ROMINA VANESSA BARBOSA

Modelagem de Adequabilidade de Habitat de Corais
Azooxantelados na Margem Continental do Brasil, com ênfase na
Bacia de Campos

Dissertação apresentada ao Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências, Programa de Oceanografia, Área de concentração: Oceanografia Biológica.

Orientador:

Prof. Dr. Paulo Yukio Gomes Sumida

São Paulo

2016

Universidade De São Paulo
Instituto Oceanográfico

Modelagem de Adequabilidade de Habitat de Corais Azooxantelados na
Margem Continental do Brasil, com ênfase na Bacia de Campos

Romina Vanessa Barbosa

Dissertação apresentada ao Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências, Programa de Oceanografia, Área de Oceanografia Biológica.

Julgada em: __/__/__

Prof(a). Dr(a).

Conceito

Prof(a). Dr(a).

Conceito

Prof(a). Dr(a).

Conceito

Agradecimentos

Quero agradecer em primeiro lugar ao meu orientador, Paulo por ter me aceito no laboratório e me permitido desenvolver o meu mestrado, que foi um grande desafio para min. Obrigada pelas oportunidades e sua orientação.

A Fundação de Estudos e Pesquisas Aquáticas (FUNDESPA) pelo apoio financeiro durante estes dois anos.

A mi familia que siempre me apoya y ayuda a cumplir mis objetivos, y por brindarme siempre su amor y compañía en la distancia. Gracias a mi madre Estela, mi padre Roberto, mi hermano Agustín, mi cuñada Cecilia y mis hermosos sobrinos Benja y Octavio, que me esperan siempre con los brazos abiertos y mil preguntas.

A meus companheiros e amigos do LDB, Sully, Bruno, Miguel, Olivia, Isabela e Marina por los momentos compartidos. Também a Arthur pela amizade, ajuda e sugestões muito valiosas.

A Sandra, Caro, Flavia, Walter, e todos os que passaram pelos cafés da tarde, pelas conversas e risos compartilhados. Também a Michele, Ju, Paulinha e Tulia pelos momentos e, por que não, pelas brejas compartilhadas.

A Mau, Diego e Ezequiel pela linda companhia e valiosa amizade, e pelas mil conversas misturadas com risos, churrascos e saideras. Vocês são como meus irmãos (mais velhos claro! haha) e adoro vocês.

A mis amigas, principalmente a Dani, Coyo, Carla e Susi, por estar siempre presentes a pesar de la distancia, y por los pequeños detalles y conversaciones que aliviaron mis días de extrañitis aguda.

Ao pessoal da secretaria, Ana, Daniel e pela boa energia e por me ajudar nas mil duvidas que foram surgindo durante o mestrado.

Finalmente y sobretodo, a Xompa, por toda la paciencia y compañía en los buenos y malos momento durante estos años. También por escucharme, comprenderme, aconsejarme y animarme siempre. Gracias por dejarme ser parte de tu vida, por ser mi compañero y por hacer mis días mucho más alegres. Te amo!

Sumário

ÍNDICE DE FIGURAS	I
ÍNDICE DE TABELAS	VII
RESUMO.....	1
ABSTRACT	2
CAPÍTULO 1	3
INTRODUÇÃO GERAL.....	3
CAPÍTULO 2.....	9
DISTRIBUIÇÃO POTENCIAL E NICHOS AMBIENTAIS DE CORAIS DE ÁGUAS PROFUNDAS NO OCEANO ATLÂNTICO SUDOESTE	
RESUMO	9
INTRODUÇÃO.....	10
MÉTODOS.....	11
Área de estudo	11
Dados de ocorrência de espécies	12
Variáveis ambientais.....	14
Seleção das variáveis	18
Modelos de máxima entropia “MaxEnt”	19
Nichos ambientais	23
RESULTADOS	25
Distribuição	25
Variáveis selecionadas.....	28
Importância das variáveis selecionadas na predição de habitat adequado	30
Áreas de adequabilidade de habitat e performance dos modelos	31
Nicho ambiental.....	39
Similaridade e equivalência de nicho	42
DISCUSSÃO	43
Distribuição de habitat adequado	43
O uso de modelos de adequabilidade de habitat.....	50

CAPÍTULO 3.....	52
INFLUÊNCIA DA RESOLUÇÃO DE ANÁLISE EM MODELOS DE ADEQUABILIDADE DE HABITAT MAXENT PARA CORAIS DE MAR PROFUNDO: UM CASO DE ESTUDO NA BACIA DE CAMPOS, BRASIL.....	52
RESUMO	52
INTRODUÇÃO.....	53
MÉTODOS.....	55
Área de estudo	55
Dados de presença das espécies.....	57
Variáveis ambientais.....	58
Modelos de adequabilidade de habitat.....	63
Avaliação do efeito da resolução de análise na predição de adequabilidade de habitat	64
RESULTADOS	65
Importância das variáveis nos modelos	67
Avaliação da performance dos modelos e efeito da resolução na performance	68
Mapas de adequabilidade de habitat.....	69
Área adequada predita e efeito da resolução na extensão da área predita	72
DISCUSSÃO	76
Efeito da resolução e do limiar de corte na extensão de área predita pelos modelos.....	78
Adequabilidade de habitat de corais de mar profundo na Bacia de Campos e a importância dos modelos na conservação destes ecossistemas marinhos vulneráveis.....	79
CAPÍTULO 4.....	81
CONCLUSÕES E CONSIDERAÇÕES FINAIS	81
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	85
APÊNDICE (S)	986

Índice de Figuras

- Figura 1.1.** Diagrama de Venn "Biótico-Abiótico-Movimentação" (conhecido como diagrama BAM), que representa a área de distribuição realizada ou ocupada das espécies G0, diferenciando a área de distribuição que poderia ser invadida se as limitações da dispersão fossem superadas G1 (Soberón & Peterson, 2005). 6
- Figura 1.2.** A dualidade de Hutchinson entre o espaço ambiental e o espaço geográfico. A) O espaço ambiental de n-dimensões; B) O espaço geográfico. O círculo azul no espaço ambiental A representa as condições ambientais do nicho fundamental de uma espécie e os respectivos pontos azuis no mapa são as áreas geográficas que apresentam essas condições ambientais, ou seja, as áreas de distribuição potencial da espécie. Adaptado de Soberón & Nakamura (2009). 7
- Figura 2.1.** Mapa do Brasil com as porções principais da margem continental que conformam a Zona Econômica Exclusiva. A área de estudo encontra-se indicada pelo retângulo que inclui as quatro porções. 13
- Figura 2.2.** Representação geográfica da presença de corais azooxantelados ao longo da margem continental brasileira obtidos da literatura e de novas ocorrências não publicadas para (A) Octocorallia e (B) Scleractinia. 14
- Figura 2.3.** Correlação de Pearson entre as variáveis ambientais da margem continental brasileira criada a partir de pontos aleatórios (background). As diferentes cores indicam diferentes graus de correlação segundo a referência da paleta de cores. Os valores de correlação não significativa aparecem em branco (nível de significância de 0,5). 19
- Figura 2.4.** Curvas de densidade de Kernel das condições ambientais ocupadas por Octocorallia (linha tracejada) e Scleractinia (linha contínua) na margem continental brasileira, diferenciando as variáveis que determinaram os nichos individualmente. 26
- Figura 2.5.** Curvas de densidade de Kernel das condições ambientais na margem continental brasileira ocupadas por *Enallopsammia rostrata* (azul), *Lophelia pertusa* (vermelho), *Madrepora oculata* (verde escuro), *Solenosmilia variabilis* (cinza), *Cladocora debilis* (linha tracejada preta) e *Deltocyathus* spp. (linha tracejada amarela), diferenciando as variáveis que determinaram os nichos individualmente. 27

- Figura 2.6.** Predição de adequabilidade de habitat para *Octocorallia* na margem continental brasileira (mapa à esquerda). Áreas mais adequadas: A) Porção Norte e B) Porção Central-Sudeste. 33
- Figura 2.7.** Predição de adequabilidade de habitat para *Scleractinia* na margem continental brasileira (mapa à esquerda). Áreas mais adequadas: A) Porção Central e B) Porção Sul. 34
- Figura 2.8.** Predição de adequabilidade de habitat para *Lophelia pertusa* na margem continental brasileira (mapa à esquerda). Áreas mais adequadas: A) Porção Central e B) Porção Sul. 34
- Figura 2.9.** Predição de adequabilidade de habitat para *Madrepora oculata* na margem continental brasileira (mapa à esquerda). Áreas mais adequadas: A) Porção Central e B) Parte sudeste da Porção Sul. 35
- Figura 2.10.** Predição de adequabilidade de habitat para *Solenosmilia variabilis* na margem continental brasileira (mapa à esquerda). A) Porção Central, com maior adequabilidade de habitat. 35
- Figura 2.11.** Predição de adequabilidade de habitat para *Enallopsammia rostrata* na margem continental brasileira (mapa à esquerda). Áreas mais adequadas: A) Porção Central e B) Parte da Porção Sul. 36
- Figura 2.12.** Predição de adequabilidade de habitat para *Deltocyathus* spp. na margem continental brasileira (mapa à esquerda). Áreas mais adequadas: A) Porção Central e B) Parte sudeste da Porção Sul. 36
- Figura 2.13.** Predição de adequabilidade de habitat para *Cladocora debilis* na margem continental brasileira (mapa à esquerda). Áreas mais adequadas: A) Porção Central e B) Porção Sul. 37
- Figura 2.14.** Mapa da distribuição potencial de *Octocorallia* (rosa) e *Scleractinia* (azul claro) e áreas de sobreposição da distribuição potencial de ambos grupos (laranja) na margem continental brasileira (mapa à esquerda). Áreas com maior sobreposição da distribuição potencial de ambos grupos: A) Porção Central, B) elevação de Rio Grande e C) Porção Sul. Limiar utilizado: Máxima soma entre sensibilidade e especificidade de teste. 38

Figura 2.15. Mapa da sobreposição da distribuição potencial das espécies de Scleractinia na margem continental brasileira (mapa principal) segundo o limiar de máxima sensibilidade mais especificidade. Diferentes cores indicam o número de espécies que compartilham a mesma área de distribuição potencial. As áreas com maior diversidade encontram-se em: A) talude norte da porção Nordeste, no território do estado de Rio Grande do Norte; B) talude leste da porção Nordeste, no estado da Bahia; C) Talude da porção central, incluindo as margens das ilhas submersas da cadeia Vitória-Trindade; D) Margem continental da porção Sul, até aproximadamente 30° S no estado de Rio Grande do Sul; E) Elevação de Rio Grande, em águas internacionais do Atlântico Sudoeste. 39

Figura 2.16. Círculo de correlação das variáveis ambientais que determinam o gradiente ambiental ao longo da margem continental brasileira segundo a análise de componentes principais. COP representa o carbono orgânico particulado. São representadas as duas primeiras componentes principais. CP1 = 68,8%; e CP2 = 11,5%. 40

Figura 2.17. Nicho ecológico de espécies de corais azooxantelados produzido pelo método de análise de componentes principais. Os eixos representam as condições ambientais na margem continental brasileira segundo a relação das variáveis ambientais representada na Figura 2.15. O sombreado em tons de cinza representa o nicho ocupado pelo táxon segundo a densidade de Kernel das ocorrências do táxon, sendo que a cor preta representa a maior densidade. A linha tracejada delimita a área com 50% das condições ambientais disponíveis na margem continental brasileira e a linha contínua, 100%. A) Scleractinia, B) Octocorallia, C) *Enallopsammia rostrata*; D) *Lophelia pertusa*; E) *Madrepora oculata*; F) *Solenosmilia variabilis*; G) *Deltocyathus* spp.; H) *Cladocora debilis*. 41

Figura 3.1. Área selecionada para a modelagem de adequabilidade de habitat de corais escleractínios de mar profundo no talude continental da Bacia de Campos (área em tons de azul representada pela batimetria de alta resolução entre 200 e 2500m de profundidade). As três regiões principais do talude (i.e., norte, central e sul) estão delimitadas pela linha tracejada vermelha. 57

Figura 3.2. Registros de presença de A) *Enallopsammia rostrata*, B) *Lophelia pertusa*, C) *Madrepora oculata* e D) *Solenosmilia variabilis* na Bacia de Campos, Brasil.... 58

Figura 3.3. Validação das variáveis temperatura e salinidade, criadas a partir de dados disponíveis no World Ocean Database (WOD), mediante a correlação entre os valores da variável e os de medições de CTD da Bacia de Campos coletadas pelo projeto Habitat (esquerda) e dados disponíveis no WOD (direita). Correlação segundo dados do PCR-BC/HABITATS: temperatura = 0,924 (n = 36) e salinidade = 0,913 (n = 36). Correlação segundo dados do WOA: temperatura = 0,938 (n = 75) e salinidade = 0,879 (n = 75)..... 61

Figura 3.4. Correlação de Pearson entre as variáveis ambientais da margem continental da Bacia de Campos criada a partir de pontos aleatórios (background) da **batimetria de baixa resolução** (GEBCO). As diferentes cores indicam diferentes graus de correlação segundo a referência da paleta de cores. Os valores de correlação não significativa aparecem em branco (nível de significância de 0,5)..... 62

Figura 3.5. Correlação de Pearson entre as variáveis ambientais da margem continental Bacia de Campos criada a partir de pontos aleatórios (background) da **batimetria de alta resolução** (Petrobras). As diferentes cores indicam diferentes graus de correlação segundo a referência da paleta de cores. Os valores de correlação não significativa aparecem em branco (nível de significância de 0,5)..... 63

Figura 3.6. Representação esquemática do método utilizado para gerar os modelos de distribuição de habitat das espécies de corais de mar profundo no talude da Bacia de Campos. Foram utilizadas variáveis ambientais de alta resolução e baixa resolução junto com pontos de presença da espécie para gerar modelos de Máxima Entropia (Maxent) de alta (AR) e baixa resolução (BR), segundo as variáveis utilizadas..... 64

Figura 3.7. Intercepção entre os registros de presença e as variáveis utilizadas nos modelos. As linhas brancas no centro de cada área representam os pontos de presença de cada espécie. A curva em ambos os lados representa a densidade de presenças com o correspondente valor da variável de alta resolução à esquerda (preto) e de baixa resolução (cinza). Distribuições assimétricas indicam maior similaridade da variável nos pontos de presença. 66

Figura 3.8. Contribuição de cada variável na predição de adequabilidade de habitat do Maxent para as quatro espécies de corais escleractínios formadores de recifes de águas profundas na Bacia de Campos. No eixo y estão representadas as dez variáveis usadas (definidas na Tabela S.3.i), e no eixo x sua porcentagem de contribuição (%) no

modelo de alta resolução (AR, a esquerda) e de baixa resolução (BR, a direita). As barras representam a média da porcentagem de contribuição e as linhas de erro representam o desvio padrão..... 68

Figura 3.9. Valores de AUC e índice de Boyce para as dez réplicas dos modelos de cada espécie em alta (AR) e baixa (BR) resoluções. A caixa indica a variação entre os quartis 1 e 3, a linha tracejada os valores mínimo e máximo e a linha horizontal, a mediana dos valores. Asteriscos (*) indicam diferenças significativas entre pares dos modelos de baixa (BR) e alta (AR) resolução para cada espécie (t de Student pareado; $p < 0,05$)..... 69

Figura 3.10. Predição de adequabilidade de habitat para *Enallopsammia rostrata* na margem continental da Bacia de Campos segundo a modelagem de adequabilidade de habitat de alta (A) e baixa (B) resoluções de análise..... 70

Figura 3.11. Predição de adequabilidade de habitat para *Lophelia pertusa* na margem continental da Bacia de Campos segundo a modelagem de adequabilidade de habitat de alta (A) e baixa (B) resoluções de análise..... 71

Figura 3.12. Predição de adequabilidade de habitat para *Madrepora oculata* na margem continental da Bacia de Campos segundo a modelagem de adequabilidade de habitat de alta (A) e baixa (B) resoluções de análise..... 71

Figura 3.13. Predição de adequabilidade de habitat para *Solenosmilia variabilis* na margem continental da Bacia de Campos segundo a modelagem de adequabilidade de habitat de alta (A) e baixa (B) resoluções de análise..... 72

Figura 3.14. Áreas de distribuição potencial de espécies de corais escleractínios delimitadas pelo limiar de corte MaxSS dos modelos de alta resolução (AR, azul escuro), e baixa resolução (BR, azul claro), remarcando as áreas de sobreposição entre ambos (AR & BR, laranja). A) *Enallopsammia rostrata*, B) *Lophelia pertusa*, C) *Madrepora oculata* e D) *Solenosmilia variabilis*. 74

Figura 3.15. Áreas de distribuição potencial de espécies de corais escleractínios delimitadas pelo limiar de corte 10%PT dos modelos de alta resolução (AR, azul escuro), e baixa resolução (BR, azul claro), remarcando as áreas de sobreposição entre ambos (AR & BR, laranja). A) *Enallopsammia rostrata*, B) *Lophelia pertusa*, C)

Madrepora oculata e D) *Solenosmilia variabilis*. O limiar 10%PT exclui o 10% de presenças de treino de menor adequabilidade segundo o modelo correspondente.... 75

Figura 3.16. Áreas de distribuição potencial de espécies de corais escleractínios delimitadas pelo limiar de corte MPT dos modelos de alta resolução (AR, azul escuro), e baixa resolução (BR, azul claro), remarcando as áreas de sobreposição entre ambos (AR & BR, laranja). A) *Enallopsammia rostrata*, B) *Lophelia pertusa*, C) *Madrepora oculata* e D) *Solenosmilia variabilis*. O limiar MPT inclui todas as presenças de treino utilizadas no modelo. 76

Figura A.i. Curvas de resposta da adequabilidade de habitat dos modelos de Octocorallia (esquerda) e Scleractinia (Direita). São representadas a resposta da adequabilidade de habitat para as variáveis utilizadas individualmente.....96

Índice de Tabelas

Tabela 2.1. Número total de ocorrências de corais azooxantelados na margem continental brasileira (obtidos da literatura mais novas ocorrências não publicadas). Encontram-se indicados a quantidade de ocorrências novas (não publicadas) e a quantidade resultante de um filtrado de dados de maneira que só um registro pode ocorrer dentro do mesmo píxel. *Dados utilizados para a modelagem.	15
Tabela 2.2. Variáveis ambientais usadas para a modelagem da adequabilidade de habitat de corais de mar profundo ao largo da margem continental brasileira.	17
Tabela 2.3. Valores de área abaixo da curva (AUC) de modelos de MaxEnt construídos com uma única variável para os táxons Octocorallia e Scleractinia na margem continental brasileira. Os valores em negrito indicam a variável que mais explicou a distribuição do táxon, dentro de cada tipo de variáveis e, portanto, que foram utilizadas para os modelos de adequabilidade de habitat finais.	28
Tabela 2.4. Valores de área abaixo da curva (AUC) de modelos de MaxEnt construídos com uma única variável para as espécies de Scleractinia na margem continental brasileira. Os valores em negrito indicam a variável que mais explicou a distribuição do táxon, dentro de cada tipo de variáveis e, portanto, que foram utilizadas para os modelos de adequabilidade de habitat finais.	29
Tabela 2.5. Variáveis utilizadas para a modelagem dos grupos Scleractinia e Octocorallia na margem continental brasileira com a importância de cada variável para os modelos, segundo os valores de AUC e a porcentagem de contribuição (%).	31
Tabela 2.6. Variáveis selecionadas para a modelagem das espécies de Scleractinia com as porcentagens da contribuição e os valores de AUC para cada variável no modelo. Em negrito encontram-se destacadas as três variáveis mais importantes para cada modelo.	32
Tabela 2.7. Métricas de validação dos modelos de adequabilidade de habitat dos diferentes táxons na margem continental brasileira segundo o ganho e o valor de área abaixo da curva (AUC). Valores de ganho maiores que 2 e de AUC maiores que 0,8 indicam que o modelo prediz bem a distribuição de adequabilidade de habitat do táxon.	33
Tabela 2.8. Centro e amplitude do nicho ambiental de corais azooxantelados na margem continental brasileira. O centro e amplitude são representados como a média e a variância, respectivamente, do valor de densidade de Kernel de 10000 pontos	

aleatórios dentro do nicho ambiental ocupado por cada táxon (Figura 2.15). Valores de amplitude são fornecidos respeito a cada componente principal da análise de componentes principais onde foi representado o nicho ambiental ocupado do táxon (Figura 2.15).	42
Tabela 2.9. Comparação do nicho ambiental de corais azooxantelados na margem continental brasileira. Valores de sobreposição de nicho “D” de Schoener (Schoener, 1970; Broennimann et al., 2012) e significância do teste de similaridade (Similaridade de nicho) e de equivalência (Equivalência de nicho) são fornecidos para cada par de espécies comparadas. Em negrito encontram-se os valores de maior sobreposição de nicho D e em itálico a menor sobreposição.	42
Tabela 3.1. Número total de novas ocorrências de corais escleractínios na margem continental da Bacia de Campos obtidos do projeto Habitats da Petrobras e a quantidade de ocorrências resultante do filtrado de dados. A filtragem permite só um registro dentro do mesmo píxel para cada resolução de análise (alta e baixa resolução, AR e BR).	58
Tabela 3.2. Variáveis de alta e baixa resolução utilizadas no presente estudo.....	60
Tabela 3.3. Área predita pelos modelos de alta (píxel de 100 m ²) e baixa (píxel de 1000 m ²) resoluções, e a porcentagem de sobreposição entre ambas áreas preditas para cada espécie. A proporção de mudança é indicada como a razão entre a área predita pelo modelo de alta resolução dividida pela área predita pelo modelo de baixa resolução (HR:LR). Os valores são indicados de acordo com os três limiares de corte.....	73
Tabela B.i. Importância das variáveis nos modelos de <i>Enallopsammia rostrata</i> , <i>Lophelia pertusa</i> , <i>Madrepora oculata</i> e <i>Solenosmilia variabilis</i> na Bacia de Campos, segundo a porcentagem de contribuição (%) e os valores de AUC de cada variável para os modelos. Os três valores mais altos para cada espécie encontram-se em negrito.....	98

Resumo

Na presente dissertação eu estudei a distribuição potencial dos corais de águas profundas ao longo da margem continental brasileira e o efeito da resolução das variáveis ambientais em modelos de adequabilidade de habitat (MAH). Primeiramente foi determinada a distribuição potencial de corais de águas profundas a partir de modelos de adequabilidade de habitat de máxima entropia (MaxEnt). Os modelos foram alimentados com diversas camadas de dados SIG de variáveis ambientais e dados de ocorrência de espécies extraídos de bancos de dados e de novos registros. Foram estudados os grupos Scleractinia e Octocorallia, assim como quatro espécies de corais formadores de recifes (*Solenosmilia variabilis*, *Lophelia pertusa*, *Madrepora oculata* e *Enallopsammia rostrata*) e duas espécies de escleractínios não formadores de recifes (*Cladocora debilis* e *Deltocyathus* spp.). O nicho ambiental ocupado pelos táxons foi representado a partir de uma análise multivariada, sendo determinada a sobreposição entre os nichos. A partir disso foi avaliada a similaridade e equivalência de nicho ambiental entre as espécies. Os modelos resultantes indicaram que Scleractinia apresenta distribuição potencial na margem continental leste e sudeste do Brasil (porção Central e Sul), enquanto que Octocorallia apresenta uma distribuição potencial mais ampla abarcando toda a margem continental brasileira, com maior adequabilidade nas margens norte e nordeste. Assim, as áreas de distribuição potencial compartilhada entre octocorais e escleractínios foram aquelas ao largo da porção leste e sudeste do Brasil, sendo estas prioritárias para futuras pesquisas. Os nichos ambientais específicos indicaram menos tolerância de Scleractinia a altas temperaturas em comparação com Octocorallia. Os octocorais ocuparam uma maior amplitude do gradiente ambiental, principalmente relacionado às condições de carbono orgânico particulado, oxigênio dissolvido e temperatura. Isto possivelmente permite aos octocorais habitar a porção norte da margem continental brasileira, onde os modelos de escleractínios indicaram baixa adequabilidade de habitat. A margem continental sudeste do Brasil teve a maior adequabilidade para as espécies de escleractínios formadores de recifes profundos. Isto é de grande valor para planos de conservação nesta área que atualmente apresenta atividades de extração de óleo e gás e que, futuramente, pode ser explorada para a extração de minério. Além disso, as espécies formadoras de recifes ocuparam nichos ambientais similares e, portanto, mudanças nas condições ambientais, como por exemplo as associadas às mudanças climáticas, podem afetar todas elas. Contudo, seus nichos não são equivalentes e, portanto, cada uma delas faz um uso diferente do espaço ambiental da margem continental brasileira. Por último, foram desenvolvidos modelos MaxEnt para *Solenosmilia variabilis*, *Lophelia pertusa*, *Madrepora oculata* e *Enallopsammia rostrata* em duas resoluções de análise, uma de baixa (i.e., com um tamanho de pixel de aproximadamente 1000 m²) e uma de alta resolução (i.e., pixel de aproximadamente 100 m²) para determinar o efeito da resolução das variáveis ambientais utilizadas na performance e na extensão de área predita de modelos de adequabilidade de habitat. A diferença na extensão da área adequada predita por ambas resoluções foi medida de acordo a três limiares de corte diferentes. Os resultados indicaram diferenças na performance dependendo da resolução, com maior performance nos modelos de alta resolução. Além disso, a extensão de área adequada predita foi geralmente maior nos modelos de baixa resolução, com algumas exceções dependendo da espécie e do limiar de corte. Estes resultados ressaltam a importância da resolução das variáveis ambientais e suas implicações no uso de MAH no planejamento e manejo de Áreas Marinhas Protegidas (MPAs).

Palavras chave: corais de águas profundas, similaridade de nicho, distribuição potencial, efeito da resolução, Octocorallia, Scleractinia, *Lophelia pertusa*.

Abstract

In this thesis I studied the deep-sea coral distribution along the Southwestern Atlantic Ocean and the effect of the environmental variables resolution on habitat suitability models (HSM). In the second chapter, I developed HSM based on the Maximum Entropy (MaxEnt) algorithm to identify the potential distribution of deep-water corals. To perform the models, I have used species presence data from existing datasets together with new species records and global environmental variables. I used the main environmental variables to identify suitable areas by modeling niches of different coral taxa. The studied taxa were Scleractinia and Octocorallia, as well as four reef-forming scleractinian species (*Solenosmilia variabilis*, *Lophelia pertusa*, *Madrepora oculata* and *Enallopsammia rostrata*), and two non-reef-building scleractinians (*Cladocora debilis* and *Deltocyathus* spp.). Furthermore, I used multivariate approach to compare their environmental occupied niche in order to assess the spatial niche overlap and test niche similarity and equivalence. The resulting cold-water coral models showed that the most suitable areas occur along the west and southwestern continental margin of Brazil, which permitted to determine areas of priority for future exploration/research to determine conservation areas. Specific environmental niches suggested lower tolerance to high temperatures for Scleractinia than for Octocorallia. Besides, octocorals occupied a wider range of the environmental gradient, which was mainly related to particulate organic carbon, oxygen and temperature. This probably enables them to inhabit the northern part of Brazil where scleractinian models classified as poor habitats for this group. In addition, the Southwestern Brazilian continental margin encloses the most suitable habitats for deep reef-building species. This has important implications for conservation plans in that area already facing gas and oil exploitation and probably future mineral extraction. On the other hand, results suggest that different scleractinian cold-water coral species occupy similar environmental niches and, for this reason, I concluded that changes in environmental conditions, such as those associated to climate change, may affect them all. However, their niches are not equivalent and this suggests that each environmental factor could affect each species in different ways. In the third chapter, I performed HSM based on Maximum Entropy for *Solenosmilia variabilis*, *Lophelia pertusa*, *Madrepora oculata* and *Enallopsammia rostrata* with two different environmental variables resolution, a low (i.e., a coarse resolution data with pixel size of ca. 1000 m²) and a high resolution (pixel of ca. 100 m²) to determine the effect of the environmental variables resolution on habitat suitability model performances and spatial extent of predicted suitable areas. From the final suitability maps, the changes in area extent depending of both resolution models were measured based in different thresholds. The results showed different performances of the models depending on data resolution, with higher performance at higher resolution. Furthermore, the predicted area varied between resolutions and threshold chosen. These results highlight the importance of environmental variables resolution and their implications for the use of HSM in planning and managing Marine Protected Areas (MPAs).

Keywords: cold-water corals, niche similarity, potential distribution, resolution effect, Octocorallia, Scleractinia, *Lophelia pertusa*.

CAPÍTULO 1

INTRODUÇÃO GERAL

Ecossistemas marinhos com alta suscetibilidade a distúrbios e baixa resiliência são considerados Ecossistemas Marinhos Vulneráveis (VMEs, na sigla em inglês). Incluídos nessa definição encontram-se, entre outros, habitat de corais de mar profundo (Fuller et al., 2008). “Habitat”, neste contexto, sendo definido como “um ambiente particular que pode ser distinguido por suas características abióticas e suas comunidades biológicas associadas em uma escala temporal e espacial particular, porém dinâmica, habitando uma área geográfica reconhecível” (ICES 2006).

Os corais de águas profundas (CAP), também chamados corais de águas frias, são organismos azooxantelados que aumentam a heterogeneidade do habitat que é utilizado por outros organismos como lugar de alimentação, refúgio, e como substrato por organismos epibiontes (Buhl-Mortensen et al., 2010; Henry et al., 2009). Em consequência, estes ecossistemas abrigam uma grande diversidade de fauna associada (Mortensen & Fosså 2006; Edinger et al. 2007; Buhl-Mortensen et al. 2010).

A proteção desses VMEs tem preocupado a comunidade científica, já que atualmente encontram-se ameaçados por diferentes atividades antrópicas e mudanças climáticas (Rogers et al., 2008). Por exemplo, desde o início das atividades da indústria da pesca de arrasto de fundo marinho em 1975, vêm sendo registrados danos nas comunidades de CAP (Althaus et al., 2009; Clark et al., 2010; Edinger et al., 2007; Hall-Spencer et al., 2002). Paralelamente, a indústria petrolífera e de mineração também ampliaram as fronteiras de exploração e extração de recursos minerais em fundos marinhos de alta profundidade. Estas atividades, além de destruir os habitat criados pelos corais, geram colunas de sedimentos e/ou metais tóxicos, ampliando ainda mais a área do impacto dessas atividades (Halfar & Fujita 2007; White et al. 2012; Fisher et al. 2014).

Outra ameaça aos corais de mar profundo é o aumento do gás carbônico atmosférico proveniente da queima de combustíveis fósseis (Turley et al. 2007; Cerrano et al. 2013; Roberts & Cairns 2014). Isso altera o equilíbrio químico da água do mar levando a mudanças no horizonte de saturação da aragonita e da calcita (ASH e CSH nas siglas em inglês, respectivamente), afetando a construção dos esqueletos coralinos (Tittensor et al., 2010).

Nos últimos anos, novas medidas vêm sendo implementadas para a proteção dos VMEs, em particular para os CAP. Em 2004, a Assembleia Geral das Nações Unidas (UNGA, na sigla em inglês) adotou uma abordagem cautelar, aprovando medidas como a proibição provisória das práticas de pesca destrutivas, incluindo o arrasto do fundo, entre outras (UNGA Res. 59/25, Art. 66). Aliás, a União Internacional para a Conservação da Natureza (IUCN, na sigla em inglês) recomenda que cerca de 20-30% dos VMEs estejam dentro de áreas protegidas. Contudo, a falta de levantamentos e de caracterização dos habitat marinhos profundos em nível global, principalmente devido ao alto custo das pesquisas nessa área, leva à escassez de informações sobre a distribuição dos VMEs. Portanto, é fundamental conhecer a distribuição das espécies que habitam estes ecossistemas para identificar as áreas importantes a serem protegidas.

Os esforços nos estudos da distribuição e ecologia dos CAP são mais concentrados no Hemisfério Norte. No caso do Oceano Atlântico Sul, há poucos registros e as áreas de distribuição são pouco conhecidas. Quatro das seis principais espécies formadoras de recifes profundos em nível global, *Lophelia pertusa*, *Solenosmilia variabilis*, *Enallopsammia rostrata* e *Madrepora oculata*, coexistem no sudoeste do Atlântico ao largo da margem continental brasileira (Kitahara, 2007; Pires, 2007). Além disso, a região apresenta grande diversidade de corais azooxantelados, com cerca de 59 espécies, ou seja, quatro vezes maior que o número de espécies de corais zooxantelados da região (Cairns, 2007; Kitahara, 2007; Pires, 2007). Porém, ainda pouco se conhece sobre os fatores ambientais específicos que controlam a distribuição regional dessas espécies na margem continental brasileira.

A influência da interação das espécies com os fatores ambientais na sua distribuição é um foco importante da Ecologia. Grinnell (1917) foi um dos primeiros a relacionar a distribuição das espécies com os fatores ambientais, indicando que as espécies habitam áreas com condições climáticas determinadas de acordo com os requisitos de habitat das espécies, o que chamou de “nicho” específico. Contrariamente, Elton (1927) definiu o nicho como o papel funcional de um animal em uma comunidade, considerando mais os fatores biológicos e ecológicos. Porém, para determinar o nicho “Eltoniano” precisa-se conhecer a relação entre as espécies da comunidade e destas com as condições abióticas. Isso torna difícil a determinação do nicho devido à dificuldade de medir essas relações dinâmicas.

Devido a sua importância, o conceito de nicho continuou sendo foco de pesquisas ecológicas. Em 1978, Hutchinson definiu o nicho como o “o espaço n-dimensional, dentro do qual a espécie é capaz de existir indefinidamente”. Este espaço estaria constituído por dimensões determinadas por variáveis ambientais. Contudo, como as espécies nem sempre conseguem habitar toda a área onde o conjunto de condições do espaço n-dimensional ocorrem, Hutchinson diferenciou o "nicho fundamental" do "nicho ocupado ou realizado". O primeiro inclui áreas com condições ambientais que a espécie tem potencial de habitar e o segundo, áreas que a espécie realmente ocupa.

A diferença entre o nicho ocupado e o nicho fundamental ocorre porque a distribuição das espécies não é apenas determinada pelas condições ambientais (i.e., nicho fundamental), mas também por diferentes fatores resultantes da complexa expressão de sua ecologia, capacidade dispersiva e história evolutiva (Gaston, 2003; Pearson and Dawson, 2003; Pulliam, 2000). Peterson & Soberón (2005) representaram a área de distribuição das espécies através do diagrama de Venn baseado no tripé "Biótico-Abiótico-Movimentação", também conhecido como diagrama BAM (Figura 1). Nesse diagrama, a distribuição das espécies é determinada por quatro fatores: 1) condições abióticas “A”; 2) condições bióticas “B” (i.e., interações biológicas); 3) a área acessível à espécie por dispersão “M”; além da 4) capacidade evolutiva da população de se adaptar a novas condições (não representado no diagrama). Este último ponto é geralmente ignorado por motivos práticos, já que possui pouca influência em estudos que não atingem o tempo geológico. Assim, locais que apresentam os requisitos dos fatores bióticos (B) e abióticos (A) constituem-se em áreas de distribuição potencial “ $G_0 \supset G_1$ ” e, dentro desta última, a área alcançada por dispersão (M) é denominada de área de distribuição realizada ou ocupada (G_1) (Soberón & Peterson, 2005, Figura 1.1), enquanto a outra parte da área de distribuição potencial (G_0) é a área que seria colonizada caso os limitantes da dispersão, como por exemplo as barreiras ambientais, fossem superados (Gaston, 2003).

Figura 1.1. Diagrama de Venn "Biótico-Abiótico-Movimentação" (conhecido como diagrama BAM), que representa a área de distribuição realizada ou ocupada das espécies G_0 , diferenciando a área de distribuição que poderia ser invadida se as limitações da dispersão fossem superadas G_1 (Soberón & Peterson, 2005).

As condições presentes dentro da área de distribuição potencial G_0+G_1 (Figura 1.1) são aquelas que permitem a existência das espécies. Assim, estas condições podem ser representadas em um “espaço ambiental” n -dimensional, onde cada eixo pertence a um fator, sendo equivalente ao nicho fundamental de Hutchinson. As condições presentes dentro da área de distribuição potencial também podem ser representadas em um “espaço geográfico”, onde os píxeis dentro de um mapa representam as condições ambientais específicas para a ocorrência da espécie (i.e., onde ocorrem). Assim, as mesmas condições ambientais são representadas em dois espaços diferentes, um multidimensional (espaço ambiental) e outro bidimensional (espaço geográfico), com uma correspondência direta entre os píxeis do mapa e os pontos no espaço ambiental. Esta dualidade entre o espaço ambiental e o geográfico (biotope sensu Hutchinson) é conhecida como “Dualidade de Hutchinson” (Colwell & Rangel, 2009) (Figura 2.2). Da mesma forma que a área de distribuição potencial, todos as componentes do diagrama BAM podem ser representados no espaço ambiental. Porém, determinar os fatores bióticos (B) que influenciam na distribuição das espécies é extremamente complexo do ponto de vista metodológico. Tais fatores são geralmente mais importantes em escala local, principalmente no caso de espécies sésseis. Portanto, para estudar a distribuição potencial em escala geográfica regional, podemos restringir a discussão aos fatores abióticos (A) que a determinam (i.e., nicho Grinnelliano). Isso torna a dualidade totalmente operacional, já que as condições

abióticas são facilmente mensuradas e podem ser representadas por píxeis em um mapa (Peterson et al., 2011).

Figura 1.2. A dualidade de Hutchinson entre o espaço ambiental e o espaço geográfico. A) O espaço ambiental de n -dimensões; B) O espaço geográfico. O círculo azul no espaço ambiental A representa as condições ambientais do nicho fundamental de uma espécie e os respectivos pontos azuis no mapa são as áreas geográficas que apresentam essas condições ambientais, ou seja, as áreas de distribuição potencial da espécie. Adaptado de Soberón & Nakamura (2009).

A partir da dualidade entre o espaço ambiental e geográfico, e baseados no nicho ambiental determinado pelas condições abióticas, foram desenvolvidos Modelos de Adequabilidade de Habitat, também chamados de Modelos de Nicho Ecológico (ENMs, na sigla em inglês) (Peterson, 2006; Soberón & Peterson, 2005). Estes determinam as associações entre os pontos de presença e/ou ausência das espécies e as condições ambientais onde elas ocorrem. A partir destas associações determinadas pelos modelos, é possível identificar áreas com condições adequadas para a ocorrência das espécies. Tais modelos fornecem como resultado “um conjunto de células ou píxeis de uma grade do espaço geográfico, definido por características reais e/ou potenciais, na qual a presença dos indivíduos de uma espécie pode ser detectada” (Soberón, 2007). Portanto, a abordagem baseada em modelos de adequabilidade de habitat permite a identificação de

áreas de distribuição potencial que servem de base para medidas de conservação e planejamento.

Por outro lado, modelos de adequabilidade de habitat têm sido utilizados também para comparar o nicho ocupado por diferentes espécies. Isso possibilita entender e prever a suscetibilidade das espécies frente a mudanças ambientais provocadas pelas mudanças climáticas globais. Porém, avaliar o nicho baseado em modelos, ou seja, a partir do espaço geográfico, pode ser suscetível a variações relacionadas à extensão e gradiente ambiental da área de estudo. Os modelos também podem ser afetados por artefatos estatísticos relacionados à sua calibração (Broennimann et al., 2012). Diante disso, Broennimann et al. (2012) desenvolveram uma abordagem para estudar o nicho de maneira mais acurada, em um espaço ambiental criado a partir das duas primeiras componentes de uma análise de componentes principais (ACP), delimitadas pelos fatores ambientais da área de estudo. Esta abordagem do nicho ambiental é usada complementarmente aos modelos de adequabilidade de habitat para fins de conservação de espécies (e.g., Aguirre-Gutiérrez et al., 2014; Zhu et al., 2016).

No caso dos corais de mar profundo, diferentes modelos de adequabilidade de habitat têm sido desenvolvidos para várias espécies em distintas escalas (tanto globais quanto regionais), visando determinar as áreas de distribuição potenciais ou estimar e caracterizar o espaço geográfico. No entanto, não há nenhuma aproximação para entender as diferenças entre o nicho ambiental (multidimensional) dos diferentes táxons. No Atlântico Sudoeste, por exemplo, embora haja várias espécies de escleractínios e octocorais azooxantelados que habitam as margens continentais sul-americanas, suas distribuições e nichos ecológicos ainda são pouco conhecidos.

Este trabalho visou determinar as áreas de distribuição potencial e os nichos ecológicos ocupados por escleractínios e octocorais azooxantelados, com ênfase nas principais espécies de escleractínios presentes na margem continental brasileira. Além disso, determinou-se a sobreposição do nicho ambiental ocupado pelos táxons e testou-se a similaridade e equivalência destes na região (Capítulo 2). Finalmente, avaliou-se a influência da resolução da análise na implementação de modelos de adequabilidade de habitat de corais azooxantelados formadores de recifes em uma escala local, na Bacia de Campos, ao largo da margem sudeste do Brasil (Capítulo 3).

CAPÍTULO 2

DISTRIBUIÇÃO POTENCIAL E NICHOS AMBIENTAL DE CORAIS DE ÁGUAS PROFUNDAS NO OCEANO ATLÂNTICO SUDOESTE

RESUMO

Alguns corais de mar profundo da subclasse Hexacorallia são engenheiros ecossistêmicos amplamente distribuídos que formam recifes e criam habitat para outras espécies. Da mesma maneira, os octocorais ou corais moles (subclasse Octocorallia), embora não possuam esqueletos calcários rígidos, também contribuem para o aumento da diversidade no mar profundo. O Atlântico sudoeste profundo é habitado por várias espécies de escleractínios e octocorais, porém, suas distribuições e nichos ecológicos ainda são pouco conhecidos. No presente estudo visamos determinar as áreas de distribuição potencial e os nichos ecológicos ocupados por esses grupos, com ênfase nas principais espécies de escleractínios presentes na margem continental brasileira. As espécies da ordem Scleractinia estudadas foram *Lophelia pertusa*, *Madrepora oculata*, *Solenosmilia variabilis*, *Enallopsammia rostrata* (quatro das seis principais formadoras de recifes mundialmente distribuídas), *Cladocora debilis* e *Deltocyathus* spp. (escleractínios que não formam grandes estruturas recifais). Os octocorais foram analisados em conjunto. A distribuição potencial foi determinada a partir de modelos de adequabilidade de habitat de máxima entropia (MaxEnt), alimentados com diversas camadas de dados SIG de variáveis ambientais e dados de ocorrência de espécies extraídos de bancos de dados e novos registros. Para a identificação dos nichos ambientais ocupados pelos dois grupos (Scleractinia e Octocorallia) e pelas espécies (apenas para Scleractinia), foi feita uma análise de componentes principais com as variáveis mais importantes. Os resultados indicaram que a margem continental brasileira abrange um amplo gradiente ambiental e apresenta condições adequadas para corais escleractínios e octocorais azooxantelados. Os octocorais apresentaram ampla distribuição potencial ao longo de toda a margem continental, com maior adequabilidade no Norte e Centro do Brasil. Já os escleractínios são potencialmente mais importantes nas margens do Nordeste, Centro e Sul do Brasil, onde há compartilhamento de habitat com os octocorais. Aliás, estas últimas regiões foram importantes para as quatro principais espécies formadoras de recifes, *Lophelia pertusa*, *Enallopsammia rostrata*, *Solenosmilia variabilis* e *Madrepora oculata*, e para os escleractínios *Cladocora debilis* e *Deltocyathus* spp., podendo ser consideradas “hotspots” de biodiversidade destes grupos. Outro possível “hotspot” é a elevação de Rio Grande, onde também há condições adequadas para todos os táxons estudados. Isto faz com que pesquisas futuras devam ser focadas nos octocorais na margem sudeste do Brasil e na elevação de Rio Grande, já que até o presente não há registros publicados. Por outro lado, todas as espécies de corais azooxantelados ocuparam nichos ambientais similares na margem continental brasileira. Porém, a sobreposição entre as espécies formadoras de recifes *L. pertusa*, *M. oculata*, *S. variabilis* e *E. rostrata* foi maior do que com *C. debilis* e *Detocyathus* spp., que não formam recifes. Embora similares, as espécies parecem ocupar nichos ambientais não equivalentes. Assim, mudanças futuras nas condições ambientais poderiam afetar a todas as espécies de corais, principalmente as formadoras de recifes, devido à similaridade entre seus nichos. Porém, os efeitos de cada fator ambiental em cada táxon seriam diferentes já que os nichos ambientais não são equivalentes. A partir disto, considera-se necessárias medidas de conservação que contemplem principalmente as condições de temperatura, carbono orgânico particulado e oxigênio dissolvido da margem continental brasileira para assegurar a sobrevivência das espécies de corais frente a mudanças no ambiente.

INTRODUÇÃO

Algumas espécies de corais de águas profundas (CAP) da subclasse Hexacorallia são engenheiros ecossistêmicos amplamente distribuídos, que criam habitat para outras espécies através da formação de amplos recifes. No presente estudo, recifes de corais são definidos como “estruturas biogênicas formadas por corais azooxantelados que alteram a deposição de sedimento, fornecem habitat estruturalmente complexos e são sujeitos a crescimento periódico e bioerosão” (Roberts et al., 2006)(Rogers 1999). Da mesma maneira, os octocorais ou corais moles (subclasse Octocorallia), embora não possuam esqueletos calcários rígidos, também contribuem para o aumento da diversidade no mar profundo ao fornecer uma estrutura corpórea que fornece habitat a diversas espécies associadas.

Existem seis espécies principais formadoras de recifes de mar profundo amplamente distribuídas, *Lophelia pertusa*, *Madrepora oculata*, *Solenosmilia variabilis*, *Enallopsammia rostrata*, *Goniocorella dumosa* e *Oculina varicosa* (Freiwald et al., 2004). Entre elas, *Lophelia pertusa* é considerada globalmente a principal espécie formadora de recifes em mar profundo e, conseqüentemente, estudos nessas áreas são focados principalmente na sua distribuição e ecologia (Arnaud-Haond et al., 2015). Contudo, outros corais escleractínios são também componentes importantes das comunidades de CAP. Por exemplo, expedições recentes revelaram a importância de *Madrepora oculata* como construtores recifais no Atlântico Nordeste e no Mediterrâneo (Gori et al., 2013; Orejas et al., 2009; Reveillaud et al., 2008; Vertino et al., 2010).

Quatro das seis principais espécies de corais formadores de recifes, *Lophelia pertusa*, *Solenosmilia variabilis*, *Enallopsammia rostrata* e *Madrepora oculata* coexistem ao longo do talude continental brasileiro (Kitahara 2007; Pires et al. 2007). Além destas espécies, há aproximadamente 56 espécies de corais azooxantelados no Brasil, em comparação com as 18 espécies de corais zooxantelados (Cairns, 2007; Pires, 2007). Nas últimas duas décadas houve um aumento do esforço amostral no Brasil (ver revisão de Pires 2007), visando o levantamento de sua biodiversidade. Ações governamentais como o “Programa de Avaliação do Potencial Sustentável de Recursos Vivos na Zona Econômica Exclusiva – REVIZEE”, junto com iniciativas da indústria petrolífera, como o Projeto Habitats “Heterogeneidade Ambiental da Bacia de Campos” da Petrobras, registraram várias ocorrências de espécies de CAP.

As principais comunidades de CAP registradas no Brasil ocorrem no talude continental ao largo da margem sudeste, nas diferentes bacias da região. Contudo, ainda pouco se conhece sobre os fatores específicos que controlam a distribuição regional dos corais. Isto motivou a identificação das áreas mais adequadas ou potenciais para a distribuição dos CAP relatadas e discutidas neste capítulo. As áreas foram determinadas a partir de modelos de adequabilidade de habitat de máxima entropia (MaxEnt), com a finalidade de indicar áreas com potencialmente maior diversidade de corais azooxantelados ao longo da margem continental brasileira. Além disso, também foram analisados os principais fatores ambientais que determinam o nicho ambiental dos principais corais azooxantelados. Finalmente, os nichos ambientais ocupados por diferentes táxons foram comparados para determinar o grau de sobreposição entre eles e testar se estes são mais similares entre eles do que esperado por chance, i.e., mais similares do que poderiam ser segundo a hipótese de distribuição aleatória.

Os táxons estudados foram cnidários da ordem Scleractinia e da subclasse Octocorallia, com ênfase nas principais espécies de Scleractinia ao longo da margem continental brasileira, *Lophelia pertusa*, *Madrepora oculata*, *Solenosmilia variabilis*, *Enallopsammia rostrata* (todas elas formadoras de recifes), além de *Cladocora debilis* e *Deltocyathus* spp. (escleractínios não formadores de recifes). Os Octocorallia foram analisados como grupo devido à pouca informação disponível em nível taxonômico mais específico.

MÉTODOS

Área de estudo

A área de estudo corresponde à toda margem continental brasileira (Figura 2.1). Esta região apresenta grande diversidade geomorfológica, como cânions, montes submarinhos e planícies abissais com presença de nódulos polimetálicos e outros recursos naturais de importância econômica. De acordo ao programa REVIZEE (Avaliação do Potencial Sustentável de Recursos Vivos na Zona Econômica Exclusiva), a plataforma e talude continental do Brasil podem ser divididos em quatro "porções", de acordo com suas características oceanográficas, biológicas e tipo de substrato dominante: Norte, Nordeste, Central e Sul (Figura 2.1). A porção Norte estende-se por 1.400 km e apresenta

área total de cerca de 488.000 km². Suas profundidades variam de 10 m, na foz do rio Amazonas, a pouco mais de 4.200 m. A Nordeste, a plataforma é estreita (média de 40 km), com quebra em baixa profundidade (médias de 60 m) na altura do Rio Grande do Norte (Vital et al., 2010). Estende-se por cerca de 2.000 km ao longo da costa e tem área equivalente a 1.450.000 km², incluindo vários grupos de ilhas e rochedos (e.g., Atol das Rocas e os arquipélagos de Fernando de Noronha e São Pedro e São Paulo). Ao longo do Nordeste, o talude tem declive abrupto e a maior parte do domínio oceânico é formada por áreas de grande profundidade, entre 4.000 e 5.000 m. A porção Central estende-se por cerca de 1.100 km de linha de costa e tem uma superfície total de 800.000 km². Esta apresenta uma margem continental irregular e destacam-se duas cadeias de montanhas e bancos submarinos: a Cadeia Vitória-Trindade e a Cadeia de Abrolhos, que se estendem até 1.100 km da plataforma continental (Martins and Coutinho, 1981). Finalmente, a porção Sul (que inclui também o Sudeste) tem uma extensão de 2.000 km ao longo da costa e aproximadamente 700.000 km² de área total. Em sua primeira parte (sudeste), o litoral é mais diversificado e acidentado, apresentando também campos de pockmarks (Sumida et al., 2004). A margem continental sul apresenta um contorno irregular, com ondulações de saliências que aumentam a superfície do talude, sendo a parte norte destas ondulações de menor declive. No talude entre 100 e 1000 m de profundidade, destacam-se cones e platôs de diversas dimensões.

Dados de ocorrência de espécies

Dados de ocorrência de corais de mar profundo da Subclasse Octocorallia (Classe Anthozoa) e da Ordem Scleractinia (Classe Anthozoa, Subclasse Hexacorallia) foram compilados para região da plataforma e talude continentais brasileiros (Figura 2.2). Os dados foram obtidos de diferentes fontes: 1) bases de dados globais e regionais, OBIS e projeto Brasileiro REVIZEE; 2) publicações; e 3) observações não publicadas derivadas de projetos conduzidos pela empresa Petróleo Brasileiro S.A. (Petrobras). Os pontos de presença de espécies obtidos da Petrobras foram obtidos de análises de imagens de vídeo obtidas através de veículos submersíveis de operação remota (ROV, na sigla em inglês). Nestes vídeos foram registradas as ocorrências de 4 espécies formadoras de recifes profundos presentes na região da Bacia de Campos: *Lophelia pertusa*, *Madrepora oculata*, *Solenosmilia variabilis* e *Enallopsammia rostrata*.

Figura 2.1. Mapa do Brasil com as porções principais da margem continental que conformam a Zona Econômica Exclusiva. A área de estudo encontra-se indicada pelo retângulo que inclui as quatro porções.

Na margem continental brasileira, os octocorais têm sido pouco estudados, sendo que a maior parte dos registros utilizados no presente trabalho são das porções Norte e Central e pertencem a ambientes mesofóticos entre 30 e 150 m de profundidade. Estes ambientes contêm corais azooxantelados e foram incluídos nas análises, pois embora as regiões mesofóticas não sejam consideradas mar profundo, o limite de 50 m de profundidade foi utilizado para separar os octocorais azooxantelados dos zooxantelados (Cairns 2007). Portanto, é necessária cautela ao analisar tais registros sob o termo “Mar Profundo”.

Os registros de ocorrência de espécies de bases de dados globais geralmente não apresentam uma distribuição uniforme e/ou representativa de todas as áreas, sendo estes geralmente dependentes do esforço de amostragem. Assim, alguns métodos de amostragem, como vídeos por ROVs, podem registrar ocorrências das espécies em distâncias curtas (i.e., < 1 km), o que pode introduzir um viés espacial caso todos os registros sejam mantidos. Portanto, para diminuir a influência do maior esforço amostral em nível local, os dados de ocorrência da região foram filtrados de modo a constar apenas um registro por píxel, sendo cada píxel equivalente a 1 km^2 . Isto também equivale à

representação das variáveis ambientais, deixando apenas uma ocorrência como o máximo em cada píxel (Tabela 2.1).

Figura 2.2. Representação geográfica da presença de corais azooxantelados ao longo da margem continental brasileira obtidos da literatura e de novas ocorrências não publicadas para (A) Octocorallia e (B) Scleractinia.

Variáveis ambientais

As variáveis físico-químicas e biológicas disponíveis para a região foram obtidas de várias bases de dados e classificadas e agrupadas segundo sua natureza como: variáveis batimétricas (Bati), químicas (Quim), hidrológicas (Hidro), de produtividade primária (Prod), oxigênio (Oxi) e outros (Outros) (Tabela 2.2). As variáveis batimétricas foram obtidas a partir da batimetria global 30-arcsecond (SRTM30) (Becker et al., 2009), utilizando o programa ArcGIS 10.3. Estas foram processadas e apresentadas como dados contínuos do fundo marinho em formato raster (aproximadamente 1 km²). Foram usadas as camadas em formato raster das variáveis temperatura, salinidade (Sal), nitrato, fosfato e silicato, desenvolvidas por Davies & Guinotte (2011) (Tabela 2.2).

Tabela 2.1. Número total de ocorrências de corais azooxantelados na margem continental brasileira (obtidos da literatura mais novas ocorrências não publicadas). Encontram-se indicados a quantidade de ocorrências novas (não publicadas) e a quantidade resultante de um filtrado de dados de maneira que só um registro pode ocorrer dentro do mesmo píxel. *Dados utilizados para a modelagem.

Grupo taxonômico	Número de ocorrências	Ocorrências novas	Ocorrências filtradas
Ordem			
Scleractinia	1349	1147	248*
Octocorallia	154		113*
Espécie			
<i>Cladocora debilis</i>	56		54*
<i>Enallopsammia rostrata</i>	230	222	33*
<i>Lophelia pertusa</i>	393	342	75*
<i>Madrepora oculata</i>	115	97	29*
<i>Solenosmilia variabilis</i>	509	486	72*
<i>Deltocyathus spp.</i>	36		33*
Outros	10		

A produtividade primária foi extraída do Ocean Productivity (2016) e consiste em uma estimativa da produtividade a partir do modelo “Vertical generalized productivity model VGPM”, desenvolvido por Behrenfeld & Falkowski (1997). A partir destes dados foi calculada a média anual da produtividade (julho 2002 - dezembro 2014) (“prod.media.m”). Dados de “clorofila *a*” da superfície do mar foram obtidos da “National Aeronautics and Space Administration (NASA) Ocean Color Data Gateway” (Ocean Color Gateway 2016). A partir desses dados foram construídas três variáveis: clorofila-a máxima (Clor.max), clorofila-a mínima (Clor.min) e clorofila-a média (Clor.média). Estas três variáveis de superfície foram calculadas dos dados mensais do período 2002-2008. Outras variáveis de produtividade utilizadas foram o índice de variação sazonal (Índice-vs) e o carbono orgânico particulado (COP), ambas obtidas de Lutz et al. (2007), sendo que a primeira foi criada usando a informação do cenário SRES1B para os anos 2000-2010. Este índice representa o coeficiente de variação da produtividade primária líquida, enquanto o COP é aquele exportado para o fundo marinho desde a superfície do oceano (Lutz et al., 2007).

Diferentes variáveis derivadas da batimetria foram feitas através do uso das ferramentas “Digital Elevation Model Surface (DEM Surface)” (Jennes, 2013) e “Benthic

Terrean Modeller (TEM)" no ArcMap10. Entre estas, foi calculada a “orientação”, que é definida como a direção da máxima pendente (Wilson et al., 2007), usando o método de 4 células. Os valores de orientação variam entre 0° e 360°, começando no Norte (0) e aumentando no sentido horário. A partir desta, foi calculada a “orientação-leste” e “orientação-norte” usando o Sen $((\text{orientação} * \pi) / 180)$ e o Cos $((\text{orientação} * \pi) / 180)$, respectivamente (modificado de Wilson et al. 2007). Assim, para o primeiro caso, um valor de 1 = leste e -1 = oeste. Enquanto que para o segundo, 1 = norte e -1 = sul. Também foi obtido o “declive” como a medida do gradiente batimétrico na direção de máxima inclinação de acordo com o método de 4-células através da ferramenta DEM surface (Jennes, 2013).

Foram calculadas três medidas diferentes de curvatura: a Curvatura Tangencial (Curv.tang), a Curvatura plana (Curv.plan) e a curvatura longitudinal (Curv.long) (Jennes, 2013). As duas primeiras descrevem como a corrente de água pode convergir ou divergir ao passar pelo píxel central. Para a Curv.tang, valores positivos indicam uma curvatura convexa (i.e., a água pode divergir ao fluir pelo ponto central) e valores negativos indicam uma curvatura côncava (i.e., o fluxo da corrente pode convergir ao fluir pelo ponto central) (Jennes, 2013). A Curv.plan é positiva quando a curvatura é convexa (i.e., a água pode divergir quando flui por esse ponto). Valores negativos indicam uma curvatura côncava já que o fluxo da corrente pode convergir nesse ponto. Por outro lado, a curvatura longitudinal descreve se a água acelera ou desacelera ao passar por um determinado ponto. Assim, a Curv.long assume valor positivo quando é côncava (i.e., a água desacelera ao passar pelo ponto central) e valor negativo, quando convexa (i.e., o fluxo da corrente acelera ao passar pelo ponto central). O zero indica um valor indefinido em qualquer dos tipos de curvatura utilizados (Jennes, 2013).

A “rugosidade” foi obtida com a ferramenta DEM surface (Jennes, 2013). Esta medida é a relação entre a área dos píxeis circundantes (3x3) e a área plana dos píxeis que rodeiam o píxel central. Portanto, valores iguais a zero indicam áreas planas e valores altos indicam um terreno irregular e variável (rugoso). Já a “roughness” foi calculada como a diferença entre os valores de batimetria máximo e mínimo dentre os píxeis do retângulo 3x3 que rodeia o píxel central (Wilson et al., 2007). Estas duas variáveis indicam a complexidade do assoalho em uma determinada área.

Os índices de rugosidade de terreno (TRI) e de posição topográfica ou batimétrica (TPI) representam uma medida da variação batimétrica local (i.e., relativa à vizinhança do píxel). O TRI é calculado como a média das diferenças batimétricas absolutas entre o píxel vizinho e o píxel central (Wilson et al., 2007), enquanto que o TPI é calculado com ferramentas TEM do ArcGIS (Wright et al., 2005), baseado em uma grade raster ao invés de um cálculo quadrático. Assim, este último indica se um píxel em particular forma parte de uma área positiva (e.g., topo ou cume) ou negativa (e.g., depressão) em relação aos píxeis vizinhos (Wilson et al., 2007).

As variáveis de velocidade de corrente da água, i.e., a velocidade de corrente horizontal (Vel.reg) e a velocidade de corrente vertical (Vel.vert), foram obtidas da média mensal (1990-2007) do modelo “Simple Ocean Data Assimilation (SODA) versão 2.0.4” (Carton et al., 2005).

Tabela 2.2. Variáveis ambientais usadas para a modelagem da adequabilidade de habitat de corais de mar profundo ao largo da margem continental brasileira.

	Variável	Nome	Referência	Unidade
B a t i m e t r i a	Aspecto	Aspecto	Jenness, (2013)	graus
	Aspecto Leste	Leste	Wilson et al., (2007)	
	Aspecto Norte	Norte	Wilson et al., (2007)	
	Batimetria	srtm30		metros
	Curvatura longitudinal	Curv.long	Jenness, (2013)	
	Curvatura Plana	Curv.plan	Jenness, (2013)	
	Curvatura Tangencial	Curv.tang	Jenness, (2013)	
	Índice de posição topográfica	TPI	Wilson et al., (2007)	
	Índice de rugosidade de terreno	TRI	Wilson et al., (2007)	
	Declive	Declive	Jenness, (2013)	graus
	Roughness	Roughness	Wilson et al., (2007)	
	Rugosidade	Rugosidade	Jenness, 2013	
C a r b	Compensação da Aragonita	Arag-1	Orr et al., (2005)	Ω_{ARAG}
	Compensação da Aragonita	Arag-2	Steinacher et al., (2009)	Ω_{ARAG}
	Compensação da Calcita	Calc-1	Orr et al., (2005)	Ω_{CALC}
	Compensação da Calcita	Calc-2	Steinacher et al., (2009)	Ω_{CALC}
H i d r o	Velocidade da corrente de água horizontal	Flu.reg	Carton et al., (2005)	$m.s^{-1}$
	Velocidade da corrente de água vertical	Flu.ver	Carton et al., (2005)	$m.s^{-1}$
	Oxigênio dissolvido	Oxi.dis	Garcia et al., (2006)	$ml\ l^{-1}$
	Porcentagem de Oxigênio	Oxi.porc	Garcia et al., (2006)	% O_2

O x i P r o d u t i v i d a d e	Utilização de Oxigênio	Oxi.util	Garcia et al., (2006)	mol O ₂
	Carbono Orgânico Particulado	POC	Lutz et al., (2007)	g _C m ⁻² no ⁻¹
	Índice de variação sazonal	Índice-vs	Lutz et al., (2007)	
	Produtividade Primária (máxima)	Clor.max	NASA Ocean Color	g _C m ⁻² ano ⁻¹
	Produtividade Primária (média)	Clor.med	NASA Ocean Color	g _C m ⁻² ano ⁻¹
	Produtividade Primária (mínima)	Clor.min	NASA Ocean Color	g _C m ⁻² ano ⁻¹
	Produtividade primária (Vertically generalised productivity model)	Prod.média.m	Behrenfeld & Falkowski (1997)	g _C m ⁻² ano ⁻¹
Q u i a r i a l i z a d o	Alcalinidade	Alcalinidade	Steinacher et al., (2009)	mmol l ⁻¹
	Carbono Inorgânico Dissolvido	CID	Steinacher et al., (2009)	mmol l ⁻¹
	Fosfato	Fosfato	Garcia et al., (2006)	mmol l ⁻¹
	Nitrato	Nitrato	Garcia et al., (2006)	mmol l ⁻¹
	Salinidade	Salinidade	Boyer et al., (2005)	pss
	Silicato	Silicato	Garcia et al., (2006)	mmol l ⁻¹
T e m p	Temperatura	Temperatura	Boyer et al., (2005)	°C

Seleção das variáveis

As modelagens de distribuição de habitat adequado e a comparação de nicho ambiental ocupado foram feitas com as sete variáveis ambientais que mais explicaram a distribuição de cada táxon, sendo uma de cada grupo estabelecido anteriormente (Tabela 2.2). A importância das variáveis dentro de cada grupo foi determinada pelo procedimento jack-knife (Phillips et al., 2009). Este procedimento compara a contribuição de cada variável entre dois modelos, um com a variável de interesse e o outro sem ela, repetindo essa comparação para todas as variáveis (uma a uma). Portanto, indica quanta informação única contribui para o modelo, de maneira a melhorar ou não o mesmo. Modelos de aprendizagem de máquina como o MaxEnt tem um grande poder para lidar com variáveis correlacionadas (Elith et al., 2011). Contudo, para evitar incluir variáveis de pouca importância na biologia dos corais, mas correlacionadas com variáveis verdadeiramente importantes para os corais, foram escolhidas variáveis com coeficiente de correlação (r) menores do que $|0,7|$ baseado em uma matriz de correlação criada a partir de 10000 pontos aleatórios da área de estudo (Figura 2.5). No caso da temperatura, profundidade, estado de saturação da calcita e da aragonita, que estiveram fortemente

correlacionadas ($r > 0,7$) (Figura 2.3), decidiu-se manter essas variáveis para a modelagem devido a importância que possuem na biologia dos corais.

Figura 2.3. Correlação de Pearson entre as variáveis ambientais da margem continental brasileira criada a partir de pontos aleatórios (background). As diferentes cores indicam diferentes graus de correlação segundo a referência da paleta de cores. Os valores de correlação não significativa aparecem em branco (nível de significância de 0,5).

Modelos de máxima entropia “MaxEnt”

A distribuição de adequabilidade de habitat ou distribuição potencial para os CAP na margem continental brasileira foi determinada a partir do algoritmo de máxima entropia (MaxEnt) utilizando o programa Maxent 3.3k. O MaxEnt gera modelos de adequação de habitat baseados em distribuições conhecidas e na série de dados ambientais

da área estudada. Estes modelos predizem as áreas mais propensas à ocorrência dos organismos (Araújo & Guisan 2006).

O processo de modelagem consta de diferentes partes: formulação, ajuste, seleção e validação dos modelos. O MaxEnt calcula a distribuição de probabilidade da máxima entropia, i.e., a mais espalhada ou mais próxima da uniforme (Phillips et al., 2006). Essa distribuição está sujeita a restrições impostas pela informação disponível sobre a distribuição observada das espécies e as condições ambientais em toda a área de estudo. O método de Máxima Entropia usa a covariância entre a densidade probabilística das condições ambientais nos locais de ocorrência da espécie ($f_1(z)$) e a densidade probabilística das condições das variáveis ambientais em pontos aleatórios da área de estudo (background) ($f(z)$), para estimar a razão $f_1(z)/f(z)$. Ou seja, faz uma estimativa da distância ou diferença entre $f_1(z)$ (o que é consistente com os dados de ocorrência) e um outro modelo $f(z)$ (modelo nulo de uma distribuição de probabilidade uniforme). Essa distância é dada pela Entropia Relativa (ER) de $f_1(z)$ em relação à $f(z)$, também conhecida como divergência ou distância de Kullback-Leibler (Elith et al., 2011).

Considerando $P(x)$ e $Q(x)$ duas distribuições de probabilidade distintas, a Distância de Kullback-Leibler (DKL) entre ambas é dada por: $DKL(P||Q) = P(x) \log(P(x)/Q(x))$. Deste modo, o modelo com menor divergência terá menor perda de informação (Burnham & Anderson 2001), ou seja, representará melhor o processo que gerou os dados. Para isto, o MaxEnt encaixa o modelo segundo feições que são transformações das variáveis que permitem uma modelação de relações potencialmente complexas entre as variáveis e os pontos de presença. A distribuição do MaxEnt que minimiza a ER é a mesma que a distribuição de Gibbs, que maximiza a log-verossimilhança (Della Pietra et al., 1997).

Distribuição de Gibbs:

$$f_1(z) = f(z) \cdot e^{\eta(z)}$$

onde $\eta(z) = \alpha + \beta \cdot h(z)$, α é uma constante de normalização que garante que $f(z)$ se integre a 1; β é o vetor de coeficientes que servem de parâmetros que dão o peso da contribuição das diferentes variáveis no modelo; e $h(z)$ é um vetor de feições.

Portanto, o objetivo do MaxEnt é modelar a função $e^{\eta(z)}$, que garante a razão $f_1(z)/f(z)$. Esse é um modelo log-linear, similar aos Modelos Lineares Generalizados

(MLGs). Para resolver a função $\eta(\mathbf{z})$, o MaxEnt calcula os coeficientes β do modelo, pois estes parâmetros medem ou pesam a contribuição de cada característica ou variável ambiental para a presença da espécie. O MaxEnt lida com essa questão definindo um limite de erro padrão ou desvio máximo permitido (Phillips & Dudik 2008), sendo:

$$\lambda_j = \lambda \sqrt{s^2[h_j]/m}$$

λ_j é o parâmetro de regularização para a variável h_j , sendo $s^2[h_j]$ a variância da variável ambiental h_j para os sítios de presença (m), e λ o parâmetro de regularização para evitar gerar modelos muito complexos.

Esse parâmetro corresponde à largura do intervalo de confiança e, portanto, ele toma a forma do erro padrão (expresso na raiz quadrada) multiplicado pelo parâmetro λ de acordo com o nível de confiança desejado. Assim, o limite do erro padrão λ_j é calculado para cada variável (Elith et al., 2011).

Em geral não conhecemos o valor dos parâmetros e, portanto, eles são estimados a partir das amostras. O programa ajusta o modelo fazendo a estimativa dos parâmetros que maximiza a função de log-verossimilhança, que garante a convergência à distribuição de máxima entropia (Phillips et al., 2004). Assim, o ajuste dos modelos é medido nos locais de ocorrência, utilizando a probabilidade de log-verossimilhança.

A função de log-verossimilhança consiste na aplicação de um logaritmo na função de verossimilhança. Esta função se baseia no Princípio de Verossimilhança, o qual diz que: dado que há mais de uma explicação para um conjunto de dados, cada hipótese atribui uma probabilidade diferente aos dados. Portanto, a explicação mais plausível será aquela que atribuir maior probabilidade aos dados. A função de log-verossimilhança mede a plausibilidade de cada valor do parâmetro numa escala relativa, isto é, em comparação com os demais valores possíveis do parâmetro (Prado & Batista, 2014). Essa abordagem é mais adequada para análises de distribuição de espécies com dados apenas de presença, já que a log-verossimilhança faz o cálculo nesses sítios (Elith et al., 2011). Além disso, esta abordagem permite comparar quantas hipóteses se desejar. Há várias hipóteses sobre as relações entre as variáveis ambientais e seus efeitos sobre a presença da espécie, ou seja, existem vários modelos possíveis para os quais se calcula a máxima log-verossimilhança. Assim, o MaxEnt gera modelos resultantes de todas as possíveis

combinações de pares de covariáveis (linear, produtos, quadrática, articulada, limiar e categorica) permitindo interações (Elith et al., 2011).

Modelagem e avaliação dos modelos

Os modelos de máxima entropia foram alimentados com diversas camadas de dados de sistemas de informação geográfica (SIG) de variáveis ambientais, assim como, dados de ocorrência de espécies. A seleção das variáveis foi feita mediante procedimento de jack-knife de área abaixo da curva (AUC, na sigla em inglês) seguindo a metodologia usada por Yesson et al., (2012). A importância de cada variável foi determinada por meio do procedimento de jack-knife e pela porcentagem da contribuição no modelo final (Phillips et al., 2009). Os modelos foram desenvolvidos a partir de 70% dos dados de ocorrência, sendo os 30% restantes utilizados para avaliar a performance do modelo. Foram utilizadas as configurações-padrão (default) do MaxEnt, com um máximo de 500 interações, limite de convergência igual a 0,00001 e no máximo 10.000 pontos de fundo ou “background” aleatoriamente distribuídos na área de estudo. Os mapas resultantes da modelagem apresentam os valores da predição como valores logísticos entre 0-1, e representam a adequabilidade do habitat no píxel, sendo que valores mais próximos a 1 indicam maior adequabilidade. O índice de adequabilidade de habitat pode ser interpretado como a probabilidade de presença da espécie no píxel (Phillips & Dudi 2008).

A avaliação dos modelos foi realizada segundo a curva ROC (Característica Operativa do Receptor) (Fielding & Bell 1997). A curva ROC representa a relação entre a taxa de verdadeiros positivos contra a de falsos positivos para cada entrada. Um ponto (x, y) indica que, para cada entrada, o fator (classificador) determina uma fração x dos exemplos negativos como positivos (i.e., falsos positivos) e uma fração y de exemplos positivos como positivos (i.e., verdadeiros positivos). A significância dessa curva é medida segundo a área abaixo da curva ROC (AUC) (Fielding & Bell 1997). Este método de classificação determina a diferença entre a distribuição determinada pelo modelo em comparação com uma distribuição aleatória. Portanto, um valor de 0,8 indica que 80% das vezes, a seleção de pontos aleatórios do grupo de presenças tem uma maior probabilidade do que os pontos escolhidos do grupo aleatório (background). Portanto, enquanto o melhor modelo tem um AUC de 1, um AUC de 0,5 indica que a discriminação

do modelo não é melhor do que a de um modelo aleatório. Segundo Swets (1988), modelos com valores $AUC > 0,9$ são considerados altamente acurados, valores entre 0,7–0,9 são úteis e aqueles menores que 0,7 são pouco acurados. Outra métrica utilizada para avaliação foi o “Teste de ganho”, o qual pode ser interpretado como a probabilidade logarítmica média das ocorrências usadas para testar o modelo. Por exemplo, um teste de ganho de 2 indica que a probabilidade média de ocorrência no ponto usado para testar o modelo é exp. (2), equivalente a 7,4 vezes maior do que a de um píxel aleatório (Riordan & Rundel 2009).

Mapas de sobreposição da distribuição potencial dos táxons

A partir dos mapas de adequabilidade de habitat foram gerados mapas com a sobreposição entre a distribuição potencial de Scleractinia e Octocoralla, e também da sobreposição entre as espécies de escleractínios estudadas. A partir destes foram determinados os locais com maior diversidade e, portanto, de maior prioridade para exploração e proteção. Os mapas da sobreposição da distribuição potencial dos táxons foram gerados a partir de mapas binários da distribuição potencial de cada espécie. Os mapas binários diferenciam áreas adequadas (1) e não adequadas (0) a partir de um limiar de corte, sendo o limiar utilizado o valor de adequabilidade de habitat que maximiza a soma entre especificidade e sensibilidade da predição segundo os dados de teste (MaxSS) (Jiménez-Valverde and Lobo, 2007; Liu et al., 2013).

Nichos ambientais

O nicho ambiental ocupado foi gerado para cada táxon através de análise de componentes principais (ACP). Cada um desses nichos representa as condições ambientais adequadas ocupadas, determinadas pelas sete variáveis mais importantes na distribuição das espécies (obtidas através do procedimento jack-knife para seleção das variáveis ambientais – ver página 18). O espaço ambiental delimitado pelos eixos foi dividido em células de 100 x 100 píxeis. Em cada célula foi calculada a densidade de Kernel "suavizada" das ocorrências da espécie e a densidade de Kernel "suavizada" das condições ambientais disponíveis na área de estudo. A primeira função de densidade foi dividida pela segunda em cada célula para determinar o nicho “ocupado” da espécie. O

uso da densidade suavizada de Kernel para padronizar a densidade das espécies permite uma melhor estimativa da sobreposição dos nichos e diminui o efeito de bacios amostrais. Como resultado foi obtida a distribuição de densidade padronizada da ocupação do ambiente pelo táxon (Broennimann et al., 2012). Finalmente, foi estimada a sobreposição de nicho usando a métrica “D” de Schoener (Broennimann et al., 2012; Schoener, 1970). Esta abordagem nos faz mudar de um espaço geográfico para um espaço ambiental multivariado, o que permite uma comparação independente do esforço de amostragem e da resolução das variáveis ambientais (para maior detalhe do método utilizado ver Broennimann et al., 2012).

Para a comparação dos nichos foram feitos testes de similaridade e equivalência de nichos par-a-par, respectivamente (Warren et al., 2008). O primeiro teste avalia se os nichos são mais similares do que esperado por chance a partir de comparações recíprocas entre a área ocupada pela espécie (pontos de ocorrência) e uma área aleatória, gerada de pontos de ocorrência aleatórios na área de estudo (ou background). Considerando que as espécies têm uma grande capacidade de dispersão e que não há barreiras, a área de estudo total representa uma área que poderia ser colonizada. O segundo teste avalia se os nichos das espécies são diferenciáveis na área de estudo. Ou seja, compara a área ocupada pela espécie A (n_A , i.e., número de pontos de ocorrência da espécie A) e uma área gerada de n_A pontos de ocorrência escolhidos aleatoriamente A' dentre os pontos de ocorrência da espécie A e B na área de estudo. Cada par de comparação (A vs A') foi permutado aleatoriamente 99 vezes para testar a significância do teste contra uma distribuição aleatória dos dados. Todas as análises foram feitas no programa R (R Development Core Team 2010) com funções do pacote “ecospat” (Broennimann et al., 2015). Finalmente, para uma maior compreensão das diferenças na amplitude das condições ambientais habitadas por cada espécie com relação a cada fator ambiental, foi apresentada a densidade de kernel das ocorrências das espécies nas diferentes condições ambientais ocupadas segundo cada variável individualmente.

RESULTADOS

Distribuição

Houve variação nas condições ambientais presentes nos pontos de ocorrência dos corais na margem continental brasileira. Para Scleractinia e Octocorallia, a maioria das ocorrências esteve em águas supersaturadas em aragonita e calcita (i.e., $\Omega_{\text{CALC}} \geq 1$), porém, houve algumas ocorrências em águas insaturadas em aragonita (Figura 2.4). As espécies estiveram geralmente restritas a profundidades menores que 1250 m, com exceção de *C. debilis* e *Deltocyathus* spp., que foram encontradas em profundidades maiores (Figura 2.4). Quanto à temperatura, *C. debilis* e *Deltocyathus* spp. estiveram presentes em um amplo gradiente 4-20°C, enquanto que *E. rostrata*, *L. pertusa*, *M. oculata* e *S. variabilis* foram um pouco mais restritas (4-15°C) (Figura 2.5). A velocidade da corrente horizontal foi geralmente menor que 0,1 m.s⁻¹ nos pontos de presença, sendo áreas com baixas quantidades de carbono orgânico particulado (0-20 g C_{org} m⁻² ano⁻¹).

Figura 2.4. Curvas de densidade de Kernel das condições ambientais ocupadas por Octocorallia (linha tracejada) e Scleractinia (linha contínua) na margem continental brasileira, diferenciando as variáveis que determinaram os nichos individualmente.

Figura 2.5. Curvas de densidade de Kernel das condições ambientais na margem continental brasileira ocupadas por *Enallopsammia rostrata* (azul), *Lophelia pertusa* (vermelho), *Madrepora oculata* (verde escuro), *Solenosmilia variabilis* (cinza), *Cladocora debilis* (linha tracejada preta) e *Deltocyathus* spp. (linha tracejada amarela), diferenciando as variáveis que determinaram os nichos individualmente.

Variáveis selecionadas

As variáveis selecionadas para os modelos finais diferiram um pouco de acordo com a ecologia da espécie ou grupo (Tabelas 2.3 e 2.4). As variáveis mais importantes para ambos os grupos (Scleractinia e Octocorallia) foram geralmente o estado de saturação da calcita, profundidade (srtm30), velocidade de corrente da água regional, COP, oxigênio dissolvido, alcalinidade e temperatura. As exceções foram o silicato, mais importante para Octocorallia e a alcalinidade, para os escleractínios. Dentro de Scleractinia, as variáveis químicas e de oxigênio foram diferentes para *C. debilis*, sendo de maior importância o estado de saturação da aragonita e o oxigênio dissolvido. Já para *Deltocyathus* spp., as variáveis mais importantes foram o estado de saturação da aragonita e o silicato (Tabela 2.4). Os fatores que mais contribuíram à adequabilidade do habitat das quatro espécies formadoras de recife foram os mesmos.

Tabela 2.3. Valores de área abaixo da curva (AUC) de modelos de MaxEnt construídos com uma única variável para os táxons Octocorallia e Scleractinia na margem continental brasileira. Os valores em negrito indicam a variável que mais explicou a distribuição do táxon, dentro de cada tipo de variáveis e, portanto, que foram utilizadas para os modelos de adequabilidade de habitat finais.

TIPO DE VARIÁVEL	VARIÁVEIS	SCLERACTINIA	OCTOCORALLIA
CARB	Arag-1	0,9534	0,9248
	Arag-2	0,9436	0,9233
	Calc-1	0,9586	0,9269
	Calc-2	0,9453	0,9206
BAT	Srtm30	0,9616	0,9311
	Roughness	0,5776	0,5195
	Rugosidade	0,5497	0,6296
	Declive	0,6015	0,7215
	TPI	0,7899	0,5012
	TRI	0,6912	0,483
	Orientação	0,7323	0,4834
	Leste	0,5155	0,5079
	Norte	0,584	0,6074
	Curv.plan	0,6129	0,7327
	Curv.long	0,6079	0,7277
	Curv.tang	0,6115	0,7435
HIDRO	Flu.reg	0,8641	0,9231
	Flu.ver	0,702	0,6403
	Índice-vs	0,8216	0,7848

PROD	Clor.max	0,8211	0,8456
	Clor.med	0,8425	0,8334
	Clor.min	0,8211	0,8456
	COP	0,9232	0,8621
	Prod.media.m	0,845	0,809
OXI	Oxi.util	0,8377	0,8954
	Oxi.dis	0,8953	0,939
	Oxi.porc	0,7719	0,8992
QUIM	Alcalinidade	0,9376	0,901
	CID	0,8555	0,9214
	Nitrato	0,8622	0,8829
	Fosfato	0,8811	0,9249
	Salinidade	0,908	0,9082
	Silicato	0,9129	0,9273
TEMP	Temperatura	0,9584	0,9309

Tabela 2.4. Valores de área abaixo da curva (AUC) de modelos de MaxEnt construídos com uma única variável para as espécies de Scleractinia na margem continental brasileira. Os valores em negrito indicam a variável que mais explicou a distribuição do táxon, dentro de cada tipo de variáveis e, portanto, que foram utilizadas para os modelos de adequabilidade de habitat finais.

VARIÁVEIS		<i>C. debilis</i>	<i>Deltocyathus spp.</i>	<i>E. rostrata</i>	<i>L. pertusa</i>	<i>M. oculata</i>	<i>S. variabilis</i>
CARB	Arag-1	0,9671	0,953	0,9517	0,9584	0,9626	0,9655
	Arag-2	0,9691	0,9234	0,9084	0,9497	0,9583	0,8883
	Calc-1	0,9663	0,9524	0,955	0,9605	0,966	0,9754
	Calc-2	0,9697	0,9255	0,9215	0,9548	0,959	0,8996
BAT	srtm30	0,9737	0,9659	0,9905	0,9887	0,9884	0,9859
	Curv.tang.	0,537	0,6183	0,5601	0,6807	0,5304	0,5299
	TPI	0,5409	0,6131	0,5444	0,5698	0,3535	0,489
	TRI	0,4546	0,5222	0,7467	0,7254	0,828	0,772
	Aspecto	0,7461	0,782	0,7487	0,7308	0,9239	0,8258
	Leste	0,6351	0,5874	0,688	0,6935	0,8727	0,7425
	Norte	0,6824	0,7362	0,6693	0,6332	0,8876	0,7423
	Curv.plan	0,5007	0,5686	0,4305	0,6651	0,5452	0,5256
	Curv.long	0,5618	0,6489	0,7235	0,4926	0,3355	0,4743
	Roughness	0,4425	0,5135	0,7622	0,7254	0,8468	0,8139
	Rugosidade	0,3925	0,609	0,7936	0,7312	0,8366	0,7994
	Declive	0,384	0,5367	0,7409	0,7237	0,8292	0,7817
HIDRO	Fl.reg	0,921	0,7648	0,8992	0,9262	0,9366	0,8951
	Fl.vert	0,3299	0,2592	0,775	0,2677	0,8202	0,7374
PROD	Índice-vs	0,9482	0,9311	0,7976	0,8292	0,8257	0,7998
	Clor.max	0,9493	0,78	0,856	0,8358	0,8733	0,8101
	Clor.med	0,9506	0,8158	0,8911	0,8913	0,8898	0,8407

	Clor.min	0,9493	0,78	0,856	0,8358	0,8733	0,8101
	COP	0,9662	0,9555	0,9782	0,969	0,9807	0,9749
	Prod.med.m	0,9547	0,8389	0,8977	0,8756	0,8753	0,8518
OXI	Oxi.util	0,9126	0,677	0,4998	0,8018	0,7471	0,6587
	Oxi.dis	0,8654	0,8969	0,9741	0,9021	0,9616	0,9738
	Oxi.porc	0,894	0,6299	0,7756	0,7379	0,4916	0,7653
QUIM	Alcalinidade	0,9361	0,9424	0,9826	0,9895	0,964	0,9895
	CID	0,9345	0,7986	0,6752	0,7998	0,904	0,7998
	Nitrato	0,8761	0,7474	0,4008	0,8237	0,704	0,8237
	Fosfato	0,8669	0,8148	0,5277	0,8729	0,7	0,8729
	Salinidade	0,8424	0,6082	0,8715	0,9332	0,5265	0,9332
	Silicato	0,9422	0,887	0,8503	0,8955	0,9615	0,8955
TEMP	Temperatura	0,9678	0,953	0,9729	0,9805	0,9815	0,964

Importância das variáveis selecionadas na predição de habitat adequado

Os fatores mais importantes na distribuição de adequabilidade de habitat de *Octocorallia* foram a profundidade, silicato e oxigênio dissolvido (Tabela 2.5), com maior adequabilidade ($>0,3$) em locais entre 50 e 1500m de profundidade, 2-10 de silicato e com concentrações de oxigênio dissolvido entre 3,7 - 4,7 ml l⁻¹ e maiores a 6 ml l⁻¹, aproximadamente (Figura A.i, apêndice).

Enquanto que as variáveis mais importantes do modelo de *Scleractinia* foram a temperatura e a profundidade, com maior adequabilidade entre 200 e 1200 m de profundidade e temperaturas entre 4 e 15° C (Figura A.i, apêndice). A importância de cada variável na distribuição final variou entre as espécies de *Scleractinia*. A profundidade foi a mais importante para *L. pertusa*, *M. oculata* e *S. variabilis*, que tiveram maior adequabilidade entre 200 e 1500 m, e a segunda em importância para *E. rostrata*, com maior adequabilidade entre 300 e 1000m aproximadamente. O fator mais importante para *E. rostrata* foi o COP (37,7%), sendo condição mais adequadas entre 5 e 15gC_{org}m⁻²ano⁻¹. O COP também foi importante para *L. pertusa* (Tabela 2.6), com condições adequadas entre 5 e 40 gC_{org}m⁻² ano⁻¹. A alcalinidade foi muito importante para as quatro espécies, em especial para *L. pertusa* e *E. rostrata*. O oxigênio dissolvido foi um fator importante para *S. variabilis*, mostrando maior adequabilidade entre 3,7 e 4,7 ml l⁻¹ de oxigênio dissolvido aproximadamente. Enquanto este contribuiu pouco para os modelos das outras espécies (Tabela 2.6).

Tabela 2.5. Variáveis utilizadas para a modelagem dos grupos Scleractinia e Octocorallia na margem continental brasileira com a importância de cada variável para os modelos, segundo os valores de AUC e a porcentagem de contribuição (%).

	AUC		Contribution (%)	
	Scleractinia	Octocorallia	Scleractinia	Octocorallia
Alcalinidade	0,9557		3,6697	
Silicato		0,9275		5,4475
Calc-1	0,9616	0,9503	4,491	13,1098
Arag-1				
COP	0,941	0,8623	7,8371	0,1948
Flu.reg	0,8914	0,9232	3,6609	1,3332
srtm30	0,9721	0,9313	44,1542	11,8407
Oxi.dis	0,8856	0,9392	4,0994	38,6822
Temperatura	0,9616	0,9311	32,0877	29,3919

Áreas de adequabilidade de habitat e performance dos modelos

Todos os modelos tiveram uma ótima performance, com $AUC > 0,979$ e teste de ganho $> 2,8$ (Tabela 2.5). O modelo de Octocorallia apresentou uma ampla área de adequabilidade ao longo da margem continental brasileira, incluindo a porção Norte, Nordeste e Central da margem continental brasileira. Sendo observada adequabilidade de habitat na região da cadeia Vitória-Trindade e a elevação de Rio Grande (30°S 35°W) (Figura 2.6).

A classe Scleractinia apresentou maior adequabilidade na porção Central e Sul da margem continental brasileira (Figura 2.7). Os modelos de *L. pertusa*, *M. oculata* e *E. rostrata* (Figuras 2.8, 2.9 e 2.10, respectivamente) foram os de melhor performance e indicaram maior adequabilidade entre 20°S 37°W e 30°S 50°W. Porém, a área de habitat adequado para *E. rostrata* foi menor. A área mais adequada para *S. variabilis* foi mais restrita, concentrada entre 20°S 40°W e 42°S 23°W, correspondente às Bacias de Campos e Santos nas porções central e sul, respectivamente (Figura 2.11). O modelo para *Delthyocyathus* spp. apresentou a menor acurácia do grupo (Tabela 2.6), com maior adequabilidade para na porção central e sul, entre 20°S 40°W e 42°S 23°W (Figura 2.12). Porém, *Delthyocyathus* pode incluir um conjunto de espécies, o que pode ter implicações para a amplitude da área devido aos diferentes requerimentos ambientais específicos. Por último, o modelo de *C. debilis* teve boa performance, com maior adequabilidade na porção Central e Sul (Figura 2.13).

Tabela 2.6. Variáveis selecionadas para a modelagem das espécies de Scleractinia com as porcentagens da contribuição e os valores de AUC para cada variável no modelo. Em negrito encontram-se destacadas as três variáveis mais importantes para cada modelo.

	<i>C. debilis</i>	<i>L. pertusa</i>	<i>M. oculata</i>	<i>S. variabilis</i>	<i>E. rostrata</i>	<i>Deltocyathus</i> spp.
Contribuição (%)						
Alcalinidade		24,9798	5,1128	10,6318	21,5685	0,2818
Silicato	1,5646					
Calc-1		0,1954	1,6359	0,8096	0,415	
Calc-2	2,6144					
Arag-1						4,9578
COP	46,9988	15,0884	11,8267	2,4261	37,9059	23,7195
Flu.reg	0,6995	5,4747	4,1786	11,3208	5,6776	4,0383
srtm30	39,3052	45,5472	48,5569	57,6543	24,9891	51,1199
Oxi.dis	1,2353	7,4666	6,0427	17,1338	7,4334	0,9506
Temperatura	7,5822	1,2479	22,6465	0,0237	2,0105	14,9321
AUC						
Alcalinidade		0,9828	0,9959	0,9405	0,9826	0,9133
Silicato	0,9697					
Calc-1		0,9634	0,9637	0,9742	0,955	
Calc-2	0,9662					
Arag-1						0,9683
COP	0,921	0,973	0,9931	0,8453	0,9782	0,9434
Flu.reg	0,9737	0,8796	0,9566	0,907	0,8992	0,6274
srtm30	0,9126	0,9879	0,9951	0,9856	0,9905	0,9595
Oxi.dis	0,9422	0,9375	0,9671	0,9011	0,9741	0,8913
Temperatura	0,9678	0,9825	0,9951	0,9651	0,9729	0,9635

Embora o grau de adequabilidade para os escleractínios tenha sido maior nas porções Central e Sul, os mapas binários indicaram que a área com adequabilidade mínima para a sobrevivência dos corais de ambos grupos, segundo o limiar que maximiza a soma entre sensibilidade e especificidade do modelo, inclui a porção Central e Sul (Figura 2.14 A e C, respectivamente). Todas as espécies de escleractínios estudadas têm áreas de distribuição potencial na porção Nordeste, ao largo dos estados do Ceará e Rio Grande do Norte, assim como na margem continental de Sergipe e Bahia (Figuras 2.15 A e B, respectivamente). A distribuição também foi compartilhada pelas espécies ao longo da porção Central e Sul (Figuras 2.15 C e D, respectivamente). A Elevação de Rio Grande, embora localizada fora da zona exclusiva econômica do Brasil, também alberga habitat adequado para os táxons estudados (Figuras 2.14 B e 2.15 E).

Tabela 2.7. Métricas de validação dos modelos de adequabilidade de habitat dos diferentes táxons na margem continental brasileira segundo o ganho e o valor de área abaixo da curva (AUC). Valores de ganho maiores que 2 e de AUC maiores que 0,8 indicam que o modelo prediz bem a distribuição de adequabilidade de habitat do táxon.

TÁXON	NÚMERO DE OCORRÊNCIAS USADAS NA MODELAGEM	VALOR DE GANHO	AUC
SCLERACTINIA	187	2,8619	0,979
OCTOCORALLIA	80	2,3362	0,9431
<i>Lophelia pertusa</i>	65,7	3,8405	0,9909
<i>Enallopsammia rostrata</i>	29,7	4,3639	0,9902
<i>Solenosmilia variabilis</i>	63,9	4,0437	0,9894
<i>Madrepora oculata</i>	26,1	4,0961	0,9811
<i>Cladocora debilis</i>	38	3,2275	0,9845
<i>Deltocyathus spp.</i>	24	0,322	0,8707

Figura 2.6. Predição de adequabilidade de habitat para Octocorallia na margem continental brasileira (mapa à esquerda). Áreas mais adequadas: A) Porção Norte e B) Porção Central-Sudeste.

Figura 2.7. Predição de adequabilidade de habitat para *Scleractinia* na margem continental brasileira (mapa à esquerda). Áreas mais adequadas: A) Porção Central e B) Porção Sul.

Figura 2.8. Predição de adequabilidade de habitat para *Lophelia pertusa* na margem continental brasileira (mapa à esquerda). Áreas mais adequadas: A) Porção Central e B) Porção Sul.

Figura 2.9. Predição de adequabilidade de habitat para *Madrepora oculata* na margem continental brasileira (mapa à esquerda). Áreas mais adequadas: A) Porção Central e B) Parte sudeste da Porção Sul.

Figura 2.10. Predição de adequabilidade de habitat para *Solenosmilia variabilis* na margem continental brasileira (mapa à esquerda). A) Porção Central, com maior adequabilidade de habitat.

Figura 2.11. Predição de adequabilidade de habitat para *Enallopsammia rostrata* na margem continental brasileira (mapa à esquerda). Áreas mais adequadas: A) Porção Central e B) Parte da Porção Sul.

Figura 2.12. Predição de adequabilidade de habitat para *Deltocyathus* spp. na margem continental brasileira (mapa à esquerda). Áreas mais adequadas: A) Porção Central e B) Parte sudeste da Porção Sul.

Figura 2.13. Predição de adequabilidade de habitat para *Cladocora debilis* na margem continental brasileira (mapa à esquerda). Áreas mais adequadas: A) Porção Central e B) Porção Sul.

Figura 2.14. Mapa da distribuição potencial de Octocorallia (rosa) e Scleractinia (azul claro) e áreas de sobreposição da distribuição potencial de ambos grupos (laranja) na margem continental brasileira (mapa à esquerda). Áreas com maior sobreposição da distribuição potencial de ambos grupos: A) Porção Central, B) elevação de Rio Grande e C) Porção Sul. Limiar utilizado: Máxima soma entre sensibilidade e especificidade de teste.

Figura 2.15. Mapa da sobreposição da distribuição potencial das espécies de Scleractinia na margem continental brasileira (mapa principal) segundo o limiar de máxima sensibilidade mais especificidade. Diferentes cores indicam o número de espécies que compartilham a mesma área de distribuição potencial. As áreas com maior diversidade encontram-se em: A) talude norte da porção Nordeste, no território do estado de Rio Grande do Norte; B) talude leste da porção Nordeste, no estado da Bahia; C) Talude da porção central, incluindo as margens das ilhas submersas da cadeia Vitoria-Trindade; D) Margem continental da porção Sul, até aproximadamente 30° S no estado de Rio Grande do Sul; E) Elevação de Rio Grande, em águas internacionais do Atlântico Sudoeste.

Nicho ambiental

Os nichos ambientais ocupados por Octocorallia e Scleractinia foram determinados pela profundidade, temperatura, saturação da calcita, COP, alcalinidade e velocidade da corrente da água horizontal na componente principal 1 (CP1) e pela

quantidade de oxigênio dissolvido na CP2. Estas componentes explicaram o 68,8% e 11,5%, respectivamente, da variação nas condições ambientais ocupadas pelos corais (Figura 2.16). Segundo a análise de ordenação, os octocorais possuem um nicho ambiental mais amplo do que os corais escleractínios, ocupando um maior gradiente principalmente da CP1 (Tabela 2.8). Já na CP2, ambos tiveram distribuição ampla. Os centros de densidade dentro do nicho ambiental estiveram bem diferenciados entre os grupos na CP1. Por esta razão, a sobreposição dos nichos entre grupos foi pequena ($D=0,11$) (Tabela 2.9).

O nicho ocupado por Scleractinia teve o centro de densidade entre duas nuvens de maior densidade de ocorrências do grupo (Figura 2.17 A). A partir dos nichos específicos, foi observado que estes pontos de maior densidade do grupo Scleractinia correspondem com o centro do nicho ambiental das espécies formadoras de recife e o das espécies não formadoras de recife, *C. debilis* e *Deltocyathus* spp. Assim, o nicho ambiental de *C. debilis* e *Deltocyathus* spp. teve o centro de densidade em condições de oxigênio dissolvido menores que a dos nichos das espécies formadoras de recifes e ocuparam um amplo gradiente de temperatura, profundidade, carbono orgânico particulado, alcalinidade e saturação de aragonita. Contudo, observou-se que o nicho ambiental de *C. debilis*, embora tenha apresentado a maior amplitude na CP1 entre as espécies, teve um nicho relativamente restrito devido a maior densidade concentrada ao redor do centro de densidade (CP1: -4,1; CP2: -0,05). Já as formadoras de recifes estiveram restritas à menor temperatura, maior profundidade, menor COP e menor alcalinidade determinando uma menor amplitude na CP1 (Figura 2.17, Tabela 2.8).

Figura 2.16. Círculo de correlação das variáveis ambientais que determinam o gradiente ambiental ao longo da margem continental brasileira segundo a análise de componentes principais. COP representa o carbono orgânico particulado. São representadas as duas primeiras componentes principais. CP1 = 68,8%; e CP2 = 11,5%.

Figura 2.17. Nicho ecológico de espécies de corais azooxantelados produzido pelo método de análise de componentes principais. Os eixos representam as condições ambientais na margem continental brasileira segundo a relação das variáveis ambientais representada na Figura 2.15. O sombreado em tons de cinza representa o nicho ocupado pelo táxon segundo a densidade de Kernel das ocorrências do táxon, sendo que a cor preta representa a maior densidade. A linha tracejada delimita a área com 50% das condições ambientais disponíveis na margem continental brasileira e a linha contínua, 100%. A) Scleractinia, B) Octocorallia, C) *Enallopsammia rostrata*; D) *Lophelia pertusa*; E) *Madrepora oculata*; F) *Solenosmilia variabilis*; G) *Deltocyathus* spp.; H) *Cladocora debilis*.

Tabela 2.8. Centro e amplitude do nicho ambiental de corais azooxantelados na margem continental brasileira. O centro e amplitude são representados como a média e a variância, respectivamente, do valor de densidade de Kernel de 10000 pontos aleatórios dentro do nicho ambiental ocupado por cada táxon (Figura 2.15). Valores de amplitude são fornecidos respeito a cada componente principal da análise de componentes principais onde foi representado o nicho ambiental ocupado do táxon (Figura 2.15).

Táxon	CP1		CP2	
	Centro	Amplitude	Centro	Amplitude
<i>E. rostrata</i>	-2.39	0.57	-1.49	0.47
<i>L. pertusa</i>	-2.39	1.23	-1.03	0.77
<i>M. oculata</i>	-2.72	1.52	-1.12	0.62
<i>S. variabilis</i>	-2.07	0.43	-1.58	0.37
<i>Deltocyathus</i> spp.	-3.29	2.79	-0.29	0.51
<i>C. debilis</i>	-4.10	2.93	-0.05	0.26
<i>Scleractinia</i>	-2.88	2.05	-0.42	0.77
<i>Octocorallia</i>	-5.72	8.67	-0.56	1.21

Similaridade e equivalência de nicho

A hipótese de equivalência de nicho foi rejeitada para todos os pares de táxons comparados. Já a hipótese de similaridade foi aceita para todos os pares comparados em ambas direções, com a exceção do caso dos nichos de *Octocorallia* e *Scleractinia*. O nicho de *Octocorallia* é mais similar do que esperado por chance com o de *Scleractinia*, de acordo a disponibilidade de habitat na área de estudo, mais não o oposto (Tabela 2.9).

Tabela 2.9. Comparação do nicho ambiental de corais azooxantelados na margem continental brasileira. Valores de sobreposição de nicho “*D*” de Schoener (Schoener 1970; Broennimann et al. 2012) e significância do teste de similaridade (Similaridade de nicho) e de equivalência (Equivalência de nicho) são fornecidos para cada par de espécies comparadas. Em negrito encontram-se os valores de maior sobreposição de nicho *D* e em itálico a menor sobreposição.

Táxon		Sobreposição de nicho (<i>D</i>)	Similaridade de nicho		Equivalência de nicho
<i>a</i>	<i>b</i>		<i>a - b</i>	<i>b - a</i>	
<i>E. rostrata</i>	<i>L. pertusa</i>	0,57	Similar*	Similar*	Diferente *
	<i>M. oculata</i>	0,62	Similar*	Similar*	Diferente *
	<i>S. variabilis</i>	0,61	Similar*	Similar*	Diferente *
	<i>C. debilis</i>	0,35	Similar*	Similar*	Diferente *
	<i>Deltocyathus</i> spp.	0,28	Similar*	Similar*	Diferente *
<i>L. pertusa</i>	<i>M. oculata</i>	0,71	Similar*	Similar*	Diferente *
	<i>S. variabilis</i>	0,49	Similar*	Similar*	Diferente *
	<i>Deltocyathus</i> spp.	0,71	Similar*	Similar*	Diferente *
	<i>C. debilis</i>	0,68	Similar*	Similar*	Diferente *

<i>M. oculata</i>	<i>S. variabilis</i>	0,45	Similar*	Similar*	Diferente *
	<i>Deltocyathus</i> spp.	0,58	Similar*	Similar*	Diferente *
	<i>C. debilis</i>	0,55	Similar*	Similar*	Diferente *
<i>S. variabilis</i>	<i>Deltocyathus</i> spp.	0,24	Similar*	Similar*	Diferente *
	<i>C. debilis</i>	0,20	Similar*	Similar*	Diferente *
<i>Deltocyathus</i> spp.	<i>C. debilis</i>	0,67	Similar*	Similar*	Diferente *
Octocorallia	Scleractinia	0,11	Similar*	ns	Diferente *

DISCUSSÃO

O presente estudo é o primeiro a apresentar a distribuição de adequabilidade de habitat de escleractínios e octocorais de mar profundo em nível regional na margem continental brasileira. Estes resultados fornecem melhores predições do que os modelos de adequabilidade de habitat globais existentes para Octocorallia, Scleractinia e as principais espécies de escleractínios formadores de recifes (e.g., Davies et al. 2008; 2011; Yesson et al. 2011). Além disso, foram feitas estimativas de distribuição de habitat adequado para dois escleractínios que não formam recifes, *Cladocora debilis* e *Deltocyathus* spp. Outro ponto importante é a comparação de nicho ambiental ocupado por estas diferentes espécies, que fornecem dicas importantes sobre como os construtores de recifes profundos devem ser manejados frente a possíveis impactos antropogênicos relacionados à exploração de recursos vivos e não vivos no talude continental.

Distribuição de habitat adequado

Os horizontes de saturação da aragonita e da calcita (ASH e CSH nas siglas em inglês, respectivamente) estão entre os principais fatores limitantes da distribuição de corais, já que afetam diretamente a construção dos esqueletos coralinos (Guinotte et al., 2006; Tittensor et al., 2010). Os estados de saturação da calcita e aragonita têm mostrado grande poder preditivo, principalmente em escala global (Davies et al., 2008; Tittensor et al., 2009; Yesson et al., 2012) e, em particular, no Oceano Pacífico (Anderson et al., 2016). Contrariamente ao esperado, estes parâmetros não tiveram contribuição importante para os modelos. Porém, a maioria dos registros esteve em áreas com condições de aragonita e calcita saturadas. Portanto, em nossa área de estudo, esta variável provavelmente não é uma limitante para o desenvolvimento dos corais,

diferentemente do que ocorre no Pacífico, onde a ASH e CSH estão em profundidades mais rasas (Orr et al., 2005). Contudo, já foram observados escleractínios em águas subsaturadas em aragonita globalmente, principalmente *E. rostrata* e *S. variabilis*. Aparentemente, estas espécies parecem ser menos suscetíveis a mudanças no ASH (Davies & Guinotte, 2011).

O carbono orgânico particulado (COP) foi outra variável importantes para o modelo dos escleractínios e nos modelos das espécies, com exceção de *S. variabilis* (2% de contribuição). Esta relação é justificada pois matéria orgânica particulada é o principal tipo de alimento dos CAP (Kiriakoulakis et al., 2007, 2004). Contudo, os níveis de COP foram relativamente baixos nos pontos de ocorrência de corais neste estudo, como já observado em corais a nível global e regional, como no Pacífico Nordeste (Davies & Guinotte 2011; Guinotte & Davies 2014, respectivamente). Embora a quantidade de COP não seja alta como esperado por sua importância na alimentação dos corais, este fator representa uma média anual e pode mascarar pulsos de maior concentração de matéria orgânica causados por eventos de subsidência ou movimentos de água devido a ondas internas. Sendo estes eventos importantes já que, por exemplo, *L. pertusa* parece ter boa adaptação pulsos de maior concentração de matéria orgânica (van Oevelen et al., 2016; Purset et al., 2010).

A adequabilidade de habitat de Octocorallia foi muito ampla, muito embora tenha havido grande variação do grau de adequabilidade ao longo da margem continental brasileira. De acordo com o limiar utilizado neste estudo, os octocorais tem uma área de distribuição potencial latitudinalmente ampla, ao longo de toda a margem continental brasileira. Porém, os mapas de adequabilidade contínua indicaram maior adequabilidade nas porções Central, Nordeste e Norte brasileiras. Na porção norte, na foz do Amazonas, a maior adequabilidade foi para octocorais azooxantelados na região mesofótica em concordância com maior quantidade de ocorrências destes (aprox. 75%) em profundidades entre 50 e 150 m. Isso corrobora com estudos recentes que mostram que estes organismos habitam grandes áreas no norte do Brasil, em associação com esponjas e corais zooxantelados (Cordeiro et al., 2015; Moura et al., 2016).

Um fator fundamental para o assentamento dos corais é a disponibilidade de substratos duros. Porém, alguns octocorais podem colonizar áreas de substrato não consolidado, assentando-se em conchas e fragmentos de rocha, como observado na

porção Norte do Brasil (Cordeiro et al., 2015). Portanto, nestes locais o substrato não seria um fator limitante na distribuição ampla deste táxon, já que sedimentos arenosos com fragmentos calcários também foram observados na porção sul-sudeste (Martins et al., 1985; Kitahara et al., 2008). Contudo, o tipo de substrato disponível varia muito em escala local, que pode limitar a distribuição dos corais dentro de cada porção do Brasil, sendo então as predições regionais apresentadas, superestimações da distribuição potencial dos diferentes grupos de CAP (Anderson et al., 2016; Guinotte and Davies, 2014).

A grande área adequada para Octocorallia inclui locais onde ainda não existem registros de ocorrência, como na porção Sul e na elevação de Rio Grande. Isso pode representar também uma superestimação da área habitável em decorrência da grande variedade de táxons com diferentes adaptações dentro de Octocorallia. Contudo, a dispersão não seria um fator limitante para a colonização destes locais, já que evidências indicam um grande potencial de dispersão de algumas espécies (Cordes et al., 2016). Por exemplo, dentro do grupo há espécies com diversa capacidade dispersiva em água rasa, como por exemplo o alcionáceo *Dendronephytha hemprichi*, que apresenta larva plânula de natação ativa por até 65 dias e sobrevivência de até 100 dias (Dahan & Benayahu, 1998). Aliás, os octocorais de águas profundas apresentam uma ampla distribuição global (Yesson et al., 2012) e dados genéticos coletados no Havaí e em outras áreas do Pacífico indicam que a estrutura populacional não é significativamente diferente ao longo de milhares de quilômetros de extensão (Baco & Shank, 2005; Thoma et al., 2009). Baseados nesta informação, supõe-se que não há limitação de dispersão na região e, portanto, sugere-se que as adequabilidades observadas nos mapas dos modelos gerados no presente estudo indicam que estes corais podem estar presentes em áreas ainda não amostradas. Portanto, a margem continental do Sul do Brasil e a elevação de Rio Grande devem ser considerados alvos de pesquisa prioritários para futuros projetos. Isto é sustentado por dados não publicados de expedições recentes, que mostram uma grande variedade de octocorais de águas profundas habitando a elevação de Rio Grande (Paulo Sumida, IOUSP, comunicação pessoal).

Diferentemente dos octocorais, os escleractínios tiveram uma distribuição potencial menor, ocupando as porções Nordeste, Central e Sul da margem continental brasileira, com menor representatividade no Nordeste e Norte. Isto está em concordância com a distribuição conhecida do grupo, já que diversas espécies foram registradas na

Bacias de Campos (Arantes & Loiola, 2014) e Santos, onde algumas encontram-se associadas a “pockmarks” (Sumida et al., 2004). A menor representatividade na porção Nordeste pode ser puramente causada pela menor disponibilidade de área, já que a margem continental nesta porção e principalmente o talude, tem menor área devido ao declive abrupto. Por outro lado, a ausência de adequabilidade de habitat na porção norte, como também a menor amplitude de condições de habitat ocupadas pelos escleractínios sugere que estes possuem menor tolerância fisiológica (e.g., temperatura, COP, entre outros) e de habitat mais restrito em relação aos octocorais. Apesar destas diferenças, escleractínios e octocorais têm distribuição potencial compartilhada nas margens ao largo das porções Central e Sul brasileiras.

Em termos específicos, *L. pertusa* e *M. oculata* têm abundância e distribuição similar na margem continental europeia do Atlântico com grande sobreposição de nichos (Arnaud-Haond et al., 2015). Grande semelhança na distribuição também foi observada na margem continental brasileira a partir dos modelos de distribuição potencial, que apresentaram distribuição similar nas porções Central e sudeste da porção Sul. Nesses locais, *L. pertusa* e *M. oculata* formam os principais bancos de corais juntamente com *S. variabilis* (Kitahara et al., 2009). A distribuição de habitat adequado de *E. rostrata* também foi similar à de *L. pertusa* e *M. oculata*, indicando que esta espécie também pode ser importante construtora na margem continental brasileira, enquanto que *S. variabilis* estaria restrita ao sudeste.

As margens continentais Nordeste, Central e Sul também foram adequadas para *C. debilis* e *Deltocyathus* spp., sugerindo que as Bacias de Campos e Santos e a Cadeia de Vitória-Trindade seriam os principais “hotspots” de biodiversidade para os corais escleractínios azooxantelados do Brasil. Na região Sul, embora a elevação de Rio Grande esteja fora da ZEE do Brasil, junto com a Bacia de Pelotas também seriam “hotspots”. Contudo, como não há registros publicados nessa área, que deveria ser considerada como prioritária para futuras pesquisas. A elevação de Rio Grande apresenta importância econômica pela presença de crostas cobaltíferas, sendo, portanto, imprescindível que se determine medidas de conservação antes que atividades extrativistas causem danos ao ecossistema vulnerável que os CAP formam.

Entre estes “hotspots”, a Bacia de Campos e a Cadeia de Vitória-Trindade (CVT) possuem complexa estrutura de massas de água e hidrodinâmica, com eventos de

ressurgência ao largo de Vitória, entre 20–21°S, Cabo São Tomé (22°S) (Palóczy et al., 2014) e Cabo Frio (23°S) (Rodrigues & Lorenzzetti, 2001). Nessas áreas, o regime de ventos e os meandramentos da Corrente do Brasil induzem a entrada de águas ricas em nutrientes da Água Central do Atlântico Sul desde o talude (Campos et al., 2000; da Silveira et al., 2004). Isto produz aumentos na produtividade primária em mesoescala (Gonzalez-rodriguez et al., 1992; Valentin, 1984). Além da alta produção fitoplanctônica, o transporte de larvas ao longo da margem continental também parece ser favorecido pelos meandramentos da Corrente do Brasil (Yoshinaga et al., 2010). Esta corrente pode ainda gerar ondas internas por processos baroclínicos e meandros profundos no talude intermediário (Silveira et al., 2004; Silveira et al., in prep.), que podem ser importantes no transporte de matéria orgânica para o assoalho marinho. Por exemplo, no recife profundo de Mingulay na Escócia, rico em CAP, um processo de subsidência promovido por ondas internas interfere na topografia rochosa, gerando pulsos regulares de matéria orgânica (Davies et al., 2009). Também na margem continental Sudeste da Irlanda ocorre movimentação interna de água que aumenta fluxo de matéria orgânica para o crescimento dos CAP (Kiriakoulakis et al., 2007; White, 2007).

Embora a margem continental Central do Brasil tenha exibido grande adequabilidade de habitat, as variáveis de fluxo de água (medidas como velocidade de corrente da água horizontal e vertical) usadas na modelagem não apresentaram grande importância nas predições. O baixo poder preditivo dessas variáveis já foi mencionado para outros modelos de distribuição de corais de mar profundo (Yesson et al., 2012). Isto pode estar relacionado ao fato de que estes dados são resultantes de modelos de hidrodinâmica global e não representam com acurácia a dinâmica da água no assoalho marinho em menor escala. Portanto, ainda há a necessidade de estudos mais precisos sobre as condições a que os corais estão expostos na margem continental brasileira para que se melhore as predições (ver Rengstorf et al., 2014).

Nicho ambiental

Os octocorais apresentaram maior amplitude de nicho ambiental que os escleractínios. Isso pode estar relacionado à maior variedade de adaptações dos octocorais a diferentes ambientes. Outra razão pode ter sido a inclusão de ocorrências de octocorais de ambientes mesofóticos, o que aumenta a amplitude do nicho desse grupo. A maior

amplitude de nicho ambiental sugere maior tolerância a variações físico-químicas do ambiente e favoreceria uma distribuição geográfica mais ampla (Slatyer et al., 2013), como observado em modelos de adequabilidade de habitat (discutidos na seção anterior). Assim, a amplitude de nicho ambiental manteve uma grande relação com a amplitude da distribuição de adequabilidade de habitat para todos os táxons estudados.

A sobreposição do nicho das espécies de escleractínios estudados indicou que todas compartilham parte do nicho, sendo que as principais diferenças foram os centros de densidade, que podem ser interpretados como as condições ótimas para a espécie dentro de seu próprio nicho. Isso significa que, embora haja sobreposição dos nichos, os centros de densidade e ótimo são diferentes, principalmente entre as formadoras de recifes profundos e as espécies de porte menor, não formadoras de recifes. Por exemplo, *C. debilis*, uma espécie colonial de pequeno porte, apresentou nicho ambiental mais restrito em relação ao oxigênio dissolvido (limitado a concentrações maiores que 4,5 ml.l⁻¹) e com o centro de densidade mais próximo ao do coral solitário *Delthyocyathus* spp., sendo totalmente deslocada com relação às espécies formadoras de recifes. Esta diferença nos seus ótimos pode indicar que as demandas fisiológicas de espécies de grande porte sejam distintas das de espécies de menor tamanho. Kitahara et al. (2009) observaram maior amplitude de habitat em espécies coloniais do que em organismos solitários, os quais tendem a ser menores. Isto pode estar relacionado às diferenças no ótimo de seus nichos, dada a relação entre a amplitude do nicho e a área de distribuição de habitat adequado.

Embora a metodologia considere as diferenças no tamanho amostral, estes resultados precisam ser testados com uma quantidade ainda maior de dados, já que podem estar sendo influenciados pela diferença no esforço amostral entre espécies formadoras e não formadoras de recifes profundos (ver metodologia). Além disso, a geração de modelos usando baixa resolução taxonômica (i.e., táxons superiores à espécie) engloba tolerâncias ambientais de um conjunto de espécies que, geralmente, são mais amplas do que o de uma única espécie.

As quatro espécies formadoras de recifes, *L. pertusa* e *M. oculata*, *E. rostrata* e *S. variabilis*, que apresentaram grande sobreposição de nicho e ótimos mais próximos, indicam que há um alto grau de compartilhamento de nicho na margem continental brasileira. Dentre os pares de espécies, *L. pertusa* e *M. oculata* têm mostrado uma sinergia na formação dos recifes profundos no Atlântico Nordeste, sendo sua abundância e nicho

equivalentes (Arnaud-Haond et al., 2015). Isto pode ser similar na margem continental brasileira, mas com algumas diferenças de nicho, já que tiveram cerca de 70% de sobreposição. Assim, as diferenças de nicho podem ser reflexo de diferentes tolerâncias às condições ambientais. Embora análises experimentais sobre a tolerância das espécies sejam limitados, tem sido observada, por exemplo, uma maior tolerância de *L. pertusa* à exposição a 12° C do que de *M. oculata* em colônias do Mediterrâneo (Naumann et al., 2014). Esta tolerância de *L. pertusa* pode explicar a maior amplitude de temperaturas habitada comparada à *M. oculata* na região de estudo. Isto é válido para temperaturas menores do que 12° C, já que em temperaturas maiores tem sido observada alta mortalidade (Lunden et al., 2014; Brooke et al., 2013), embora evidências indicam que pode haver aclimação (Naumann et al., 2014). Assim, a maior amplitude observada no presente estudo, a qual ultrapassa o limite de tolerância conhecido, pode ser resultado da imprecisão na informação das variáveis ambientais globais, como já ressaltado por outros autores (e.g., Davies & Guinotte, 2012), ou pode indicar maior adaptação e/ou tolerância das espécies na área de estudo.

Cabe ressaltar, que *S. variabilis* teve um nicho mais restrito, sugerindo que esta espécie seria a mais suscetível a variações de qualquer dos fatores incluídos na análise (temperatura, COP, fluxo regional, alcalinidade, profundidade, estado de saturação da calcita e oxigênio dissolvido). Por outro lado, as espécies que possuem um nicho ambiental maior, i.e., *L. pertusa*, *M. oculata*, *E. rostrata* e *Delthyocyathus* spp., seriam menos suscetíveis. Porém, *C. debilis* seria suscetível a variações do oxigênio dissolvido. Outros fatores não abordados no presente estudo podem influenciar a sobrevivência e determinar a dominância das espécies frente a mudanças ambientais ou mesmo dentro da própria amplitude ambiental habitada naturalmente (Naumann et al., 2014; Roberts et al., 2009). Por exemplo, *L. pertusa* tem mostrado maior capacidade de aclimação a temperaturas menores, dentro da amplitude de tolerância, do que *M. oculata* (Naumann et al., 2014). Portanto, análises experimentais com organismos da região são importantes, principalmente para as espécies formadoras de recifes menos estudadas como *S. variabilis* e *E. rostrata*.

Segundo os testes de hipótese de similaridade de nicho, as espécies de Scleractinia ocupam nichos mais similares do que esperado pelo acaso na área de estudo. No entanto, embora os nichos sejam similares, nada pode-se dizer sobre a abundância e dominância

de cada espécie dentro da comunidade. Por outro lado, a hipótese nula de equivalência de nicho foi rejeitada para todas as comparações, enfatizando que os táxons fazem uso diferente do espaço ambiental e, portanto, não são intercambiáveis. De fato, a probabilidade de duas espécies apresentarem nichos equivalentes é muito baixa (Wiens & Graham, 2005). Um ponto importante é a escolha do background para os testes (i.e., áreas disponíveis e acessíveis por dispersão), já que o tamanho de área background pode influenciar nos testes (Warren et al., 2008). Portanto, para ambos os testes finais, de similaridade e equivalência, considerou-se um background dentro das regiões biogeográficas onde estiveram presentes as espécies (pontos de ocorrência) como sugerido por Barve et al. (2011).

Os resultados de sobreposição de nicho, da mesma forma que os de similaridade e equivalência, são válidos para nossa área de estudo considerando que não existem barreiras e/ou impedimentos para a dispersão dos corais. Deste modo, diferentes sobreposições de nichos podem ocorrer em outras regiões (distintas da margem continental brasileira) devido a respostas fisiológicas específicas e/ou histórias evolutivas diferentes.

O uso de modelos de adequabilidade de habitat

A modelagem de adequabilidade de habitat é utilizada para determinar a distribuição potencial de espécies de mar profundo, fornecendo valiosa informação para fins de criação de áreas de conservação e para pesquisas futuras. Contudo, a modelagem tem limitações e cuidados que devem ser considerados, como por exemplo, a existência de um levantamento de espécies regularmente espaçado (Hirzel & Guisan, 2002). Apesar disso, mapeamentos no mar profundo com estas características são difíceis devido às limitações logísticas e financeiras, principalmente em áreas pouco exploradas como o Atlântico Sul. No entanto, conhecendo as limitações dos dados de entrada e, portanto, dos resultados, modelos regionais fornecem grandes avanços relacionados a previsões globais e são a única informação disponível sobre áreas que ainda não foram amostradas. Assim, as áreas adequadas obtidas no presente estudo representam uma boa estimativa, sendo úteis para o planejamento de áreas protegidas, por exemplo.

Contudo, cabe considerar as limitações lembrando que as distribuições potenciais fornecidas indicam as áreas "mais prováveis ou adequadas" de ocorrência dos corais e que também pode haver presenças em áreas menos prováveis ou pouco adequadas. Além

disso, sabe-se que modelos gerados com a batimetria GEBCO, como os apresentados neste capítulo, podem superestimar a área adequada para as espécies (Marshall, 2011; Ross et al., 2015). Isto ocorre principalmente em áreas com grandes relevos e cumes de dimensões maiores que um píxel. Já modelos baseados em áreas com complexidade do assoalho de menor escala podem subestimar a área adequada predita, já que a baixa resolução da batimetria não identifica as áreas com relevo dentro do píxel (Rengstorf et al., 2012). Na determinação dos fatores mais importantes para a distribuição dos corais notou-se que as variáveis topográficas, como o declive e a rugosidade, apresentaram poder preditivo relativamente baixo. Isso pode estar relacionado à baixa resolução da batimetria e, portanto, das variáveis derivadas desta, ou ainda pode derivar de pouca preferência dos corais por relevos relativamente diferentes ao relevo maiormente presente na grande extensão de área estudada.

Outras incongruências relacionadas a características ecológicas das espécies foram encontradas nos dados. Por exemplo, os dados de ocorrência de espécies distribuíram-se ao longo de um amplo gradiente de temperatura (entre 0 e 25°C). Contudo, os corais azooxantelados habitam temperaturas geralmente entre 6-15°C no Atlântico Sudoeste (Cairns, 1979). Em outras regiões, *L. pertusa* e *M. oculata* foram registradas em amplitude de temperatura de ca. 5,0°C no Nordeste Atlântico (Wild et al., 2008) a 13,9°C no canal siciliano no Mediterrâneo Central (Freiwald et al., 2009). Estas inconsistências nos dados estão provavelmente associadas à resolução da variável usada para a predição. Portanto, são necessários levantamentos locais das condições físico-químicas da água e de batimetria multifeixe em áreas prioritárias determinadas pelos modelos para que se melhore as predições. Apesar disso, os modelos apresentaram boa performance, o que sugere que as variáveis escolhidas estimaram bem a distribuição das áreas adequadas para as espécies em nível regional.

CAPÍTULO 3

INFLUÊNCIA DA RESOLUÇÃO DE ANÁLISE EM MODELOS DE ADEQUABILIDADE DE HABITAT MAXENT PARA CORAIS DE MAR PROFUNDO: UM CASO DE ESTUDO NA BACIA DE CAMPOS, BRASIL.

RESUMO

Modelos de adequabilidade de habitat permitem identificar locais onde a espécie poderia ocorrer, fornecendo bases para o planejamento e conservação de espécies vulneráveis como, por exemplo, corais de mar profundo. Contudo, diferentes fatores como a resolução da análise e o tamanho amostral, entre outros, devem ser considerados para obter melhores previsões. No presente capítulo visou-se avaliar o efeito da resolução de análise na performance e extensão de área adequada predita final para espécies de corais formadores de recifes profundos. Assim observou-se também possíveis mudanças na extensão de área de acordo com o limiar de corte utilizado. Foram feitos modelos de adequabilidade de habitat “MaxEnt” em duas resoluções de análise, alta resolução AR (100 m²) e baixa resolução BR (1000 m²), para as espécies de mar profundo *Enallopsammia rostrata*, *Lophelia pertusa*, *Madrepora oculata* e *Solenosmilia variabilis* na Bacia de Campos, Brasil. As hipóteses do estudo foram: 1) a performance dos modelos é menor em modelos de baixa resolução; 2) modelos de alta resolução geram previsões de áreas adequadas de menor extensão que os de baixa resolução. Para analisar a diferença na área predita, foram analisados três limiares, o limiar que maximiza a soma entre sensibilidade e especificidade (MaxSS), o de dez por cento de presenças de treino (10%PT), e o mínimo de presenças de treino (MPT). Ambas hipóteses foram aceitas, sendo que modelos de AR apresentaram maior performance e, na maioria dos casos, menor extensão de área predita. Contudo, houve dois casos onde a extensão de área não variou e um onde houve menor extensão de área com o modelo de BR. Portanto, diferentes limiares mudam a razão de diferença da extensão de área predita entre as resoluções, sendo necessário futura validação dependente do limiar para determinar qual seria o mais acurado. Por outro lado, recomenda-se o uso de diferentes índices de performance, como o índice de Boyce, além do AUC comumente utilizado, para uma melhor avaliação do poder preditivo dos modelos. As análises de alta resolução identificaram maior complexidade no assoalho marinho enquanto os de baixa resolução não. Porém, os modelos de BR identificaram as principais áreas adequadas do talude central da bacia do mesmo modo que os modelos de AR. Portanto, estes resultados indicam que modelos de adequabilidade de habitat em escala regional (bacia) baseados em dados de baixa resolução disponíveis ainda forneceriam importante informação sobre os principais locais onde as espécies poderiam habitar. Isso enfatiza a importância de gerar primeiras aproximações regionais, principalmente para guiar futuros levantamentos batimétricos ou guiar estudos de monitoramento e/ou conservação de áreas de exploração petrolífera e/ou mineração.

INTRODUÇÃO

Uma das importantes maneiras de avaliar a distribuição geográfica das espécies marinhas é através de sua distribuição potencial, que avalia a adequabilidade dos nichos baseada na distribuição de variáveis ambientais e ocorrência dos organismos. Os modelos de adequabilidade de habitat permitem identificar tais áreas, otimizando a utilização de informação de ocorrência em áreas pouco estudadas (Guisan et al., 2005; Braunisch & Suchant, 2010) e fornecendo informação importante para o planejamento de áreas de proteção (e.g., Guisan et al., 2007). Porém, a qualidade dos dados de presença da espécie (i.e., acurácia e precisão), o tamanho amostral e a escala (i.e., resolução e extensão) devem ser considerados (Lecours et al., 2015; Vierod et al., 2014).

A resolução da análise pode influenciar na performance e na área de habitat adequado predita. Geralmente, há um aumento na extensão de área predita com a diminuição da resolução (Guisan et al., 2007; Hanberry, 2013; Hu and Jiang, 2010; Lauzeral et al., 2013; Seo et al., 2009). Contudo, a razão de aumento ou diferença da extensão de área predita varia entre resoluções. Seo et al., (2009) observaram que, para espécies de plantas, há uma maior diferença na predição quando a menor resolução tem píxel de 8 a 16 vezes maior que a da maior resolução. Já Guisan et al., (2007) não observou mudança significativa em resoluções de análise de 1000 e 10000 m para espécies de aves, plantas e vertebrados. O uso de maior resolução indica melhora na performance (i.e., capacidade de predizer a distribuição) em modelos de adequabilidade de habitat (Engler et al., 2004; Huston, 2002; Reside et al., 2011; Williams et al., 2012). Porém, nem sempre há diferenças significativas e ainda pode haver uma diminuição da acurácia dos modelos dependendo da espécie e da região de estudo (Ross & Howell, 2013). Há também estudos que não observaram diferenças na predição dependendo da resolução, tanto da extensão de área predita quanto na performance (Ferraz et al., 2012) ou não encontraram uma relação padrão da extensão de área predita (i.e., pode haver aumento ou diminuição da extensão de área predita dependendo do aumento na resolução de análise) (Ross et al., 2014). Portanto, a influência da resolução varia segundo a área de estudo, espécie e das resoluções comparadas (Guisan et al., 2007b).

No caso de mapeamento e modelos de adequabilidade de habitat de espécies de mar profundo, os dados de batimetria global do assoalho marinho disponível (GEBCO), de resolução de 1000x1000 m, nem sempre fornecem informação e detalhe suficientes

para explicar ou prever a distribuição de espécies (Davies & Guinotte, 2011; Rengstorf et al., 2012; Lecours & Devillers, 2013; Rengstorf et al., 2013; Anderson et al., 2016). Para a modelagem de adequabilidade de habitat de corais de mar profundo, por exemplo, recomenda-se o uso de batimetria de maior resolução para identificar algumas características topográficas associadas a presença destes, como montes submarinhos, pequenos montes carbonáticos, entre outros (Davies et al., 2008; Rengstorf et al., 2012; Ross & Howell, 2013). Outras variáveis importantes para a ocorrência dos corais, como a temperatura, salinidade, estado de saturação da aragonita, oxigênio dissolvido, etc., têm sido re-escaladas a partir da batimetria de maior resolução, mostrando grande poder preditivo (Davies & Guinotte, 2011; Davies et al., 2008). Esta abordagem permite uma maior representação do gradiente real das condições no assoalho marinho e tem mostrado bom desempenho para prever áreas adequadas de corais de mar profundo (e.g. Guinotte & Davies, 2014; Rengstorf et al., 2014). Porém, a influência da resolução destas variáveis físico-químicas não tem sido avaliada, bem como a influência da resolução da batimetria na performance de modelos de adequabilidade de espécies marinhas.

Por outro lado, embora modelos sejam úteis para fins de conservação, é necessário converter a predição de adequabilidade contínua para mapas binários ou categóricos para delimitar áreas adequadas e não adequadas (e.g., Ross et al., 2015). Esta conversão requer a escolha de um limiar de corte que geralmente depende do objetivo (Liu et al., 2007). Os mapas binários podem ser avaliados de acordo com o erro de omissão, ou seja, locais preditos como ausência onde há registros de presença (falsos negativos) e o de comissão (falsos positivos). Deste modo, limiares que minimizam o erro de omissão são geralmente mais conservadores e, portanto, preferíveis para conservação de espécies.

Diante da utilidade dos modelos de adequabilidade de habitat na conservação de ecossistemas vulneráveis e da importância de conhecer a influência da resolução sobre as predições destes modelos, este capítulo visa avaliar a influência da resolução sobre a performance e extensão de área adequada predita para corais de mar profundo. Verifica-se ainda possíveis mudanças na extensão de área de acordo com o limiar de corte utilizado em uma área de grande pressão antrópica como a Bacia de Campos. Nesta região ao largo do sudeste do Brasil encontra-se mais da metade da produção petrolífera do país, assim como um quarto da extração de gás (ANP, 2015). Contudo, alberga também corais de mar profundo (Castro et al., 2006; Sumida et al., 2004; Arantes et al., 2009). Finalmente, este capítulo visa ainda fornecer modelos de adequabilidade para conservação de

ecossistemas marinhos vulneráveis da bacia. Para isso foi avaliada a influência da resolução de análise, i.e., alta resolução (100 m²) e baixa resolução (1000 m²), em modelos de adequabilidade de habitat Maxent para os corais de mar profundo *Enallopsammia rostrata*, *Lophelia pertusa*, *Madrepora oculata* e *Solenosmilia variabilis*. As hipóteses do estudo foram: 1) modelos de alta resolução geram previsões de áreas adequadas de menor extensão que os de baixa resolução; 2) a performance dos modelos é menor em modelos de baixa resolução. Para analisar a diferença na área predita, foram analisados três limiares recomendados para conservação: (1) o limiar que maximiza a soma entre especificidade (verdadeiros negativos) e sensibilidade (verdadeiros positivos) da predição segundo os dados de teste (MaxSS); (2) o limiar de adequabilidade que exclui 10% de presenças de treino (i.e., utilizadas para rodar o modelo) preditos com menor adequabilidade (10PP); e (3) o limiar de adequabilidade mínima das presenças de treino (MinP), que é igual ao valor de adequabilidade mínima das presenças usadas para rodar o modelo.

MÉTODOS

Área de estudo

A Bacia de Campos está localizada na região sudeste do Brasil e ocupa uma área aproximada de 100.000 km² em águas territoriais ao largo dos estados do Rio de Janeiro e do Espírito Santo (Winter et al., 2007) (Figura 3.1). A bacia é delimitada ao norte pelo Alto de Vitória (20,5° S) e ao sul pelo Alto de Cabo Frio (23° S) (Mohriak et al., 1989). O presente estudo está centrado no talude continental da Bacia de Campos. O talude está limitado a oeste pela quebra da plataforma, entre as isóbatas de 110 e 200 m, e a leste pelo Platô de São Paulo, cujo limite está entre 1.200 e 2.300 m de profundidade. Este apresenta variações em sua morfologia, com presença de cânions, ravinas e canais, cujas escarpas podem atingir declividades acima de 30 graus (Gomes de Almeida & Kowsmann, 2014).

A região do talude continental ao Platô de São Paulo da Bacia de Campos pode ser dividida em regiões: norte, central e sul segundo suas feições e aspectos geomorfológicos particulares. A região norte apresenta perfil batimétrico com forma côncava, predominância de extensos canais submarinos e alta ocorrência de cicatrizes de

remoção do sedimento. A região central apresenta uma projeção do talude na direção da bacia que confere forma convexa ao perfil batimétrico do talude. Esta região tem vários cânions, dos quais alguns adentram a plataforma continental. A região sul apresenta um perfil batimétrico côncavo onde se instalam vários cânions, alguns classificados como imaturos, pois nenhum atravessa a quebra da plataforma.

As massas de água que se encontram sobre o talude da Bacia são: Água Tropical (AT), Água Central do Atlântico Sul (ACAS), Água Intermediária Antártica (AIA), Água Circumpolar Superior (ACS) e Água Profunda do Atlântico Norte (APAN). Estas pertencem ao sistema de correntes que compõe a borda oeste do Giro Subtropical do Atlântico Sul, sendo a Corrente do Brasil (CB, chamada corrente de contorno oeste de superfície) a que fecha a margem oeste do giro (Reid, 1989; Stramma & England, 1999). A CB, possui espessura entre 400 e 500 m ao longo da costa sudeste, e flui para sudoeste-sul. Sobre o talude, Platô de São Paulo e sopé continental, o sistema de correntes é composto essencialmente pela CB e a Corrente de Contorno Intermediária (CCI). A CCI ocupa a porção entre 500-1.200 m e transporta a AIA, que corre em direção oposta à CB.

Figura 3.1. Área selecionada para a modelagem de adequabilidade de habitat de corais escleractínios de mar profundo no talude continental da Bacia de Campos (área em tons de azul representada pela batimetria de alta resolução entre 200 e 2500m de profundidade). As três regiões principais do talude (i.e., norte, central e sul) estão delimitadas pela linha tracejada vermelha.

Dados de presença das espécies

Foram utilizados pontos de presença de *Lophelia pertusa*, *Madrepora oculata*, *Solenosmilia variabilis* e *Enallopsammia rostrata* na Bacia de Campos (Figura 3.2). Os dados foram fornecidos pela Petrobras e foram obtidos de análises de imagens de vídeo obtidas através de veículos submersíveis de operação remota (ROV, na sigla em inglês). Estes dados foram filtrados para que apenas um registro por píxel fosse considerado. Assim, a filtragem para os modelos de alta resolução permitiu a inclusão de maior quantidade de presenças já que, em uma mesma área, a quantidade de píxels é maior em uma grade de maior resolução (Tabela 3.1).

Tabela 3.1. Número total de novas ocorrências de corais escleractínios na margem continental da Bacia de Campos obtidos do projeto Habitats da Petrobras e a quantidade de ocorrências resultante do filtrado de dados. A filtragem permite só um registro dentro do mesmo píxel para cada resolução de análise (alta e baixa resolução, AR e BR).

Espécie	Número de ocorrências	Ocorrências filtradas para o modelo de Alta Resolução	Ocorrências filtradas para o modelo de Baixa Resolução
<i>Enallopsammia rostrata</i>	222	53	28
<i>Lophelia pertusa</i>	342	75	42
<i>Madrepora oculata</i>	97	27	15
<i>Solenosmilia variabilis</i>	486	146	64
Scleractinia	1147 (total)

Figura 3.2. Registros de presença de A) *Enallopsammia rostrata*, B) *Lophelia pertusa*, C) *Madrepora oculata* e D) *Solenosmilia variabilis* na Bacia de Campos, Brasil.

Variáveis ambientais

Foi utilizada a batimetria da Bacia de Campos com resolução de célula de 100 m², desenvolvida a partir da base de dados batimétricos do talude continental e Platô de São Paulo coletados pela Petrobras por Schreiner et al. (2008). A partir dos dados de batimetria foram derivadas as seguintes variáveis: declive, rugosidade, índice de posição batimétrica (BPI), direção Norte-Sul e direção Leste-Oeste (Tabela 3.2).

As variáveis físico-químicas da água, temperatura, salinidade, silicato, estado de saturação da aragonita e oxigênio dissolvido, foram criadas a partir de medições feitas entre 1988 e 2009, disponíveis no World Ocean Database 2013 (WOD). Os dados de cada variável foram separados segundo a profundidade da medição criando camadas de 500 m de amplitude de profundidade, que logo foram extrapoladas para a área do fundo marinho correspondente para gerar uma representação contínua das condições no assoalho marinho. A representação contínua da variável resultante foi interpolada de acordo com a batimetria de alta resolução (Petrobras), usando a ponderação de distância inversa. Finalmente, estas camadas foram unidas e associadas à área disponível do assoalho para coincidir exatamente com os píxeis da batimetria de alta resolução sem necessidade de nova interpolação. Esta abordagem foi apresentada por Davies & Guinotte (2011) e requer o processamento exaustivo de dados que, no presente estudo, foi realizado no programa Python.

A acurácia das variáveis foi avaliada a partir da correlação da variável com dados das condições da água disponíveis no WOD e de medições de CTD da Bacia de Campos do “Projeto de Caracterização Regional da Bacia de Campos (PCR-BC/HABITATS). Os dados do WOD foram filtrados para selecionar os valores mais próximos do assoalho marinho. Finalmente, foram usados dados de CTD disponíveis de medições de 1988 a 2001. Os valores das variáveis foram altamente correlacionados com os das medições em cada estação de amostragem do projeto Habitats na Bacia de Campos (temperatura = 0,924, $n = 36$; salinidade = 0,913, $n = 36$; Figura 3.3 A e C) e das estações disponíveis no WOD (temperatura = 0,938, $n = 75$ e salinidade = 0,879, $n = 75$; Figura 3.3. Validação das variáveis temperatura e salinidade, criadas a partir de dados disponíveis no World Ocean Database (WOD), mediante a correlação entre os valores da variável e os de medições de CTD da Bacia de Campos coletadas pelo projeto Habitat (esquerda) e dados disponíveis no WOD (direita). Correlação segundo dados do PCR-BC/HABITATS: temperatura = 0,924 ($n = 36$) e salinidade = 0,913 ($n = 36$). Correlação segundo dados do WOA: temperatura = 0,938 ($n = 75$) e salinidade = 0,879 ($n = 75$). B e D).

Tabela 3.2. Variáveis de alta e baixa resolução utilizadas no presente estudo.

Variável	Baixa Resolução	Alta Resolução
Variáveis batimétricas		
<i>Profundidade – Batimetria (Prof)</i>	GEBCO (0,0083°)	Schreiner et al. (2008) (0,00096°)
<i>Declive (Declive)</i>	*	**
<i>BPI - escala ampla (BPI)</i>	*50x250	**5x25, 50x250
<i>BPI - escala fina (BPI.f)</i>	*1x3, 3x25	**3x25
<i>Rugosidade (Rug)</i>	*	**
<i>Curvatura tangencial (tangcurv)</i>	*	**
<i>Curvatura longitudinal (longcurv)</i>	*	**
<i>Curvatura cruzada (crosscurv)</i>	*	**
<i>Orientação norte (Norte)</i>	*	**
<i>Orientação leste (Leste)</i>	*	**
Variáveis físico-químicas		
<i>Oxigênio dissolvido (Oxi.diss)</i>	Garcia et al. (2006)*	Garcia et al. (2006)**
<i>Estado de saturação da aragonita (Arag)</i>	Orr et al. (2005)*	Orr et al. (2005)**
<i>Salinidade (Sal)</i>	Boyer et al. (2005)*	Boyer et al. (2005)**
<i>Temperatura (Temp)</i>	Boyer et al. (2005)*	Boyer et al. (2005)**

* variáveis derivadas ou escaladas a partir da batimetria de baixa resolução GEBCO.

** variáveis derivadas ou re-escaladas a partir da batimetria de alta resolução de Schreiner et al. (2008)

Figura 3.3. Validação das variáveis temperatura e salinidade, criadas a partir de dados disponíveis no World Ocean Database (WOD), mediante a correlação entre os valores da variável e os de medições de CTD da Bacia de Campos coletadas pelo projeto Habitat (esquerda) e dados disponíveis no WOD (direita). Correlação segundo dados do PCR-BC/HABITATS: temperatura = 0,924 ($n = 36$) e salinidade = 0,913 ($n = 36$). Correlação segundo dados do WOA: temperatura = 0,938 ($n = 75$) e salinidade = 0,879 ($n = 75$).

A seleção das variáveis foi realizada a partir da importância destas para os modelos baseados no procedimento jack-knife (Phillips et al., 2009). Este procedimento compara a contribuição de cada variável entre dois modelos, um com a variável de interesse e o outro sem ela, repetindo essa comparação para todas as variáveis (uma a uma). Portanto, indica quanta informação única contribui para o modelo, de maneira a melhorar ou não o mesmo. Foram consideradas as variáveis com maior importância e que não estiveram correlacionadas mais do que um valor de 0,7 (Figuras 3.4 e 3.5). No caso da temperatura, profundidade e estado de compensação da aragonita, que estiveram fortemente correlacionadas ($r > 0,7$), decidiu-se manter essas variáveis para a modelagem devido a importância que possuem na biologia dos corais e a grande contribuição que tiveram nos modelos.

Figura 3.4. Correlação de Pearson entre as variáveis ambientais da margem continental da Bacia de Campos criada a partir de pontos aleatórios (background) da **batimetria de baixa resolução** (GEBCO). As diferentes cores indicam diferentes graus de correlação segundo a referência da paleta de cores. Os valores de correlação não significativa aparecem em branco (nível de significância de 0,5).

Figura 3.5. Correlação de Pearson entre as variáveis ambientais da margem continental Bacia de Campos criada a partir de pontos aleatórios (background) da **batimetria de alta resolução** (Petrobras). As diferentes cores indicam diferentes graus de correlação segundo a referência da paleta de cores. Os valores de correlação não significativa aparecem em branco (nível de significância de 0,5).

Modelos de adequabilidade de habitat

Foram feitos dez modelos de adequabilidade de habitat para cada espécie em cada resolução, i.e., baixa resolução 1000 m² e alta resolução 100 m², no programa Maxent (para maior informação da modelagem ver Capítulo 2) (Figura 3.6). As réplicas de cada espécie e resolução foram corridas a partir de subamostras dos dados de ocorrência, sendo usado 70% para treinar o modelo e o 30% para testá-lo. Foi utilizado o método de subamostragem para eliminar a influência da seleção dos dados, já que este método repete aleatoriamente a divisão dos dados para treino e teste para cada réplica sem reposição. A adequabilidade de habitat foi apresentada a partir da média dos modelos para cada espécie e resolução.

Figura 3.6. Representação esquemática do método utilizado para gerar os modelos de distribuição de habitat das espécies de corais de mar profundo no talude da Bacia de Campos. Foram utilizadas variáveis ambientais de alta resolução e baixa resolução junto com pontos de presença da espécie para gerar modelos de Máxima Entropia (Maxent) de alta (AR) e baixa resolução (BR), segundo as variáveis utilizadas.

Avaliação do efeito da resolução de análise na predição de adequabilidade de habitat

Para avaliar o efeito da resolução da análise na performance dos modelos e na extensão de área adequada predita, foram consideradas as médias das 10 réplicas de cada espécie por resolução. A performance foi avaliada a partir da estatística AUC e o índice de Boyce. Ambos os parâmetros de avaliação dos modelos são utilizados para modelos de adequabilidade contínua. A AUC utiliza tanto os pontos de presença quanto os de background e determina a relação entre a sensibilidade e especificidade. Já o índice de Boyce usa unicamente os pontos de teste e avalia a diferença entre a predição, i.e., as presenças observadas e as presenças esperadas segundo uma distribuição aleatória ao longo do gradiente da predição (Boyce et al., 2002). Para o cálculo do índice de Boyce, primeiro é considerada a razão entre presenças da espécie preditas versus as observadas (presenças reais usadas para testar o modelo) para diferentes valores de adequabilidade. Cada razão da relação entre presenças observadas e preditas é calculada para n classes ou amplitude de adequabilidade. Finalmente, foi calculada a correlação de Spearman para cada classe para testar se a razão cresce com o aumento da adequabilidade (Boyce et al., 2002; Hirzel et al., 2006). Os valores do índice de Boyce variam entre -1 e 1, sendo que valores positivos indicam que as predições são consistentes com as presenças do teste (30% das presenças), valores próximos de zero indicam que a predição não é melhor do que uma predição aleatória e valores negativos indicam pouca qualidade da predição do modelo nos pontos onde as presenças são mais frequentes (Boyce et al., 2002). Para o cálculo do índice foi usado o programa R (R Development Core Team, 2010), através da

função “boyce.test” disponível no pacote “ecospat” (Broennimann et al., 2015). Finalmente, para avaliar a diferença na performance de ambas resoluções de análise foi feito teste *t* pareado da média de AUC e índice de Boyce para cada espécie.

Para avaliar o efeito da resolução de análise na extensão de área adequada predita para cada espécie, foram gerados mapas binário a partir da média das predições para cada espécie e resolução de análise, ou seja, diferenciando áreas adequadas (1) e não adequadas (0) a partir de um limiar. Existem diferentes critérios para determinar o limiar, sendo que a escolha destes critérios é geralmente subjetiva e deve estar relacionada ao objetivo do estudo (Jiménez-Valverde & Lobo, 2007; Liu et al., 2013). Assim, para estudos com fins de manejo, é aconselhado o uso de limiares menos restritivos e, portanto, conservadores. Outra forma de escolher o limiar é basear-se na otimização da predição. Para isso é necessário testar a acurácia da predição para vários limiares de acordo com os dados de presença e ausência. Como neste estudo não estiveram disponíveis dados de ausências, foram escolhidos três limiares geralmente usados para conservação de espécies. Estes foram (1) o limiar no qual a soma entre a especificidade (ausências corretamente preditas) e sensibilidade (ocorrências corretamente preditas) da predição segundo os dados de teste é maior (MaxSS), recomendado para modelos com dados unicamente de ocorrência como o MaxEnt (Liu et al. 2013); (2) o limiar de corte que exclui 10% de presenças de treino (10%PT), i.e., que considera que um 10% dos pontos de presença pode ter erro na sua localização, e; (3) o limiar de adequabilidade mínima que inclui todas as presenças de treino (MPT), ou seja o valor de adequabilidade onde todos os locais dos pontos de ocorrência são classificados como áreas adequadas. Desta maneira foi determinada a influência do limiar de corte na avaliação do efeito da resolução na extensão da área predita.

RESULTADOS

Os locais onde houve registros de presença das espécies indicaram algumas diferenças nas condições ambientais segundo a resolução das variáveis, alta (AR) e baixa (BR) (Figura 3.7). Houve maior amplitude de valores de declive na AR, enquanto que o BPI, profundidade e oxigênio dissolvido tiveram maior amplitude na BR para todas as espécies, com exceção de *S. variabilis*. Os valores de rugosidade, salinidade e temperatura foram similares entre ambas resoluções nos pontos de presença para as quatro espécies.

O valor de oxigênio dissolvido foi similar para *S. variabilis* em ambas resoluções, mas foi maior nos pontos de presença das outras três espécies na BR. Os valores das orientações leste e norte foram diferentes de acordo com a resolução utilizada. Assim, as diferenças observadas nos valores das variáveis derivadas da batimetria foram reflexo da diferença na representação batimétrica do assoalho marinho.

Figura 3.7. Intercepção entre os registros de presença e as variáveis utilizadas nos modelos. As linhas brancas no centro de cada área representam os pontos de presença de cada espécie. A curva em ambos os lados representa a densidade de presenças com o correspondente valor da variável de alta resolução à esquerda (preto) e de baixa resolução (cinza). Distribuições assimétricas indicam maior similaridade da variável nos pontos de presença.

Importância das variáveis nos modelos

As variáveis mais importantes para os modelos das quatro espécies de escleractínios, segundo a porcentagem de contribuição no modelo e o teste de Jackknife, foram profundidade, declive, salinidade e temperatura (Tabela B.i). As variáveis mais importantes foram geralmente as mesmas entre os modelos de alta e baixa resoluções. Porém, a porcentagem de contribuição no modelo de algumas espécies variou e acordo com a resolução de análise utilizada (Figura 3.8). Assim, a salinidade foi mais importante nos modelos de baixa resolução das espécies (entre 9 e 64%), exceto para *E. rostrata*. Já a profundidade foi mais importante nos modelos de alta resolução, exceto novamente para *E. rostrata*. O oxigênio dissolvido e o declive tiveram maior contribuição nos modelos de alta resolução, principalmente para *M. oculata* e *S. variabilis*. A temperatura contribuiu mais nos modelos de alta resolução de *E. rostrata* e *M. oculata* (31 e 38%, respectivamente), (Figura 3.8, Tabela B.i).

Figura 3.8. Contribuição de cada variável na predição de adequabilidade de habitat do Maxent para as quatro espécies de corais escleractínios formadores de recifes de águas profundas na Bacia de Campos. No eixo y estão representadas as dez variáveis usadas (definidas na Tabela S.3.i), e no eixo x sua porcentagem de contribuição (%) no modelo de alta resolução (AR, a esquerda) e de baixa resolução (BR, a direita). As barras representam a média da porcentagem de contribuição e as linhas de erro representam o desvio padrão.

Avaliação da performance dos modelos e efeito da resolução na performance

Todos os modelos apresentaram boa performance segundo o valor de AUC (i.e., $AUC > 0,9$) (Figura 3.9). Porém, o índice de Boyce indicou variação na performance dependendo da espécie e da resolução de análise. Assim, segundo esta última, o modelo de BR de *E. rostrata* teve baixa qualidade (media do Índice de Boyce = 0,2). Contrariamente, os modelos de AR de *L. pertusa* e *S. variabilis* tiveram a melhor performance. Geralmente, os valores de performance tanto de AUC quanto do índice de Boyce foram maiores para

os modelos de alta resolução, com exceção dos modelos de *M. oculata*, cuja média foi pouco maior no modelo de BR. O desvio padrão entre os valores do índice de Boyce foi maior que os de AUC, principalmente nos modelos de BR (Figura 3.9). Os testes *t* pareados indicaram diferenças significativas entre os modelos de AR e BR de acordo com o AUC de todas as espécies. O mesmo aconteceu em relação ao índice de Boyce, o qual apresentou diferenças significativas para todas as espécies, com exceção de *M. oculata*.

Figura 3.9. Valores de AUC e índice de Boyce para as dez réplicas dos modelos de cada espécie em alta (AR) e baixa (BR) resoluções. A caixa indica a variação entre os quartis 1 e 3, a linha tracejada os valores mínimo e máximo e a linha horizontal, a mediana dos valores. Asteriscos (*) indicam diferenças significativas entre pares dos modelos de baixa (BR) e alta (AR) resolução para cada espécie (t de Student pareado; $p < 0,05$).

Mapas de adequabilidade de habitat

Os mapas de adequabilidade de habitat produzidos pelo Maxent mostraram a influência da resolução na identificação de áreas adequadas para as diferentes espécies estudadas. Ambas as resoluções produziram áreas com maior adequabilidade de habitat no talude da parte central e norte da Bacia de Campos, principalmente entre 500 e 1200 m de profundidade para *E. rostrata*, *L. pertusa* e *S. variabilis* (Figuras 3.10, 3.11 e 3.13). Já *M. oculata* teve distribuição mais restrita entre 500 e 800 m de profundidade na parte central do talude da bacia (Figura 3.12). Houve diferenças na identificação de áreas adequadas de acordo com a resolução em locais com relevo complexo como, por exemplo, em cânions. Assim, os modelos de AR diferenciaram as regiões de relevo

complexo dos cânions como áreas não adequadas para os corais, enquanto os modelos de BR não. Isto resultou na maior diferença entre as previsões de alta e baixa resoluções, i.e., menor sobreposição (ver mapas binários na seguinte secção) na região norte da bacia, com maior predominância de canais submarinos e alta ocorrência de cicatrizes de remoção do sedimento e na região sul com vários cânions. Na parte com orientação sul da projeção do talude da região central, a menor incidência relativa de cânions e canais, forneceu maior área adequada para as quatro espécies de corais formadores de recifes. Por outro lado, os modelos de BR indicaram uma distribuição de adequabilidade de habitat em manchas na parte norte da bacia, em comparação com os de AR que indicaram áreas mais contínuas, especialmente para *E. rostrata*, *L. pertusa* e *S. variabilis* (Figura 3.10, 3.11 e 3.13, respectivamente).

Figura 3.10. Predição de adequabilidade de habitat para *Enallopsammia rostrata* na margem continental da Bacia de Campos segundo a modelagem de adequabilidade de habitat de alta (A) e baixa (B) resoluções de análise.

Figura 3.11. Predição de adequabilidade de habitat para *Lophelia pertusa* na margem continental da Bacia de Campos segundo a modelagem de adequabilidade de habitat de alta (A) e baixa (B) resoluções de análise.

Figura 3.12. Predição de adequabilidade de habitat para *Madrepora oculata* na margem continental da Bacia de Campos segundo a modelagem de adequabilidade de habitat de alta (A) e baixa (B) resoluções de análise.

Figura 3.13. Predição de adequabilidade de habitat para *Solenosmilia variabilis* na margem continental da Bacia de Campos segundo a modelagem de adequabilidade de habitat de alta (A) e baixa (B) resoluções de análise.

Área adequada predita e efeito da resolução na extensão da área predita

A extensão de área adequada predita variou entre resoluções de análise, geralmente maior nos modelos de BR em comparação com os de AR (razão BR/AR > 1, Tabela 3.3). Porém, houve variações na razão de mudança dependendo do limiar utilizado. Assim, a razão de mudança entre a extensão de área adequada predita com BR em relação à de AR foi até 3,5 vezes maior no caso de *S. variabilis*, quando utilizado o limiar de 10% de presença de treino (10%PT). O único caso em que houve uma diminuição da área predita com a maior resolução foi o de *E. rostrata* utilizando-se o limiar que maximiza a soma entre sensibilidade e especificidade do modelo (MaxSS). Para essa espécie, a área adequada predita no modelo de AR foi o dobro da obtida no modelo de BR (Tabela 3.3). Não houve mudança na extensão de área (razão = 1) entre modelos de AR e BR para *M. oculata*, e *L. pertusa*, segundo os limiares de MaxSS e mínima presença de treino (MPT), respectivamente. Porém, a porcentagem de sobreposição de área nestes casos indicou que, embora com a mesma extensão, as áreas preditas têm diferentes configurações (Figuras 3.14 e 3.15).

Por outro lado, a porcentagem de sobreposição de área adequada predita variou dependendo da espécie e do limiar utilizado, sem, contudo, apresentar um padrão geral. A maior sobreposição ocorreu quando as áreas preditas foram maiores, o que depende do limiar usado (Tabela 3.3). Assim, para *E. rostrata* e *S. variabilis*, houve maior sobreposição utilizando o limiar de MPT (40 e 53%, respectivamente), que é um dos mais conservadores. Para *L. pertusa* e *M. oculata*, a maior sobreposição das áreas preditas ocorreu nos mapas com o limiar de MaxSS (49%) e de 10%PT (40%), respectivamente.

Tabela 3.3. Área predita pelos modelos de alta (píxel de 100 m²) e baixa (píxel de 1000 m²) resoluções, e a porcentagem de sobreposição entre ambas áreas preditas para cada espécie. A proporção de mudança é indicada como a razão entre a área predita pelo modelo de alta resolução dividida pela área predita pelo modelo de baixa resolução (HR:LR). Os valores são indicados de acordo com os três limiares de corte.

	<i>E. rostrata</i>	<i>L. pertusa</i>	<i>M. oculata</i>	<i>S. variabilis</i>
<i>Limiar de máxima soma entre sensibilidade e especificidade (MaxSS)</i>				
MaxSS AR	0,11	0,12	0,16	0,09
MaxSS BR	0,18	0,16	0,39	0,21
% sobreposição (AR & BR)	28,65	49,65	38,22	41,84
Razão de mudança (BR/AR)	0,58	1,19	1,00	1,47
<i>Limiar de dez por cento de presenças de treino (10%PT)</i>				
10%TP AR	0,13	0,25	0,19	0,29
10%TP BR	0,15	0,27	0,13	0,28
% sobreposição (AR & BR)	29,25	42,49	40,03	19,97
Razão de mudança (BR/AR)	1,31	1,33	1,62	3,56
<i>Limiar mínimo de presenças de treino (MPT)</i>				
MTP AR	0,07	0,06	0,07	0,14
MTP BR	0,07	0,02	0,09	0,04
% sobreposição (AR & BR)	40,53	34,27	34,33	53,54
Razão de mudança (BR/AR)	1,22	1,01	2,08	1,28

Figura 3.14. Áreas de distribuição potencial de espécies de corais escleractínios delimitadas pelo limiar de corte MaxSS dos modelos de alta resolução (AR, azul escuro), e baixa resolução (BR, azul claro), remarcando as áreas de sobreposição entre ambos (AR & BR, laranja). A) *Enallopsammia rostrata*, B) *Lophelia pertusa*, C) *Madrepora oculata* e D) *Solenosmilia variabilis*.

Figura 3.15. Áreas de distribuição potencial de espécies de corais escleractínios delimitadas pelo limiar de corte 10%PT dos modelos de alta resolução (AR, azul escuro), e baixa resolução (BR, azul claro), remarcando as áreas de sobreposição entre ambos (AR & BR, laranja). A) *Enallopsammia rostrata*, B) *Lophelia pertusa*, C) *Madrepora oculata* e D) *Solenosmilia variabilis*. O limiar 10%PT exclui o 10% de presenças de treino de menor adequabilidade segundo o modelo correspondente.

Figura 3.16. Áreas de distribuição potencial de espécies de corais escleractínios delimitadas pelo limiar de corte MPT dos modelos de alta resolução (AR, azul escuro), e baixa resolução (BR, azul claro), remarcando as áreas de sobreposição entre ambos (AR & BR, laranja). A) *Enallopsammia rostrata*, B) *Lophelia pertusa*, C) *Madrepora oculata* e D) *Solenosmilia variabilis*. O limiar MPT inclui todas as presenças de treino utilizadas no modelo.

DISCUSSÃO

Neste capítulo foi avaliada a influência da resolução das variáveis ambientais e do limiar na modelagem de adequabilidade de habitat de corais de mar profundo numa área de grande pressão antrópica no Atlântico Sudoeste, a Bacia de Campos. Os modelos preditivos de BR tiveram como resultado áreas de adequabilidade maiores em

comparação às dos modelos de AR, gerando áreas preditas superestimadas, especialmente nos cânions da Bacia de Campos. Tais diferenças nas predições parecem resultar do maior detalhe do assoalho marinho identificado pelas variáveis de AR. Já em BR (píxel de 1000 x 1000 m), tais variáveis não detectaram locais com relevo escarpado como cânions ao longo do talude da Bacia de Campos. Isto levou à ausência de adequabilidade em tais locais, onde não houve registros de presença. Consequentemente, isto pode ter causado a maior discrepância nas predições de ambas resoluções nas regiões norte e sul da bacia, onde há maior incidência de cânions e canais em comparação com a região central da bacia. A resolução da batimetria GEBCO também mostrou-se insuficiente para a identificação de alguns montes submarinos em modelos regionais (Rengstorf et al., 2014) e globais de adequabilidade de corais (Guinotte et al., 2010). Apesar desses dados batimétricos não terem caracterizado os relevos escarpados no presente estudo, como os cânions, os modelos de BR identificaram de maneira similar aos modelos de AR as principais áreas adequadas para os corais do talude central da bacia de Campos.

Portanto, modelos de adequabilidade de habitat em escala regional (bacia) baseados na batimetria GEBCO ainda forneceriam importante informação sobre os principais locais onde as espécies poderiam habitar. Isso enfatiza a importância de gerar primeiras aproximações regionais a partir de dados de presença de alta precisão (localização) e da batimetria GEBCO disponível, principalmente para guiar futuros levantamentos batimétricos ou guiar estudos de monitoramento e/ou conservação de áreas de exploração petrolífera e/ou mineração. O segundo passo importante seria a identificação de ocorrências da espécie nessas áreas para o desenvolvimento de modelos locais para fins de conservação e delimitação de áreas protegidas.

Além das variáveis batimétricas, outros fatores importantes como a temperatura, salinidade, estado de saturação da aragonita e o oxigênio dissolvido, tiveram bom poder preditivo em ambas resoluções. Isto indica a importância destas variáveis físico-químicas na adequabilidade de habitat dos corais, o que está em concordância com o encontrado por outros autores (Davies et al., 2008; Davies & Guinotte, 2011). Portanto, embora modelos baseados unicamente em variáveis batimétricas de alta resolução tenham apresentado bom poder preditivo (Rengstorf et al., 2014), seria aconselhável o uso dessas variáveis físico-químicas re-escaladas de acordo a batimetria para complementar a informação sobre as condições ambientais.

A resolução de análise também influenciou na performance dos modelos de adequabilidade de habitat segundo a AUC e o índice de Boyce, indicando menor performance em modelos de menor resolução, como esperado segundo a hipótese adotada no presente estudo. Contudo, no caso de *M. oculata*, não houve diferença na performance segundo o índice de Boyce, que indicou baixa performance dos modelos para esta espécie em ambas resoluções. Assim, embora não esteja nos objetivos deste estudo ver a influência do tamanho amostral na performance dos modelos, cabe destacar que a menor performance e a maior variação dos valores do índice de Boyce ocorreram nas espécies com menor tamanho amostral, *M. oculata* e *E. rostrata*. Aliás, a menor diferença entre a performance dos modelos de ambas resoluções de *M. oculata* pode ter ocorrido também devido ao tamanho amostral menor ($n = 27$ na BR) e diminuiu no modelo de baixa resolução ($n = 15$), devido a filtragem de acordo com o tamanho do píxel. Isto já foi observado por Guisan et al. (2007a), que indicaram menor diferença na performance dos modelos de diferentes resoluções gerados com n amostral menor. No caso de *M. oculata*, embora o tamanho amostral tenha sido pequeno, o uso de dados de alta qualidade (vídeo de AUV), i.e., com maior precisão na localização específica dos indivíduos, fornece maior confiança no poder preditivo dos modelos gerados (Engler et al., 2004; Huston, 2002; Reside et al., 2011; Williams et al., 2012). Contrariamente ao indicado pelo índice de Boyce, de acordo com a AUC, os modelos de *M. oculata* tiveram a maior performance entre as espécies. Porém, este índice tende a indicar alta performance em modelos com poucas ocorrências de treino (Merow et al., 2013), motivo pelo qual tem sido considerado como um índice pouco confiável em alguns casos (Lobo et al., 2008). Isto sugere a importância de avaliar a performance com diferentes índices. Futuras abordagens deveriam determinar melhor a influência do tamanho amostral na predição e na resolução.

Efeito da resolução e do limiar de corte na extensão de área predita pelos modelos

Dependendo do limiar de corte para delimitar a área de distribuição potencial das espécies, a extensão e formato desta mudou sem um padrão definido. Limiares menos restritivos, ou seja, com valor menor de adequabilidade mínima para determinar a área de presença dos mapas binários, indicam áreas de maior extensão. Portanto, esperava-se que limiares menos restritivos tivessem mostrado maior porcentagem de sobreposição entre os modelos de alta e baixa resolução devido a maior área disponível para se sobrepor.

Contudo, isto não foi observado, sendo que não houve tendência entre a porcentagem da sobreposição e o limiar utilizado. Isto pode ter sido causado pela diferença entre os modelos devido a influência da resolução, já que as áreas mais adequadas (i.e., com valores de adequabilidade maiores) tenderam a mudar dependendo da resolução. Os resultados dos limiares de MaxSS, 10%PT e MPT determinaram valores pouco restritivos, i.e., de baixa adequabilidade, o que pode indicar certa incerteza na predição ou menor poder para discernir entre áreas adequadas e não adequadas. Porém, a alta qualidade e precisão dos pontos de presença (derivados de observações de vídeo de ROV) e das variáveis nos modelos de AR suporta a acurácia destes para definir áreas de conservação (Vale et al., 2014). Assim, entre os limiares usados no presente estudo, o de MPT considera uma maior sensibilidade (presenças corretamente preditas) do modelo e seria o mais conservador e importante para delimitação de áreas de conservação (Liu et al., 2005). Este limiar garante que todas as ocorrências da espécie utilizadas para fazer o modelo estejam dentro da área delimitada. Contudo, a falta de dados de ausência das espécies limitou a avaliação sobre qual limiar forneceria maior especificidade (ausências corretamente preditas). Portanto, é necessário obter dados de presença e ausência independentes para ajudar na avaliação e escolha do limiar para a seleção de áreas prioritárias para conservação.

Adequabilidade de habitat de corais de mar profundo na Bacia de Campos e a importância dos modelos na conservação destes ecossistemas marinhos vulneráveis

A distribuição de adequabilidade de habitat dos corais escleractínios na Bacia de Campos esteve determinada em maior parte pela temperatura, salinidade e profundidade, principalmente nos modelos de AR. Isto indica a importância da Água Intermediária Antártica (AIA), entre 500 e 1200 m, na distribuição dos corais de mar profundo na margem continental central do Brasil, como observado em estudos anteriores (Arantes et al., 2009; Sumida et al., 2004; ver também o Capítulo 2). Além das características físico-químicas da água, o fato de que a parte do talude orientada para o sul seja a mais adequada para os corais também sustenta a importância da AIA, já que esta massa de água corre na direção norte como parte da Corrente de Contorno Oeste Intermediária (CCI). Isso pode ser decisivo para a disponibilidade de alimento e o sustento das comunidades de corais. Com relação às características batimétricas importantes para a distribuição dos corais, os

mapas resultantes dos modelos indicaram que não há condições adequadas nos cânions. Interessantemente, foram registradas comunidades de corais de mar profundo bem desenvolvidas em cânions do Atlântico Nordeste (Huvenne et al., 2011), Atlântico Noroeste (Baker et al., 2012) e do Mediterrâneo (Gori et al., 2013; Orejas et al., 2009). Contudo, não há registros de ocorrência nos cânions da Bacia de Campos e seria interessante que estudos futuros verificassem esses resultados.

A Bacia de Campos apresenta grande extensão ocupada pela indústria de gás e petróleo, com blocos de exploração representando mais de 70% do habitat ecologicamente relevante e vulnerável no talude da bacia (Almada, 2016). A extensão de área potencialmente adequada para a ocorrência dos corais identificada no presente estudo é maior que a extensão da distribuição dos corais conhecida e, portanto, a sobreposição entre o habitat dos corais e as atividades de extração de gás e petróleo pode ser ainda maior. Uma maior sobreposição entre a atividade de extração e a distribuição dos corais pode aumentar o impacto destas atividades antrópicas nos corais de águas profundas na bacia. Desta maneira, frente a ausência de mapeamento da distribuição real dos corais na bacia toda, propostas de áreas marinhas protegidas poderiam ser avaliadas de acordo com os modelos de adequabilidade apresentados no presente estudo para determinar a porcentagem dos ecossistemas marinhos vulneráveis que seriam protegidos (Ross et al., 2015). Sendo que, os modelos de AR seriam os mais adequados para essa avaliação e também para determinar a proteção do 10 % dos ecossistemas marinhos vulneráveis estabelecido pela Convenção sobre a Diversidade Biológica (CBD, 2008). A proteção dos ecossistemas marinhos vulneráveis deveria ser prioritária no talude superior e médio, onde há maior concentração de plataformas de extração de óleo e gás, além de possíveis novas áreas de exploração (Almada, 2016).

CAPÍTULO 4

CONCLUSÕES E CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os corais azooxantelados formadores de recifes aumentam a heterogeneidade do habitat e constituem Ecossistemas Marinhos Vulneráveis (VMEs) que abrigam grande biodiversidade. Estes ecossistemas encontram-se ameaçados pelo avanço na fronteira da exploração de recursos vivos e não vivos em águas profundas, bem como pelas mudanças climáticas. Portanto, é de fundamental importância determinar as áreas de distribuição potencial dos principais corais azooxantelados como base para sua conservação. A presente dissertação teve como primeiro objetivo (Capítulo 2) apresentar a primeira aproximação sobre a distribuição potencial dos grupos de corais azooxantelados mais importantes para a biodiversidade de mar profundo na margem continental brasileira, Scleractinia e Octocorallia, como também das principais espécies de corais escleractínios formadores de recifes, *Lophelia pertusa*, *Madrepora oculata*, *Solenosmilia variabilis* e *Enallopsammia rostrata* utilizando modelos de adequabilidade de habitat (Maxent). Os nichos ecológicos de Scleractinia e Octocorallia, assim como das espécies escleractínias mencionadas acima também foram avaliados (Capítulo 2). O outro objetivo principal desta dissertação foi avaliar o efeito da resolução (i.e., tamanho do pixel) na modelagem de adequabilidade de habitat, utilizando como estudo de caso, espécies formadoras de recifes na Bacia de Campos, sudeste do Brasil (Capítulo 3).

A revisão bibliográfica e novas ocorrências fornecidas pela Petrobras permitiram obter uma grande quantidade de ocorrências dos táxons (1147, aproximadamente) para os modelos gerados. As ocorrências de Scleractinia duplicaram (i.e., 248) as utilizadas por Davies & Guinotte (2011) na predição da distribuição potencial global do grupo (única aproximação à distribuição para o Atlântico Sudeste antes desta dissertação). Para Octocorallia houve 15% (58) mais de ocorrências do que as utilizadas por Yesson et al. (2012), o qual ilustra, ao mesmo tempo, a menor quantidade de levantamentos sobre a distribuição do grupo na região em relação aos escleractínios. Além disso, foi possível realizar modelos para *Enallopsammia rostrata* e *Madrepora oculata*, espécies pobremente representadas na região (4 e 14 ocorrências, respectivamente) nos modelos de distribuição global (Davies & Guinotte, 2011). Esta maior representação dos grupos, junto com o fato de ter apresentado modelos regionais, que não são influenciados pelas condições e dados de ocorrência de outras regiões, aporta melhores predições da

distribuição potencial dos corais de águas profundas pela primeira vez no Atlântico Sudoeste em relação às predições globais anteriores baseadas em dados globais com poucas ocorrências das espécies (Davies et al., 2008; Davies and Guinotte, 2011; Yesson et al., 2012).

Apesar da presente dissertação fornecer uma quantidade de registros inédita na área de estudo, houve limitação na quantidade de registros de ocorrência, o que enfatiza a falta de estudo e amostragens em águas profundas na margem continental brasileira. Particularmente limitados foram os registros em latitudes maiores que 25° S para os octocorais, com apenas duas ocorrências. Assim, futuros levantamentos seriam importantes, já que os modelos indicaram certo grau de adequabilidade de habitat nesta porção com poucos registros de ocorrência. Por outro lado, na região Sudeste têm sido desenvolvidos mais estudos orientados aos corais escleractínios. Na região Norte, principalmente em frente à foz do rio Amazonas, os octocorais parecem ser mais abundantes do que os escleractínios (ver Cordeiro et al., 2015; Moura et al., 2016). No entanto, futuros registros de ocorrência e/ou ausência seriam necessários para validar os modelos apresentados, como também para aumentar a qualidade das predições.

Os resultados do Capítulo 2 permitiram identificar claramente uma distribuição potencial de Scleractinia mais restrita à porção Central e Sudeste-Sul da margem continental, enquanto que os octocorais estariam potencialmente distribuídos na margem continental toda. A porção Central e a parte sudeste da porção Sul, assim como a Elevação de Rio Grande, fora da ZEE brasileira, constituem os locais de maior distribuição potencial de ambos grupos juntos. Além disso, as espécies de escleractínios formadoras de recifes também apresentaram grande sobreposição nestas áreas. Particularmente na margem continental Central e Sul brasileira, existe uma grande pressão antrópica sobre o ambiente de mar profundo por causa de atividades de pesca de arrasto (Kitahara, 2009) e extração de recursos naturais, com a maior concentração de plataformas de extração de óleo e gás do país. Por outro lado, a elevação de Rio Grande é também uma área de interesse econômico devido ao seu potencial para futuros projetos de mineração submarina, sendo que a Autoridade Internacional de Fundos Marinhos (ISA) concedeu permissão ao país para atuar por 15 anos em 150 blocos requisitados nesta área. Portanto, a partir dos resultados da presente dissertação, considera-se prioritária uma profunda

avaliação da biodiversidade dos ecossistemas de corais de mar profundo ao longo destas áreas para gerar planos de conservação para estes importantes organismos.

Os resultados gerados no estudo do nicho ecológico (Capítulo 2) apontam que medidas de conservação para *L. pertusa*, *M. oculata*, *S. variabilis* e *E. rostrata* precisam ser consideradas em conjunto, já que mudanças no ambiente poderiam afetar estas espécies de forma similar, devido à sobreposição e similaridade de seus nichos ambientais na região. Também é necessário um maior entendimento da biologia destas espécies para prever as respostas fisiológicas de cada uma, pois muito embora habitem um espaço ambiental similar, os resultados mostraram que seus nichos não são equivalentes. Existe uma relação positiva entre a amplitude de nicho, a amplitude de habitat e a tolerância ambiental (Slatyer et al., 2013). Isto sugere que, dentre as espécies formadoras de recifes, *S. variabilis* é, provavelmente, a mais suscetível à perda de habitat por atividades antrópicas e/ou mudanças climáticas, devido a efeitos sinérgicos de um nicho ambiental restrito e área de distribuição menor. Futuras abordagens deveriam comparar os nichos ocupados por estas espécies em diferentes áreas para determinar a amplitude total real dos nichos ambientais específicos, assim como para identificar possíveis processos de diferenciação evolutiva dos grupos.

As análises do efeito da resolução (tamanho do píxel) na performance dos modelos de adequabilidade de habitat (Maxent) das espécies formadoras de recifes na Bacia de Campos, sudeste do Brasil, indicaram, como esperado, que o uso de informação de maior resolução fornece modelos de maior qualidade (Capítulo 3). Porém, modelos de baixa resolução ainda poderiam ser utilizados quando não há disponibilidade de informação de alta resolução na área de interesse, já que estes, embora em menor medida, tiveram boa performance e identificaram as áreas prioritárias de modo semelhante aos de alta resolução. Contudo, a dimensão da área de distribuição potencial predita a partir destes últimos deve ser interpretada com cautela, já que podem ser superestimadas em comparação com a área predita com modelos de alta resolução. Cabe destacar que este estudo foi desenvolvido em uma extensão de área relativamente pequena em comparação a abordagem regional da primeira parte da dissertação, i.e., a Bacia de Campos pode ser considerada escala local e, portanto, o efeito da resolução pode ser diferente na escala regional (Brasil). Porém, o efeito da resolução é impossível de ser abordado sem uma batimetria da região de maior resolução e dados de ocorrência de corais de maior

resolução (menor erro de localização devido a amostragem com ROV) como os apresentados para a Bacia de Campos.

Futuros estudos são necessários para determinar o critério de determinação dos limites da área de distribuição potencial, i.e., o limiar de corte, que determine a melhor representação da distribuição dos corais. Para isso, é fundamental a avaliação das distribuições potenciais apresentadas no capítulo 3 a partir de dados de presença e/ou ausência independentes. A diferença observada entre as duas resoluções de análise batimétricas indicou as limitações da batimetria GEBCO, como por exemplo, na representação de estruturas como cânions. Portanto, espera-se que a distribuição potencial dos táxons na margem continental brasileira esteja superestimada. No entanto, a partir destas pode ser direcionado o esforço amostral e assim diminuir o custo de levantamentos demasiado extensos. Sugere-se a aplicação de futuras abordagens com dados de abundância das espécies na Bacia de Campos, onde há disponível maior resolução batimétrica, para determinar áreas críticas de conservação.

Referências Bibliográficas

- Aguirre-Gutiérrez, J., Serna-Chavez, H.M., Villalobos-Arambula, A.R., Pérez de la Rosa, J. a., Raes, N., 2015. Similar but not equivalent: ecological niche comparison across closely-related Mexican white pines. *Divers. Distrib.* 21, 245–257. doi:10.1111/ddi.12268
- Almada, G.V. De M.B., 2016. Identificação de áreas de interesse para a conservação da biodiversidade na porção profunda da bacia de campos: fundamento para uma rede de áreas protegidas. Dissertação de mestrado. Universidade Federal do Espírito Santo, Programa de Pós-Graduação em Oceanografia Ambiental, p 40.
- Althaus, F., Williams, a, Schlacher, T., Kloser, R., Green, M., Barker, B., Bax, N., Brodie, P., Hoenlinger-Schlacher, M., 2009. Impacts of bottom trawling on deep-coral ecosystems of seamounts are long-lasting. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 397, 279–294. doi:10.3354/meps08248
- Anderson, O.F., Guinotte, J.M., Rowden, A.A., Clark, M.R., Mormede, S., Davies, A.J., Bowden, D.A., 2016. Field validation of habitat suitability models for vulnerable marine ecosystems in the South Pacific Ocean : Implications for the use of broad-scale models in fisheries management. *Ocean Coastal Manag.* 120, 110–126. doi:10.1016/j.ocecoaman.2015.11.025
- Arantes, R., Castro, C., Pires, D., Seoane, J., 2009. Depth and water mass zonation and species associations of cold-water octocoral and stony coral communities in the southwestern Atlantic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 397, 71–79. doi:10.3354/meps08230
- Arantes, R.C.M., Loiola, L.L., 2014. New records of Primnoidae (Cnidaria: Octocorallia) in Brazilian deep waters. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 99, 103–112. doi:10.1016/j.dsr2.2013.07.002
- Araújo, M.B., Guisan, A., 2006. Five (or so) challenges for species distribution modelling. *J. Biogeogr.* 33, 1677–1688. doi:10.1111/j.1365-2699.2006.01584.x
- Arnaud-Haond, S., Van den Beld, I.M.J., Becheler, R., Orejas, C., Menot, L., Frank, N., Grehan, A., Bourillet, J.F., 2015. Two “pillars” of cold-water coral reefs along Atlantic European margins: Prevalent association of *Madrepora oculata* with *Lophelia pertusa*, from reef to colony scale. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*
- Baco, A.R., Shank, T.M., 2005. Population genetic structure of the Hawaiian precious coral *Corallium lauense* (Octocorallia: Coralliidae) using microsatellites. In *Cold-Water Corals and Ecosystems* (A. Freiwald and J. M. Roberts, eds), Springer-Verlag. Berlin. pp. 663–678.
- Baker, K., Wareham, V., Snelgrove, P., Haedrich, R., Fifield, D., Edinger, E., Gilkinson, K., 2012. Distributional patterns of deep-sea coral assemblages in three submarine canyons off Newfoundland, Canada. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 445, 235–249. doi:10.3354/meps09448
- Barve, N., Barve, V., Jiménez-Valverde, A., Lira-Noriega, A., Maher, S.P., Peterson, A.T., Soberón, J., Villalobos, F., 2011. The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecol. Modell.* 222, 1810–1819. doi:10.1016/j.ecolmodel.2011.02.011

- Becker, E.L., Cordes, E.E., Stephen, A.M., 2009. Importance of seep primary production to *Lophelia pertusa* and associated fauna in the Gulf of Mexico. *Deep. Res. I* 56, 786–800.
- Boyce, M.S., Vernier, P.R., Nielsen, S.E., Schmiegelow, F.K.A., 2002. Evaluating resource selection functions. *Ecol. Modell.* 157, 281–300.
- Braunisch, V., Suchant, R., 2010. Predicting species distributions based on incomplete survey data: The trade-off between precision and scale. *Ecography (Cop.)*. 33, 826–840. doi:10.1111/j.1600-0587.2009.05891.x
- Broennimann, O., Fitzpatrick, M.C., Pearman, P.B., Petitpierre, B., Pellissier, L., Yoccoz, N.G., Thuiller, W., Fortin, M.J., Randin, C., Zimmermann, N.E., Graham, C.H., Guisan, A., 2012. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 21, 481–497. doi:10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x
- Brooke, S., Ross, S.W., Bane, J.M., Seim, H.E., Young, C.M., 2013. Temperature tolerance of the deep-sea coral *Lophelia pertusa* from the southeastern United States. *Deep. Res. Part II* 92, 240–248. doi:10.1016/j.dsr2.2012.12.001
- Buhl-Mortensen, L., Vanreusel, A., Gooday, A.J., Levin, L. a., Priede, I.G., Buhl-Mortensen, P., Gheerardyn, H., King, N.J., Raes, M., 2010. Biological structures as a source of habitat heterogeneity and biodiversity on the deep ocean margins. *Mar. Ecol.* 31, 21–50. doi:10.1111/j.1439-0485.2010.00359.x
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2001. Model Selection and Multimodel Inference, Second Edi. ed. doi:10.1002/1521-3773(20010316)40:6<9823::AID-ANIE9823>3.3.CO;2-C
- Cairns, S., 2007. Deep-water corals: an overview with special reference to diversity and distribution of deep-water scleractinian corals. *Bull. Mar. Sci.* 81, 311–322.
- Campos, E.J.D., Velhote, D., Da Silveira, I.C.A., 2000. Shelf break upwelling driven by Brazil current cyclonic meanders. *Geophys. Res. Lett.* 27, 751–754. doi:10.1029/1999GL010502
- Carton, J. a., Giese, B.S., Grodsky, S. a., 2005. Sea level rise and the warming of the oceans in the Simple Ocean Data Assimilation (SODA) ocean reanalysis. *J. Geophys. Res. C Ocean.* 110, 1–8. doi:10.1029/2004JC002817
- Castro, C.B., Pires, D.O., Medeiros, M.S., Loiola, L.L., Arantes, R.C.M., Thiago, C.M., Berman, E., 2006. Filo Cnidaria. Corais. In: Lavrado HP, Ignacio BL, editors. Biodiversidade bentônica da região central da Zona Econômica Exclusiva brasileira. Rio de Janeiro: Museu Nacional. p. 147–192.
- Cerrano, C., Cardini, U., Bianchelli, S., Corinaldesi, C., Pusceddu, A., Danovaro, R., 2013. Red coral extinction risk enhanced by ocean acidification. *Sci. Rep.* 3, 1457. doi:10.1038/srep01457
- Clark, M.R., Rowden, A. a, Schlacher, T., Williams, A., Consalvey, M., Stocks, K.I., Rogers, A.D., O'Hara, T.D., White, M., Shank, T.M., Hall-Spencer, J.M., 2010. The ecology of seamounts: structure, function, and human impacts. *Ann. Rev. Mar. Sci.* 2, 253–78. doi:10.1146/annurev-marine-120308-081109

- Colwell, R.K., Rangel, T.F., 2009. Hutchinson's duality: The once and future niche. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 19651–19658. doi:10.1073/pnas.0901650106
- Cordeiro, R.T.S., Neves, B.M., Rosa-Filho, J.S., Pérez, C.D., 2015. Mesophotic coral ecosystems occur offshore and north of the Amazon River. *Bull. Mar. Sci.* 91, 491–510. doi:10.5343/bms.2015.1025
- da Silveira, I.C.A., Calado, L., Castro, B.M., Cirano, M., Lima, J.A.M., Mascarenhas, A. d S., 2004. On the baroclinic structure of the Brazil Current-Intermediate Western Boundary Current system at 22°-3°S. *Geophys. Res. Lett.* 31, 1–5. doi:10.1029/2004GL020036
- Dahan, M., Benayahu, Y., 1998. Embryogenesis , Planulae Longevity , and Competence in the Octocoral *Dendronephthya hemprichi* Author (s): Maimon Dahan and Yehuda Benayahu Published by : Wiley on behalf of American Microscopical Society Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/3227029>. *Invertebr. Biol.* 117, 271–280.
- Davies, A.J., Duineveld, G., Lavaleye, M., Bergman, M.J., van Haren, H., Roberts, J.M., 2009. Downwelling and deep-water bottom currents as food supply mechanisms to the cold-water coral *Lophelia pertusa* (Scleractinia) at the Mingulay Reef Complex. *Limnol. Oceanogr.* 54, 620–629. doi:10.4319/lo.2009.54.2.0620
- Davies, A.J., Guinotte, J.M., 2011. Global habitat suitability for framework-forming cold-water corals. *PLoS One* 6, e18483. doi:10.1371/journal.pone.0018483
- Davies, A.J., Wisshak, M., Orr, J.C., Murray Roberts, J., 2008. Predicting suitable habitat for the cold-water coral *Lophelia pertusa* (Scleractinia). *Deep Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* 55, 1048–1062. doi:10.1016/j.dsr.2008.04.010
- Della Pietra, S., Della Pietra, V., Lafferty, J., 1997. Inducing Features of Random Fields. *IEEE Trans. patterns Anal. Mach. Intell.* 19, 1–13.
- Edinger, E.N., Wareham, V.E., Haedrich, R.L., 2007. Patterns of groundfish diversity and abundance in relation to deep-sea coral distributions in Newfoundland and Labrador waters. *Bull. Mar. Sci.* 81, 101–122.
- Elith, J., Phillips, S.J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y.E., Yates, C.J., 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Divers. Distrib.* 17, 43–57. doi:10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x
- Engler, R., Guisan, A., Rechsteiner, L., 2004. An improved approach for predicting the distribution of rare and endangered species from occurrence and pseudo-absence data. *J. Appl. Ecol.* 41, 263–274. doi:10.1111/j.0021-8901.2004.00881.x
- Ferraz, K.M.P.M. de B., De Barros Ferraz, S.F., Cunha de Paula, R., Beisiegel, B., Breitenmoser, C., 2012. Species distribution modeling for conservation purposes. *J. Nat. Conserv.* 10, 214–220. doi:10.4322/natcon.2012.032
- Fielding, A.H., Bell, J.F., 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence / absence models. *Environ. Conserv.* 24, 38–49.
- Fisher, C.R., Hsing, P.-Y., Kaiser, C.L., Yoerger, D.R., Roberts, H.H., Shedd, W.W., Cordes, E.E., Shank, T.M., Berlet, S.P., Saunders, M.G., Larcom, E. a., Brooks, J.M., 2014. Footprint of Deepwater Horizon blowout impact to deep-water coral

- communities. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 111, 11744–11749. doi:10.1073/pnas.1403492111
- Freiwald, A., Fosså, J.H., Anthony, G., Tony, K., J Murray, R., 2004. Cold-water coral reefs Out of sight – no longer out of mind Cold-water coral reefs. Cambridge, UK.
- Fuller, S.D., Murillo Perez, F.J., Wareham and E. Kenchington, V., 2008. Vulnerable Marine Ecosystems Dominated by Deep-Water Corals and Sponges in the NAFO Convention Area 5524, 1–24.
- Gaston, K.J., 2003. The Structure and Dynamics of Geographic Ranges, Oxford Series in Ecology and Evolution. Oxford University Press, Oxford and New York.
- Gonzalez-rodriguez, E., Valentin, J.L., André, D.L., Jacob, S.A., 1992. Upwelling and downwelling at Cabo Frio (Brazil): Comparison of biomass and primary production responses. *J. Plankton Res.* 14, 289–306. doi:10.1093/plankt/14.2.289
- Gori, A., Orejas, C., Madurell, T., Bramanti, L., Martins, M., Quintanilla, E., Marti-Puig, P., Lo Iacono, C., Puig, P., Requena, S., Greenacre, M., Gili, J.M., 2013. Bathymetrical distribution and size structure of cold-water coral populations in the Cap de Creus and Lacaze-Duthiers canyons (northwestern Mediterranean). *Biogeosciences* 10, 2049–2060. doi:10.5194/bg-10-2049-2013
- Guinotte, J.M., Davies, A.J., 2014. Predicted deep-sea coral habitat suitability for the U.S. West Coast. *PLoS One* 9. doi:10.1371/journal.pone.0093918
- Guinotte, J.M., Orr, J., Cairns, S., Freiwald, A., Lance, M., Robert, G., 2006. Will human-induced changes in seawater chemistry alter the distribution of deep-sea scleractinian corals ? *Front. Ecol.*
- Guisan, A., Broennimann, O., Engler, R., Vust, M., Yoccoz, N.G., Lehmann, A., Zimmermann, N.E., 2005. Using niche-based models to improve the sampling of rare species. *Conserv. Biol.* 20, 501–511. doi:10.1111/j.1523-1739.2006.00354.x
- Guisan, A., Graham, C.H., Elith, J., Huettmann, F., Dudik, M., Ferrier, S., Hijmans, R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L.G., Loiselle, B., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J.M., Peterson, a. T., Phillips, S.J., Richardson, K., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R.E., Williams, S.E., Wisz, M.S., Zimmermann, N.E., 2007. Sensitivity of predictive species distribution models to change in grain size. *Divers. Distrib.* 13, 332–340. doi:10.1111/j.1472-4642.2007.00342.x
- Guisan, A., Zimmermann, N.E., Elith, J., Graham, C.H., PHillips, S., 2007. What Matters for Predicting the Occurrences of Trees: Techniques , Data , or Species ' Characteristics ? *Ecol. Monogr.* 77, 615–630.
- Halfar, J., Fujita, R.M., 2007. Danger of Deep-Sea Mining. *Science* (80-.). 316, 987. doi:10.1126/science.1138289
- Hall-Spencer, J., Allain, V., Fosså, J.H., 2002. Trawling damage to Northeast Atlantic ancient coral reefs. *Proc. Biol. Sci.* 269, 507–511. doi:10.1098/rspb.2001.1910
- Hanberry, B.B., 2013. Finer grain size increases effects of error and changes influence of environmental predictors on species distribution models. *Ecol. Inform.* 15, 8–13. doi:10.1016/j.ecoinf.2013.02.003

- Henry, L.-A., Davies, A.J., Murray Roberts, J., 2009. Beta diversity of cold-water coral reef communities off western Scotland. *Coral Reefs* 29, 427–436. doi:10.1007/s00338-009-0577-6
- Hirzel, A., Guisan, A., 2002. Which is the optimal sampling strategy for habitat suitability modelling. *Ecol. Modell.* 157, 331–341.
- Hirzel, A.H., Le Lay, G., Helfer, V., Randin, C., Guisan, A., 2006. Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences. *Ecol. Modell.* 199, 142–152. doi:10.1016/j.ecolmodel.2006.05.017
- Hu, J., Jiang, Z., 2010. Predicting the potential distribution of the endangered Przewalski's gazelle. *J. Zool.* 282, 54–63. doi:10.1111/j.1469-7998.2010.00715.x
- Huston, M.A., 2002. Predicting Species Occurrences: Issues of Accuracy and Scale, in: Scott JM, Heglund PJ, Samson F, Haufler J, Morrison M, Raphael M, W.B. (Ed.), *Introductory Essay: Critical Issues for Improving Predictions*. Island Press, Washington, DC, pp. 7–21.
- Huvenne, V. a I., Tyler, P. a, Masson, D.G., Fisher, E.H., Hauton, C., Hühnerbach, V., Le Bas, T.P., Wolff, G. a, 2011. A picture on the wall: innovative mapping reveals cold-water coral refuge in submarine canyon. *PLoS One* 6, e28755. doi:10.1371/journal.pone.0028755
- Jennes, J., 2013. DEM Surface Tools.
- Jiménez-Valverde, A., Lobo, J.M., 2007. Threshold criteria for conversion of probability of species presence to either-or presence-absence. *Acta Oecologica* 31, 361–369. doi:10.1016/j.actao.2007.02.001
- Kiriakoulakis, K., Bett, B.J., White, M., Wolff, G. a., 2004. Organic biogeochemistry of the Darwin Mounds, a deep-water coral ecosystem, of the NE Atlantic. *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* 51, 1937–1954. doi:10.1016/j.dsr.2004.07.010
- Kiriakoulakis, K., Freiwald, A., Fisher, E., Wolff, G.A., 2007. Organic matter quality and supply to deep-water coral/mound systems of the NW European Continental Margin. *Int. J. Earth Sci.* 96, 159–170. doi:10.1007/s00531-006-0078-6
- Kitahara, M.V., 2009. A pesca demersal de profundidade e os bancos de corais azooxantelados do sul do Brasil. *Biota Neotrop.* 9, 35–43. doi:10.1590/S1676-06032009000200003
- Kitahara, M.V., 2007. Species richness and distribution of azooxanthellate Scleractinia in Brazil. *Bull. Mar. Sci.* 81, 497–518.
- Kitahara, M.V., Horn Filho, N.O., Abreu, J.G.N. de, 2008. Utilização de registros de corais de profundidade (Cnidaria, Scleractinia) para prever a localização e mapear tipos de substratos na plataforma e talude continental do sul do Brasil. *Pap. Avulsos Zool.* 48, 11–18. doi:10.1590/S0031-10492008000200001
- Lauzeral, C., Grenouillet, G., Brosse, S., 2013. Spatial range shape drives the grain size effects in species distribution models. *Ecography (Cop.)*. 36, 778–787. doi:10.1111/j.1600-0587.2013.07696.x
- Lecours, V., Devillers, R., 2013. Assessing the Spatial Data Quality Paradox in the Deep-sea.

- Lecours, V., Simms, A., Devillers, R., Lucieer, V., Edinger, E., 2015. Finding the Best Combinations of Terrain Attributes and GIS software for Meaningful Terrain Analysis. *Geomorphometry Geosci.* 133–136.
- Liu, C., Berry, P.M., Dawson, T.P., Person, R.G., 2005. Selecting Thresholds of Occurrence in the Predictions of Species Distribution. *Ecography (Cop.)*. 28, 385–393.
- Liu, C., White, M., Newell, G., 2013. Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data. *J. Biogeogr.* 40, 778–789. doi:10.1111/jbi.12058
- Lobo, J.M., Jiménez-valverde, A., Real, R., 2008. AUC: A misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 17, 145–151. doi:10.1111/j.1466-8238.2007.00358.x
- Lunden, J.J., McNicholl, C.G., Sears, C.R., Morrison, C.L., Cordes, E., 2014. Acute survivorship of the deep-sea coral *Lophelia pertusa* from the Gulf of Mexico under acidification, warming, and deoxygenation. *Front. Mar. Sci.* 1, 74. doi:10.3389/fmars.2014.00078
- Lutz, M.J., Caldeira, K., Dunbar, R.B., Behrenfeld, M.J., 2007. Seasonal rhythms of net primary production and particulate organic carbon flux to depth describe the efficiency of biological pump in the global ocean. *J. Geophys. Res. Ocean.* 112, 1–26. doi:10.1029/2006JC003706
- Marshall, C., 2011. Species distribution modelling to support marine conservation planning. PhD thesis, University of Plymouth. Available: <http://pearl.plymouth.ac.uk/handle/10026.1/1176>
- Martins, L.R., Coutinho, P.N., 1981. The Brazilian continental margin. *Earth Sci. Rev.* 17, 87–107. doi:10.1016/0012-8252(81)90007-6
- Martins, L.R., Martins, I.R., Corrêa, I.C.S., 1985. Aspectos sedimentares da plataforma externa e talude superior do Rio Grande do Sul. *Pesquisas* 17, 68–90.
- Merow, C., Smith, M.J., Silander, J.A., 2013. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: What it does, and why inputs and settings matter. *Ecography (Cop.)*. 36, 1058–1069. doi:10.1111/j.1600-0587.2013.07872.x
- Mohriak, W.U., Mello, M.R., Karner, G.D., Dewey, J.F., Maxwell, J.R., 1989. Structural and stratigraphic evolution of the Campos Basin, offshore Brazil. Tankard, A.J., Balkwill, H.R., editores. *Extensional Tectonics and Stratigraphy of the North Atlantic Margins. AAPG Memoir*, 46. p. 577-598. Mohriak, W.U., Mello, M.R., Karner, G.D., Dewey, J.F., Maxwell, J.R. 1989. Structural and stratigraphic evolution of the Campos Basin, offshore Brazil. Tankard, A.J., Balkwill, H.R., editores. *Extensional Tectonics and Stratigraphy of the North Atlantic Margins. AAPG Memoir*. 46, 577–598.
- Mortensen, P.B., Fosså, J.H., 2006. Species diversity and spatial distribution of invertebrates on deep-water *Lophelia* reefs in Norway. *Proc. 10th Int. Coral Reef Symp.* 1849–1868.
- Moura, R.L., Amado-Filho, G.M., Moraes, F.C., Brasileiro, P.S., Salomon, P.S., Mahiques, M.M., Bastos, A.C., Almeida, M.G., Silva, J.M., Araujo, B.F., Brito, F.P.,

- Rangel, T.P., Oliveira, B.C. V., Bahia, R.G., Paranhos, R.P., Dias, R.J.S., Siegle, E., Figueiredo, A.G., Pereira, R.C., Leal, C. V, Hajdu, E., Asp, N.E., Gregoracci, G.B., Neumann-Leitao, S., Yager, P.L., Francini-Filho, R.B., Froes, A., Campeao, M., Silva, B.S., Moreira, A.P.B., Oliveira, L., Soares, A.C., Araujo, L., Oliveira, N.L., Teixeira, J.B., Valle, R.A.B., Thompson, C.C., Rezende, C.E., Thompson, F.L., 2016. An extensive reef system at the Amazon River mouth. *Sci. Adv.* 2, e1501252–e1501252. doi:10.1126/sciadv.1501252
- Naumann, M.S., Orejas, C., Ferrier-Pagès, C., 2014. Species-specific physiological response by the cold-water corals *Lophelia pertusa* and *Madrepora oculata* to variations within their natural temperature range. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 99, 36–41. doi:10.1016/j.dsr2.2013.05.025
- Navarro, J., Cardador, L., Brown, R., Phillips, R. a., 2015. Spatial distribution and ecological niches of non-breeding planktivorous petrels. *Sci. Rep.* 5, 12164. doi:10.1038/srep12164
- Orejas, C., Gori, A., Lo Iacono, C., Puig, P., Gili, J.M., Dale, M.R.T., 2009. Cold-water corals in the Cap de Creus canyon, northwestern Mediterranean: Spatial distribution, density and anthropogenic impact. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 397, 37–51. doi:10.3354/meps08314
- Orr, J.C., Fabry, V.J., Aumont, O., Bopp, L., Doney, S.C., Feely, R. a, Gnanadesikan, A., Gruber, N., Ishida, A., Joos, F., Key, R.M., Lindsay, K., Maier-Reimer, E., Matear, R., Monfray, P., Mouchet, A., Najjar, R.G., Plattner, G.-K., Rodgers, K.B., Sabine, C.L., Sarmiento, J.L., Schlitzer, R., Slater, R.D., Totterdell, I.J., Weirig, M.-F., Yamanaka, Y., Yool, A., 2005. Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. *Nature* 437, 681–6. doi:10.1038/nature04095
- Palóczy, A., da Silveira, I.C.A., Castro, B.M., Calado, L., 2014. Coastal upwelling off Cape São Tomé (22°S, Brazil): The supporting role of deep ocean processes. *Cont. Shelf Res.* 89, 38–50. doi:10.1016/j.csr.2013.09.005
- Pearson, R.G., Dawson, T.P., 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: Are bioclimate envelope models useful? *Glob. Ecol. Biogeogr.* 12, 361–371. doi:10.1046/j.1466-822X.2003.00042.x
- Peterson, A., 2006. Uses and requirements of ecological niche models and related distributional models. *Biodivers. Informatics* 3, 59–72. doi:10.1182/blood-2009-09-244962.An
- Peterson, A.T., Soberon, J., Pearson, R.G., Anderson, R.P., Martinez-Meyer, E., Nakamura, M., Bastos Araujo, M., 2011. *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Princeton University Press, Princeton and Oxford.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P., Schapire, R.E., 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol. Modell.* 190, 231–259. doi:10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026
- Phillips, S.J., Avenue, P., Park, F., 2004. A Maximum Entropy Approach to Species Distribution Modeling 655–662.
- Phillips, S.J., Dudi, M., 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new

- extensions and a comprehensive evaluation 161–175. doi:10.1111/j.2007.0906-7590.05203.x
- Phillips, S.J., Dudík, M., Elith, J., Graham, C.H., Lehmann, A., Leathwick, J., Ferrier, S., 2009. Sample selection bias and presence-only distribution models: Implications for background and pseudo-absence data. *Ecol. Appl.* 19, 181–197. doi:10.1890/07-2153.1
- Pires, D.O., 2007. The azooxanthellate coral fauna of Brazil, in: George, R.Y., Cairns, S.D. (Eds.), *Conservations and Adaptative Management of Seamount and Deep-Sea Coral Ecosystems*. Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science, University of Miami, pp. 265–272.
- Pulliam, H.R., 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecol. Lett.* 3, 349–361. doi:10.1046/j.1461-0248.2000.00143.x
- Rengstorf, A.M., Grehan, A., Yesson, C., Brown, C., 2012. Towards High-Resolution Habitat Suitability Modeling of Vulnerable Marine Ecosystems in the Deep-Sea: Resolving Terrain Attribute Dependencies. *Mar. Geod.* 35, 343–361. doi:10.1080/01490419.2012.699020
- Rengstorf, A.M., Mohn, C., Wisz, M.S., Grehan, A.J., 2014. Predicting the distribution of deep-sea vulnerable marine ecosystems using High- resolution data: Considerations and novel approaches. *Deep Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.*
- Rengstorf, A.M., Yesson, C., Brown, C., Grehan, A.J., 2013. High-resolution habitat suitability modelling can improve conservation of vulnerable marine ecosystems in the deep sea. *J. Biogeogr.* 40, 1702–1714. doi:10.1111/jbi.12123
- Reside, A.E., Watson, I., VanDerWal, J., Kutt, A.S., 2011. Incorporating low-resolution historic species location data decreases performance of distribution models. *Ecol. Modell.* 222, 3444–3448. doi:10.1016/j.ecolmodel.2011.06.015
- Reveillaud, J., Freiwald, A., Van Rooij, D., Le Guilloux, E., Altuna, A., Foubert, A., Vanreusel, A., Olu-Le Roy, K., Henriët, J.P., 2008. The distribution of scleractinian corals in the Bay of Biscay, NE Atlantic. *Facies* 54, 317–331. doi:10.1007/s10347-008-0138-4
- Riordan, E.C., Rundel, P.W., 2009. Modelling the distribution of a threatened habitat: The California sage scrub. *J. Biogeogr.* 36, 2176–2188. doi:10.1111/j.1365-2699.2009.02151.x
- Roberts, J.M., Cairns, S.D., 2014. Cold-water corals in a changing ocean. *Curr. Opin. Environ. Sustain.* 7, 118–126. doi:10.1016/j.cosust.2014.01.004
- Roberts, J.M., Wheeler, A., Freiwald, A., Cairns, S., 2009. *Cold-Water Corals: The Biology and Geology of Deep-Sea Coral Habitats*, 1st edn. Cambridge University Press, New York.
- Roberts, J.M., Wheeler, A.J., Freiwald, A., 2006. Reefs of the deep: the biology and geology of cold-water coral ecosystems. *Science* (80-.). 312, 543–547. doi:10.1126/science.1119861
- Rodrigues, R.R., Lorenzetti, J.A., 2001. Rodrigues and Lorenzetti (2001) - A numerical study of the effects of bottom topography and coastline geometry on the Southeast

Brazilian coastal upwelling.pdf. *Cont. Shelf Res.* 21, 371–394.

- Rogers, A.D., Clark, M.R., Hall-spencer, J.M., Gjerde, K.M., 2008. The Science behind the Guidelines: A Scientific Guide to the FAO Draft International Guidelines (December 2007) for the Management of Deep-Sea Fisheries in the High Seas and Examples of How the Guidelines may be Practically Implemented, in: IUCN. Switzerland.
- Ross, L.K., Ross, R.E., Stewart, H. a., Howell, K.L., 2015. The influence of data resolution on predicted distribution and estimates of extent of current protection of three “listed” deep-sea habitats. *PLoS One* 10, 1–19. doi:10.1371/journal.pone.0140061
- Ross, R.E., Howell, K.L., 2013. Use of predictive habitat modelling to assess the distribution and extent of the current protection of “listed” deep-sea habitats. *Divers. Distrib.* 19, 433–445. doi:10.1111/ddi.12010
- Schoener, T.W., 1970. Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology* 51, 408. doi:10.2307/1935376
- Schreiner, S., Souza, M.B.F., Migliorelli, J.P.R., 2008. Modelo digital da geomorfologia do fundo oceânico da Bacia de Campos 157–160.
- Seo, C., Thorne, J.H., Hannah, L., Thuiller, W., 2009. Scale effects in species distribution models: implications for conservation planning under climate change. *Biol. Lett.* 5, 39–43. doi:10.1098/rsbl.2008.0476
- Slatyer, R.A., Hirst, M., Sexton, J.P., 2013. Niche breadth predicts geographical range size: A general ecological pattern. *Ecol. Lett.* 16, 1104–1114. doi:10.1111/ele.12140
- Soberón, J., 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecol. Lett.* 10, 1115–1123. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x
- Soberón, J., Peterson, A.T., 2005. Interpretation of Models of Fundamental Ecological Niches and Species' Distributional Areas. *Biodivers. Informatics* 1–10. doi:10.1093/wber/lhm022
- Sumida, P.Y.G., Yoshinaga, M.Y., Madureira, L.A.S.P., Hovland, M., 2004. Seabed pockmarks associated with deepwater corals off SE Brazilian continental slope, Santos Basin. *Mar. Geol.* 207, 159–167. doi:10.1016/j.margeo.2004.03.006
- Stramma, L., England, M., 1999. On the water masses and mean circulation of the South Atlantic Ocean. *Journal of Geophysical Research*, 104 (C9), 20.863–20.883.
- Swets, J.A., 1988. Measuring the accuracy of diagnostic systems. *Science* (80-.). 240, 1285–1293. doi:10.1126/science.3287615
- Thoma, J.N., Pante, E., Brugler, M.R., France, S.C., 2009. Deep-sea octocorals and antipatharians show no evidence of seamount-scale endemism in the NW Atlantic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 397, 25–35. doi:10.3354/meps08318
- Tittensor, D.P., Baco, A.R., Brewin, P.E., Clark, M.R., Consalvey, M., Hall-Spencer, J., Rowden, A. a., Schlacher, T., Stocks, K.I., Rogers, A.D., 2009. Predicting global habitat suitability for stony corals on seamounts. *J. Biogeogr.* 36, 1111–1128. doi:10.1111/j.1365-2699.2008.02062.x

- Tittensor, D.P., Baco, A.R., Hall-Spencer, J.M., Orr, J.C., Rogers, A.D., 2010. Seamounts as refugia from ocean acidification for cold-water stony corals. *Mar. Ecol.* 31, 212–225. doi:10.1111/j.1439-0485.2010.00393.x
- Turley, C.M., Roberts, J.M., Guinotte, J.M., 2007. Corals in deep-water: Will the unseen hand of ocean acidification destroy cold-water ecosystems? *Coral Reefs* 26, 445–448. doi:10.1007/s00338-007-0247-5
- Vale, C.G., Tarroso, P., Brito, J.C., 2014. Predicting species distribution at range margins: Testing the effects of study area extent, resolution and threshold selection in the Sahara-Sahel transition zone. *Divers. Distrib.* 20, 20–33. doi:10.1111/ddi.12115
- Valentin J., 1984. Analyse des parametres hydrobiologyques dans la remontée de Cabo frio (Brésil). *Mar Biol.* 82, 269–276.
- van Oevelen, D., Mueller, C.E., Lundälv, T., Middelburg, J.J., 2016. Food selectivity and processing by the cold-water coral *Lophelia pertusa*. *Biogeosciences Discuss.* 1–17. doi:10.5194/bg-2016-294
- Vertino, A., Savini, A., Rosso, A., Di Geronimo, I., Mastrototaro, F., Sanfilippo, R., Gay, G., Etiope, G., 2010. Benthic habitat characterization and distribution from two representative sites of the deep-water SML Coral Province (Mediterranean). *Deep. Res. Part II* 57, 380–396. doi:10.1016/j.dsr2.2009.08.023
- Vierod, A.D.T., Guinotte, J.M., Davies, A.J., 2014. Predicting the distribution of vulnerable marine ecosystems in the deep sea using presence-background models. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 99, 6–18. doi:10.1016/j.dsr2.2013.06.010
- Vital, H., Gomes, M.P., Tabosa, W.F., Frazão, E.P., Santos, C.L.A., Plácido Júnior, J.S., 2010. Characterization of the Brazilian continental shelf adjacent to Rio Grande do Norte state, NE Brazil. *Brazilian J. Oceanogr.* 58, 43–54. doi:10.1590/S1679-87592010000500005
- Warren, D.L., Glor, R.E., Turelli, M., 2008. Environmental niche equivalency versus conservatism: Quantitative approaches to niche evolution. *Evolution (N. Y.)*. 62, 2868–2883. doi:10.1111/j.1558-5646.2008.00482.x
- White, H.K., Hsing, P.-Y., Cho, W., Shank, T.M., Cordes, E.E., Quattrini, a. M., Nelson, R.K., Camilli, R., Demopoulos, a. W.J., German, C.R., Brooks, J.M., Roberts, H.H., Shedd, W., Reddy, C.M., Fisher, C.R., 2012. Reply to Boehm and Carragher: Multiple lines of evidence link deep-water coral damage to Deepwater Horizon oil spill. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109, E2648. doi:10.1073/pnas.1210413109
- White, M., 2007. Benthic dynamics at the carbonate mound regions of the Porcupine Sea Bight continental margin. *Int. J. Earth Sci.* 96, 1–9. doi:10.1007/s00531-006-0099-1
- Wiens, J.J., Graham, C.H., 2005. Niche Conservatism: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36, 519–539. doi:10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431
- Wild, C., Mayr, C., Wehrmann, L., Schöttner, S., Naumann, M., Hoffmann, F., Rapp, H.T., 2008. Organic matter release by cold water corals and its implication for fauna-microbe interaction. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 372, 67–75. doi:10.3354/meps07724

- Williams, K.J., Belbin, L., Austin, M.P., Stein, J.L., Ferrier, S., 2012. Which environmental variables should I use in my biodiversity model? *Int. J. Geogr. Inf. Sci. Internatio*, 1–39. doi:10.1080/13658816.2012.698015
- Wilson, M.F.J., O’Connell, B., Brown, C., Guinan, J.C., Grehan, A.J., 2007. Multiscale Terrain Analysis of Multibeam Bathymetry Data for Habitat Mapping on the Continental Slope. *Mar. Geod.* 30, 3–35. doi:10.1080/01490410701295962
- Winter, W.R., Jahnert, R.J., França, A.B., 2007. Bacia de Campos. *Boletim de Geociências da Petrobrás*. 15 (2), 511–529.
- Wright, D.J., Lundblad, E.R., Larkin, E.M., Rinehart, R.W., Murphy, J., Cary-Kothera, L., Draganov, K., 2005. ArcGIS Benthic Terrain Modeler, Corvallis, Oregon, Oregon State University, Davey Jones Locker Seafloor Mapping/Marine GIS Laboratory and NOAA Coastal Services Center. Accessible online at: <http://www.csc.noaa.gov/products/btm/>.
- Yesson, C., Taylor, M.L., Tittensor, D.P., Davies, A.J., Guinotte, J., Baco, A., Black, J., Hall-Spencer, J.M., Rogers, A.D., 2012. Global habitat suitability of cold-water octocorals. *J. Biogeogr.* 39, 1278–1292. doi:10.1111/j.1365-2699.2011.02681.x
- Yoshinaga, M.Y., Sumida, P.Y.G., Silveira, I.C.A., Ciotti, Á.M., Gaeta, S.A., Pacheco, L.F.C.M., Koettker, A.G., 2010. Vertical distribution of benthic invertebrate larvae during an upwelling event along a transect off the tropical Brazilian continental margin. *J. Mar. Syst.* 79, 124–133. doi:10.1016/j.jmarsys.2009.07.007
- Zhu, G.-P., Li, H.-Q., Zhao, L., Man, L., Liu, Q., 2016. Mapping the ecological dimensions and potential distributions of endangered relic shrubs in western Ordos biodiversity center. *Sci. Rep.* 6, 26268. doi:10.1038/srep26268

Apêndice (s)

Apêndice A

Figura A.i. Curvas de resposta da adequabilidade de habitat dos modelos de Octocorallia (esquerda) e Scleractinia (Direita). São representadas a resposta da adequabilidade de habitat para as variáveis utilizadas individualmente.

Figura A.i. (continuação) Curvas de resposta da adequabilidade de habitat dos modelos de Octocorallia (esquerda) e Scleractinia (Direita). São representadas a resposta da adequabilidade de habitat para as variáveis utilizadas individualmente.

Apêndice B

Tabela B.i. Importância das variáveis nos modelos de *Enallopsammia rostrata*, *Lophelia pertusa*, *Madrepora oculata* e *Solenosmilia variabilis* na Bacia de Campos, segundo a porcentagem de contribuição (%) e os valores de AUC de cada variável para os modelos. Os três valores mais altos para cada espécie encontram-se em negrito.

	% contribution		AUC	
	AR	BR	AR	BR
<i>Enallopsammia rostrata</i>				
Arag	1,77 (1,49)	4,68 (2,19)	0,78 (0,11)	0,73 (0,07)
Prof	23,07 (9,10)	4,92 (1,93)	0,95 (0,02)	0,95 (0,02)
BPI_b50x250	5,42 (1,06)	2,38 (0,89)	0,81 (0,04)	0,68 (0,01)
Oxi.diss	24,19 (3,85)	35,74 (7,32)	0,86 (0,04)	0,87 (0,04)
Leste	0,71 (0,37)	0,34 (0,41)	0,60 (0,07)	0,58 (0,04)
Norte	3,08 (0,95)	4,71 (1,47)	0,65 (0,06)	0,64 (0,05)
Rug	1,34 (0,55)	2,73 (3,28)	0,68 (0,06)	0,73 (0,09)
Sal	3,60 (3,40)	17,47 (10,32)	0,89 (0,03)	0,90 (0,03)
Declive	4,83 (1,11)	5,09 (1,38)	0,77 (0,03)	0,73 (0,04)
Temp	31,99 (5,86)	21,95 (2,44)	0,89 (0,05)	0,91 (0,05)
<i>Lophelia pertusa</i>				
Arag	3,45 (0,80)	2,20 (1,05)	0,80 (0,05)	0,80 (0,04)
Prof	22,00 (5,97)	5,47 (2,31)	0,92 (0,01)	0,91 (0,01)
BPI_b50x250	2,46 (0,72)	0,29 (0,28)	0,77 (0,03)	0,75 (0,03)
Oxi.diss	4,60 (1,47)	8,70 (1,84)	0,77 (0,03)	0,76 (0,04)
Leste	0,83 (0,87)	1,67 (0,85)	0,68 (0,03)	0,50 (0,06)
Norte	8,07 (1,33)	3,64 (1,74)	0,70 (0,02)	0,54 (0,03)
Rug	9,99 (2,90)	1,52 (0,73)	0,74 (0,03)	0,62 (0,06)
Sal	28,35 (5,28)	52,64 (5,41)	0,87 (0,02)	0,86 (0,03)
Declive	8,97 (1,64)	12,55 (1,00)	0,70 (0,03)	0,67 (0,03)
Temp	11,27 (2,43)	11,32 (4,33)	0,85 (0,03)	0,83 (0,05)
<i>Madrepora oculata</i>				
Arag	3,37 (1,35)	8,46 (1,09)	0,96 (0,02)	0,61 (0,06)
Prof	12,79 (3,27)	41,03 (1,84)	0,99 (0,0)	0,98 (0,01)
BPI_b50x250	4,24 (1,91)	16,47 (1,71)	0,90 (0,04)	0,91 (0,04)
Oxi.diss	26,82 (2,21)	12,18 (3,76)	0,90 (0,02)	0,86 (0,04)
Leste	0,10 (0,08)	2,50 (0,51)	0,74 (0,05)	0,49 (0,04)
Norte	8,65 (1,38)	1,92 (0,80)	0,78 (0,04)	0,70 (0,11)
Rug	1,78 (0,82)	5,04 (2,96)	0,74 (0,05)	0,88 (0,05)
Sal	0,71 (0,85)	9,32 (2,31)	0,93 (0,02)	0,75 (0,04)
Declive	3,18 (0,54)	3,08 (0,90)	0,77 (0,05)	0,54 (0,02)
Temp	38,35 (1,26)	0,00 (0,01)	0,99 (0,00)	0,96 (0,01)
<i>Solenosmilia variabilis</i>				
Arag	8,33 (5,58)	0,73 (0,28)	0,95 (0,02)	0,88 (0,03)
Prof	19,19 (1,75)	6,87 (1,94)	0,94 (0,01)	0,91 (0,02)

BPI_b50x250	10,46 (0,79)	0,22 (0,19)	0,85 (0,02)	0,73 (0,04)
Oxi.diss	11,86 (3,39)	7,26 (1,84)	0,95 (0,01)	0,72 (0,03)
Leste	0,70 (0,38)	0,66 (0,66)	0,64 (0,04)	0,44 (0,05)
Norte	2,59 (0,77)	4,64 (1,79)	0,67 (0,03)	0,53 (0,04)
Rug	0,67 (0,51)	3,01 (0,67)	0,68 (0,03)	0,55 (0,05)
Sal	40,36 (8,70)	64,82 (3,19)	0,97 (0,01)	0,89 (0,02)
Declive	3,98 (0,74)	6,87 (1,85)	0,68 (0,03)	0,59 (0,04)
Temp	1,86 (1,13)	4,92 (1,17)	0,96 (0,01)	0,81 (0,04)