reassessment of homology of morphological characters in tetractinellid sponges based on molecular data. **Systems Biology**, v. 47, p. 351–366, 1998.
- CHOMBARD, C., BOURY-ESNAULT, N., TILLIER, A. & VACELET, J. Polyphyly of "sclerosponges" (Porifera, Demospongiae) supported by 28S ribosomal sequences. **Biological Bulletin**, v. 193, p. 359–367, 1997.
- CRAW, R. C. Panbiogeography and vicariance cladistics: Are they truly different? **Systematic Zoology**, v. 32, p. 431–438, 1983.
- CRAW, R. C., & WESTON, P. Panbiogeography: A progressive research program? **Systematic Zoology**, v. 33, p. 1–13, 1984.
- CRISCI, J. B. The Voice of Historical Biogeography. **Journal of Biogeography**, v. 28, p. 157–168, 2001.
- CRISCI, J. V.; KATINAS, L. & POSADAS, P. **Historical Biogeography: An Introduction**. Harvard University Press: Cambridge, 2003. 250 p.
- CROIZAT, L. Vicariance/vicariism, panbiogeography, "vicariance biogeography," etc.: A clarification. **Systematic Zoology**, v. 31, p. 291–304, 1982.

- CULTER, D. J. Estimating divergence times in the presence of an overdispersed molecular clock. **Molecular Biological and Evolution**, v. 17, p. 1647–1660, 2000.
- DARWIN, C. **On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favored races in the struggle for life**. Jhon Murray: London, 1859. 506 p.
- DESQUEYROX-FAÚNDEZ, R. Biogeography of Chilean marine sponges (Demospongiae). **In: Sponges in Time and Space**. VAN SOEST, R. W. M.; VAN KEMPEN, T. M. G. & BRAEKMAN, J. C. (Eds.). A. A. Balkema: Rotterdam, 1994. p. 183–189.
- DE VOOGD, N. J. & VAN SOEST, R. W. M. *Acanthotetilla celebensis* sp.nov., a new species from North Sulawesi, Indonesia (Porifera: Demospongiae: Spirophorida: Tetillidae). **Zootaxa**, v. 1397, p. 25–28, 2007.
- DE WEERDT, W. H. Phylogeny and vicariance biogeography of North Atlantic Chalinidae (Haplosclerida, Demospongiae). **Beaufortia**, v. 39, p. 55–88, 1989.
- DONOGHUE, M. J.; BELL, C. D. & LI, J. Phylogenetic patterns in Northern Hemisphere plant geography. **International Journal of Plant Sciences**, v. 162, p. 41–52, 2001.
- DONOGHUE, M. J. & MOORE, B. R. Toward an Integrative Historical Biogeography. **Integrative and Comparative Biology**, v. 43, p. 261–270, 2003.
- EBACH, M. C. & HUMPHRIES, C. J. Cladistic biogeography and the art of discovery. **Journal of Biogeography**. v. 29, p. 427–444, 2002.
- EBACH, M. C. & MORRONE, J. J. Forum on Historical Biogeography: What is Cladistic Biogeography? **Journal of Biogeography**, v. 32, p. 2179–2183, 2005.
- ERPENBECK, D. & WÖRHEIDE, G. On the molecular phylogeny of sponges (Porifera). **Zootaxa**. v. 1668, p. 107–126, 2007.

- ERWIN, P.M. & THACKER, R. W. Phylogenetic analyses of marine sponges within the order Verongida: a comparison of morphological and molecular data. **Invertebrate Biology**. v. 126, p. 220–234, 2007.
- ESTEVES, E. L.; LÔBO-HAJDU, G. & HAJDU, E. Three new species of *Crambe* (Crambeidae: Poecilosclerida: Demospongiae) from the south-eastern Pacific, with a review of morphological characters for the genus. **Journal Mararine Biological Association of the United Kingdom**, v. 87, p. 1367–1378, 2007.
- FARRIS, J. S. The logical basis of phylogenetic analysis. In: Platnick, N. I. & Funk, V. A. (Eds). **Advances in cladistics**. New York: Columbia University Press, 1983. p. 1–36.
- FOREY, P. L. Fossils and cladistic analysis. In: FOREY, P. L.; HUMPHRIES C. J.; KITCHING I. J.; SCOTLAND, R. W., SIEBERT, D. J.; WILLIAMS, D. M. (Eds). **Cladistics: a practical course in systematics**. Oxford: Oxford University Press, 1992. p. 124–136.
- FUNK, V. A. & BROOKS, D. R. **Phylogenetic Systematics as the basis of Comparative Biology**. Smithsonian Institution Press: Washington, D.C., 1990. 45p.
- GÓMEZ, J. M. D. & LOBO, F. Historical Biogeography of a clade of *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae) Based on Ancestral areas and Dispersal-Vicariance analysis (DIVA). **Papéis avulsos de Zoologia (Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo)**. v. 46(24):261–274, 2006.
- HAJDU, E. **Macroevolutionary Patterns Within the Demosponge Order Poecilosclerida. An Integrated Approach to Biogeography of the Marine Realm, with New Data Derived from the Cosmopolitan Demosponge Genus *Mycale***. PhD Thesis, University of Amsterdam. Centrale Drukkerij: Universiteit van Amsterdam, Amsterdam. 1995.
- HAJDU, E. & DESQUEYROX-FAÚNDEZ, R. A synopsis of South American *Mycale* (*Mycale*) (Poecilosclerida, Demospongiae), with description of three new species and a cladistic analysis of Mycalidae. **Revue Suisse de Zoologie**, v. 101, p. 563–600, 1994.

- HAJDU, E. & DESQUEYROX-FAÚNDEZ, R. A reassessment of the phylogeny and biogeography of *Rhabderemia* Topsent, 1890 (Rhabderemiidae, Poecilosclerida, Demospongiae). **Revue Suisse de Zoologie**, v. 115, p. 377–395, 2008.
- HAJDU, E. & VAN SOEST, R. W. M. Choosing among Poriferan morphological characters within the cladistic paradigm. **Bulletin de L'institut Royal des Science Naturelles de Belgique**, v. 66, p. 81–88, 1996.
- HAROLD, A. S. & MOOI, R. D. Areas of Endemism: Definition and Recognition Criteria. **Systematic Biology**, v. 43, p. 261–266. 1994.
- HARVEY, P. H & PAGEL, M. D. **The Comparative Method in evolutionary Biology**. Oxford University Press, Series in Ecology and Evolution.: Oxford, 1991. 239 p.
- HEIM, I.; NICKEL, M. & BRÜMMER, F. Phylogeny of the genus *Tethya* (Tethyidae: Hadromerida: Porifera): molecular and morfological aspects. **Journal Mararine Biological Association of the United Kingdom**, v. 87, p. 1615–1627, 2007.
- HENNIG, W. Phylogenetic systematics. University of Illinois Press: Urbana. 1966. 263 p.
- HIEMSTRA, F., & VAN SOEST, R. W. M. *Didiscus verdensis* spec. nov. (Porifera: Halichondrida) from the Cape Verde Islands, with a revision and phylogenetic classification of the genus *Didiscus*. **Zool. Mededelin Leiden**, v. 65, p. 39–52, 1991.
- HOOPER, J. N. A., & LÉVI, C. Biogeography of Indo-west Pacific sponges: Microcionidae, Raspailiidae, Axinellidae. In: **ponges in Time and Space: Biology, Chemistry, Paleotology** (VAN SOEST, R. W. M.; VAN KEMPEN, T. M. G. & BRAEKMAN, J. C. (Eds.). Balkema: Rotterdam, 1994. p. 191–212.
- HOOPER, J. N. A. & VAN SOEST, R. W. M. **Systema Porifera. Guide to the Classification of Sponges**. Kluwer Academic/Plenum Publishres, Vol 1: New York, 2002. 1101p.

HUELSENBECK, J. P.; LARGET, B. & SWOFFORD, D. A compound Poisson process for relaxing the molecular clock. **Genetics**, v. 154, p. 1879–1892, 2000b.

HUELSENBECK, J. P.; RANNALA, B. & LARGET, B. A Bayesian framework for the analysis of co-speciation. **Evolution**, v. 54, p. 352–364, 2000a.

HUELSENBECK, J. P.; RANNALA, B. & YANG, Z. Statistical tests of host-parasite cospeciation. **Evolution**, v. 51, p. 410–419, 1997.

HUMPHRIES, J. P. Cladistic biogeography. In: FOREY, P. L.; HUMPHRIES C. J.; KITCHING I. J.; SCOTLAND, R. W., SIEBERT, D. J.; WILLIAMS, D. M. (Eds). **Cladistics: a practical course in systematics**. Oxford: Oxford University Press, 1992. p. 137–159.

HUMPHRIES, C. J. & PARENTI, L. R. **Cladistics Biogeography**. Oxford Monographs in Biogeography, No. 2, Clarendon Press: Oxford, 1986.

_____. **Cladistic biogeography**, 2nd edition. **Interpreting patterns of plant and animal distributions**. Oxford University Press: Oxford, 1999. 187 p.

KATINAS, L.; CRISCI, J. V.; WAGNER, W. & HOCH, P. C. Geographical diversification of tribes Epilobieae, Gongylocarpeae, and Onagreae (Onagraceae) in North America, based on parsimony analysis of endemism and track compatibility analysis. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 91, p. 159–185, 2004.

KELLY-BORGES, M., BERGQUIST, P. R. & BERGQUIST, P. L. Phylogenetic relationships within the order Hadromerida (Porifera, Demospongiae, Tetractinomorpha) as indicated by ribosomal-RNA sequence comparisons. **Biochemical Systematics and Ecology**, v. 19, p. 117–125, 1991.

KELLY-BORGES, M. & POMPONI, S. A. Phylogeny and classification of lithistid sponges (Porifera: Demospongiae): a preliminary assessment using ribosomal DNA

- sequence comparisons. **Molecular Marine Biology and Biotechnology**, v. 3, p. 87–103, 1994.
- KISHINO, H.; THOME, J. L. & BRUNO, W. J. Performance of divergence time estimation methods under a probabilistic model of rate evolution. **Molecular Biological and Evolution**, v. 18, p. 352–361, 2001.
- KITCHING, I. J.; FOREY, P. L.; HUMPHRIES, J. & WILLIAMS, D. **Cladistics: The theory and practice of parsimony analysis**. Oxford University Press, 2nd ed: Oxford, 1998, 228 p.
- KODANDARAMAIAH, U. Use of dispersal–vicariance analysis in biogeography – a critique. **Journal of Biogeography**, v. 36, p. 1–9, 2010.
- LAFAY, B.; SMITH, A. B. & CHRISTEN, R. A combined morphological and molecular approach to the phylogeny of the Asteroids. **Systematic Biology**, v. 44, p. 190–208, 1995.
- MALDONADO, M. The taxonomic significance of the short-shafted mesotriaene reviewed by parsimony analysis: Validation of *Pachastrella ovisternata* Lendenf. (Demospongiae: Astrophoridae). **Bijdragen tot de Dierkunde**, v. 63, p. 129–148, 1993.
- MANUEL, M. Phylogeny and evolution of calcareous sponges. **Canadian Journal of Zoology**, v. 84, p. 225–241, 2006.
- MANUEL, M.; BORCHIPELLINI, C.; AVILON, E. & BOURY-ESNAUKT, N. Molecular phylogeny of calcareous sponges using 18S rRNA and 28S rRNA sequences. **Bolletino dei Musei e Degli Istituti Biologici de Genova**, v. 68, p. 449–461, 2004.
- MANUEL, M.; BORCHIPELLINI, C.; ALIVON, E.; LE PARCO, Y.; VACELET, J. & BOURY-ESNAULT, N. Phylogeny and evolution of calcareous sponges: Monophyly of Calcinea and Calcaronea, high level of morphological homoplasy, and the primitive nature of axial symmetry. **Systematic Biology**, v. 52, p. 311–333, 2003.

MCDOWALL, R. M. What biogeography is: a place for process. *Journal of Biogeography* **Journal of Biogeography**, **31**, p. 345–351, 2004.

MIRANDA-ESQUIVEL, D. R. **Análisis Filogenético de la Tribu Simuliini (sensu Crosskey, 1987) para las Regiones Zoogeográficas Neotropical, Etiópica y Australiana**. La Plata, Argentina: Ph. D. thesis dissertation. Universidad Nacional de La Plata: Argentina, 1999.

MORRONE, J. J. Homology, biogeography and areas of endemism. *Journal of Biogeography*, v. 7, p. 297–300, 2001.

_____. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia*, v. 48, p. 149–162, 2004.

_____. Cladistic biogeography: identity and place. *Journal of Biogeography*, v. 32, p. 1281–1286, 2005.

_____. **Evolutionary Biogeography**. Columbia University Press: New York, 2009. 305p.

MORRONE, J. J., & CARPENTER, J. M. In search of a method for cladistic biogeography: An empirical comparison of Component Analysis, Brooks Parsimony Analysis, and Three Area Statements. *Cladistic*, v. **10**, p. 99–153, 1994.

MORRONE, J. J. & CRISCI, J. V. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annual Review Ecology Evolution and Systematics*, v. **26**, p. 373–401, 1995.

MORRONE, J. J.; ESPINOSA-ORGANISTA, D & LLORENTE-BOUSQUETS, J. **Manual de Biogeografía Histórica**, 1st Ed. México: Universidad Nacional Autónoma de México, 1996. 155 p.

MURICY, G.; HAJDU, E.; MINERVINO, J. V.; MADEIRA, A. V. & PEIXINHO, S. Systematic revision of the genus *Petromica* Topsent (Demospongiae: Halichondrida), with a new species from the southwestern Atlantic. *Hydrobiologia*, v. 443, p. 103–128, 2001.

- NELSON, G. & PLATNICK, N. I. **Systematics e biogeography: cladistics and vicariance**. Columbia University Press: New York, 1981. 567 p.
- NICHOLS, S. A. An evaluation of support for order-level monophyly and interrelationships within the class Demospongiae using partial data from the large subunit rDNA and cytochrome oxidase subunit I. **Molecular Phylogenetics and Evolution**. v. 34, p. 81–96, 2005.
- NIHEI, S. S. Misconceptions about parsimony analysis of endemism. **Journal of Biogeography**, v. 33, p. 2099–2106, 2006.
- NIXON, K. C. & CARPENTER, J. M. On outgroups. **Cladistics**, v. 9, p. 413–426, 1993.
- PAGE, R. D. M. Temporal congruence and cladistic analysis of biogeography and cospeciation. **Systematic Zoology**, v. 39, p. 205–226, 1990.
- _____. Temporal congruence revisited: Comparison of mitochondrial DNA sequence divergence in cospeciating pocket gophers and their chewing lice. **Systematic Biology**, v. 45, p. 151–167, 1996.
- PARENTI, L. R. & EBACH, M. C. **Comparative biogeography: discovering and classifying biogeographical patterns of a dynamic Earth**. University of California Press: Berkeley. 2009. 295p.
- PEIXINHO, S.; FERNANDEZ, J.; OLIVEIRA, M. V.; CAIRES, S. & HAJDU, E. Description of two new species of *Acanthotetilla* Burton, 1959 from NE Brazil, Southwestern Atlantic (Tetillidae, Spirophorida, Demospongiae). In: CUSTÓDIO, M. R.; LOBO-HAJDU, G.; HAJDU, E. & MURICY, G. (Eds.). **Porifera research: biodiversity, innovation and sustainability**. Rio de Janeiro: Museu Nacional, Série Livros 28, 2007. p. 509–515.
- PINNA, M. C. C. DE. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. **Cladistics**, v. 7, p. 367–394, 1991.

PLATNICK, N. I. Widespread taxa and biogeographic congruence. In: FUNK, V. A. & BROOKS, D. R. (Eds). **Advances in Cladistics**. New York: The New York Botanical Garden, Bronx, 1981. p. 223–228.

_____. On areas of endemism. **Australian Systematic Botany**, v. 4, without numeration, 1991.

PLATNICK, N. I. & NELSON, G. A method of analysis for historical biogeography. **Systematic Zoology**, v. 27, p. 1–16, 1978.

POSADAS, P.; CRISCI, J. V & KATINAS, L. Historical biogeography: A review of its basic concepts and critical issues. **Journal of Arid Environments**, v. 66, p. 389–403, 2006.

POSADAS, P. & MORRONE, J. J. Biogeografía cladística de la subregión Subantártica: Un análisis basado en taxones de la familia Curculionidae (Insecta: Coleoptera). In: LLORENTE, J. B. & MORRONE, J. J. (Eds.). **Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones**. México: Universidad Nacional Autónoma de México, 2001. p. 267–271.

RAMBAUT, A. & BROMHAM, L. Estimating divergence dates from molecular sequences. **Molecular Biological Evolution**, v. 15, p. 442–448, 1998.

REITNER, J. G. & MEHL, D. B. Monophyly of the Porifera. *Ver. Naturwiss.* **Ver. Hamburg**, v. 36, p. 5–36, 1996.

RONQUIST, F. Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. **Systematic Biology**, v. 46, p.195–203, 1997.

RONQUIST, F. & NYLIN, S. Process and pattern in the evolution of species associations. **Systematic Zoology**, v. 39, p. 323–344, 1990.

ROSEN, B. R. From fossils to earth history: Applied historical biogeography. In: MYERS, A. A, & GILLER, P. S. (Eds.). **Analytical Biogeography**. London: Chapman and Hall , 1988. p. 437–478.

SANDERSON, M. J. A nonparametric approach to estimating divergence times in the absence of rate constancy. **Molecular Biological Evolution**, v. 14, p. 1218-1231, 1997.

_____. Estimating absolute rates of molecular evolution and divergence times: A penalized likelihood approach. **Molecular Biological Evolution**, v. 19, p. 101–109, 2002.

SANMARTÍN, I.; ENGHOF, H. & RONQUIST, F. Patterns of animal dispersal, vicariance and diversification in the Holarctic. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 73, p. 345-390, 2001.

SANMARTÍN, I. & RONQUIST, F. New solutions to old problems: widespread taxa, redundant distributions and missing areas in event-based biogeography. **Animal Biodiversity and Conservation**, v. 25.2, p.75–93, 2002.

SANTOS, C. M. D. Parsimony analysis of endemism: time for an epitaph? **Journal of Biogeography**, v. 32, p.1284–1286, 2005.

SCRHÖDER, H. C. S.; EFREMOVA, S. M.; ITSKOVICH, V. B.; BEILOKOV, S.; MASUDA, Y.; KRASKOL, A.; MÜLLER, I. M.; MÜLLER, W. E. G. Molecular phylogeny of the freshwater sponges in Lake Baikal. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, v. 41, p. 80–86, 2003.

SMITH, A. B. **Systematics and the fossil record: documenting evolutionary patterns**. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1994. 223 p.

SMITH, A. B.; LAFAY, B. & CHRISTEN, R. Comparative variation of morphological and molecular evolution through geologic time: 28S ribosomal RNA versus morphology in echinoids. **Philosophical Transactions of the Royal Society**, v. 338, p. 365–382, 1992.

SMITH, A. B.; PATERSON, G. L. & LAFAY, B. Ophiuroid phylogeny and higher taxonomy: morphological, molecular and paleontological perspectives. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 114, p. 213–243, 1995.

- SOARES, E. D. G. & CARVALHO, C. J. B. DE. Biogeography of *Palpibracus* (Diptera: Muscidae): an integrative study using panbiogeography, parsimony analysis of endemism and component analysis. In: LLORENTE, J. & MORRONE, J. J. (Eds.). **Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines**. México: Universidad Autónoma de México, 2005. p. 485–494.
- SPALDING, M. D.; FOX, H. E.; ALLEN, G. R.; DAVIDSON, N.; FERDANÁ, Z. A.; FINLAYSON, M.; HALPERN, B. S.; JORGE, M. A.; LOMBADA, A.; LOURIE, S. A.; MARTIN, K. D. MCMANUS, E.; MOLNAR, J.; RECCHIA, C. A. & ROBERTSON, J. Marine Ecoregions of the World: A Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas. **BioScience**, v. 57, p. 573–583, 2007.
- SPELLERBERG, I.F. & SAWYER, J. W. D. **An introduction to applied biogeography**. Cambridge University Press: Cambridge, 1999, 243p.
- THORNE, J. L. & H. KISHINO. Divergence time and evolutionary rate estimation with multilocus data. **Systematic Biology**, v. 51, p. 689–702, 2002.
- THORNE, J. L.; KIISHINO, H. & PAITER, I. S. Estimating the rate of evolution of the rate of molecular evolution. **Molecular Biological and Evolution**, v. 15, p. 1647–1657, 1998.
- VAN SOEST, R. W. M. A revision of the megacanthoxea-bearing tetillids (Porifera, Spirophorida). In: HUMMELINK, P. W. & VAN DER STEEN, L. J. (Eds.). **Studies on the Fauna of Curaçao and other Caribbean Islands, n°89**. v. 53, p. 1–14, 1977.
- _____. The Indonesian sponge fauna: A status report. **Netherlands Journal of Sea Research**, v. 23, 225–232, 1989.
- _____. Affinities of the marine Demosponge fauna of the Cape Verde Islands and tropical West Africa. **Courier Forschungs-Institut Senckenberg**. v. 159, p. 205–219, 1993.

_____. Demosponge distribution patterns. *In*: Van Soest, R. W. M.; Kempen, T. M. G. & Braekman, J. C. (Eds.). **In: Sponges in Time and Space**. VAN SOEST, R. W. M.; VAN KEMPEN, T. M. G. & BRAEKMAN, J. C. (Eds.). A. A. Balkema: Rotterdam, 1994. p. 213-223.

_____. Recoding widespread distributions for general area cladogram construction. **Vie et Milieu**. v. 46, p. 155–161, 1996.

VAN SOEST, R. W. M.; BORY-ESNAULT, N.; HOOPER, J. N. A.; RÜTZLER, K.; DE VOOGD, N. J.; ALVAREZ, B.; HAJDU, E.; PISERA, A. B.; VACELET, J.; MANCONI, R.; SCHOENBERG, C.; JANUSSEN, D.; TABACHNICK, K. R. & KLAUTAU, M. World Porifera database. Disponível online em <http://www.marinespecies.org/porifera>. Acessado em 26-07-2010.

VAN SOEST, R. W. M. & HAJDU, E. Marine Area Relationships from Twenty Sponge Phylogenies. A Comparison of Methods and Coding Strategies. **Cladistics**, v. 13, p. 1–20, 1997.

VAN SOEST, R. W. M., & HOOPER, J. N. A. Taxonomy, phylogeny and biogeography of the marine sponge genus *Rhabderemia* Topsent, 1890 (Demospongiae, Poecilosclerida). **Scientia Marina**. v. 57, p. 319–351, 1993.

VAN SOEST, R. W. M. & HOOPER, J. N. A. Order Spirophorida Bergquist & Hogg, 1969. *In*: HOOPER, J. N. A. & VAN SOEST, R. W. M. (Eds.). **Systema Porifera. Guide to the Classification of Sponges**. New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 2002. p. 83-84.

VAN SOEST, R. W. M.; HOOPER, J. N. A. & HIEMSTRA, F. Taxonomy, phylogeny and biogeography of the marine sponge genus *Acarnus* (Porifera: Poecilosclerida). **Beaufortia**, v. 42, p. 49–88, 1991.

- VAN SOEST, R. W. M. & RÜTZLER, K. Family Tetillidae Sollas, 1886. In: HOOPER, J. N. A. & VAN SOEST, R.W.M. (Eds.). **Systema Porifera. Guide to the Classification of Sponges**. New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 2002. p. 85-98.
- VAN VELLER, M. G. P. Methods for historical biogeographical analyses: anything goes? **Journal of Biogeography**, v. 31, p. 1552–1553, 2004.
- VAN VELLER, M. G. P. & BROOKS, D. R. When simplicity is not parsimonious: *a priori* and *a posteriori* methods in historical biogeography. **Journal of Biogeography**, v. 28, p. 1–11, 2001.
- VAN VELLER, M. G. P.; KORNET, D. J. & ZANDEE, M. Methods in vicariance biogeography: assessment of the implementations of assumptions 0, 1, and 2. **Cladistics**, v. 16, p. 319–345, 2000.
- VAN VELLER, M. G. P.; KORNET, D. J. & ZANDEE, M. *A posteriori* and *a priori* methodologies for testing hypotheses of causal processes in vicariance biogeography. **Cladistics**, v. 18, p. 207–217, 2002.
- WHELLER, Q. D. Character weighting and cladistic analysis. **Systematic Zoology**, v. 35, p. 102–109, 1986.
- WILEY, E. O. **Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics**. New York : John Wiley & Sons, 1981. 439 p.
- _____. Parsimony analysis and vicariance biogeography. **Systematic Zoology**, v. 37, p. 271–290, 1988.
- WÖRHEIDE, G.; SOLÉ-CAVA, A. M. & HOOPER, J. N. A. Biodiversity, molecular ecology and phylogeography of marine sponges: patterns, implications and outlooks. **Integrative and Comparative Biology**, v. 45, p. 377–385, 2005.
- XAVIER, J. & VAN SOEST, R. W. M. Demosponge fauna of Ormonde and Gettysburg Seamounts (Gorringe Bank, north-east Atlantic): diversity and zoogeographical

affinities. **Journal Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 87, p. 1643–1653, 2007.

XAVIER, J. R.; VAN SOEST, R. W. M.; BREEUWER, J. A. J.; MARTINS, A. M. F. & MENKEN, S. B. J. Phylogeography, genetic diversity and structure of the poecilosclerid sponge *Phorbas fictitius* at oceanic islands. **Contributions to Zoology**, v. 79, p. 119–129, 2010.

ZANDEE, M. & ROOS, M. C. Component-compatibility in historical biogeography. **Cladistics**, v. 3, p. 305–332, 1987.

ANEXOS

I – Normas para submissão de artigos a serem publicados no periódico científico ZOOTAXA

(disponível em: <http://www.mapress.com/zootaxa/support/author.html>),
acessado em : Abril de 2011, cujo conceito Qualis/CAPES em 2011 é B1,
área de Ciências Biológicas I.

II – Confirmação de envio de artigo para publicação no periódico científico ZOOTAXA

OBSERVAÇÃO: Na confirmação de submissão do artigo desta dissertação consta o título do mesmo, além do título de outro trabalho que foi submetido ao mesmo tempo para o periódico científico ZOOTAXA, porém, esse segundo título não faz parte desta dissertação.



Preparation of manuscripts

1) *General*. All papers must be in English. Authors whose native language is not English are encouraged to have their manuscripts read by a native English-speaking colleague before submission. Nomenclature must be in agreement with the *International Code of Zoological Nomenclature* (4th edition 1999), which came into force on 1 January 2000. Author(s) of species name must be provided when the scientific name of any animal species is first mentioned (the year of publication needs not be given; if you give it, then provide a full reference of this in the reference list). Authors of plant species names need not be given. Metric systems should be used. If possible, use the common font New Times Roman and use as little formatting as possible (use only **bold** and *italics* where necessary and indentions of paragraphs except the first). Special symbols (e.g. male or female sign) should be avoided because they are likely to be altered when files are read on different machines (Mac versus PC with different language systems). You can code them as m# and f#, which can be replaced during page setting. The style of each author is generally respected but they must follow the following general guidelines.

2) The **title** should be concise and informative. The higher taxa containing the taxa dealt with in the paper should be indicated in parentheses: e.g. *A taxonomic revision of the genus *Aus* (Order: family)*.

3) The **name(s) of all authors** of the paper must be given and should be typed in the upper case (e.g. *ADAM SMITH, BRIAN SMITH & CAROL SMITH*). The address of each author should be given in *italics* each starting a separate line. E-mail address(es) should be provided if available.

4) The **abstract** should be concise and informative. Any new names or new combinations proposed in the paper should be mentioned. Abstracts in other languages may also be included in addition to English abstract. The abstract should be followed by a list of **key words** that are not present in the title. Abstract and key words are not needed in short correspondence.

5) The arrangement of the **main text** varies with different types of papers (a taxonomic revision, an analysis of characters and phylogeny, a catalogue etc.), but should usually start with an **introduction** and end with a list of **references**. References should be cited in the text as *Smith (1999)*, *Smith and Smith (2000)* or *Smith et al. 2001* (3 or more authors), or alternatively in a parenthesis (*Smith 2000; Smith & Smith 2000; Smith et al. 2001*). All literature cited in the text must be listed in the references in the following format (see a [sample page here](#) in PDF).

A) **Journal paper:**

Smith, A. (1999) Title of the paper. *Title of the journal in full*, volume number, page range.

B) **Book chapter:**

Smith, A. & Smith, B. (2000) Title of the Chapter. *In: Smith, A, Smith, B. & Smith, C. (Eds), Title of Book*. Publisher name and location, pp. x–y.

C) **Book:**

Smith, A., Smith, B. & Smith, C. (2001) *Title of Book*. Publisher name and location, xyz pp.

C) **Internet resources**

Author (2002) *Title of website, database or other resources*, Publisher name and location (if indicated), number of pages (if known). Available from: <http://xxx.xxx.xxx/> (Date of access).

Dissertations resulting from graduate studies and non-serial proceedings of conferences/symposia are to be treated as books and cited as such. Papers not cited must not be listed in the references.

Please note that (1) **journal titles must be written in full (not abbreviated)**; (2) journal titles and volume numbers are followed by a ","; (3) page ranges are connected by "n dash", not hyphen "-", which

is used to connect two words. For websites, it is important to include the last date when you see that site, as it can be moved or deleted from that address in the future.

On the use of dashes: (1) Hyphens are used to link words such as personal names, some prefixes and compound adjectives (the last of which vary depending on the style manual in use). (2) En-dash or en-rule (the length of an 'n') is used to link spans. In the context of our journal that means numerals mainly, most frequently sizes, dates and page numbers (e.g. 1977–1981; figs 5–7) and also geographic or name associations (Murray–Darling River; a Federal–State agreement). (3) Em-dash or em-rule (the length of an 'm') are used far more infrequently, and are used for breaks in the text or subject, often used much as we used parentheses. In contrast to parentheses an em-dash can be used alone; e.g. What could these results mean—that Niel had discovered the meaning of life? En-dashes and em-dashes should not be spaced.

6) Legends of **illustrations** should be listed after the list of references. Small illustrations should be grouped into plates. When preparing illustrations, authors should bear in mind that the journal has a matter size of 25 cm by 17 cm and is printed on A4 paper. For species illustration, line drawings are preferred, although good quality B&W or colour photographs are also acceptable. See a guide [here](#) for detailed information on preparing plates for publication.

7) **Tables**, if any, should be given at the end of the manuscript. Please use the table function in your word processor to build tables so that the cells, rows and columns can remain aligned when font size and width of the table are changed. Please do not use Tab key or space bar to type tables.

8) **Keys** are not easy to typeset. In a typical dichotomous key, each lead of a couplet should be typed simply as a paragraph as in the box below:

```
1 Seven setae present on tarsus I ; four setae present on tibia I; leg I longer than the body; legs black in color ... Genus A
- Six setae present on tarsus I; three setae present on tibia I; leg I shorter than the body; legs brown in color ... 2
2 Leg II longer than leg I ... Genus B
- Leg II shorter than leg I ... Genus C
```

Our typesetters can easily convert this to a proper format as in this [PDF file](#).

Deposition of specimens

Whenever possible, authors are advised to deposit type specimens in national or international public museums or collections. Authors are also advised to request registration numbers of deposited material in advance of the acceptance of papers to avoid unnecessary delay of publication. Some countries (e.g. Australia) require that primary type specimens be deposited in collections of the country of origin; authors are advised to take this into consideration.

Submission

Please follow the above basic guidelines and check if your manuscript has been prepared according to the style and format of the journal. Authors are encouraged to submit manuscripts by e-mail as attachments to the subject [Editors](#) responsible for your taxa or subject areas; manuscripts on small insect orders without subject editors should be submitted to Dr **Ernest Bernard** (ebarnard@utk.edu); manuscripts on other invertebrate taxa without subject editors should be submitted to the [Chief editor](#).

Prior to submitting a manuscript and figures to an editor, please check our [website](#) if there are two or more editors per subject, and then contact one of these to announce your intention to submit a manuscript for review. Please indicate the size of the manuscript, the number of figures and the format of these files. Your editor can then respond with special instructions, especially for the submission of many image files.

When you submit your manuscript to your editor, it will be more expedient to the review process if you offer the names of three or more potential reviewers with their complete postal and email addresses. It is also important to include the following statements in your cover letter:

1) All authors agree to its submission and the Corresponding author has been authorized by co-authors; 2) This Article has not been published before and is not concurrently being considered for publication elsewhere (including another editor at Zootaxa); 3) This Article does not violate any copyright or other personal proprietary right of any person or entity and it contains no abusive, defamatory, obscene or fraudulent statements, nor any other statements that are unlawful in any way.

Otherwise, your manuscript will not be processed.

For manuscripts with numerous illustrations, which might be saved as separate TIFF or JPG files, for the purpose of review, it will be easier and more efficient for the subject editors and reviewers to have the figures converted into one larger [PDF](#) (Portable Document Format) file, instead of requiring the subject editor to save many files, cutting and copying these into a string of messages/files to the reviewers. You should retain the original figures in a higher resolution format for the final production of the accepted paper. For the text, PDF file along with RTF (Rich Text format) files are preferred. The advantage of submitting a rtf file for the text part of the manuscript is that the reviewers can emend the manuscript electronically. If you can not prepare PDF files, then submit text in RTF and the figures in TIFF (line drawing scanned at 600 dpi and half tone at 300 dpi; please use LZW compression, if you can, to reduce the size of e-files for easy transmission); if halftone TIFF files are too big (exceeding 2 MB), then submit them in jpeg. See [here](#) for detailed information on preparing plates for publication.

Vector files (charts, maps etc) are best submitted as EMF.

If you do not have access to e-mail, you can send three copies of the manuscript by post. Please double space your ms and leave ample margins for printed manuscripts.

Authors of accepted papers will be asked to submit an electronic version of the manuscript so that the publisher needs not to re-key or scan the ms. At this stage, the text part of the ms must be submitted as RTF or MS Word files and figures as TIFF files. Authors please be aware that line drawings must be scanned at 600 or 900 dpi as line art (=1 bit); they must NOT be scanned as 8 bit or full colour images. Please read details [here](#).

In submitting the final version of revised manuscript to editors, authors are asked to provide the following information to all proper typesetting and indexing of the manuscript:

- 1) Corresponding author name and email
- 2) Author last name and running title (<40 characters; to be used in footer)
- 3) Number of plates and cited references
- 4) High taxon name (i.e. taxon section in Zootaxa website) and number of new taxa described in the paper

Authors need to complete and return an [Assignment of Copyright](#) form when paper is accepted for publication. Authors of institutions that do not allow transfer of copyrights to publishers (e.g. government institutions such as USDA, CSIRO) should attach a copyright waiver or similar documents.

Review process

When a manuscript is received by the [Editor](#), he/she will have it reviewed by at least two peers qualified to evaluate the manuscript and he/she normally asks the reviewers to complete the review in one month. However, the reviewing process will normally take longer, depending on the length of the manuscript and reviewer's responses.

Publication

Once the manuscript is accepted by your subject editor, final files, produced according to [Zootaxa requirement](#), will be forwarded by your subject editor to the chief editor, who will then link with author and the printer to ensure that the paper is published without unnecessary delay. Normally the proof will be sent to the author for checking 1 to 3 weeks after the final files are accepted. The paper will usually be published with two weeks (for larger papers it will take longer) once the corrections to the proof are received.

Page charge and colour plates. There is **no page charge** for publishing with *Zootaxa*. Publication of **colour figures/photographs** in online edition is also free of charge (print version in black and white). If colour plates in the print edition are desired, authors will be asked to contribute towards the full cost. Current rates: 300 USD for the first colour page; 200 USD for each additional colour page.

Open access. Zootaxa endorses the open access of taxonomic information and has published more open access taxonomic papers than any other journal. Authors who have funds to publish are strongly encouraged to pay a fee of 20 US\$ per printed page to give free online access of their papers to all readers at this site or their own site. Open access papers are read by more people and are expected to have higher citation rates.

Reprints. Each author will be given a **free e-reprint** (PDF) for personal use (printing a copy for own use or exchange with other researchers, but not for deposition in a library/website/ftp-site for public access).

Printed copies of each paper/monograph in the form of the regular reprint can also be produced by the Publisher for purchase by authors [at cost to authors](#), with a discount based on the number of copies ordered.



Porifera Subject Editors

9 May 2012

Júlio César Cruz Fernandez
Programa de Pós-Graduação em Diversidade Animal - UFBA
LABPOR – Laboratório Biologia de Porifera
Universidade Federal da Bahia, Instituto de Biologia
Rua Barão de Geremoabo, s/n - Campus de Ondina
CEP 40.170-290, Salvador - BA – Brasil

Dear Júlio

I acknowledge receipt of the following manuscript(s) for publication in *Zootaxa*, currently sent for peer-review.

JÚLIO CÉSAR CRUZ FERNANDEZ, SOLANGE PEIXINHO & EDUARDO HAJDU. Phylogeny and an integrated biogeography of *Acanthotetilla* Burton, 1959 (Demospongiae: Spirophorida: Tetillidae): two-way traffic on the peri-African track.

JÚLIO CÉSAR CRUZ FERNANDEZ, SOLANGE PEIXINHO, ULISSES DOS SANTOS PINHEIRO & CARLA MENEGOLA. Three new species of *Tetilla* Schmidt, 1868 (Tetillidae, Spirophorida, Demospongiae) from Bahia, northeastern Brazil.

I will inform you their progress when I receive the referee reports.

Thank you again for considering *Zootaxa* for publication of your interesting paper(s).

Yours sincerely

John N.A. Hooper
Subject Editor (Porifera), *Zootaxa*

Dr John N.A. Hooper, Head Biodiversity & Geosciences Programs
queensland museum | po box 3300 | south brisbane bc | queensland 4101 | australia
t +61-7-3840 7722 | f +61-7-3846 1226 | john.hooper@qm.qld.gov.au | www.qm.qld.gov.au

Adjunct Professor, Eskitis Institute for Cell and Molecular Therapies, Griffith University