



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

Umberto Diego Rodrigues de Oliveira

Modelagem de nicho ecológico e distribuição de dois corais endêmicos do Brasil

RECIFE – PE,

Julho de 2019

UMBERTO DIEGO RODRIGUES DE OLIVEIRA

Modelagem de nicho ecológico e distribuição de dois corais endêmicos do Brasil

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, da Universidade Federal Rural de Pernambuco (PPGE/UFRPE), como parte dos requisitos obrigatórios para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Linha de pesquisa: Ecologia de ecossistemas marinhos

Orientador: Dr. Carlos Daniel Pérez

RECIFE – PE,

Julho de 2019

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema Integrado de Bibliotecas da UFRPE
Biblioteca Central, Recife-PE, Brasil

O48m Oliveira, Umberto Diego Rodrigues de
Modelagem de nicho ecológico e distribuição de dois corais
endêmicos do Brasil / Umberto Diego Rodrigues de Oliveira. – 2019.
113 f. : il.

Orientador: Carlos Daniel Pérez.
Coorientadoras: Viviane Lúcia dos Santos Almeida de Melo.
Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal Rural de
Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Recife, BR-
PE, 2019.

Inclui referências e apêndice(s).

1. Species Distribution Models 2. Maxent 3. AUC
4. Cnidária 5. Corais - Brasil I. Pérez, Carlos Daniel, orient. II. Título

CDD 574.5

UMBERTO DIEGO RODRIGUES DE OLIVEIRA

Modelagem de nicho ecológico e distribuição de dois corais endêmicos do Brasil

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, da Universidade Federal Rural de Pernambuco (PPGE/UFRPE), como parte dos requisitos obrigatórios para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Carlos Daniel Pérez – UFPE
Presidente da banca e orientador

Prof^a. Dr. Maria Tereza Buriel – UFRPE

Prof. Dr. Mauro de Melo Junior – UFRPE

SUPLENTE

Dr. Jefferson Rodrigues Maciel – Jardim Botânico do Recife

Prof. Dr. Moacir Santos Tinoco - UFRPE

RECIFE - PE

Julho de 2019

Dedico esta dissertação a todos os pesquisadores que compartilham o seu conhecimento tornando possível os avanços na área da ecologia e em especial da modelagem de nicho e distribuição de espécies.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente ao tempo e ao espaço por sempre estarem do meu lado.

Aos meus familiares que sempre me encorajaram e apoiaram os meus estudos. Ao meu irmão e também colega de profissão David de Oliveira, a minha irmã que perpetuou os genes da família e em especial a minha mãe que acreditou sempre na minha pesquisa.

Ao Grupo de Pesquisa em Antozoários (GPA) que me acolheu e sempre apoiou minha pesquisa. Agradeço em especial ao meu orientador Carlos Daniel Pérez, a quem eu já admirava mesmo antes de ingressar na universidade e um dos motivos por eu ter escolhido a carreira de biólogo.

Ao Laboratório de Avaliação, Restauração e Recuperação de ecossistemas aquáticos (ARREAGUA) e ao Grupo de Pesquisa em Águas Continentais, especialmente ao coordenador Prof. Dr. Gilberto Gonçalves Rodrigues, Orientador e Amigo.

Ao Laboratório Experimental em Drosophila (LED) pela experiência na monitoria.

A professora Elga Miranda Mayal que foi minha primeira orientadora em biologia marinha.

Ao grupo de amigos (Sindicato) (Rato, Oleoso, Galinha, Tomp...).

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) por conceder minha bolsa de pesquisa, que tornou possível minha dedicação exclusiva à pesquisa.

A Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE) por ser umas das Universidades mais humanas do país, em especial agradeço ao Restaurante Universitário (RU).

Ao Programa de Pós-graduação em Ecologia (PPGE) que me deu todo apoio científico e social.

Agradeço por último a todas as instituições de ensino que contribuíram para minha formação profissional e ética (Colégio da Polícia Militar - CPM, Colégio Americano Batista – CAM, Colégio e Curso Decisão – CCI, Colégio e Curso Independência – CCD, Conservatório Pernambucano de Música – CPM, Escola de Artes e Ofícios Dom Bosco, Academia de Jiu-Jitsu Gutemberg Melo.

RESUMO

Os modelos de distribuição de espécies estão sendo usados amplamente ao redor do mundo para prever risco de invasão de espécies, risco de doenças, conservação de espécies e estudos climáticos. Esses modelos são baseados na teoria do nicho ecológico e podem ser definidos como modelos que relacionam dados de ocorrência ou abundância de espécies em locais específicos (dados de distribuição) a informações das características ambientais daqueles locais (parâmetros físicos e químicos) para identificar áreas com potencial habitat para as espécies alvo. O objetivo principal dos modelos de distribuição de espécies é estimar o nicho realizado, um subconjunto do nicho fundamental de uma espécie. Nesta pesquisa usamos os modelos de distribuição de espécies a fim de avaliar os impactos causados pelas mudanças climáticas na distribuição da espécie endêmica de coral ameaçado *Mussismilia harttii* e identificar áreas com habitat adequado para o octocoral endêmico *Neospongodes atlantica*, formador de jardins de corais moles, inéditos no Brasil, mas muito comuns no Indo-Pacífico. Para isso, foram usados dados de ocorrência obtidos a partir da literatura especializada, coleções biológicas e dados coletados *in situ* e correlacionados com dados ambientais usando o algoritmo Maxent. De acordo com os resultados, as águas rasas ao sul do Rio São Francisco concentram a maior parte dos habitats potenciais atuais para *M. harttii*. No entanto, em cenários futuros, houve uma perda de áreas adequadas em relação ao Habitat Potencial Atual. Também foi observado nos cenários futuros que houve deslocamento das áreas adequadas para regiões de águas mais profundas. Em todos os cenários do Habitat Potencial Futuro a temperatura foi a variável com maior contribuição para os modelos. As análises dos registros de ocorrências mostraram que a distribuição do octocoral *N. atlantica* pode ser mais ampla que o conhecido. Os modelos do habitat potencial atual indicaram que possivelmente existem vários jardins de corais moles nas áreas mesofóticas ao longo de toda a Plataforma Continental brasileira formada por *N. atlantica*. Os resultados mostraram também que a área com habitat potencial atual para *N. atlantica* se estende por 553015.5 km² ao longo da plataforma continental da costa brasileira, elucidando uma lacuna na distribuição desta espécie de coral endêmico brasileiro. Este tipo de pesquisa vem sendo usada largamente pela facilidade e rapidez na obtenção dos dados e por apresentar resultados que auxiliam na tomada de decisões para prever impactos na biodiversidade causados por mudanças climáticas, efeitos antropogênicos e ambientais.

ABSTRACT

Species distribution models are being used widely around the world to predict risk of species invasion, disease risk, species conservation and climate studies. These models are based on ecological niche theory and can be defined as models that relate species occurrence or abundance data at specific locations (distribution data) to information on the environmental characteristics of those locations (physical and chemical parameters) to identify areas with potential habitat for the target species. The main purpose of species distribution models is to estimate the realized niche, a subset of the fundamental niche of a species. In this research we use species distribution models to evaluate the impacts caused by climate change on the distribution of endangered coral species *Mussismilia harttii* and to identify areas with habitat suitable for the endemic octocoral *Neospongodes atlantica*, formerly unpublished soft coral gardens. in Brazil, but very common in the Indo-Pacific. For this, we used occurrence data obtained from specialized literature, biological collections and data collected in situ and correlated with environmental data using the Maxent algorithm. According to the results, the shallow waters south of the São Francisco River concentrate most of the current potential habitats for *M. harttii*. However, in future scenarios, there was a loss of adequate areas relative to the Current Potential Habitat. It was also observed in future scenarios that there was displacement of suitable areas to deeper water regions. In all Future Potential Habitat scenarios, temperature was the variable with the greatest contribution to the models. Occurrence log analysis has shown that the distribution of the octocoral *N. atlantica* may be wider than known. Current potential habitat models indicate that there are possibly several soft coral gardens in the mesophotic areas along the entire Brazilian continental shelf formed by *N. atlantica*. The results also showed that the current potential habitat area for *N. atlantica* extends 553015.5 km² along the continental shelf off the Brazilian coast, elucidating a gap in the distribution of this Brazilian endemic coral species. This type of research has been widely used for its ease and speed in obtaining data and for presenting results that assist in decision making to predict impacts on biodiversity caused by climate change, anthropogenic and environmental effects.

LISTA DE FIGURAS

- Figura. 1** Mapa da área de estudo e registros de ocorrências. Área de estudo, incluindo região G' (costa sudeste da América do Sul até 100 m), região M (área de calibração), área de conservação prioritária para *Mussismilia harttii* e registros de modelagem (um ponto em cada pixel de 1 km²).
..... 33
- Figura. 2** Mapa do Habitat Potencial Atual (HPA) de *Mussismilia harttii*. Figuras destacadas (A, B, C e D) mostram as diferentes áreas da região M: A) Ceará e norte dos estados do Rio Grande do Norte; B) Sul do Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco e norte dos estados de Alagoas; C) Sul de Alagoas e norte da Bahia; D) sul da Bahia e Espírito Santo.
..... 40
- Figura. 3** Mapa do Habitat Potencial Futuro (HPF) de *Mussismilia harttii* em um cenário de estabilização das emissões de gases de efeito estufa (RCP 4.5) no ano de 2100. O HPF inclui regiões com adequação mantida, nova e perdida em comparação com o presente (HPA). Figuras destacadas (A, B, C e D) mostram as diferentes áreas da região M: A) Ceará e norte dos estados do Rio Grande do Norte; B) Sul do Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco e norte dos estados de Alagoas; C) Sul de Alagoas e norte da Bahia; D) sul da Bahia e Espírito Santo.
..... 42
- Figura. 4** Mapa do Habitat Potencial Futuro (HPF) de *Mussismilia harttii* em um cenário de aumento das emissões de gases de efeito estufa (RCP 8.5) no ano de 2100. O HPF inclui regiões com adequação mantida, nova e perdida em comparação com o presente (CPH). Figuras destacadas (A, B, C e D) mostram as diferentes áreas da região M: A) Ceará e norte dos estados do Rio Grande do Norte; B) Sul do Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco e norte dos estados de Alagoas; C) Sul de Alagoas e norte da Bahia; D) sul da Bahia e Espírito Santo.
..... 43
- Figura. 5** Mapa do Habitat Potencial Futuro (FPH) de *Mussismilia harttii* em dois cenários de emissões de gases de efeito estufa (RCP 4.5 e RCP 8.5) no ano de 2100. O mapa inclui a área de estudo (G'), área (M), o HPF nos dois cenários futuros em toda a área de estudo (G') e a área perdida em relação ao HPA. 45
- Figura. 6** Área de estudo incluindo a área de calibração dos modelos (M) e a área de projeção dos modelos (G'). 76
- Figura. 7** Domínio de substratos por *Neospongodes atlantica* e competição com outros corais. A: agregação do fundo arenoso de *N. atlantica* na região de Abrolhos, Bahia; B: colônias dominando um recife de Abrolhos; C: competição entre *N. atlantica* e escleractínios *Montastraea cavernosa* e *Mussismilia hispida*; D: *N. atlantica* cobrindo colônia de coral negro (*Cirrhipathes sp.*). 78
- Figura. 8** Registros de ocorrência e habitat potencial atual. A: Registros de ocorrências de *Mussismilia harttii* utilizados para modelagem (novos registros) e utilizados para avaliar os modelos (registros existentes); B: Área com potencial habitat para *Mussismilia harttii* na região

costeira do Brasil desde a zona das marés até o final da plataforma continental.
..... 79

Figura. 9 Divisão batimétrica do habitat potencial de *Neospongodes atlantica* em cinco diferentes profundidades dentro da plataforma continental do Brasil. 81

LISTA DE TABELAS

Tabela. 1	Variáveis ambientais agrupadas em 14 conjuntos utilizados para construir os modelos de Habitat Potencial Atual de <i>Mussismilia harttii</i> . Abreviaturas: temp_max (temperatura máxima), temp_range (faixa de temperatura), veloc_lt_min (velocidade média mínima de corrente de longo prazo), veloc_mean (velocidade média da corrente) e salin_range (faixa de salinidade).	37
Tabela. 2	Valores aproximados das áreas com habitats potenciais atuais (HPA) e futuras áreas de habitat potencial (HPF) para <i>Mussismilia harttii</i> em dois cenários diferentes de projeções climáticas para o ano de 2100 (RCP 4.5 e 8.5); incluindo as novas áreas perdidas e mantidas em cada região: norte e sul do rio São Francisco.	41
Tabela. 3	Valores aproximados das áreas de habitats potenciais (HPA) e futuras áreas de habitat potencial (HPF) para <i>Mussismilia harttii</i> em dois cenários climáticos diferentes projetados para o ano de 2100 (RCP 4.5 e RCP 8.5). Norte e sul do rio São Francisco dispostos em quatro faixas de profundidade.	44
Tabela. 4	Variáveis usadas para gerar os modelos e a correlação entre elas.	74
Tabela. 5	Modelos candidatos calibrados na área M.	80

SUMÁRIO

RESUMO	vii
ABSTRACT	viii
LISTA DE FIGURAS	ix
LISTA DE TABELAS	xi
1. INTRODUÇÃO GERAL	14
2. HIPÓTESES	18
3. OBJETIVOS	18
3.1. Geral	18
3.2. Específicos	18
4. Referencias	19
5. CAPÍTULO 1: Modelagem da distribuição do habitat adequado para o coral endêmico brasileiro <i>Mussismilia harttii</i> em função das mudanças climáticas em cenários futuros	26
5.1 Resumo	27
5.2 Introdução	29
5.3 Materiais e métodos	31
5.3.1 Área de estudo	31
5.3.2 Registros de ocorrência	34
5.3.3 Seleção das variáveis ambientais	35
5.3.4 Abordagem do processo de modelagem	37
5.3.5 Avaliação dos modelos	38
5.3.6 Área adequada	39

5.5	Resultados	39
5.6	Discussão	45
5.6.1	Visualização e interpretação dos modelos	45
5.6.2	Variáveis ambientais e habitat de <i>Mussismilia harttii</i>	46
5.6.3	Distribuição atual de <i>Mussismilia harttii</i>	48
5.6.4	Resposta de <i>Mussismilia harttii</i> às mudanças climáticas no final do século 21	49
5.6.5	Estratégias de refúgios em alto mar	50
5.6.6	Ameaças e perspectiva para conservação	51
5.7	Conclusões	52
5.9	Referências	52
6.	CAPÍTULO 2: Modelagem da distribuição do habitat adequado para jardins do coral mole <i>Neospongodes atlantica</i> no Atlântico Sudoeste	69
6.1	Resumo	70
6.2	Introdução	71
6.3	Objetivos	72
6.4	Materiais e métodos	72
6.4.1	Registros de ocorrência	72
6.4.2	Modelos de distribuição de espécies	73
6.5	Resultados	77
6.6	Discussão	82
6.7	Referências	85
7.	Considerações finais	92
8.	Anexos (artigo publicado na revista Plos One)	93

1. INTRODUÇÃO GERAL

Os recifes de corais estão entre os ecossistemas mais valiosos da Terra, proporcionando um habitat oceânico natural para uma abundância de espécies, variando de microrganismos a vertebrados (HUANG et. al., 2017). Esse ecossistema é um dos mais ameaçados e o primeiro a sofrer impactos significativos devido a mudanças climáticas (LEÃO et. al., 2016). Tais impactos não são homogêneos, já que variam espacialmente e afetam de forma distinta os elementos da biodiversidade (HOF et. al., 2011), podendo esses efeitos serem locais, potencializados pela sobre pesca e poluição (HUGHES et al., 2017) ou globais, causados por anomalias climáticas e afetando os corais simultaneamente nos mais diversos oceanos (MOHANT et. al., 2017; DAVISDON et. al., 2017).

Uma das principais consequências dos impactos das mudanças climáticas no ecossistema recifal é o fenômeno branqueamento de corais, que é caracterizado pela perda ou expulsão das zooxantelas dos tecidos dos corais (CAVALCANTE et. al., 2016; SPALDING et al., 2001; GLYNN, 1993). Esses eventos de branqueamento de corais estão ligados a anomalias da temperatura média mensal na superfície do mar (TMMSM), tanto elevadas como baixas (HERON et. al., 2017), e tem um significativo potencial de danificar os corais (FERRARI et. al., 2017).

Desde a década de 1980, o aumento da TMMSM devido ao aquecimento global desencadeou um branqueamento em massa sem precedentes nos corais, incluindo três eventos pan-tropicais em 1998, 2010 e 2015/16 (HOF et. al., 2011). No Brasil o evento de branqueamento de corais de 1998 no Parcel Manoel Luiz foi associado ao aumento de um grau na TMMSM em relação ao ano anterior e causou branqueamento em 11 espécies de corais (AMARAL et. al., 2007). Na Bahia entre 1998 e 2005 o branqueamento de corais foi observado depois de um aumento de apenas 0,25 a 0,5 graus na temperatura da superfície do mar (LEÃO et. al., 2008). Essas ameaças crescentes demandam novas tecnologias e ferramentas de análise, para que se possa adquirir e aprofundar o conhecimento existente sobre as espécies além de auxiliar em sua proteção e conservação (GIANNINI et. al., 2012).

De acordo com HUTCHINSON (1957), para salvar espécies ameaçadas o primeiro passo é saber quais são os requisitos para a sua sobrevivência, ou seja, seu

nicho ecológico. O conceito de nicho ecológico vem ganhando destaque em publicações científicas (ARAUJO e GILSAN, 2006; BLONDER et. al., 2017) e livros (BEGON et. al., 2009; RICKLEFS et.al., 2003) com a finalidade de compreender os padrões que determinam a distribuição das espécies. A busca por esses padrões e a compreensão sobre como e porque as espécies estão distribuídas é um tema recorrente entre ecólogos e biogeógrafos (GUISAN e THUILLER, 2005).

Uma abordagem que fornece informações práticas sobre a distribuição potencial das espécies são os modelos de distribuição (AMARAL et. al., 2013), uma ferramenta que vêm crescendo na última década (ROBINSON et. al., 2011), tornando-se cada vez mais utilizada para prever áreas de distribuição das espécies (KREMEN et al., 2008). Os Modelos de Distribuição de Espécies (MDEs) são comumente usados para fins de conservação (GUISAN et al., 2013), em estudos sobre mudanças climáticas (EAKIN et. al. 2016; HERON et. al. 2017), biogeografia (PETERSON et al., 2011; COSTA et. al. 2002; SIQUEIRA e DURIGAN, 2007), risco de invasão de espécies (HERBORG et. al., 2007; RIUL et. al. 2013; ALEXANDRE DA SILVA et al. 2019) e no auxílio para a determinação de áreas prioritárias para conservação (ORTEGA- HUERTA e PETERSON, 2004).

A abordagem dos MDEs visa definir as condições ambientais dentro das quais uma espécie pode persistir (PETERSON & MARTÍNEZ-MEYER, 2004), associando informações distributivas conhecidas com conjuntos de variáveis ambientais (FRANKLIN, 2010; CASSINI, 2011), e assim descrevendo a distribuição potencial das espécies (PHILLIPS, 2004) e indicando quais locais são mais prováveis ou mais adequados para a sua ocorrência (PEARSON et al., 2007; ELITH et. al., 2011).

Nos últimos anos uma das principais “preocupações” dos teóricos e revisores de MDEs têm sido quanto a incertezas dos dados de entrada, método de análises e pós análises. No caso dos modelos baseados em “learn machine” como o Maxent, que é um dos algoritmos mais usados na MDEs (WARREN et al., 2012), existem várias configurações que podem alterar o nível de complexibilidade dos modelos (NUÑEZ-PENICHER et al., 2019). A escolha e o método de escolha da melhor configuração vêm sendo proposta por vários autores nesta década (WARREN et al., 2012; MUSCARELLA et al., 2014; de OLIVEIRA et al., 2019).

A escolha da área de estudo também é uma preocupação dos pesquisadores (BARVE et al., 2011), principalmente quando os modelos são transferidos para outra área ou tempo (OWENS et al., 2013). De modo geral, os modelos devem ser construídos “calibrados” na área que se tem conhecimento da ocorrência da espécie, e transferidos para a área na qual se tem interesse (DE OLIVEIRA et al., 2019). Durante a transferências dos modelos podem acontecer vários erros, como o truncamento do modelo (OWENS et al., 2013) ou sobre ajuste (ANDERSON et al., 2010)

Nesta pesquisa os MDEs foram usados para modelar o habitat potencial de duas espécies de corais endêmicos do Brasil. Essas duas espécies possuem papéis distintos no ambiente recifal.

Mussismilia harttii (Anthozoa: Hexacorallia: Scleractinia) é um dos principais construtores do ambiente recifal no nordeste do Brasil (ROGER et al., 2014), apresentando três morfótipos: forma laxa (cálices bastante separados e ocorrem geralmente em ambientes de águas mais calmas), forma confertifólia (os cálices são pouco separados, ocorrendo geralmente em águas mais agitadas) e a forma intermediária que abrange todas as formas que não apresentam as outras características extremas (LABOREL, 1967). Essa espécie geralmente é encontrada em profundidades de 2 a 6 m, com registros isolados de até 80 m (HETZEL e CASTRO, 1994), com a distribuição desde o Ceará até o Espírito Santo, incluindo áreas oceânicas (Fernando de Noronha e Atol das Rocas) (LIMA, 2017).

M. harttii é uma espécie hermafrodita que tem o ciclo reprodutivo anual, com liberação de gametas entre as luas novas de setembro e novembro (PIRES et al., 1999). Atualmente, *M. harttii* apresenta os menores percentuais de cobertura entre seus congêneres (KIKUCHI et al., 2008) e populações em grave declínio (PIRES et al., 1999; LIMA, 2017). De acordo com Suggett *et al.*, 2012, as populações de *M. harttii* do Banco de Corais de Abrolhos apresentam maior cobertura total de corais em locais de turbidez baixa.

Embora seu status de conservação no banco de dados da IUCN (União Internacional para a Conservação da Natureza) ainda seja considerado como “Dados Deficientes” (DD), o “Livro Vermelho da Fauna Brasileira em Perigo” (PIRES et al., 2017), já classifica a espécie como EN (Ameaçada de Extinção), devido principalmente à redução de suas populações.

Para elucidar a lacuna no monitoramento contínuo dessa espécie e identificar a área com potencial habitat atual e em dois cenários futuros distintos, foi usada a abordagem de Modelos de Distribuição de Espécies (MDEs). Esses MDEs também foram usados para identificar possíveis áreas que podem servir de refúgio para a espécie, em dois cenários de aumento da temperatura e emissão de gases que podem causar o efeito estufa, no final do século XXI.

O octocoral *Neospongodes atlantica* (Anthozoa: Octocorallia: Alcyonacea) também é uma espécie endêmica do Brasil. Assim como a maioria dos octocorais, *N. atlantica* desempenha o papel de engenheiro ecossistêmico, adicionando tridimensionalidade e aumentando a diversidade do ambiente bentônico (ROBERTS et al. 2006; BUHL-MORTENSEN et al. 2010). Essa espécie é encontrada em sedimentos arenosos associada a macroalgas e esponjas nos recifes mesofóticos (FERREIRA e SUMIDA, 2013).

As comunidades de octocorais do Brasil, tem grande similitude com as do Caribe e estão geralmente representadas por gorgônias (Gorgoniida e Plexauriidae) (PÉREZ et al., 2016), já as comunidades do Indo-Pacífico estão dominadas por octocorais moles (Xeniidae e Nephtheidae) (FABRICIUS, 1997). Nos últimos anos, pesquisas desenvolvidas mediante SCUBA e ROV revelaram grandes jardins monoespecíficos de *Neospongodes atlantica* no centro e nordeste do Brasil (CORDEIRO dados não publicados). Estes dados deixam em evidencia a falta de conhecimento dos ambientes mesofóticos brasileiros e abrem um campo de estudo totalmente novo, já que informações significativas sobre a ocorrência dessa espécie, a área de distribuição geográfica e os requerimentos ambientais ainda necessitam de estudos.

Nessa pesquisa os MDEs foram usados para fornecer novas informação acerca da distribuição atual dessa espécie, contribuindo também para identificação de novas áreas que podem fornecer abrigo, local de desova e de alimento para outras espécies na zona mezofótica da costa brasileira.

2. HIPÓTESES

- A área com potencial habitat para os corais construtores brasileiros terá redução no final do século 21 devido aos efeitos das mudanças climáticas.
- Os recifes que se encontram na zona mesofótica podem servir como refúgio para os corais de águas rasas em um cenário futuro previsto de aumento da temperatura e gases do efeito estufa.
- Os recifes que se encontram na zona mesofótica da costa do Nordeste do Brasil podem abrigar “jardins de corais moles” (JCMs).

3. OBJETIVOS

3.1 Geral

- Modelar a distribuição e o nicho ecológico de duas espécies de corais endêmicos do Brasil e avaliar possíveis alterações na área com potencial habitat devido às mudanças climáticas.

3.2 Específicos

Capítulo 1

- Analisar a distribuição atual e futura do coral endêmico brasileiro *Mussismilia harttii*;
- Estimar perdas e ganhos de área adequada para *M. harttii* no final do século 21;
- Investigar alterações batimétricas na distribuição de *M. harttii* devido às mudanças climáticas no final do século 21;
- Identificar possíveis áreas de refúgios de mar profundo para *M. harttii* no final do século 21.

Capítulo 2

- Analisar a distribuição atual do octocoral endêmico brasileiro *Neospongodes atlantica*;
- Identificar possíveis áreas adequadas para a distribuição de jardins de *N. atlantica* no litoral brasileiro

4. REFERÊNCIAS.

AMARAL, F.D.; HUDSON, M.M.; STEINER, A.Q.; RAMOS, C.A.C. Corals and calcified hydroids of the Manuel Luiz Marine State Park (State of Maranhão, Northeast Brazil). **Biota Neotropica**, v. 7, n. 3, p. 73-81, 2007.

AMARA, S.A.; COSTA, C.B.; ARASATO, L.S.; XIMENES, A.C.; RENNÓ, C.D. AMBDATA: Variáveis ambientais para Modelos de Distribuição de Espécies (MDEs). **Anais XV Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto**. São José dos Campos: Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, p. 6930-6937, 2013.

ANDERSON, R. P.; RAZA, A. The effect of the extent of the study region on GIS models of species geographic distributions and estimates of niche evolution: preliminary tests with *Montane rodents* (genus *Nephelomys*) in Venezuela. **Journal of Biogeography**, v. 37, n. 7, p. 1378-1393, 2010.

ARAÚJO, M.B.; GUIBAN, A. Five (or so) challenges for species distribution modelling. **Journal of Biogeography**, v. 33, n. 10, p. 1677-1688, 2006.

BARVE, N.; BARVE, V.; JIMÉNEZ-VALVERDE, A.; LIRA-NORIEGA, A.; MAHER, S.P.; PETERSON, A.T.; SOBERÓM, J.; VILALOBOS, F. The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. **Ecological Modelling**, v. 222, n. 11, p. 1810-1819, 2011.

BEGON, M.; TOWNSEND, C.R.; HARPER, J.L. **Ecologia: de indivíduos a ecossistemas**. Artmed Editora, 2009.

BLONDER, B.; LAMANNA, C.; VIOLLE, C.; ENQUIST, B.J. Using n-dimensional hypervolumes for species distribution modelling: A response to Qiao et al. (2016). **Global Ecology and Biogeography**, v. 26, n. 9, p. 1071-1075, 2017.

BUHL-MORTENSEN, L.; VANREUSEL, A.; GOODAY, A.J.; LEVIN, L.A.; PRIEDE, I.G.; BUHL-MORTENSEN, P.; RAES, M. Biological structures as a source of habitat heterogeneity and biodiversity on the deep ocean margins. **Marine Ecology**, v. 31, n. 1, p. 21-50, 2010.

CASSINI, M.H. Ecological principles of species distribution models: the habitat matching rule. **Journal of Biogeography**, v. 38, n. 11, p. 2057-2065, 2011.

CAVALCANTE, F.R.B.; BORGES, S.C.A.; CRISPIM, E.F.; AMARAL, S.F.D. Checklist e abundância dos cnidários nos ambientes recifais de Maragogi, Alagoas. **Tropical Oceanography**. V. 42, n2, p. 208. 2014.

COSTA, J.; PETERSON, A.T.; BEARD, C.B. Ecologic niche modeling and differentiation of populations of *Triatoma brasiliensis neiva*, 1911, the most important Chagas' disease vector in northeastern Brazil (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). **American Journal of Tropical Medicine and Hygiene**, 2002.

DAVIDSON, L.N.; DULVY, N.K. Global marine protected areas to prevent extinctions. **Nature ecology & evolution**, v. 1, n. 2, p. 0040, 2017.

EAKIN, C.M.; LIU, G.; GOMEZ, A.M.; DE LA COUR, J.L.; HERON, S.F.; SKIRVING, W.J.; STRONG, A.E. Global coral bleaching 2014–2017: Status and an appeal for observations. **Reef Encounter**. V.31, n. 1, p. 20-26, 2016.

ELITH, J.; PHILLIPS, S.J.; HASTIE, T.; DUDÍK, M.; CHEE, Y.E.; YATES, C.J.A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. **Diversity and distributions**, v. 17, n. 1, p. 43-57, 2011.

FABRICIUS, K.E. Soft coral abundance on the central Great Barrier Reef: effects of *Acanthaster planci*, space availability, and aspects of the physical environment. **Coral Reefs**, v. 16, n. 3, p. 159-167, 1997.

FERRARI, M.C.; MCCORMICK, M.I.; ALLAN, B.J.; CHIVERS, D.P. Not equal in the face of habitat change: closely related fishes differ in their ability to use predation-related information in degraded coral. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 284, n. 1852, p. 20162758, 2017.

FERREIRA, R.V. **Caracterização dos habitats bênticos do Banco de Abrolhos (Bahia, Brasil) com a utilização de imagens de veículo submersível de operação remota (ROV)**. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo. 2013.

FRANKLIN, J. **Mapping species distributions: spatial inference and prediction**. Cambridge University Press, 2010

GIANNINI, T.C. Desafios atuais da modelagem preditiva de distribuição de espécies. **Rodriguésia**, v. 63, n. 3, p. 733-749, 2012.

GLYNN, P.W. Coral reef bleaching: ecological perspectives. **Coral reefs**, v. 12, n. 1, p. 1-17, 1993.

GUISAN, A.; THUILLER, W. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. **Ecology letters**, v. 8, n. 9, p. 993-1009, 2005.

GUISAN, A.; TINGLEY, R.; BAUMGARTNER, J.B.; NAUJOKAITIS-LEWIS, I.; SUTCLIFFE, P.R.; TULLOCH, A.I.; MARTIN, T.G. Predicting species distributions for conservation decisions. **Ecology letters**, v. 16, n. 12, p. 1424-1435, 2013.

HERBORG, L.M.; JERDE, C.L.; LODGE, M.D.; RUIZ, G.M.; MACLSSAC, H.J. predicting invasion risk using measures of introduction effort and environmental niche models. **Ecological applications**, v. 17, n. 3, p. 663-674, 2007.

HERON, S.F.; EAKIN, C.M.; DOUVERE, F.; ANDERSON, K.L.; DAY, J.C.; GEIGER, E.; OBURA, D.O. Impacts of Climate Change on World Heritage Coral Reefs: **A First Global Scientific Assessment**. Paris, UNESCO World Heritage Centre, 2017.

HETZEL, B.; BARREIRA, C.; LEÃO, ZM. Corais do Sul da Bahia. Rio de Janeiro: **Nova Fronteira**; 1994.

HOF, C.; ARAÚJO, M.B.; JETZ, W.; RAHBEEK, C. Additive threats from pathogens, climate and land-use change for global amphibian diversity. **Nature**, v. 480, n. 7378, p. 516-519, 2011.

HUANG, C.; MORLIGHEM, J.É.R.; CAI, J.; LIAO, Q.; PÉREZ, C.D.; GOMES, P.B.; LEE, S.M.Y. Identification of long non-coding RNAs in two anthozoan species and their possible implications for coral bleaching. **Scientific reports**, v. 7, n. 1, p. 5333, 2017.

HUGHES, T.P.; KERRY, J.T.; ÁLVAREZ-NORIEGA, M.; ÁLVAREZ-ROMERO, J.G.; ANDERSON, K.D.; BAIRD, A.H.; BRIDGE, T.C. Global warming and recurrent mass bleaching of corals. **Nature**, v. 543, n. 7645, p. 373, 2017.

HUTCHINSON, G. E. The multivariate niche. In: **Cold Spring Harbor Symposium Quantitative Biology**. p. 512. 1957.

KIKUCHI, R.K.P.; OLIVEIRA, M.D.M.; LEÃO, Z.M.A.N.; SILVA, R.M.; MARTINS, P.M.R. Os recifes de Tinharé-Boipeba-Camamu, Bahia. In: **Proceedings of Rio Oil and Gas Expo and Conference**. p. 1-8. 2008.

KREMEN, C.; CAMERON, A.; MOILANEN, A.; PHILLIPS, S.J.; THOMAS, C.D.; BEENTJE, H.; HARPER, G.J. Aligning conservation priorities across taxa in Madagascar with high-resolution planning tools. **Science**, v. 320, n. 5873, p. 222-226, 2008.

LABOREL, J. **A revised list of Brazilian scleractinian corals and description of a new species**. Peabody Museum of Natural History, 1967.

LABOREL, J. Madreporaires et hydrocoralliaires recifaux des cotes Bresiliennes. Systematique, ecologie. repartition verticale et geographique. **Results Scientifique du Campagne de Calypso**, v. 9, n. 25, p. 171-229, 1969.

LEÃO, Z.M.A.N.; KIKUCHI, R.K.P.D.; OLIVEIRA, M.D.D.M. Branqueamento de corais nos recifes da Bahia e sua relação com eventos de anomalias térmicas nas águas superficiais do oceano. **Biota Neotropica**. V. 8, n.3, p. 69-82, 2008.

LEÃO, Z.M.; KIKUSH, R.K.; FERREIRA, B.P.; NEVES, E.G.; SOVIERZOSKI, H.H.; OLIVEIRA, M.D.; JOHNSON, R. Brazilian coral reefs in a period of global change: A synthesis. **Brazilian Journal of Oceanography**, v. 64, n. 2, p. 97-116, 2016.

LIMA, G.V. **Avaliação do estado de conservação do coral endêmico *Mussismilia harttii* (Verrill, 1868) (Cnidaria: Anthozoa) no Brasil**. 2017. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Pernambuco.

MOHANTY, P.C.; VENKATESHWARAN, P.; MAHENDRA, R.S.; KUMAR, H.S.; KUMAR, T.S.; VINITHKUMAR, N.V.; PRAKASH, V.D. . Coral bleaching along Andaman coast due to thermal stress during summer months of 2016: A Geospatial Assessment. **American Journal of Environmental Protection**, v. 6, n. 1, p. 1-6, 2017.

MUSCARELLA, R.; GALANTE, P.J.; SOLEY-GUARDIA, M.; BORJA, R.A.; KASS, J.M.; URIARTE, M.; ANDERSON, R.P. ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 5, n. 11, p. 1198-1205, 2014.

NUÑEZ-PENICHER, C.; COBOS, M.E.; BARRO, A.; SOBERÓN, J. Potential migratory routes of *Urania boisduvalii* (Lepidoptera: Uraniidae) among host plant populations. **Diversity and Distributions**, v. 25, n. 3, p. 478-488, 2019.

OLIVEIRA, U.D.R.; GOMES, P.B.; CORDEIRO, R.T.S.; LIMA, G.V.; PÉREZ, C.D. Modeling impacts of climate change on the potential habitat of an endangered Brazilian endemic coral: discussion about deep sea refugia. **PLoS ONE**, p. 1-24, 2019.

ORTEGA-HUERTA, M.A.; PETERSON, A.T. Modelling spatial patterns of biodiversity for conservation prioritization in North-eastern Mexico. **Diversity and Distributions**, v. 10, n.1, p. 39-54, 2004.

OWENS, H.L.; CAMPBELL, L.P.; DORNAK, L.L.; SAUPE, E.E.; BARVE, N.; SOBERÓN, J.; PETERSON, A.T. Constraints on interpretation of ecological niche models by limited environmental ranges on calibration areas. **Ecological modelling**, v. 263, p. 10-18, 2013.

PEARSON, R.G.; RAXWORTHY, C.J.; NAKAMURA, M.; PETERSON, A.T. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. **Journal of biogeography**, v. 34, n. 1, p. 102-117, 2007.

PÉREZ, C.D.; DE MOURA NEVES, B.; CORDEIRO, R.T.S.; WILLIAMS, G.C., CAIRNS, S.D. Diversity and distribution of Octocorallia. In: **The Cnidaria, Past, Present and Future**. Springer, Cham, 2016. p. 109-123.

PETERSON, A.T.; MARTÍNEZ-MEYER, E.; GONZÁLEZ-SALAZAR, C. Reconstructing the Pleistocene geography of the *Aphelocoma jays* (Corvidae). **Diversity and Distributions**, v. 10, n. 4, p. 237-246, 2004.

PETERSON, A.T.; SOBERÓN, J.; PEARSON, R.G.; ANDERSON, R.P.; MARTÍNEZ-MEYER, E.; NAKAMURA, M.; ARAÚJO, M.B. **Ecological niches and geographic distributions (MPB-49)**. Princeton University Press, 2011.

PHILLIPS, S.J.; DUDÍK, M.; SCHAPIRE, R.E. A maximum entropy approach to species distribution modeling. In: **Proceedings of the twenty-first international conference on Machine learning**. ACM, p. 83, 2004.

PIRES, D.O.; CASTRO, C.B.; RATTO, C.C. Reef coral reproduction in the Abrolhos Reef Complex, Brazil: the endemic genus *Mussismilia*. **Marine Biology**, v. 135, n. 3, p. 463-471, 1999.

PIRES, D.; DE PAULA, F.B.; FRANCINI-FILHO, R.; GASPAR, A.; MENDES, L.; NEGRÃO, F. *Mussismilia harttii* (Verrill, 1868). In: ICMBio (eds). Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção. Brasília: Ministério do Meio Ambiente; 2018. pp 660–664.

RICKLEFS, R.E. **A Economia da Natureza**, Quinta Edição. 2003.

RIUL, P.; TARGINO, C. H.; JÚNIOR, L.A.; CREED, J.C.; HORTA, P.A.; COSTA, G.C. Invasive potential of the coral *Tubastraea coccinea* in the southwest Atlantic. **Marine Ecology Progress Series**, v. 480, p. 73-81, 2013.

ROBINSON, L.M.; ELITH, J.; HOBDAV, A.J.; PEARSON, R.G.; KENDALL, B.E.; POSSINGHAM, H.P.; RICHARDSON, A.J. Pushing the limits in marine species distribution modelling: lessons from the land present challenges and opportunities. **Global Ecology and Biogeography**, v. 20, n. 6, p. 789-802, 2011.

ROBERTS, J.M.; WHEELER, A.J.; FREIWALD, A. Reefs of the deep: the biology and geology of cold-water coral ecosystems. **Science**, v. 312, n. 5773, p. 543-547, 2006.

ROGERS, R.; DE OLIVEIRA CORREAL, G.; DE OLIVEIRA, T.C.; DE CARVALHO, L.L.; MAZUREK, P.; BARBOSA, J.E.F.; DE ANDRADE MOURA, L. Coral health rapid assessment in marginal reef sites. **Marine Biology Research**, v. 10, n. 6, p. 612-624, 2014.

SPALDING, M.; SPALDING, M.D.; RAVILIOUS, C.; GREEN, E.P. **World atlas of coral reefs**. Univ of California Press, 2001.

SIQUEIRA, M.F.; DURIGAN, G. Modelagem da distribuição geográfica de espécies lenhosas de cerrado no Estado de São Paulo. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, n. 2, p. 233-243, 2007.

SUGGETT, D.; KIKUCHI, R.; OLIVEIRA, M.; SPANÓ, S.; CARVALHO, R.; & SMITH, D. Photobiology of corals from Brazil's near-shore marginal reefs of Abrolhos. **Marine Biology**, v. 159, n. 7, p. 1461-1473, 2012.

WARREN, D.L. In defense of ‘niche modeling’. **Trends in ecology & evolution**, v. 27, n. 9, p. 497-500, 2012.

5. Capítulo 1

**Modelagem da distribuição do habitat adequado para o coral endêmico brasileiro
Mussismilia harttii em função das mudanças climáticas em cenários futuros**

5.1 Resumo

As condições climáticas e ambientais são determinantes para a distribuição de corais e sua própria existência. Quando mudanças em tais condições ocorrem, seus efeitos sobre a distribuição podem ser previstos através de modelos de distribuição de espécies, antecipando habitats adequados para a subsistência dessas espécies. *Mussismilia harttii* é um dos corais brasileiros endêmicos, que atua como construtor dos recifes e está em risco crescente de extinção. Aqui, modelos de distribuição de espécies foram utilizados para determinar os habitats potenciais atuais e futuro para *M. harttii*. As estimativas foram feitas através da abordagem de máxima entropia, prevendo perdas e ganhos de habitat adequados até o final do século XXI. Para tanto, registros de espécies publicados nos últimos 20 anos e variáveis ambientais atuais e futuras foram correlacionados. Os melhores modelos foram escolhidos de acordo com o critério de informação de Akaike (AIC) e avaliados através do ROC parcial (AUCratio), uma nova abordagem que utiliza dados de ocorrência independentes. Ambas as abordagens mostraram que os modelos tiveram um desempenho satisfatório na previsão de potenciais áreas de habitat para as espécies. Projeções futuras foram feitas usando os cenários do Painel Internacional sobre Mudanças Climáticas (IPCC) para 2100, com diferentes níveis de emissão de gases de efeito estufa. Foram utilizadas vias representativas de concentração (RCPs) para modelar o Potencial de Habitat do Futuro (FPH) de *M. harttii* em dois cenários diferentes: estabilização de emissões (RCP 4.5) e aumento de emissões (RCP 8.5). De acordo com os resultados, as águas rasas ao sul da área de estudo concentram a maior parte dos habitats potenciais atuais para a espécie. No entanto, em cenários futuros, houve uma perda de áreas adequadas em relação ao Habitat Potencial Atual (RCP 4.5 46 % e RCP 8,5 59 %), enquanto há um deslocamento para o sul das áreas adequadas. Em todos os cenários de FPH, a temperatura foi a variável com maior contribuição para os modelos (> 35 %), seguida pela velocidade da corrente (> 33 %) e batimetria (> 29 %). Em contraste, há um aumento de cenários de FPH em áreas profundas (50 - 75 m), principalmente na parte sul de sua distribuição, no Banco de Abrolhos (estado do Espírito Santo). Esses locais mais profundos podem servir de refúgio para as espécies nos cenários de aquecimento global. As comunidades de corais nessas profundidades seriam menos suscetíveis aos impactos da mudança climática na temperatura e salinidade. No entanto, o mar profundo não está livre de impactos humanos e as medidas para proteger ecossistemas mais profundos devem ser priorizadas nas políticas

ambientais para a conservação marinha brasileira, especialmente o Banco dos Abrolhos, devido a sua importância para *M. hartii*.

Palavras-chave: AUCratio; RCP; ENMeval; MaxEnt; Selecactinia; refugio de mar profundo; Brasil

5.2 Introdução

Os recifes de corais são um dos ecossistemas ecologicamente mais valiosos do planeta (HUANG et al., 2017), fornecendo vários serviços ecossistêmicos (HARLEY et al., 2006), como abrigos para peixes associados (SARTOR, 2015) e crustáceos (NOGUEIRA et al., 2015; CANÁRIO et al., 2015; SANTOS et al., 2012; SOARES, 2013), também servindo como substrato para algas coralinas (DO NASCIMENTO et al., 2015; MARIATH et al., 2012). Condições de água estáveis são determinantes para a manutenção de corais vivos em recifes (NAVA, 2017). No entanto, os efeitos das mudanças climáticas colocam pelo menos 50% das espécies de águas rasas em risco crítico de extinção nos próximos 20 anos (WILKINSON, 2008; LEÃO et al., 2016).

No Atlântico Sudoeste, as comunidades costeiras de recifes ocorrem ao longo de 3000 km do litoral brasileiro (MOURA et al., 2016), e possuem um alto índice de endemismo de espécies construtoras dos recifes (ROGER et al., 2014). Quatro dessas espécies endêmicas pertencem ao gênero *Mussismilia*, comumente conhecido como corais-cérebro (BUDD et al., 2012; CASTRO e PIRES, 2001; CASTRO et al., 2010). Embora as avaliações moleculares em *Mussismilia* ainda sejam raras (ZILBERBERG et al., 2014), a distinção entre as espécies é bem estabelecida, permitindo a rápida identificação *in situ* (BUDD et al., 2012). O gênero possui pelo menos duas espécies em risco de extinção: *M. braziliensis* e *M. harttii* (PIRES et al., 2018). O primeiro é restrito a recifes rasos do Estado da Bahia e recifes de Abrolhos, enquanto o último é encontrado desde o litoral do Ceará até o Espírito Santo (de - 3.822 a -18.0480 de latitude). (LIMA, 2017)

Mussismilia harttii é o principal coral que constrói recifes no nordeste do Brasil (ROGER et al., 2014), e é geralmente encontrado em profundidades de 2 - 6 m, com registros isolados de até 80 m (HETZEL et al., 1994). É uma espécie hermafrodita, com um ciclo reprodutivo anual, e liberação dos gametas entre as luas novas de setembro e novembro (PIRES et al., 1994). Atualmente, *M. harttii* apresenta os menores percentuais de cobertura entre seus congêneres (KIKUCHI et al., 2008) e populações em grave declínio (LIMA, 2017; PIRES et al., 2018). Embora seu status de conservação no banco de dados da IUCN (União Internacional para a Conservação da Natureza) ainda seja considerado como “Dados Deficientes” (DD), no “Livro Vermelho da Fauna Brasileira em Perigo” (2018), já classifica as espécies como EN (Ameaçada de Extinção) (PIRES et al., 2018).

A distribuição de organismos marinhos, incluindo corais, é determinada por interações de fatores físicos, químicos e biológicos (TYBERGHEIN et al., 2012). Com base nisso, abordagens de Modelos de Distribuição de Espécies (MDEs) podem fornecer informações sobre a distribuição potencial de espécies dentro de áreas de estudo específicas (PETERSON et al., 2012). Os MDEs associam dados ambientais ou espaciais a um conjunto de informações de distribuição, como registros de distribuição (FRANKLIN, 2010), adotando a tese geral de que o melhor indicador dos requisitos climáticos de uma espécie é sua distribuição atual (PEARSON e TERENCE, 2003). Diante disso, os modelos indicam as condições ambientais em que determinada espécie pode ocorrer (PEARSON et al., 2007), indicando também as áreas mais adequadas para sua ocorrência (ELITH et al., 2011; PHILLIPS e DUDÍK, 2008). Os modernos estudos sobre MDEs começaram com BIOCLIM (o primeiro pacote MDE), que se tornou disponível em janeiro de 1984 (BOOT, 2018) e são amplamente aplicados para: prevenir bioinvasões marinhas (RIUL et al., 2013), planejamento de manejo conservacionista (LEATHWICK et al., 2008) e especialmente para estudos sobre mudanças climáticas (EAKIN et al., 2016; HERON et al., 2017), prevendo possíveis mudanças nas distribuições geográficas de espécies-chave (VAN HOOIDONK et al., 2013).

Os MDEs também podem ser usados para calcular a adequação relativa de um determinado habitat ocupado por uma espécie e para estimar mudanças em tal adequação ao longo do tempo (WARREN et al., 2012). No presente estudo, aplicamos MDEs para gerar mapas de Habitat de Potencial Atual (HPA) e Habitat de Potencial Futuro (HPF) para *M. harttii* até o final do século XXI. Estes mapas indicam áreas potencialmente adequadas e estimam ganhos e perdas de habitats nos diferentes cenários climáticos projetados. As projeções servirão como ferramentas para planos de manejo e conservação de recifes nos recifes do Atlântico Sudoeste.

5.3 Materiais e métodos

5.3.1 Área de estudo

A escolha da área de estudo foi baseada em uma estrutura heurística chamada **BAM** (SOBERÓN e PETERSON, 2005). **B** representa a dinâmica populacional (competição, predação, disputa por comida ou área) na área onde os parâmetros bióticos são adequados para a espécie. A estimativa desses parâmetros exigiria um conjunto denso de observações sobre grandes extensões espaciais (SOBERÓN, 2010). Então decidimos negligenciar os efeitos dessas interações bióticas no processo de modelagem. **A** representa principalmente as condições abióticas que não dependem da presença ou abundância das espécies (PETERSON, 2011). Esta região geográfica é o nicho fundamental da espécie, que pode potencialmente ser invadida quando ambas as condições são adequadas ($\mathbf{A} \cap \mathbf{B}$), mas a espécie ainda não foi capaz de alcançar é representada por \mathbf{G}' (SOBERÓN, 2010). \mathbf{G}' define o potencial de dispersão de uma espécie se as barreiras forem removidas (BARVE et al., 2011). As partes do mundo que foram acessíveis às espécies através da dispersão ao longo de períodos relevantes são simbolizadas por **M** (BARVE et al., 2011). O subconjunto do nicho fundamental que é realmente representado em paisagens relevantes ($\mathbf{A} \cap \mathbf{M}$) é a área ocupada e pode ser definido como o nicho fundamental existente (PETERSON e SOBERÓN, 2012). Finalmente, este esquema heurístico afirma que populações estáveis de uma espécie serão encontradas apenas na região de intersecção de **B**, **A** e **M**, ($\mathbf{B} \cap \mathbf{A} \cap \mathbf{M}$) (SOBERÓN e PETERSON, 2005).

Barve et al. (2011) enfatizaram a importância de **M** como a região apropriada através da qual os modelos devem ser calibrados. Se o nicho fundamental se estender além dos limites do ambiente representados em **M**, pode haver truncamento, que subcaracteriza nichos e leva a diferentes conjuntos de problemas para transferência de modelos (OWENS et al., 2013). Aumentar a extensão também frequentemente inclui ausências que estão mais distantes do ponto de vista ambiental, mas devido às limitações de **M**, faz com que o modelo pareça melhor do que realmente é (BARVE et al., 2011). Usando uma região de estudo maior (\mathbf{G}'), o modelo tenderia a superaquecer as condições ambientais presentes na região onde a espécie é conhecida, em situações referidas como distribuições de não-equilíbrio (ANDERSON e RAZA, 2010).

De acordo com Owens et al., 2013, modelos aplicados a espécies de ocorrência central dentro de ambientes **M** não devem apresentar problemas com extrapolação, mesmo na presença de novas condições dentro de uma região de transferência (**G'**). Isso pode produzir previsões mais realistas da distribuição potencial de uma espécie (OWENS et al., 2013).

Nós dividimos a área de estudo em duas regiões: A primeira (**M**) é a área que contém todos os registros de ocorrência das espécies e também inclui as áreas prioritárias para sua conservação, segundo o Ministério do Meio Ambiente (Portaria nº 19, de 9 de março de 2016 - ICMBio). **M** se estende entre os estados do Ceará e Espírito Santo no Brasil, que é a área com ocorrências conhecidas da espécie (SOBERÓN e PETERSON, 2005; BARVE et al., 2011). A segunda região (**G'**) compreende toda a zona costeira do Oceano Atlântico Sudoeste, desde a zona entremarés até aos 100 m de profundidade (BECKER et al., 2009). O modelo foi calibrado em **M** e o habitat potencial para o final do século 21 foi projetado em **G'** (Fig. 1).

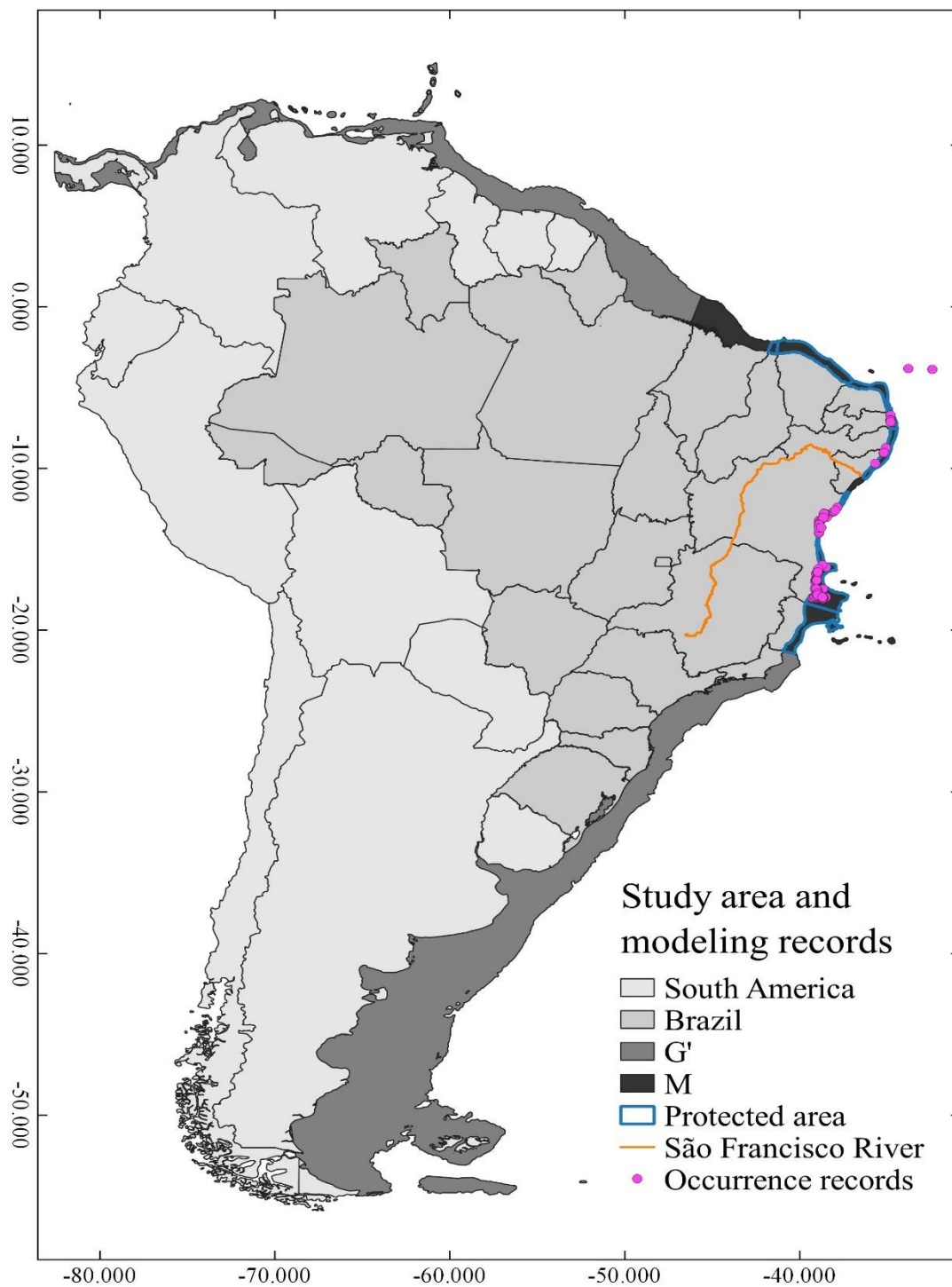


Figura 1. Mapa da área de estudo e registros de ocorrências. Área de estudo, incluindo região G' (costa sudeste da América do Sul até 100 m), região M (área de calibração), área de conservação prioritária para *Mussismilia hartii* e registros de modelagem (um ponto em cada pixel de 1 km²).

5.3.2 Registros de ocorrência

Uma extensa pesquisa foi realizada na literatura especializada (utilizando os termos "Mussismilia", "harttii", "Brasil" e "Brazil"), com publicações contendo informações geográficas precisas (latitude, longitude e / ou mapas georreferenciados) resultando em um conjunto de 147 registros. Registros de ocorrências com erros ou não georreferenciados não foram utilizados nas análises, porém foram utilizados para discutir as áreas adequadas fornecidas pelos modelos. A pesquisa centrou-se nos registros de *M. harttii* das últimas duas décadas, para reduzir a perda de qualidade dos dados devido à ação do tempo e do dinamismo nos sistemas naturais (TESSAROLO et al., 2017).

Às vezes, esses dados podem ser influenciados por fenômenos drásticos, como a extinção local de espécies (MUNDAY, 2004) ou mudanças em seus padrões de distribuição e abundância (CAVALCANTE 2014). O viés de amostragem em dados de ocorrência também é comum em áreas mais acessíveis (mais estudadas) por causa dos interesses regionais (KUHN et al., 2016). Isso pode reduzir a capacidade do modelo de prever a independência dos dados espaciais (BORIA et al., 2014). Usamos SDMtoolbox (BROWN, 2014) para filtrar dados de ocorrência por heterogeneidade ambiental. Este método de filtragem gradual é útil em estudos com números reduzidos de ocorrências e também evita dados com habitats diferentes da ocorrência conhecida de uma espécie (BROWN, 2014). O filtro foi calibrado com raio de 5 km², três números de heterogeneidade de classes, distância máxima de 25 km e mínima de 5 km. Ao final do processo, obtivemos 102 registros de ocorrências (S1 Apêndice*) para o modelo de calibração (HPA) e projeção (HPF). Esses registros de ocorrência filtrada foram chamados de registros de modelagem (Fig. 1).

Dados de espécies coletados *in situ*, de recifes localizados nos Estados da Paraíba, Pernambuco, Alagoas, Bahia identificados no Laboratório de Ecologia e Conservação de Ecossistemas Marinhos (LECEM), bem como dados de presença de espécies independentes, que não foram utilizados durante a calibração dos modelos no processo de modelagem do HPA, mas *a posteriori* para avaliar o modelo. Esses registros de ocorrências foram filtrados usando o mesmo procedimento da etapa anterior. Finalmente, obtivemos 33 registros filtrados e independentes dos registros de modelagem (S1 Apêndice*). A validação com dados independentes do modelo garante

*Todo o material suplementar (apêndices) está disponível online em <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0211171#sec018>

maior robustez em sua avaliação (GIANNINI et al., 2012). Esses registros de ocorrência são chamados de registros de avaliação.

5.3.3 Seleção das variáveis ambientais

As variáveis de caracterização ambiental fornecidas pela Bio-oracle (disponível em <http://www.bio-oracle.org>) foram usadas. Este banco de dados global fornece informações oceânicas atuais e baseadas em satélite da superfície e do fundo do mar em uma resolução de 30 segundos de arco (~ 1 km²) (TYBERGHEIN et al., 2012). O Bio-oracle também fornece futuras variáveis com base nas projeções feitas pelo Painel Internacional sobre Mudança do Clima (IPCC) para 2100 (RAFTERY et al., 2017), em cenários com diferentes níveis de concentração de gases de efeito estufa (ASSIS et al., 2018). Neste estudo, foram utilizadas as variáveis Bio-oracle bentônicas que foram produzidas com um processo de interpolação, considerando a posição geográfica e a profundidade das células, conforme inferidas a partir de uma camada batimétrica.

As projeções do IPCC para 2100, desenvolvidas por diferentes grupos de pesquisa (VAN VUUREN et al., 2011; STOCKER et al., 2013), fornecem intervalos prováveis de temperaturas globais em cenários futuros de acordo com a população, crescimento econômico e uso de carbono. Essas projeções, chamadas de Representative Concentration Pathways (RCPs) (BECKER et al., 2009), foram usadas para modelar o HPF para *M. harttii* em dois cenários diferentes: estabilização de emissões (RCP 4.5) e aumento de emissões (RCP 8.5) (WISE et al., 2009; RIAHI e NAKICENOVIT, 2007).

Para assegurar transferências de modelo para o futuro, focamos na calibração e extrapolação de modelos em variáveis climáticas (ASHRAF et al., 2017). Estes modelos climáticos são definidos como parte do nicho ecológico fundamental ou "nicho climático", prevendo a extensão potencial de organismos em clima alterado, mas não considerando a dispersão de espécies (PEARSON e TERENCE, 2003). É possível acoplar modelos de envelope bioclimático a simulações de dispersão (PETERSON et al., 2001). Neste estudo, incorporamos a variável de velocidade atual fornecida pela Bio-oracle para 2100 e a batimetria oceânica fornecida pela Natural Earth (disponível em <http://www.naturearthdata.com>), que é um fator limitante para a dispersão e resiliência de a espécie (HETZEL et al., 1994).

O número de variáveis utilizadas pode depender do número de registros de ocorrência (BREINER et al., 2015), e quando há poucos registros, como espécies endêmicas ou ameaçadas, um pequeno número de variáveis pode ser suficiente (FICETOLA et al., 2014).

Essas variáveis foram submetidas a duas PCAs (S2 Apêndice) para identificar: (1) quais variáveis têm maior importância para o modelo ($r > 6$), excluindo aquelas com pouca relevância ($r < 6$) e deixando um conjunto de sete variáveis climáticas (S2 Apêndice); (2) quantas variáveis, das sete restantes, explicam 100% do espaço ambiental de **M**. A segunda PCA mostrou que é possível explicar mais de 99% do espaço ambiental de **M** usando apenas três variáveis (S2 Apêndice*).

Foi usada a análise Mobility-Oriented Parity (MOP), disponível no pacote “ntbox” (OSORIO-OLIVEIRA et al., 2016), para identificar áreas de estrita extrapolação e também para calcular a similaridade ambiental entre as regiões de calibração e projeção (**M** e **G'**) (OWENS et al., 2013). Apenas cinco das sete variáveis climáticas disponíveis no Bio-oracle tinham semelhanças ambientais entre **M** e a mesma região de **M** em **G'**.

Por fim, adicionamos a batimetria às cinco variáveis ambientais restantes e agrupamos essas seis variáveis em 14 conjuntos, cada um com três variáveis (Tabela 1) que não tiveram correlação (ELITH, 2009) superior a 7,9 entre si (S2 Apêndice*), todas ecologicamente ou fisiologicamente relevante (KUHN et al., 2016).

*Todo o material suplementar (apêndices) está disponível online em <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0211171#sec018>

Tabela 1. Detalhes sobre as cinco variáveis usadas no processo de modelagem.

Set	Variables			Set	Variables		
1	temp_max	veloc_lt_min	salin_range	8	temp_range	temp_max	bathymetry
2	temp_range	veloc_lt_min	salin_range	9	temp_range	temp_max	veloc_lt_min
3	temp_range	veloc_mean	salin_range	10	temp_range	temp_max	veloc_mean
4	temp_max	veloc_mean	salin_range	11	temp_max	veloc_mean	bathymetry
5	temp_max	bathymetry	salin_range	12	temp_max	veloc_lt_min	bathymetry
6	temp_range	bathymetry	salin_range	13	temp_range	veloc_lt_min	bathymetry
7	temp_range	temp_max	salin_range	14	temp_range	veloc_mean	bathymetry

Tabela 1. Variáveis ambientais agrupadas em 14 conjuntos utilizados para construir os modelos de Habitat Potencial Atual de *Mussismilia harttii*. Abreviaturas: temp_max (temperatura máxima), temp_range (faixa de temperatura), veloc_lt_min (velocidade média mínima de corrente de longo prazo), veloc_mean (velocidade média da corrente) e salin_range (faixa de salinidade).

5.3.4 Abordagem do processo de modelagem

A abordagem de máxima entropia MaxEnt v. 3.3.3 (PHILLIPS et al., 2006; RADOSAVLJEVIC et al., 2014) foi usada para modelar a distribuição potencial de *M. harttii*. MaxEnt é um dos algoritmos mais amplamente utilizados para SDMs (WARREN et al., 2012), porque apresenta desempenho preditivo consistente comparado a outros algoritmos (ELITH et al., 2006), especialmente quando o número de pontos de ocorrência é baixo (GIANNINI et al., 2012; BALDWIN, 2009). O Maxent também resolve problemas de truncamento por meio de uma suposição mais conservadora que é denominada "clamping". Quando um pixel tem um valor para uma dada variável fora do intervalo coberto pelo modelo (modelo de calibração), é dado àquele pixel o valor mais próximo do pixel presente para aquela variável no modelo (ANDERSON e RAZA, 2010).

Tradicionalmente, a tarefa de escolher os melhores valores de parâmetros foi considerada um desafio para esses modelos (RAGHAVAN et al., 2019). Usamos o

pacote "ENMeval" (MUSCARELLA et al., 2014) para escolher os melhores valores de parâmetros. Para cada conjunto de variáveis, foram construídos 48 modelos (NUÑEZ-PENICHET et al., 2019) através do pacote "dismo" (HIJIMANS et al., 2013) para o R studio, usando as três variáveis de cada conjunto, registros de modelagem (usando checkerboard2 para particionamento das ocorrências), número máximo de background (10000) e usando as seguintes configurações de parâmetro: valores de regularização multiplayer (de 0.5 a 4.0 com intervalos de 0.5), seis configurações de classe de recurso: L, LQ, H, LQH, LQHP e LQHPT (onde L = linear, Q = quadratic, H = hinge, P = product and T = threshold). A função Jackknife do MaxEnt (PHILLIPS, 2005) foi utilizada para identificar a porcentagem de contribuição de cada variável. O melhor modelo para cada conjunto de variáveis (Tabela 1) foi escolhido com base nos menores valores do Critério de Informação de Akaike (AICc) (AKAIKE et al., 1973). O critério de informação de Akaike é uma métrica importante na modelagem de nicho ecológico (PETERSON et al., 2018), mas é necessário usar outros critérios estatísticos para avaliar o desempenho do modelo através de dados independentes (PETERSON et al., 2008).

5.3.5 Avaliação dos modelos

A área sob a curva de operação do receptor (AUC-ROC) é a métrica mais comum para avaliar a precisão dos modelos (PORFIRIO et al., 2014). Valores de AUC $\leq 0,5$ indicam que o modelo falhou em ter um desempenho melhor do que expectativas aleatórias, enquanto valores próximos a 1 indicam um bom desempenho do modelo (ADHIKARI et al., 2018). Na prática, o AUC-ROC é calculado com base numa série de trapézios (FAWCETT, 2004), com a curva essencialmente "ligando os pontos" representando os diferentes limiares da previsão (PETERSON et al., 2008). Essa abordagem é usada quando os dados de entrada são particionados, neste caso, em dados de treinamento e teste (FOURCADE et al., 2018). Quando os dados bióticos são divididos em presença e ausência (fundo), a AUC mede a capacidade discriminatória do modelo para prever corretamente a origem destes dados, se selecionados aleatoriamente (GIANNINI et al., 2012).

Embora o uso de AUC-ROC para avaliação de modelo não seja questionado aqui (LOBO e VALVERDE, 2008), adicionalmente usamos o ROC parcial (AUCratio) para escolher o melhor modelo. AUCratio é uma métrica limiar independente do limite

de corte onde valores significativos estão acima de 1 (IDOGOUE et al., 2017). A AUCratio é uma razão entre o modelo AUC esperado e a expectativa nula (PETERSON et al., 2008) de que um modelo gerado com dados aleatórios não tem uma previsão melhor do que os modelos gerados com os dados de entrada (REDDY et al., 2015). Calculamos a razão entre o índice AUCrandon (nível 0,5) e o AUCatual (calibração 5% de omissão e 1000 interações bootstrap) usando o modelo de distribuição previsto (WARREN, 2012) e os registros de avaliação, através do pacote "ntbox" v.0.2.5.3 (OSORIO-OLIVEIRA et al., 2016) para R studio (R CORE, 2014), para garantir maior robustez na análise de modelos (GUISAN e THRUILLER, 2005).

O melhor modelo foi projetado para os dois cenários futuros (RCP 4.5 e RCP 8.5), dentro da região **G'**, através da função "predict" disponível no pacote dismo (HIJIMANS et al., 2013).

5.3.6. Área adequada

Com base nos valores de limiar (S3 Apêndice), os mapas contínuos do HPA e HPF foram transformados em mapas binários de adequação ou probabilidade (BIBER et al., 2016), nos quais os pixels são classificados como "adaptativos / presença" e "não adaptativos / ausentes" (GIANNINI et al., 2012). Através dos mapas com os pixels de presença, calculamos a área total, as áreas perdidas, ganhadas e mantidas. Além disso, também calculamos essas áreas nas profundidades de 0 a -20, -20 a -50, - 50 a -75 e -75 a -100 metros. Todas as análises de área (HPA e HPF) foram desenvolvidas na região **M**.

5.5 Resultados

As variáveis utilizadas para modelar o HPA (conjunto 12) foram: em ordem decrescente de contribuição: velocidade da corrente média mínima de longo prazo (42,7 %); batimetria (31,9%) e temperatura máxima (25,4 %) (S3 Apêndice*).

O "threshold maximum training sensitivity plus specificity cloglog" usado para gerar os mapas binários maximizou a sensibilidade e a especificidade do modelo (LIU et al., 2013). Este limiar é mais adequado para estudos sobre espécies raras ou ameaçadas de extinção (REDDY et al., 2015), uma vez que reduz a taxa de previsão excessiva e seleciona apenas áreas com alta adequabilidade ambiental (GIANNINI et al., 2012). Os limiares do HPA (0,314) e HPF (RCP 4,5 - 0,314 e RCP 8,5 - 0,241)

*Todo o material suplementar (apêndices) está disponível online em <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0211171#sec018>

mostram que uma predição aleatória em uma fração da mesma área não tem uma previsão melhor do que os pontos usados na etapa do teste (REDDY et al., 2015).

O modelo final do HPA de *M. harttii* foi construído usando os parâmetros LQHPT e 0,5 RM (S4 Apêndice*). O HPA possui uma área adequada correspondente a 0,276 % da área M (Fig. 2; Tabela 2). Os locais ao norte do rio São Francisco apresentam menor área adequada (21,1 %) (Figs 2 A e B; Tabela 2), enquanto as maiores áreas adequadas concentram-se ao sul do rio São Francisco (77,9 %) (Figs 2 C e D; Tabela 2). O AICc (S4 Apêndice) e a AUCratio (S5 Apêndice*) do modelo foram 0 e 1.516141349, respectivamente.

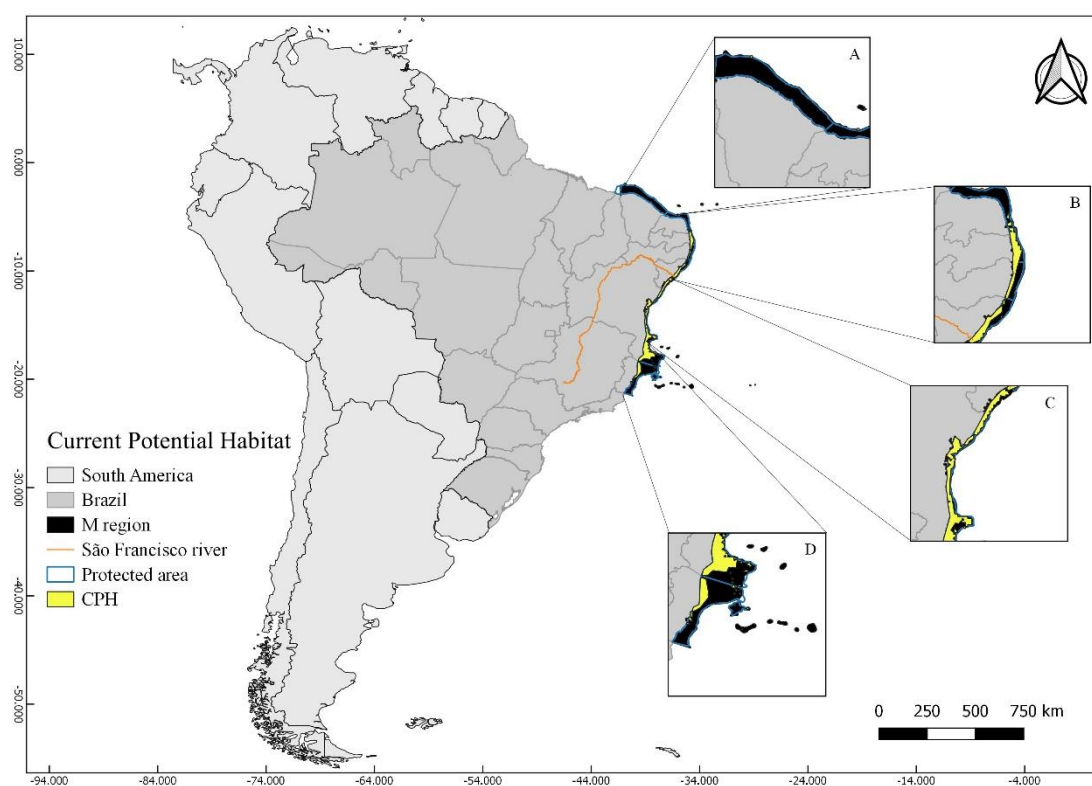


Figura 2. Mapa do Habitat Potencial Atual (HPA) de *Mussismilia harttii*. Figuras destacadas (A, B, C e D) mostram as diferentes áreas da região M: A) Ceará e norte dos estados do Rio Grande do Norte; B) Sul do Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco e norte dos estados de Alagoas; C) Sul de Alagoas e norte da Bahia; D) sul da Bahia e Espírito Santo.

Tabela 2. Áreas com potencial habitat

*Todo o material suplementar (apêndices) está disponível online em <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0211171#sec018>

	total area	north	south	New area		Kept area		Lost area	
				north	south	north	south	north	south
CPH	52610	11431.2	41010.5						
			20489.	183.	18323.		2167.		
RCP 4.5	20712.3	222.8	4	4	2	39.4	3	11391.7	38842.6
			27570.	663.	25664.		1903.		
RCP 8.5	28378.2	807.8	3	7	6	144	8	11287.1	39105.7

Tabela 2. Valores aproximados das áreas com habitats potenciais atuais (HPA) e futuras áreas de habitat potencial (HPF) para *Mussismilia harttii* em dois cenários diferentes de projeções climáticas para o ano de 2100 (RCP 4.5 e 8.5); incluindo as novas áreas perdidas e mantidas em cada região: norte e sul do rio São Francisco.

Os dois cenários futuros de distribuição de *M. harttii* (RCP 4.5 e RCP 8.5) foram caracterizados pela perda de áreas adequadas em relação ao HPA na região M (RCP 4.5 46 % e RCP 8.5 59 %) (Tabela 2). Embora houvesse perdas nas áreas ao norte e ao sul do rio São Francisco, a redução da área total adequada foi maior no limite norte da distribuição, e o ganho de novas áreas na porção sul (Figs. 3 e 4). Em todos os cenários de HPF, a temperatura máxima foi a variável com maior contribuição para os modelos (> 35 %), seguida pela velocidade da média corrente (> 33 %) e batimetria (> 29 %).

Em um cenário em que as emissões de gases do efeito estufa se estabilizam (RCP 4.5), o HPF de *M. harttii* representa uma área adequada correspondente a 39,3 % da HPA (Fig. 3; Tabela 2). Os locais a norte do rio São Francisco têm uma área adequada menor (1,1 %) (Figura 3 A e B; Tabela 2), enquanto as maiores áreas de adequação concentram-se ao sul do rio São Francisco (98,9%) (Fig 3 C e D; Tabela 2). O AICc (S4 Apêndice) e o AUCratio (S5 Apêndice*) do modelo foram 0 e 1.720858124, respectivamente.

*Todo o material suplementar (apêndices) está disponível online em <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0211171#sec018>

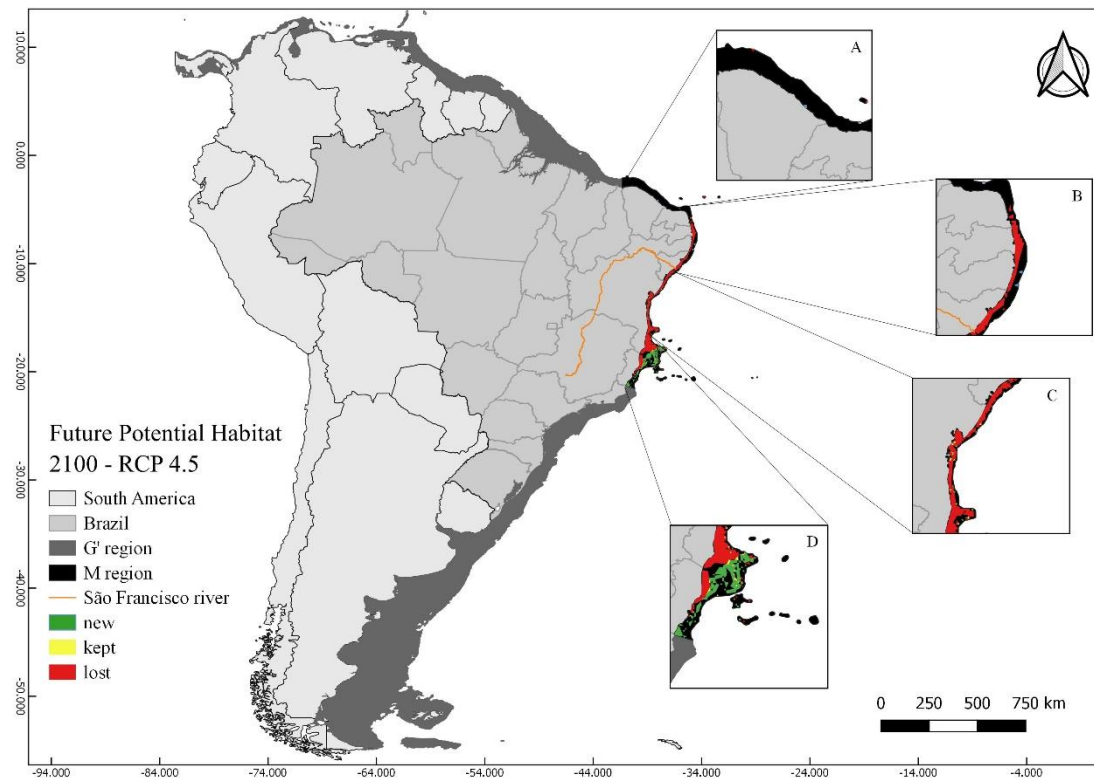


Figura 3. Mapa do Habitat Potencial Futuro (HPF) de *Mussismilia harttii* em um cenário de estabilização das emissões de gases de efeito estufa (RCP 4.5) no ano de 2100. O HPF inclui regiões com adequação mantida, nova e perdida em comparação com o presente (HPA). Figuras destacadas (A, B, C e D) mostram as diferentes áreas da região M: A) Ceará e norte dos estados do Rio Grande do Norte; B) Sul do Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco e norte dos estados de Alagoas; C) Sul de Alagoas e norte da Bahia; D) sul da Bahia e Espírito Santo.

Em um cenário com aumento de emissões de gases de efeito estufa (RCP 8.5), o HPF de *M. harttii* representa uma área adequada correspondendo a 53,9 % do HPA dentro da área M (Fig. 4; Tabela 2), porém aumentando 88 % do HPA dentro de G'. Os locais ao norte do rio São Francisco mostram novamente uma área menor (2,9 %) (Fig. 4 A e B; Tabela 2), enquanto as maiores áreas adequadas concentram-se ao sul do rio São Francisco (97,1%) (Fig. 4 C e D); Tabela 2). O AICc (S4 Apêndice*) e AUCratio (S5 Apêndice*) do modelo foram 0 e 1.459161766, respectivamente.

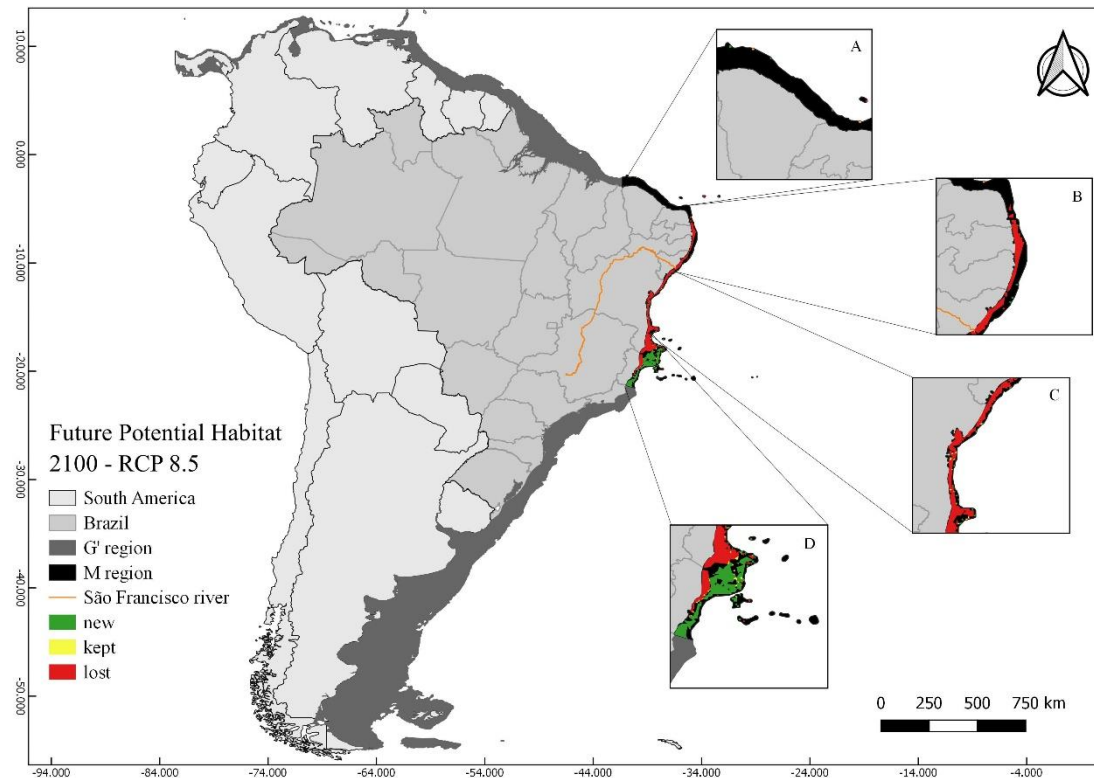


Figura 4. Mapa do Habitat Potencial Futuro (HPF) de *Mussismilia harttii* em um cenário de aumento das emissões de gases de efeito estufa (RCP 8.5) no ano de 2100. O HPF inclui regiões com adequação mantida, nova e perdida em comparação com o presente (CPH). Figuras destacadas (A, B, C e D) mostram as diferentes áreas da região M: A) Ceará e norte dos estados do Rio Grande do Norte; B) Sul do Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco e norte dos estados de Alagoas; C) Sul de Alagoas e norte da Bahia; D) sul da Bahia e Espírito Santo.

As áreas atuais e futuras adequadas para *M. harttii* estão principalmente dentro da Área de Preservação dessa espécie, com exceção da Baía de Todos os Santos, no Estado da Bahia (Figs. 2, 3 e 4 C). Os dois cenários de distribuição futura (ano 2100) das espécies mostraram expansão batimétrica em direção a áreas mais profundas, principalmente na porção sul de sua distribuição, com uma restrição latitudinal pela perda de áreas adequadas em seus limites mais setentrionais (Figs. 3 e 4; Tabela 2).

No cenário atual (HPA), ~ 54 % das áreas adequadas são menos profundas que 20 m de profundidade, ~ 43 % entre 20 - 50 m, ~ 2 % entre 50 - 75 m e ~ 1 % entre 75 -

100 m (Tabela 3). Nos dois cenários futuros (RCPs), > 40% das novas áreas adequadas para as espécies se concentraram entre 20 m e 50 m e > 19% entre 50 m e 75 m, principalmente para o sul do rio São Francisco (Tabela 3).

Table 3. Areas (km²) of suitable habitats by depth ranges

Dept h		0-20	20-50	50-75	75-100								
CPH	north (km ²)	5827.6	3719.6	77.3	38.3								
	south (km ²)	19653.1	16529.7	715.8	123.8	0 - 20	20 - 50	50 - 75	75 - 100	0 - 20	20 - 50	50 - 75	75 - 100
RCP 4.5	North (km ²)	72.3	47.1	18.8	5.4	0	0	1.1	1.1	5715.7	3648.4	73.7	36.9
	South (km ²)	1218.3	12563.7	4071.6	142.6	462.7	1411.2	126.7	18.7	19212.8	15125.6	589.5	105
RCP 8.5	North (km ²)	39.5	82.5	38.9	19.9	0	5.1	13.7	8.4	5715.7	3643.3	61.2	29.6
	South (km ²)	2103.2	12346.6	9861.9	494.9	283.1	1310.2	158.6	16.8	19392.5	15226.4	557.5	106.9

Tabela 3. Valores aproximados das áreas de habitats potenciais (HPA) e futuras áreas de habitat potencial (HPF) para *Mussismilia harttii* em dois cenários climáticos diferentes projetados para o ano de 2100 (RCP 4.5 e RCP 8.5). Norte e sul do rio São Francisco dispostos em quatro faixas de profundidade.

Em resumo, os cenários futuros mostram uma perda de áreas adequadas para a persistência das espécies em relação ao HPA na região **M** (RCP 4,5 46 % e RCP 8,5 59 %). Há também um deslocamento proeminente de áreas adequadas para o sul da região **M** (Figs. 3 e 4). Em contraste, há um incremento maciço de áreas adequadas em direção a águas mais profundas (50 - 75 m) (1023 % em RCP 4,5 e 1229 % em RCP 8.5), principalmente na porção sul de sua distribuição, no Banco de Abrolhos (Tabela 3).

Os dois cenários futuros mostraram áreas com habitat potencial fora da região **M** (**G'**). O HPF no cenário RCP 4.5 possui 44883,4 km², enquanto que o HPF no cenário de aumento de temperatura (RCP 8,5) tem 77694,3 km² fora da área **M** (**G'**) (Fig. 5). Essas áreas potenciais fora da região **M** estão localizadas no norte do rio Amazonas (norte do Brasil e Guianas) (até a latitude de 14 ° N) e na costa sul do Brasil (latitude até 32 ° S).

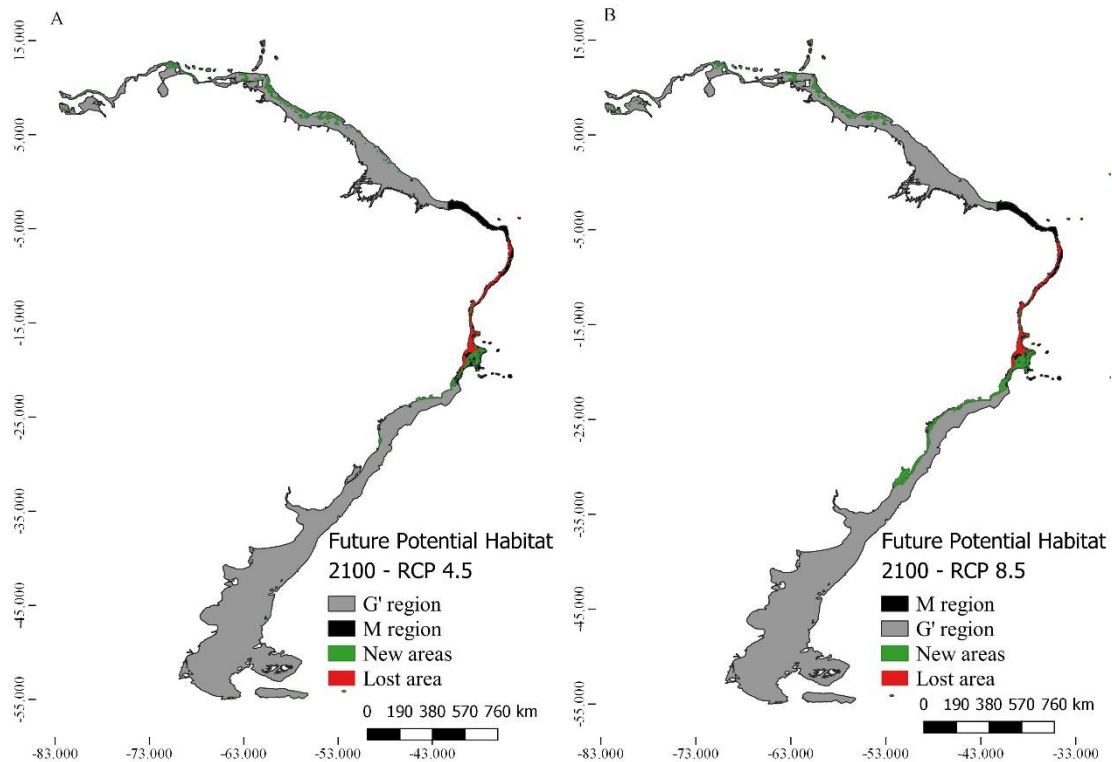


Figura 5. Mapa do Habitat Potencial Futuro (FPH) de *Mussismilia harttii* em dois cenários de emissões de gases de efeito estufa (RCP 4.5 e RCP 8.5) no ano de 2100. O mapa inclui a área de estudo (G'), área (M), o HPF nos dois cenários futuros em toda a área de estudo (G') e a área perdida em relação ao HPA.

5.6 Discussão

5.6.1 Visualização e Interpretação de Modelos de Nicho Ecológico

A previsão e o mapeamento de habitats adequados para espécies são fundamentais para monitorar e restaurar suas populações naturais (KURIA et al., 2017). Nesse sentido, a abordagem de modelagem é uma ferramenta eficaz para prever a direção das contrações e expansões da distribuição de espécies (ARAÚJO et al., 2005), produzindo mapas de probabilidade para a presença ou adequação relativa de uma espécie (KUMAR et al., 2014).

Além dos índices de validação HPA elevados, os dados da literatura (não georreferenciados e, portanto, não utilizados no modelo) também registram *M. harttii* em áreas indicadas pelo modelo como adequadas para a espécie, como a parte sul do banco de Abrolhos (Espírito Santo Estado) (MAZZEI et al., 2017). Um modelo que não omite os pontos de presença conhecidos é menos preciso do que aqueles que preveem

áreas habitadas desconhecidas (RAXWORTHY et al., 2003). Essas áreas desconhecidas fornecem uma representação precisa da extensão espacial das condições habitáveis para as espécies (PETERSON et al., 2008).

Embora o HPA das espécies (Fig. 5) se estenda além da área de calibração do modelo (M), já se esperava uma área de potencial habitat de espécies maior que a distribuição real (PHILLIPS et al., 2006). Consequentemente, projeções além do intervalo de tempo de um conjunto de dados de treinamento (distribuição em datas futuras) requerem interpretações cautelosas para evitar possíveis erros de interpretação (BASHER e COSTELLO, 2016). Tal cuidado é porque os valores de AUC tendem a aumentar quando a área de fundo selecionada é maior do que o habitat atual observado de uma espécie (JIMÉNEZ-VALVERDE, 2012). Embora os valores de AUC (próximo a 1) mostrassem que os modelos tiveram um desempenho muito bom com os resultados (LIU et al., 2013; KURIA et al., 2017) melhor que qualquer modelo gerado com um conjunto de preditores aleatórios (FOURCADE et al., 2018), foi necessário usar uma abordagem diferente para avaliar os modelos. Na métrica AUC, o peso dos erros de comissão é muito menor do que o dos erros de omissão, o que o torna uma medida de desempenho inadequada (NARVÁEZ-ROMERO et al., 2018).

A AUCratio também mostrou um bom desempenho do modelo, com valores acima de 1 (PETERSON et al., 2008) e próximo de 2. Estes resultados nos permitiram avaliar a significância estatística da própria AUC (NARVÁEZ-ROMERO et al., 2018). Desta forma, é mais apropriado avaliar o desempenho do modelo (LOBO e VALVERDE, 2008). Os limites usados para gerar os mapas binários são mais adequados para aplicações em modelos de nicho ecológico (PETERSON et al., 2011), ao prever melhor os dados de ocorrências independentes (MUNDAY, 2004; QUIÑONES et al., 2019; PETERSON e RAGHAVAN, 2017).

5.6.2 Variáveis ambientais e habitat de *Mussismilia harttii*

Embora os efeitos de cada variável ambiental na dinâmica populacional sejam desconhecidos (ROBINSON et al., 2011), as variáveis escolhidas para modelar a adequação do habitat para *M. harttii* estão de acordo com as condições padrão em estudos anteriores sobre antozoários (DURANTE et al., 2018).

Os Habitats Potenciais Atuais para *M. harttii* foram influenciados principalmente pela velocidade da corrente, batimetria e temperatura, respectivamente.

A absorção de nutrientes nos recifes de corais é diretamente afetada pela velocidade da corrente (HEARN et al., 2001), que moldam sua distribuição em águas rasas e profundas (GENIN et al., 1986). A área **M** está sob influência da Corrente Brasileira e Corrente Norte Brasileira (JOHNS et al., 1998). Estudos sobre conectividade genética com o gênero *Mussismilia* (*M. hispida*) mostraram que essas correntes podem consistir em uma barreira à dispersão de corais (PELUSO et al., 2018).

Em recifes rasos, correntes causam constante ressuspensão de sedimentos, o que influencia a cobertura e composição de organismos bênticos (HUSTON, 1985), alterando a visibilidade da água (MAIDA e FERREIRA, 1997), influenciando a comunidade microbiana de corais (SILVEIRA et al., 2017) e o comportamento das larvas de coral durante a fase de reprodução (MAIDA et al., 1994). Considerando que a maioria dos registros de *M. harttii* resulta de recifes rasos, espera-se que a espécie seja bastante influenciada pela ressuspensão de sedimentos. Apesar de os corais brasileiros como um todo serem resistentes à entrada de sedimentos terrígenos e a águas relativamente turvas (ROBINSON et al., 2011), *M. harttii* tem preferência por águas claras, nas quais é mais abundante (LEÃO et al., 2003).

A temperatura, a salinidade e a luminosidade têm efeitos importantes sobre onde os corais que constroem recifes crescem (HOEGH-GULDBERG, 1999). Apesar de a temperatura ter apresentado a menor contribuição para o HPA, é indiscutivelmente determinante para a persistência futura das espécies de coral, pois 50 % desses corais estão ameaçados pelas mudanças climáticas (WILKINSON, 2008; LEÃO et al., 2016). Nossos resultados também mostram a importância da temperatura no HPF para *M. harttii*. Esta espécie sofre estresse térmico em temperaturas superiores a 31,0 ° C, levando a danos a longo prazo ou morte (WINTER et al., 2016). De fato, um estudo recente relatou eventos maciços de branqueamento de corais em temperaturas acima de 27 ° nos recifes de Abrolhos (LISBOA et al., 2018), que concentram a maioria dos registros de *M. harttii* no presente estudo (Fig. 1). O aumento da temperatura relacionado à mudança climática afetará os regimes de vento, a circulação oceânica e, conseqüentemente, a precipitação e o escoamento continental, afetando diretamente a salinidade nas águas costeiras (JOKIEL et al., 1993; TRENBERTH, 2011). Isso pode explicar a redução espacial em águas rasas projetadas no HPF e o aumento em zonas mais profundas. No entanto, essa mudança de habitat pode estar relacionada a vários fatores.

Outro fator importante é a competição com algas (macroalgas e algas filamentosas). Esses organismos dominam as comunidades bentônicas brasileiras em recifes com até 15 m de profundidade (AUED et al., 2018). As algas são favorecidas por impactos antrópicos, como a redução de peixes herbívoros pela pesca excessiva e o aumento das descargas de nutrientes da terra (HOEGH-GULDBERG et al., 2007; MUMBY et al., 2006). Assim, em cenários futuros, as algas provavelmente continuarão a ser favorecidas, e sua competição com os corais tende a reduzir a cobertura dos últimos em águas rasas. Em contrapartida, além da menor disponibilidade de luz, áreas mais profundas seriam menos suscetíveis à influência das variações de escoamento, temperatura e salinidade. Apesar da falta de linhas de base anteriores para as comunidades bêmicas brasileiras, é possível afirmar que o cenário atual é resultado de uma soma de impactos antrópicos, conforme estudos realizados na década de 1960 descrevem zoneamento e cobertura distintos nessas comunidades (LABOREL, 1970).

5.6.3 Distribuição atual de *Mussismilia harttii*

A maior parte da atual área de distribuição adequada para *M. harttii* (HPA) fica ao sul do rio São Francisco, onde a maioria dos registros publicados está concentrada. Apesar dos registros no litoral do Estado do Espírito Santo (~ 19° S) não terem sido utilizados em nossas análises, essa área é conhecida como o limite de distribuição mais ao sul para as espécies (LEÃO et al., 2016), com o maior percentual de HPA. Essa região coincide com um centro de diversidade dentro da Província Brasileira (20 ° S a 23 ° S), conforme indicado para organismos bentônicos, como algas, invertebrados e peixes (AUED et al., 2018; FLOETER et al., 2001; MILOSLAVICH et al., 2011; BARROSO et al., 2011). Esse centro de endemismo é favorecido pela confluência de correntes na costa brasileira, criando uma zona de transição entre a diversidade tropical e a subtropical (AUED et al., 2018). Apesar de um número limitado de registros de *M. harttii* e uma porcentagem menor de HPA ao norte do rio São Francisco, a espécie é a principal construtora de recifes ao norte do rio São Francisco (ROGERS et al., 2014).

A maioria dos registros de *M. harttii* são de recifes rasos, entre 2 e 6 metros (LABOREL, 1970) e, conseqüentemente, perto da costa. No entanto, registros espalhados mostram esta espécie ocupando recifes mais profundos (até 25 m) (MAZZEI et al., 2017) e mesmo em profundidades mesofóticas (HETZEL et al., 1994). Da mesma forma, a maior parte do HPA está concentrada em águas pouco profundas (0 - 20 m), mas com habitats mais profundos e de uso comum, especialmente na porção sul da

distribuição de espécies. A maioria dos registros atuais das espécies estão dentro do Banco de Abrolhos, na costa leste do Brasil ($16^{\circ} 40' - 19^{\circ} 40' S$ e $37^{\circ} 20' - 39^{\circ} 10' W$), que abriga um extenso sistema de recife de coral no Atlântico Sul (MAZZEI et al., 2017; FRANCINI-FILHO et al., 2013). A área é composta por um mosaico de áreas protegidas, além de vários ambientes distintos, como recifes biogênicos, recifes eufóticos e mesofóticos e leitos de rodólitos (MAZZEI et al., 2017). Os registros estão concentrados principalmente nas áreas rasas do banco, mas alguns vêm de recifes mais profundos do sul, entre 12 e 25 m (Espírito Santo), uma área menos estudada (MAZZEI et al., 2017).

5.6.4 Resposta de *Mussismilia harttii* às mudanças climáticas no final do século 21

Modelos futuros de distribuição (RCP 4.5 e RCP 8.5) de *M. harttii* mostraram expansão de áreas adequadas, em direção a locais mais profundos onde há poucos registros dessa espécie. Concomitantemente, houve uma redução de áreas de águas rasas adequadas, especialmente no limite de distribuição do Nordeste, que sofreu as maiores perdas (Figs. 3 e 4). É um fato mais preocupante se considerarmos que a espécie é o principal coral construtor dos recifes no Nordeste brasileiros (ROGERS et al., 2014).

Um estudo recente sobre *M. harttii* (LIMA, 2017) estima um declínio de suas populações em sua atual distribuição geográfica em águas rasas. Nossos resultados também indicam o mesmo em um cenário futuro (RCP 8.5) com uma perda de 98,5 % da área atual adequada (~ 25480,7 km² em águas rasas (0 - 20 m), concentrada principalmente na distribuição nordeste da espécie (Tabela 3). Inversamente, os resultados mostram um aumento de 1270 % em áreas mais profundas (50 m - 75 m) no cenário futuro (RCP 4.5) (Tabela 3). Assim, em um cenário futuro, as espécies perderiam habitats adequados em setores de áreas costeiras rasas, seguidos de um ganho de habitats em áreas mais profundas, que poderiam servir de refúgio das alterações climáticas, se outras condições ambientais como luminosidade, salinidade e outras forem favoráveis (HOEGH-GULDBERG, 1999).

Áreas com potencial habitat para *M. harttii* fora da região **M** nos dois cenários futuros, como a costa norte da América do Sul e a costa sul do Brasil, podem estar inacessíveis devido a barreiras geográficas para a dispersão de corais. Estes incluem massas de água mais frias na região de Cabo Frio (Rio de Janeiro), ao sul (CASTRO e PIRES, 2001), e as plumas do São Francisco (de SOUZA et al., 2017) Amazonas

(NUNES et al., 2011), ao norte. Em compensação, os habitats potenciais mais profundos para *M. harttii* dentro da região M estão concentrados principalmente no Banco de Abrolhos, que pode servir como áreas de refúgio em cenários futuros de mudanças climáticas.

5.6.5 Estratégia de refúgio de mar de profundidade

A “hipótese dos refúgios de mar profundo” (DRRH) considera que os impactos antrópicos costeiros e os efeitos do estresse térmico são progressivamente reduzidos com a profundidade (SMITH et al., 2014; BONGAERTS et al., 2010). Portanto, os ecossistemas de coral mesofótico, entre 30 e 150 m, foram tratados como importantes refúgios para a diversidade de recifes rasos (RIEGL e PILLER, 2003; ASHCROFT, 2010), apoiando temporariamente as populações de corais de recifes rasos sob condições de stress (FRIELER et al., 2012). Essas áreas forneceriam abrigo no qual essas populações poderiam persistir por um longo tempo (BONGAERTS et al., 2010) e a partir das quais se expandiriam (MAGOULICK e KOBZA, 2003), recuperando áreas anteriormente danificadas (AUED et al., 2018; CONSTANTINI et al., 2016).

A redução de áreas mais rasas e o aumento de habitats mais profundos sugerem o potencial de *M. harttii* para o uso de recifes mesofóticos como refúgios, garantindo sua subsistência. No entanto, a DRRH é mais adequada para espécies com ampla distribuição de profundidade (AUED et al., 2018) e pressupõe a troca de larvas entre populações profundas e rasas (LESSER et al., 2009), que têm sido demonstradas como locais espécies específicas (RAMIREZ-LLODRA et al., 2011). Apesar de *M. harttii* ser particularmente representativo em águas rasas (2-6 m), registros espalhados mostram que esta espécie ocupa recifes mais profundos (até 80 m) (HETZEL et al., 1994; MAZZEI et al., 2017; CASTRO et al., 2006) (S6 Apêndice), o que reforça o potencial da espécie ocupar áreas mesofóticas profundas.

Mesmo apresentando amplas faixas de profundidade, a conectividade entre populações de corais nem sempre é contínua ao longo de gradientes batimétricos (CONSTANTINI et al., 2016). Consequentemente, ainda não se sabe se populações mais profundas de *M. harttii* serviriam como estoques genéticos para águas rasas, já que a maioria de seus registros profundos é esparsa e rara (LESSER et al., 2009). Em qualquer caso, a expansão de áreas mais adequadas pode resultar na expansão de populações mais profundas de *M. harttii*, independentemente da manutenção das

populações costeiras. Em caso de conectividade, esses refúgios contribuiriam para a recolonização da zona costeira afetada.

Estudos usando modelos climáticos globais sugerem que poucas espécies rasas de coral irão persistir sob um aumento da temperatura da superfície do mar de 2° C nos próximos cem anos (CACCIAPAGLIA, et al., 2015). No entanto, dada a atual lentidão nas medidas de mitigação, espera-se um aumento de 3,1° C no mesmo período (PCR 8.5) (KEPPEL et al., 2012). Em tais cenários, identificar e proteger os refúgios de águas profundas devem se tornar prioridades para a conservação de espécies (ASHCROFT, 2010), considerando os vários fatores que definem um verdadeiro refúgio (KAVOUSI e KEPPEL, 2018).

5.6.6 Ameaças e perspectivas para conservação

As principais ameaças globais às espécies de corais estão relacionadas com as emissões de gases com efeito de estufa (PCR), especialmente o CO₂ (HOEGH-GULDBERG et al., 2007). Os efeitos de tais impactos levaram ao declínio da biodiversidade nos recifes do Brasil e do mundo, através do aumento da temperatura do mar e da acidificação dos oceanos (WILKINSON, 2008). Impactos locais impulsionam estes efeitos através de maior sedimentação, múltiplas invasões biológicas, branqueamento, doenças de coral e, conseqüentemente, perda de diversidade em ambientes de recifes (WILKINSON, 2008; FERREIRA e MAIDA, 2006; MACHADO et al., 2009; BRUNO e SELIG, 2007). Tais impactos estão frequentemente relacionados com o crescimento urbano desorganizado, a poluição, as práticas turbulentas do turismo e a sobrepesca (WEST e SALM, 2003; BUDDEMEIER et al., 2004; MELO et al., 2005). Na literatura, *M. harttii* costumava ser descrita como formando faixas extensas em recifes costeiros, mostrando colônias geralmente com até 1 m de diâmetro (LABOREL, 1970). Atualmente, este é um cenário raro para a maioria desses recifes, que frequentemente têm uma baixa cobertura de corais, não correspondendo às descrições dos anos 70.

Mudanças ambientais provocaram reorganizações nas relações ecológicas dos recifes, zoneamento e dominância, em processos também chamados de mudanças de fase (phase-shift) (DONE, 1992). Na maioria dos recifes, por exemplo, a dominância dos escleractínios foi substituída principalmente por macroalgas (MUMBY et al., 2006), octocorais (CONSTANTINI et al., 2016), esponjas (BELL et al., 2013) e / ou

zoantídeos (CRUZ et al., 2014; CRUZ et al., 2016; CRUZ et al., 2018), o último é o caso dos recifes brasileiros (FRANCINI-FILHO et al., 2013). Nestes recifes, *M. harttii* também é ameaçado pela dominância de espécies invasoras, como a *Tubastraea spp.* (CREED, 2006), que compromete ainda mais a sua resiliência de recifes rasos.

A perda acelerada de biodiversidade e habitats é uma das piores crises da atualidade, como evidenciado pelas listas vermelhas de espécies cada vez maiores. Todos os cenários atuais e futuros mostraram alerta para a relevância do endemismo e o papel de *M. harttii* como construtor nos recifes brasileiros. Atualmente, a espécie é classificada como “em risco de extinção” (PIRIS et al., 2018), e a perspectiva de redução de áreas rasas adequadas destaca a urgência de medidas de conservação prioritárias. As futuras políticas ambientais, portanto, devem se concentrar não apenas na recuperação de populações costeiras, mas também na conservação de ecossistemas mesofóticos de corais (EMCs). Apesar de serem menos afetados pelas mudanças climáticas, os EMCs são afetados por atividades humanas, como pesca, mineração e perfuração (RAMIREZ-LLODRA et al., 2011; LEÃO et al., 2019) e medidas para proteger ecossistemas mais profundos devem ser priorizadas em políticas ambientais para conservação marinha, especialmente no Brasil.

5.7 Conclusões

Esta pesquisa mostrou a eficiência dos MDEs em prever áreas com potencial de habitat para *M. harttii* no cenário atual e em dois cenários futuros para o final do século XXI. Os resultados mostraram uma redução significativa da área com potencial habitat para a espécie. A maior área do HPF para *M. harttii* está concentrada em águas mais profundas, especialmente dentro do banco de Abrolhos, uma das áreas mais importantes para a conservação da biodiversidade no Atlântico Sul (FERREIRA e MAIDA, 2006). Apesar de ter várias áreas protegidas, Abrolhos ainda sofre impactos antrópicos, que tendem a aumentar nas próximas décadas, por atividades como expansão portuária, pesca excessiva, mineração e extração de petróleo / gás. Portanto, é essencial assegurar refúgios viáveis não apenas para *M. harttii*, mas para todas as espécies brasileiras de corais, dados os cenários esperados de mudança climática. Assim, uma expansão de medidas de proteção voltadas para os recifes mesofóticos, especialmente no Banco dos Abrolhos, é essencial e urgente.

5.8 Referências

ADHIKARI, D.; RESHI, Z.; DATTA, B.K.; SAMANT, S.S.; CHETTRI, A.; UPADHAYA, K.; PRADHAN, A. Inventory and characterization of new populations through ecological niche modelling improve threat assessment. **Current Science**, v. 114, n. 3, p. 519-531, 2018.

AKAIKE, H. Information theory as an extension of the maximum likelihood principle. Á In: Petrov, BN and Csaki, F. In: **Second International Symposium on Information Theory**. Akademiai Kiado, Budapest, pp. 276-281. 1973.

ALEXANDRE DA SILVA, M.V.; NUNES SOUZA, J.V.; DE SOUZA, J.R.B; Vieira, L.M. Modelling species distributions to predict areas at risk of invasion by the exotic aquatic New Zealand mud snail *Potamopyrgus antipodarum* (Gray 1843). *Freshwater Biology*, v. 64, 2019.

ANDERSON, R. P.; RAZA, A. The effect of the extent of the study region on GIS models of species geographic distributions and estimates of niche evolution: preliminary tests with *Montane rodents* (genus *Nephelomys*) in Venezuela. **Journal of Biogeography**, v. 37, n. 7, p. 1378-1393, 2010.

ARAÚJO, M.B.; Pearson, R.G.; THULLER, W.; ERHARD, M. Validation of species–climate impact models under climate change. **Global Change Biology**, v. 11, n. 9, p. 1504-1513, 2005.

ASHRAF, U.; PETERSON, A.T.; CHAUDHRY, M.N.; ASHRAF, I.; SAQIB, Z.; AHMAD, S.R.; ALI, H. Ecological niche model comparison under different climate scenarios: a case study of *Olea* spp. in Asia. **Ecosphere**, v. 8, n. 5, 2017.

ASHCROFT, M.B. Identifying refugia from climate change. **Journal of biogeography**, v. 37, n. 8, p. 1407-1413, 2010.

ASSIS, J.; TYBERGHEIN, L.; BOSCH, S.; VERBRUGGEN, H.; SERRÃO, E.A.; DE CLERCK, O. Bio-ORACLE v2. 0: Extending marine data layers for bioclimatic modelling. **Global Ecology and Biogeography**, v. 27, n. 3, p. 277-284, 2018.

AUED, A.W.; SMITH, F.; QUIMBAYO, J.P.; CÂNDIDO, D.V.; LONGO, G.O.; FERREIRA, C.E.; SEGAL, B. Large-scale patterns of benthic marine communities in the Brazilian Province. **PloS one**, v. 13, n. 6, p. e0198452, 2018.

BALDWIN, Roger. Use of maximum entropy modeling in wildlife research. **Entropy**, v. 11, n. 4, p. 854-866, 2009.

BARROSO, C.X.; LOTUFO, T.M.C.; MATTHEWS-CASCON, H. Biogeography of Brazilian prosobranch gastropods and their Atlantic relationships. **Journal of biogeography**, v. 43, n. 12, p. 2477-2488, 2016.

BARVE, N.; BARVE, V.; JIMÉNEZ-VALVERDE, A.; LIRA-NORIEGA, A.; MAHER, S.P.; PETERSON, A.T.; SOBERÓM, J.; VILALOBOS, F. The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. **Ecological Modelling**, v. 222, n. 11, p. 1810-1819, 2011.

BASHER, Z.; COSTELLO, M.J. The past, present and future distribution of a deep-sea shrimp in the Southern Ocean. **PeerJ**, v. 4, p. e1713, 2016.

BECKER, J.J.; SANDWELL, D.T.; SMITH, W.H.F.; BRAUD, J.; BINDER, B.; DEPNER, J.L.; LADNER, R. Global bathymetry and elevation data at 30 arc seconds resolution: SRTM30_PLUS. **Marine Geodesy**, v. 32, n. 4, p. 355-371, 2009.

BELL, J.J.; DAVY, S.K.; JONES, T.; TAYLOR, M.W.; WEBSTER, N.S. Could some coral reefs become sponge reefs as our climate changes?. **Global change biology**, v. 19, n. 9, p. 2613-2624, 2013.

BIBER-FREUDENBERGER, L.; ZIEMACKI, J.; TONNANG, H.E.; BORGEMEISTER, C. Future risks of pest species under changing climatic conditions. **PLoS one**, v. 11, n. 4, p. e0153237, 2016.

BONGAERTS, P.; RIDGWAY, T.; SAMPAYO, E.M.; HOEGH-GULDBERG, O. Assessing the 'deep reef refugia' hypothesis: focus on Caribbean reefs. **Coral reefs**, v. 29, n. 2, p. 309-327, 2010.

BOOTH, T.H. Why understanding the pioneering and continuing contributions of BIOCLIM to species distribution modelling is important. **Austral ecology**, v. 43, n. 8, p. 852-860, 2018.

BORIA, R.A.; OLSON, L.E.; GOODMAN, S.M.; ANDERSON, R.P. Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. **Ecological modelling**, v. 275, p. 73-77, 2014.

BREINER, FRANK, T.; GUIBAN, A.; BERGAMINI, A.; NOBIS, M.P. Overcoming limitations of modelling rare species by using ensembles of small models. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 6, n. 10, p. 1210-1218, 2015.

BROWN, J.L. SDM toolbox: a python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic and species distribution model analyses. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 5, n. 7, p. 694-700, 2014.

BRUNO, J.F.; SELIG, E.R. Regional decline of coral cover in the Indo-Pacific: timing, extent, and subregional comparisons. **PLoS one**, v. 2, n. 8, p. e711, 2007.

BUDD, A.F.; FUKAMI, H.; SMITH, N.D.; KNOWLTON, N. Taxonomic classification of the reef coral family Mussidae (Cnidaria: Anthozoa: Scleractinia). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 166, n. 3, p. 465-529, 2012.

BUDDEMEIER, R.W.; KLEYPAS, J.A.; ARONSON, R.B. Potential contributions of climate change to stresses on coral reef ecosystems. **Coral reefs and global climate change. Pew Center on Global Climate Change, Virginia, USA**, 2004.

CACCIAPAGLIA, C.; VAN WOESIK, R. Reef-coral refugia in a rapidly changing ocean. **Global Change Biology**, v. 21, n. 6, p. 2272-2282, 2015.

CANÁRIO, R.; BADARÓ, M.F.; JOHNSON, R.; NEVES, E.G. A new species of *Troglocarcinus* (Decapoda: Brachyura: Cryptochiridae) symbiotic with the Brazilian endemic coral *Mussismilia* (Anthozoa: Scleractinia: Mussidae). **Marine Biology Research**, v. 11, n. 1, p. 76-85, 2015.

CASTRO, C.B.; PIRES, D.O.; MEDEIROS, M.S.; LOIOLA, L.L.; ARANTES, R.C.M.; THIAGO, C.M.; BERMAN, E. Cnidaria: corais. **Biodiversidade bêmica da costa central brasileira. Rio de Janeiro: Museu Nacional-UFRJ**, p. 147-192, 2006.

CASTRO, C.B.; MEDEIROS, M.S.; LOIOLA, L.L. Octocorallia (Cnidaria: Anthozoa) from Brazilian reefs. **Journal of Natural History**, p. 763-827. 2010.

CASTRO, C.B.; PIRES, D.O. Brazilian coral reefs: what we already know and what is still missing. **Bulletin of Marine Science**, v. 69, n. 2, p. 357-371, 2001.

CAVALCANTE, F.R.B.; BORGES, S.C.A.; CRISPIM, E.F.; AMARAL, S.F.D. Checklist e abundância dos cnidários nos ambientes recifais de Maragogi, Alagoas. **Tropical Oceanography**. v. 42, n. 2, p. 208-217, 2014.

COSTANTINI, F.; AURELLE, D.; LEDOUX, J.B.; ABBIATI, M. Population genetic structure of *Corallium rubrum* in the Mediterranean Sea: diversity, phylogeography, and bathymetric patterns. In: **The Cnidaria, Past, Present and Future**. Springer, Cham, 2016. p. 717-728.

COSTANTINI, F.; GORI, A.; LOPEZ-GONZÁLEZ, P.; BRAMANTI, L.; ROSSI, S.; GILI, J.M.; ABBIATI, M. Limited genetic connectivity between gorgonian morphotypes along a depth gradient. **PloS one**, v. 11, n. 8, p. e0160678, 2016.

CREED, J.C. Two invasive alien azooxanthellate corals, *Tubastraea coccinea* and *Tubastraea tagusensis*, dominate the native zooxanthellate *Mussismilia hispida* in Brazil. **Coral Reefs**, v. 25, n. 3, p. 350-350, 2006.

CRUZ, I.C.; KIKUCHI, R.K.; LONGO, L.L.; CREED, J.C. Evidence of a phase shift to *Epizoanthus gabrieli* Carlgreen, 1951 (Order Zoanthidea) and loss of coral cover on reefs in the Southwest Atlantic. **Marine Ecology**, v. 36, n. 3, p. 318-325, 2015.

CRUZ, I.C.S.; MEIRA, V.H.; KIKUCHI, R.K.P.; CREED, J.C. The role of competition in the phase shift to dominance of the zoanthid *Palythoa* cf. *variabilis* on coral reefs. **Marine environmental research**, v. 115, p. 28-35, 2016.

CRUZ, I.C.S.; WATERS, L.G.; KIKUCHI, R.K.; LEÃO, Z.M.A.N.; TURRA, A. Marginal coral reefs show high susceptibility to phase shift. **Marine pollution bulletin**, v. 135, p. 551-561, 2018.

DE SOUZA, J.N.; NUNES, F.L.; ZILBERBERG, C.; SANCHEZ, J.A.; MIGOTTO, A.E.; HOEKSEMA, B.W.; LINDNER, A. Contrasting patterns of connectivity among endemic and widespread fire coral species (*Millepora* spp.) in the tropical Southwestern Atlantic. **Coral Reefs**, v. 36, n. 3, p. 701-716, 2017.

DO NASCIMENTO MOURA, C.W.; ALVES, A.M.; DOS SANTOS, A.A.; DE ALMEIDA ALMEIDA, W.R.; BRITO, K.L.M.; DE OLIVEIRA, I.S.; RAMOS, G.J.P. Checklist of phytobenthos from Boipeba Island, Bahia, Brazil, emphasizing the morphological features of *Nitophyllum punctatum* (Rhodophyta, Ceramiales). **Check List**, v. 11, n. 4, p. 1704, 2015.

DONE, T.J. Phase shifts in coral reef communities and their ecological significance. **Hydrobiologia**, v. 247, n. 1-3, p. 121-132, 1992.

DURANTE, L.M.; CRUZ, I.C.; LOTUFO, T.M. The effect of climate change on the distribution of a tropical zoanthid (*Palythoa caribaeorum*) and its ecological implications. **PeerJ**, v. 6, p. e4777, 2018.

EAKIN, C.M.; LIU, G.; GOMEZ, A.M.; DE LA COUR, J.L.; HERON, S.F.; SKIRVING, W.J.; STRONG, A.E. Global coral bleaching 2014–2017: Status and an appeal for observations. **Reef Encounter**. V.31, n. 1, p. 20-26, 2016.

ELITH, J.; CATHERINE, H.G.; ROBERT, P.A.; MIROSLAV, D; SIMON, F.; ANTOINE, G.; HIJMANS, R.J.; FALK, H.; JOHN, R.L.; ANTHONY, L.; JIN, L.; LUCIA, G.L.; BETTE, A.L.; GLENN, M.; CRAIG, M.; MIGUEL, N.; YOSHINORI, N.; JACOB M.O.; PETERSON, A.T.; PHILLIPS, S.J.; RICHARDSON, K.; SCACHETTI-PEREIRA, R.; Robert, E.S.; SOBERÓN, J.; WILLIAMS, S.; Wisz , M.S.; ZIMMERMANN, N.E. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. **Ecography**, v. 29, n. 2, p. 129-151, 2006.

ELITH, J.; LEATHWICK, J.R. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. **Annual review of ecology, evolution, and systematics**, v. 40, p. 677-697, 2009.

ELITH, J.; PHILLIPS, S.J.; HASTIE, T.; DUDÍK, M.; CHEE, Y.E.; YATES, C.J.A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. **Diversity and distributions**, v. 17, n. 1, p. 43-57, 2011.

FAWCETT, T. ROC graphs: Notes and practical considerations for researchers. **Machine learning**, v. 31, n. 1, p. 1-38, 2004.

FERREIRA, BP.; MAIDA, M. **Monitoramento dos recifes de coral do Brasil**. MMA, Secretaria de Biodiversidade e Florestas, 2006.

FICETOLA, G.F.; BONARDI, A.; MÜCHER, C.A.; GILISSEN, N.L.; PADOA-SCHIOPPA, E. How many predictors in species distribution models at the landscape scale? Land use versus LiDAR-derived canopy height. **International Journal of Geographical Information Science**, v. 28, n. 8, p. 1723-1739, 2014.

FLOETER, S.R.; GUIMARÃES, R.Z.; ROCHA, L.A.; FERREIRA, C.E.L.; RANGEL, C.A.; GASPARINI, J.L. Geographic variation in reef-fish assemblages along the Brazilian coast. **Global Ecology and Biogeography**, v. 10, n. 4, p. 423-431, 2001.

FOURCADE, Y.; BESNARD, A.G.; SECONDI, J. Paintings predict the distribution of species, or the challenge of selecting environmental predictors and evaluation statistics. **Global Ecology and Biogeography**, v. 27, n. 2, p. 245-256, 2018.

FRANKLIN, J. **Mapping species distributions: spatial inference and prediction**. Cambridge University Press, 2010

FRANCINI-FILHO, R.B.; CONI, E.O.; MEIRELLES, P.M.; AMADO-FILHO, G.M.; THOMPSON, F.L.; PEREIRA-FILHO, G.H.; GÜTH, A.Z. Dynamics of coral reef benthic assemblages of the Abrolhos Bank, eastern Brazil: inferences on natural and anthropogenic drivers. **PloS one**, v. 8, n. 1, p. e54260, 2013.

FRANKLIN, J. **Mapping species distributions: spatial inference and prediction**. Cambridge University Press, 2010

FRIELER, K.; MEINSHAUSEN, M.; MENGEL, M.; BRAUN, N.; HARE, W. A scaling approach to probabilistic assessment of regional climate change. **Journal of Climate**, v. 25, n. 9, p. 3117-3144, 2012.

GENIN, A.; DAYTON, P.K.; LONSDALE, P.F.; SPIESS, F.N. . Corals on seamount peaks provide evidence of current acceleration over deep-sea topography. **Nature**, v. 322, n. 6074, p. 59, 1986.

GIANNINI, T.C. Desafios atuais da modelagem preditiva de distribuição de espécies. **Rodriguésia-Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro**, v. 63, n. 3, 2012.

GUISAN, A.; THUILLER, W. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. **Ecology letters**, v. 8, n. 9, p. 993-1009, 2005.

HARLEY, C.D.G.; RANDALL HUGHES, A.; HULTGREN, K.M.; MINER, B.G.; SORTE, C.J.; THORNBER, C.S.; WILLIAMS, S.L. The impacts of climate change in coastal marine systems. **Ecology letters**, v. 9, n. 2, p. 228-241, 2006.

HEARN, C.; ATKINSON, M.; FALTER, J. A physical derivation of nutrient-uptake rates in coral reefs: effects of roughness and waves. **Coral Reefs**, v. 20, n. 4, p. 347-356, 2001.

HERON, S.F.; EAKIN, C.M.; DOUVRE, F.; ANDERSON, K.L.; DAY, J.C.; GEIGER, E.; OBURA, D.O. Impacts of Climate Change on World Heritage Coral Reefs: **A First Global Scientific Assessment**. Paris, UNESCO World Heritage Centre, 2017.

HETZEL, B.; BARREIRA, C.; LEÃO, ZM. Corais do Sul da Bahia. Rio de Janeiro: **Nova Fronteira**; 1994.

HIJMANS, R.; PHILLIPS, S.; LEATHWICK, J.; ELITH, J. dismo: Species distribution modeling. **R package version 0.8-17**, 2013.

HOEGH-GULDBERG, O. Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. **Marine and freshwater research**, v. 50, n. 8, p. 839-866, 1999.

HOEGH-GULDBERG, O.; MUMBY, P.J.; HOOTEN, A.J.; STENECK, R.S.; GREENFIELD, P.; GOMEZ, E.; KNOWLTON, N. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. **Science**, v. 318, n. 5857, p. 1737-1742, 2007.

HUANG, C.; MORLIGHEM, J.É.R.; CAI, J.; LIAO, Q.; PÉREZ, C.D.; GOMES, P.B.; LEE, S.M.Y. Identification of long non-coding RNAs in two anthozoan species and their possible implications for coral bleaching. **Scientific reports**, v. 7, n. 1, p. 5333, 2017.

HUSTON, M.A. Patterns of species diversity on coral reefs. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 16, n. 1, p. 149-177, 1985.

IDOHOU, R.; PETERSON, A.T.; ASSOGBADJO, A.E.; VIHOTOGBE, R.L.; PADONOU, E.; KAKAI, R.G. Identification of potential areas for wild palm cultivation in the Republic of Benin through remote sensing and ecological niche modeling. **Genetic resources and crop evolution**, v. 64, n. 6, p. 1383-1393, 2017.

JIMÉNEZ-VALVERDE, A. Insights into the area under the receiver operating characteristic curve (AUC) as a discrimination measure in species distribution modelling. **Global Ecology and Biogeography**, v. 21, n. 4, p. 498-507, 2012.

JOHNS, W.E.; LEE, T.N.; BEARDSLEY, R.C.; CANDELA, J.; LIMEBURNER, R.; CASTRO, B. Annual cycle and variability of the North Brazil Current. **Journal of Physical Oceanography**, v. 28, n. 1, p. 103-128, 1998.

JOKIEL, P.L.; HUNTER, C.L., TAGUCHI, S.; WATARAI, L. Ecological impact of a fresh-water “reef kill” in Kaneohe Bay, Oahu, Hawaii. **Coral Reefs**, v. 12, n. 3-4, p. 177-184, 1993.

KAVOUSHI, J.; KEPPEL, G. Clarifying the concept of climate change refugia for coral reefs. **ICES Journal of Marine Science**, v. 75, n. 1, p. 43-49, 2017.

KEPPEL, G.; VAN NIEL, K.P.; WARDELL-JOHNSON, G.W.; YATES, C.J.; BYRNE, M.; MUCINA, L.; FRANKLIN, S.E. Refugia: identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change. **Global Ecology and Biogeography**, v. 21, n. 4, p. 393-404, 2012.

KIKUCHI, R.K.P.; OLIVEIRA, M.D.M.; LEÃO, Z.M.A.N.; SILVA, R.M.; MARTINS, P.M.R. Os recifes de Tinharé-Boipeba-Camamu, Bahia. In: **Proceedings of Rio Oil and Gas Expo and Conference**. p. 1-8. 2008.

KUHN, T.; CUNZE, S.; KOCHMANN, J.; KLIMPEL, S. Environmental variables and definitive host distribution: a habitat suitability modelling for endohelminth parasites in the marine realm. **Scientific reports**, v. 6, p. 30246, 2016.

KUMAR, S.; NEVEN, L.G.; YEE, W.L. Evaluating correlative and mechanistic niche models for assessing the risk of pest establishment. **Ecosphere**, v. 5, n. 7, p. 1-23, 2014.

KURIA, M.W.; NGUMI, V.W.; NJENGA, P.K. MaxEnt Modeling for Predicting a Suitable Habitat for a Threatened and Endangered Medicinal Plant Species *Strychnos henningsii* in Kenya. 2017. **International Journal of Innovative Research and Knowledge**, v.2, n 11, p 61-78, 2017.

LABOREL, J. Campagne de la Calypso au large des côtes atlantiques de l'Amérique du Sud (1961-1962). 25. **Madréporaires et hydrocoralliaires récifaux des côtes brésiliennes. Systématique, écologie, répartition verticales et géographique. Anns Inst. océanogr., Monaco**, v. 47, p. 171-229, 1970.

LEÃO, Z.M.A.N.; KIKUCHI, R.K.P.; TESTA, V. Corals and coral reefs of Brazil. In: **Latin American coral reefs**. Elsevier Science, 2003. p. 9-52.

LEÃO, Z.M.; KIKUSH, R.K.; FERREIRA, B.P.; NEVES, E.G.; SOVIERZOSKI, H.H.; OLIVEIRA, M.D.; JOHNSSON, R. Brazilian coral reefs in a period of global change: A synthesis. **Brazilian Journal of Oceanography**, v. 64, n. 2, p. 97-116, 2016.

LEÃO, Z.M.A.N.; KIKUCHI, R.K.P.; OLIVEIRA, M.D.M. The Coral Reef Province of Brazil. In: **World Seas: an Environmental Evaluation**. Academic Press, 2019. p. 813-833.

LEATHWICK, J.; MOILANEN, A.; FRANCIS, M.; ELITH, J.; TAYLOR, P.; JULIAN, K.; DUFFY, C. Novel methods for the design and evaluation of marine protected areas in offshore waters. **Conservation Letters**, v. 1, n. 2, p. 91-102, 2008.

LESSER, M.P.; SLATTERY, M.; LEICHTER, J.J. Ecology of mesophotic coral reefs. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 1, n. 375, p. 1-8, 2009.

LIMA, G.V. **Avaliação do estado de conservação do coral endêmico *Mussismilia harttii* (Verrill, 1868) (Cnidaria: Anthozoa) no Brasil**. 2017. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Pernambuco.

LISBOA, D. S.; KIKUCHI, R.K.P.; LEÃO, Z.M.A.N. El Niño, Sea Surface Temperature Anomaly and Coral Bleaching in the South Atlantic: A Chain of Events Modeled With a Bayesian Approach. **Journal of Geophysical Research: Oceans**, v. 123, n. 4, p. 2554-2569, 2018.

LIU, C.; WHITE, M.; NEWELL, G. Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data. **Journal of biogeography**, v. 40, n. 4, p. 778-789, 2013.

LOBO, J.M.; JIMÉNEZ-VALVERDE, A.; REAL, R. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. **Global ecology and Biogeography**, v. 17, n. 2, p. 145-151, 2008.

MACHADO, R.C. A.; GUSMÃO, L.C.; VILA-NOVA, D.A.; LEAL, A.F.; OLIVEIRA, A.C.A.; SOARES, C.L.R. Percepção sócio-ambiental dos turistas e trabalhadores da praia de Porto de Galinhas (Pernambuco-Brasil) acerca do ecossistema recifal. **RGCI-Revista de Gestão Costeira Integrada**, v. 9, n. 3, 2009.

MAGOULICK, D.D.; KOBZA, R.M. The role of refugia for fishes during drought: a review and synthesis. **Freshwater biology**, v. 48, n. 7, p. 1186-1198, 2003.

MAIDA, M.; COLL, J.C.; SAMMARCO, P.W. Shedding new light on scleractinian coral recruitment. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 180, n. 2, p. 189-202, 1994.

MAIDA, M.; FERREIRA, B.P. Coral reefs of Brazil: an overview. In: **Proceedings of the 8th international coral reef symposium**. Smithsonian Tropical Research Institute Panamá, 1997. p. 74.

MARIATH, R.; RIOSMENA-RODRIGUEZ, R.; FIGUEIREDO, M. *Lithothamnion steneckii* sp. nov. and *Pneophyllum conicum*: new coralline red algae (Corallinales, Rhodophyta) for coral reefs of Brazil. **Algae**, v. 27, n. 4, p. 249-258, 2012.

MAZZEI, E.F.; BERTONCINI, A.A.; PINHEIRO, H.T.; MACHADO, L.F.; VILAR, C.C.; GUABIROBA, H.C.; HOSTIM-SILVA, M. Newly discovered reefs in the southern Abrolhos Bank, Brazil: Anthropogenic impacts and urgent conservation needs. **Marine pollution bulletin**, v. 114, n. 1, p. 123-133, 2017.

MELO, R.S.; CRISPIM, M.C.; DE LIMA, E.R.V. O turismo em ambientes recifais: em busca da transição para a sustentabilidade. **Caderno virtual de turismo**, v. 5, n. 4, 2005.

MILOSLAVICH, P.; KLEIN, E.; DÍAZ, J.M.; HERNANDEZ, C.E.; BIGATTI, G.; CAMPOS, L.; CARRANZA, A. Marine biodiversity in the Atlantic and Pacific coasts of South America: knowledge and gaps. **PloS one**, v. 6, n. 1, p. e14631, 2011.

MOURA, R.L.; AMADO-FILHO, G.M.; MORAES, F.C.; BRASILEIRO, P.S.; SALOMON, P.S.; MAHIQUES, M.M.; BRITO, F.P. An extensive reef system at the Amazon River mouth. **Science advances**, v. 2, n. 4, p. e1501252, 2016.

MUMBY, P.J.; DAHLGREN, C.P.; HARBORNE, A.R.; KAPPEL, C.V.; MICHELI, F.; BRUMBAUGH, D.R.; BUCH, K. Fishing, trophic cascades, and the process of grazing on coral reefs. **Science**, v. 311, n. 5757, p. 98-101, 2006.

MUNDAY, P.L. Habitat loss, resource specialization, and extinction on coral reefs. **Global Change Biology**, v. 10, n. 10, p. 1642-1647, 2004.

MUSCARELLA, R.; Galante, P. J., Soley-Guardia, M., Boria, R. A., Kass, J. M., Uriarte, M., & Anderson, R. P. ENM eval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent

ecological niche models. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 5, n. 11, p. 1198-1205, 2014.

NARVÁEZ-ROMERO, C.; REYES-PUIG, C.; VALLE, D.; BRITO, J. New records and estimation of the potential distribution of the stump-tailed Porcupine *Coendou rufescens*. **Therya**, v. 9, n. 2, p. 137-146, 2018.

NAVA, H.; FIGUEROA-CAMACHO, A.G. Rehabilitation of damaged reefs: Outcome of the use of recently broken coral fragments and healed coral fragments of pocilloporid corals on rocky boulders. **Marine ecology**, v. 38, n. 5, p. e12456, 2017.

NOGUEIRA, M.M.; NEVES, E.; JOHNSON, R. Effects of habitat structure on the epifaunal community in *Mussismilia* corals: does coral morphology influence the richness and abundance of associated crustacean fauna? **Helgoland Marine Research**, v. 69, n. 2, p. 221, 2015.

NUNES, F.L.; NORRIS, R.D.; KNOWLTON, N. Long distance dispersal and connectivity in amphi-Atlantic corals at regional and basin scales. **PloS one**, v. 6, n. 7, p. e22298, 2011.

NUÑEZ-PENICHER, C.I.; COBOS, M.E.; BARRO, A.; SOBERÓN, J. Potential migratory routes of *Urania boisduvalii* (Lepidoptera: Uraniidae) among host plant populations. **Diversity and Distributions**, v. 25, n. 3, p. 478-488, 2019.

OSORIO-OLVERA, L.; VIJAY, B.; NARAYANI, B.; SOBERÓN, J.; FALCONI, M. Nichetoolbox: from getting biodiversity data to evaluating species distribution models in a friendly GUI environment, R package version 0.2. 0.0. **GitHub**, 2016.

OWENS, H.L.; CAMPBELL, L.P.; DORNAK, L.L.; SAUPE, E.E.; BARVE, N.; SOBERÓN, J.; PETERSON, A.T. Constraints on interpretation of ecological niche models by limited environmental ranges on calibration areas. **Ecological modelling**, v. 263, p. 10-18, 2013.

PEARSON, R.G.; DAWSON, T.P. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful?. **Global ecology and biogeography**, v. 12, n. 5, p. 361-371, 2003.

PEARSON, R.G.; RAXWORTHY, C.J.; NAKAMURA, M.; PETERSON, A.T. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case

using cryptic geckos in Madagascar. **Journal of biogeography**, v. 34, n. 1, p. 102-117, 2007.

PELUSO, L.; TASCHERI, V.; NUNES, F.L.D.; CASTRO, C.B.; PIRES, D.O.; ZILBERBERG, C. Contemporary and historical oceanographic processes explain genetic connectivity in a Southwestern Atlantic coral. **Scientific reports**, v. 8, n. 1, p. 2684, 2018.

PETERSON, A.T.; SÁNCHEZ-CORDERO, V.; SOBERÓN, J.; BARTLEY, J.; BUDDEMEIER, R.W.; NAVARRO-SIGÜENZA, A.G. Effects of global climate change on geographic distributions of Mexican Cracidae. **Ecological modelling**, v. 144, n. 1, p. 21-30, 2001.

PETERSON, A.T.; PAPEŞ, M.; SOBERÓN, J. Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. **Ecological modelling**, v. 213, n. 1, p. 63-72, 2008.

PETERSON, A.T.; SOBERÓN, J.; PEARSON, R.G.; ANDERSON, R.P.; MARTÍNEZ-MEYER, E.; NAKAMURA, M.; ARAÚJO, M.B. **Ecological niches and geographic distributions (MPB-49)**. Princeton University Press, 2011.

PETERSON, A.T.; SOBERÓN, J. Species distribution modeling and ecological niche modeling: getting the concepts right. **Natureza & Conservação**, v. 10, n. 2, p. 102-107, 2012.

PETERSON, A.T.; RAGHAVAN, R.K. The geographic distribution of *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) revisited: The importance of assumptions about error balance. **Journal of medical entomology**, v. 54, n. 4, p. 1080-1084, 2017.

PETERSON, A.T.; COBOS, M.E.; JIMÉNEZ-GARCÍA, D. Major challenges for correlational ecological niche model projections to future climate conditions. **Annals of the New York Academy of Sciences**, v. 1429, n. 1, p. 66-77, 2018.

PHILLIPS, S.J. et al. A brief tutorial on Maxent. **AT&T Research**, 2005.

PHILLIPS, S.J.; ANDERSON, R.P.; SCHAPIRE, R.E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. **Ecological modelling**, v. 190, n. 3-4, p. 231-259, 2006.

PHILLIPS, S.J.; DUDÍK, M. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. **Ecography**, v. 31, n. 2, p. 161-175, 2008.

PIRES, D.O.; CASTRO, C.B.; RATTO, C.C. Reef coral reproduction in the Abrolhos Reef Complex, Brazil: the endemic genus *Mussismilia*. **Marine Biology**, v. 135, n. 3, p. 463-471, 1999.

PIRES, D.; DE PAULA, F.B.; FRANCINI-FILHO, R.; GASPAR, A.; MENDES, L.; NEGRÃO, F. *Mussismilia harttii* (Verrill, 1868). In: ICMBio (eds). **Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente; 2018. pp 660–664.

PORFIRIO, L.L.; HARRIS, R.M.; LEFROY, E.C.; HUGH, S.; Gould, S.F.; LEE, G.; MACKAY, B. Improving the use of species distribution models in conservation planning and management under climate change. **PLoS One**, v. 9, n. 11, p. e113749, 2014.

QUIÑONES, U.M.; VALERIO, P.D.; RAMOS, J.H.; SÁNCHEZ, A.M.; MAGAÑA, J.J.G.; GRANADOS, M.D.C.R. Similaridad del nicho ecológico de *Pinus montezumae* y *P. pseudostrobus* (Pinaceae) en México: implicaciones para la selección de áreas productoras de semillas y de conservación. **Acta Botanica Mexicana**, n. 126, 2019.

RADOSAVLJEVIC, A.; ANDERSON, R.P. Making better Maxent models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. **Journal of biogeography**, v. 41, n. 4, p. 629-643, 2014.

RAFTERY, A.E.; ZIMMER, A.; FRIERSON, D.M.; STARTZ, R.; LIU, P. Less than 2 C warming by 2100 unlikely. **Nature Climate Change**, v. 7, n. 9, p. 637, 2017.

RAGHAVAN, V.; AKHOONDZADEH-ASL, L.; PODSHIVALOV, V.; HULTEN, J.; TASSOUDJI, M.A.; KOYMEN, O.H.; Li, J. Statistical Blockage Modeling and Robustness of Beamforming in Millimeter-Wave Systems. **IEEE Transactions on Microwave Theory and Techniques**, 2019.

RAMIREZ-LLODRA, E.; TYLER, P.A.; BAKER, M.C.; BERGSTAD, O.A.; CLARK, M.R. ESCOBAR, E.; VAN DOVER, C.L. Man and the last great wilderness: human impact on the deep sea. **PLoS one**, v. 6, n. 8, p. e22588, 2011.

RAXWORTHY, C.J.; MARTINEZ-MEYER, E.; HORNING, N.; NUSSBAUM, R.A.; SCHNEIDER, G.E.; ORTEGA-HUERTA, M.A.; Peterson, A.T. Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. **Nature**, v. 426, n. 6968, p. 837, 2003.

REDDY, M.T.; BEGUM, H.; SUNIL, N.; PANDRAVADA, S.R.; SIVARAJ, N. Assessing climate suitability for sustainable vegetable Roselle (*Hibiscus sabdariffa* var. *sabdariffa* L.) cultivation in India using MaxEnt model. **Agricultural and Biological Sciences Journal**, v. 1, n. 2, p. 62-70, 2015.

RIAHI, K.; GRÜBLER, A.; NAKICENOVIC, N. Scenarios of long-term socio-economic and environmental development under climate stabilization. **Technological Forecasting and Social Change**, v. 74, n. 7, p. 887-935, 2007.

RIEGL, B.; PILLER, W.E. Possible refugia for reefs in times of environmental stress. **International Journal of Earth Sciences**, v. 92, n. 4, p. 520-531, 2003.

RIUL, P.; TARGINO, C. H.; JÚNIOR, L.A.; CREED, J.C.; HORTA, P.A.; COSTA, G.C. Invasive potential of the coral *Tubastraea coccinea* in the southwest Atlantic. **Marine Ecology Progress Series**, v. 480, p. 73-81, 2013.

ROBINSON, L.M.; ELITH, J.; HOBDAY, A.J.; PEARSON, R.G.; KENDALL, B.E.; POSSINGHAM, H.P.; RICHARDSON, A.J. Pushing the limits in marine species distribution modelling: lessons from the land present challenges and opportunities. **Global Ecology and Biogeography**, v. 20, n. 6, p. 789-802, 2011.

ROGERS, R.; DE OLIVEIRA CORREAL, G.; DE OLIVEIRA, T.C.; DE CARVALHO, L.L.; MAZUREK, P.; BARBOSA, J.E.F.; DE ANDRADE MOURA, L. Coral health rapid assessment in marginal reef sites. **Marine Biology Research**, v. 10, n. 6, p. 612-624, 2014.

SANTOS, P.S; SOLEDADE, G.O.; ALMEIDA, A.O. Decapod crustaceans on dead coral from reef areas on the coast of Bahia, Brazil. **Nauplius**, v. 20, n. 2, p. 145-169, 2012.

SARTOR, Daniel. **Dinâmica temporal e influência de variáveis ambientais no recrutamento de peixes recifais do Banco dos Abrolho, BA, Brasil**. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo. 2015.

SILVEIRA, C.B.; GREGORACCI, G.B.; COUTINHO, F.H.; SILVA, G.G.; HAGGERTY, J.M.; DE OLIVEIRA, L.S.; EDWARDS, R.A.I. Bacterial Community Associated with the Reef Coral *Mussismilia braziliensis*'s Momentum Boundary Layer over a Diel Cycle. **Frontiers in microbiology**, v. 8, p. 784, 2017.

SMITH, T.B.; GLYNN, P.W.; MATÉ, J.L.; TOTH, L.T.; GYORY, J. A depth refugium from catastrophic coral bleaching prevents regional extinction. **Ecology**, v. 95, n. 6, p. 1663-1673, 2014.

SOARES, R. Duas novas espécies de crustáceos associados a *Mussismilia Ortmann* 1890 (Cnidaria, Scleractinia) no litoral da Bahia, Brasil. 2013. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal da Bahia.

SOBERON, J.; PETERSON, A.T. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. **Biodiversity Informatics**, v.2, p. 1-10, 2005.

SOBERÓN, J.M. Niche and area of distribution modeling: a population ecology perspective. **Ecography**, v. 33, n. 1, p. 159-167, 2010.

STOCKER, T.F.; QIN, D.; PLATTNER, G.K.; TIGNOR, M.M.B.; ALLEN, S.K.; BOSCHUNG, J.; MIDGLEY, P.M. Climate Change 2013: The physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of IPCC the intergovernmental panel on climate change. 2014.

TEAM, R. Core et al. R: A language and environment for statistical computing. **R Foundation for statistical computing, Vienna**. 2013.

TESSAROLO, G.; LADLE, R.; RANGEL, T.; HORTAL, J. Temporal degradation of data limits biodiversity research. **Ecology and evolution**, v. 7, n. 17, p. 6863-6870, 2017.

TRENBERTH, K.E. Changes in precipitation with climate change. **Climate Research**, v. 47, n. 1-2, p. 123-138, 2011.

TYBERGHEIN, L.; VERBRUGGEN, H.; PAULY, K.; TROUPIN, C.; MINEUR, F.; DE CLERCK, O. Bio-ORACLE: a global environmental dataset for marine species distribution modeling. **Global ecology and biogeography**, v. 21, n. 2, p. 272-281, 2012.

VAN HOOIDONK, R.; MAYNARD, J.A.; PLANES, S. Temporary refugia for coral reefs in a warming world. **Nature Climate Change**, v. 3, n. 5, p. 508, 2013.

VAN VUUREN, D.P.; EDMONDS, J.; KAINUMA, M.; RIAHI, K.; THOMSON, A.; HIBBARD, K.; MASUI, T. The representative concentration pathways: an overview. **Climatic change**, v. 109, n. 1-2, p. 5, 2011.

ZILBERBERG, C.; PELUSO, L.; MARQUES, J.A.; CUNHA, H. Polymorphic microsatellite loci for endemic *Mussismilia* corals (Anthozoa: Scleractinia) of the southwest Atlantic Ocean. **Journal of Heredity**, v. 105, n. 4, p. 572-575, 2014.

WARREN, D.L. In defense of 'niche modeling'. **Trends in ecology & evolution**, v. 27, n. 9, p. 497-500, 2012.

WEST, J.M.; SALM, R.V. Resistance and resilience to coral bleaching: implications for coral reef conservation and management. **Conservation Biology**, v. 17, n. 4, p. 956-967, 2003.

WILKINSON, C.R.; SOUTER, D. **Status of Caribbean coral reefs after bleaching and hurricanes in 2005**. 2008.

WINTER, A.P.M.; CHALOUB, R.M.; DUARTE, G.A.S. Photosynthetic responses of corals *Mussismilia harttii* (Verrill, 1867) from turbid waters to changes in temperature and presence/absence of light. **Brazilian Journal of Oceanography**, v. 64, n. 3, p. 203-216, 2016.

WISE, M.; CALVIN, K.; THOMSON, A.; CLARKE, L.; BOND-LAMBERTY, B.; SANDS, R.; EDMONDS, J. Implications of limiting CO₂ concentrations for land use and energy. **Science**, v. 324, n. 5931, p. 1183-1186, 2009.

6. CAPÍTULO 2:

Modelagem da distribuição do habitat adequado para jardins do coral mole
Neospongodes atlantica no Atlântico Sudoeste (Artigo a ser submetido à revista Coral Reef -

https://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/338?detailsPage=pltc_i_3405525

6.1 Resumo

Corais moles (por exemplo, famílias Nephtheidae e Xeniidae) são componentes conspícuos nos ecossistemas recifais no Indo-Pacífico, mas raros ou ausentes nos recifes tropicais do Atlântico Sudoeste, que são predominantemente dominados por gorgônias (Famílias Gorgoniidae e Plexauridae). Registros do coral mole endêmico *Neospongodes atlantica* ao longo da costa brasileira ainda são pontuais, como resultado de amostragem limitada. Os resultados do mapeamento de ocorrências através de dados de vídeo de SCUBA, veículos operados remotamente (ROV) registros de museus, e de bancos de dados biológicos, mostraram que a distribuição de *N. atlantica* é muito mais ampla do que a relatada anteriormente, indicando que *N. atlantica* é um componente importante, embora subestimado, e de ecossistemas mesofóticos no Atlântico Sudoeste. Os registros de ocorrência e variáveis ambientais marinhas foram usados para identificar áreas com habitat potencial para a espécie através dos modelos de distribuição de espécies. Os resultados mostraram que a área com habitat potencial para *N. atlantica* se estende por 553015.5 km² ao longo da plataforma continental da costa brasileira. Os resultados batimétricos mostraram a área com habitat potencial dividida em cinco profundidade na plataforma continental da costa brasileira. Esses resultados podem ajudar a elucidar lacunas acerca da distribuição de *N. atlantica* na costa do Brasil.

Palavras-chave: SDMs, Maxent, Octocorallia, Brasil, SCBs

6.2 Introdução

A Zona Econômica Exclusiva Brasileira (ZEE) abriga as maiores e mais diversas comunidades de recifes de corais do Atlântico Sul (Leão et al. 2003; Francini-Filho et al. 2013), com uma fauna coralina predominantemente endêmica. Como essa biodiversidade única está sob ameaças crescentes, como poluição industrial, pesca e perfuração oceânica (Werner et al. 2000; Miranda e Marques 2016; Francini-Filho et al. 2018), a tomada de decisões é urgente em termos de ações de conservação (Castro e Pires 2001; Picciani et al. 2016).

Embora a maioria dos recifes de águas rasas brasileiras seja bem conhecida e mapeada, os ecossistemas mesofóticos com profundidades superiores a 30m permanecem desconhecidos, principalmente no norte e nordeste do Brasil. Pesquisas recentes mostraram quão ricos e diversificados tais ambientes podem ser (Cordeiro et al. 2015; Magalhães et al. 2015; Moura et al. 2016).

Octocorais são engenheiros do ecossistema, conhecidos por construir assembleias densas em águas profundas e rasas, adicionando tridimensionalidade, modulando o fluxo de água e, conseqüentemente, aumentando a diversidade de ambientes de recife (Roberts et al. 2006; Buhl-Mortensen et al. 2010). Eles são onipresentes nas comunidades de corais ao redor do globo, particularmente no Indo-Pacífico e Mar do Caribe (Pérez et al., 2016). No Brasil, octocorais são considerados componentes discretos de comunidades de recifes (Aued et al., 2018), com populações reduzidas (Cassola et al. 2016), e geralmente concentrados em faixas batimétricas e geográficas estreitas (por exemplo, Castro et al. 2010a; Francini-Filho et al. 2018). Como no Caribe, as comunidades de octocorais brasileiras são predominantemente compostas por corais gorgonianos (por exemplo, Famílias Gorgoniidae e Plexauridae (Pérez et al. 2016). No Indo-Pacífico, comunidades de octocorais são dominadas por corais moles, principalmente os das famílias Xeniidae e Nephtheidae (Fabricius 1997).

Esforços recentes para mapear a ocorrência e entender os padrões e processos que moldam as comunidades de corais mesofótico melhoraram muito o nosso conhecimento sobre eles (Serrano et al. 2016; Soares et al. 2017). Nos últimos anos, os levantamentos através de SCUBA e de veículos operados remotamente (ROV) revelaram jardins de corais moles (JCMs) monoespecíficos (*Neospongodes atlantica*) grandes e densos na região central e nordeste do Brasil (Francini Filho e Sumida, dados

não publicados). *N. atlantica* é o único representante do gênero e é endêmico no Brasil. Até hoje, só se tem registros em recifes rasos do Estado da Bahia (~ 12–16 ° S), e um único registro para recifes rasos do Estado do Rio Grande do Norte (~ 6 ° S) (Castro et al. 2010).

Uma abordagem amplamente utilizada para prever áreas de habitat adequado são os Modelos de Distribuição de Espécies (MDEs) (Pearson et al. 2007), quem vêm sendo largamente nas últimas décadas (Gilsan et al., 2013), principalmente na América Latina (Urbina-Cardana et al., 2019). Esse aumento do número de estudos se deve à criação de bases abertas de dados climáticos (Hijmans et al., 2004; Assis et al., 2018), fontes abertas de dados de ocorrência de espécies (GBIF, specieslink...) e da criação de algoritmos que permitem explorar a correlação entre variáveis ambientais e registros de ocorrência de espécies (Phillips et al., 2006).

Esses modelos (também conhecidos como modelos de adequação de habitat ou modelos de nicho ambiental) são usados para examinar uma infinidade de questões evolutivas, ecológicas e relacionadas à conservação (Bean et al. 2012). Os MDEs podem indicar onde estão as áreas ambientalmente adequadas (Carneiro et al. 2016) e também fornecer informações práticas sobre a distribuição espacial de espécies marinhas (Robinson et al. 2011; de Oliveira et al. 2019).

Uma vez que *N. atlantica* possui poucos dados e que sua distribuição pode ser subestimada, neste presente estudo, descrevemos os jardins de corais moles mapeando a distribuição atual através dos registros de ocorrência, usamos os MDEs para identificar possíveis JCMs formados por *N. atlantica*, e discutir as razões de seu sucesso dentro da plataforma continental brasileira.

6.3 Objetivos

- Analisar a distribuição atual do octocoral endêmico brasileiro *Neospongodes atlantica*;
- Identificar possíveis áreas adequadas para a distribuição de jardins de *N. atlantica* no litoral brasileiro

6.4 Materiais e métodos

6.4.1 Registros de ocorrência

Observações *in situ*

As amostragens foram realizadas em duas localidades: Cabeço Brasil, Tamandaré (estado de Pernambuco), e através do Banco Abrolhos sobre fundos moles e em torno de pináculos de recifes em águas relativamente profundas (estado da Bahia, 17 ° 53'S – 18 ° 20'S e 38 ° 40' – 39 ° 10'W). Os dados foram coletados usando mergulhos técnicos SCUBA e um ROV (Seabotix) com gravações de vídeo ao longo de ~ 100 transectos lineares em cada mergulho. Essas pesquisas foram realizadas em profundidades entre 18 e 81m, de 2007 a 2017.

Exemplares de museus e ocorrências de literatura

Espécimes de corais moles do Museu Oceanográfico Petrônio Alves Coelho da Universidade Federal de Pernambuco (MOUFPE-CNI) e do Museu Nacional de Rio de Janeiro (MNRJ) também foram examinados (Material suplementar 1, https://github.com/udrdeoliveira/N_atlantica).

Esses espécimes foram coletados em toda a Zona Econômica Exclusiva (ZEE) desde os anos 60 e foram incluídos para investigar a distribuição dos (JCMs) em águas brasileiras.

Além disso, foram coletadas informações sobre registros de ocorrência georreferenciados (latitude e longitude) na literatura especializada (Epifanio et al., 1999; Alves de Lima et al., 2013; Dutra et al., 2006; Ferreira, 2013) e em fontes abertas de dados (sblink.cria.org.br e www.gbif.com) (Material suplementar 1, https://github.com/udrdeoliveira/N_atlantica).

6.4.2 Modelos de distribuição de espécies

Os dados de ocorrência das espécies foram divididos em dois grupos: Os novos registros coletados *in situ* foram utilizados durante o processo de modelagem (registros de modelagem), e o segundo grupo (registros de avaliação) foram as ocorrências existentes (literatura, museus e banco de dados) que foram usadas para avaliar os modelos (material suplementar 2, https://github.com/udrdeoliveira/N_atlantica).

A fim de reduzir o viés amostral que pode diminuir a capacidade do modelo (Boria et al. 2014), excluímos coordenadas geográficas repetidas ou errôneas e reduzimos o número de ocorrências para uma, em cada pixel (~ 1km) da área de estudo através por filtro de heterogeneidade ambiental disponível em SDMtoolbox 2.0 (Brown

et al. 2017). Esse filtro também exclui as ocorrências em pixels muito distantes do centro de valores do conjunto de dados ambientais.

Como preditores ambientais, usamos as variáveis "bioclimáticas" disponíveis em www.bio-oracle.org, um banco de dados que fornece informações oceânicas atuais in situ e baseadas em satélite em uma resolução de 30 minutos (~ 1 km²) (Tyberghein et al 2012, Assis et al., 2018). 48 variáveis ecologicamente importantes para a espécie foram cortadas para a área de estudo (**M** e **G'**, veja abaixo) usando a função "CropRaster" no pacote ENMGadgets (Barve and Barve 2013) (Material suplementar 3.1, https://github.com/udrdeoliveira/N_atlantica).

Como *N. atlantica* é uma espécie endêmica, e possui poucos registros de ocorrência, talvez um pequeno número de variáveis possa ser suficiente (Ficetola et al. 2014). Devido a isso, para reduzir o número de variáveis, fizemos uma Análise de Componentes Principais (ACP) para saber quais variáveis tinham um alto valor de contribuição ($r > 0.7$ e $r < 0.7$) para todo o conjunto de dados ambientais. Esta análise mostrou que oito variáveis tinham um alto valor de contribuição para o modelo (Material suplementar 3.1, https://github.com/udrdeoliveira/N_atlantica).

Em seguida, outra ACP mostrou que grupos de duas, três ou quatro variáveis já explicariam mais de 99% da variância ambiental (Material suplementar 3.2, https://github.com/udrdeoliveira/N_atlantica). Das 93 combinações possíveis entre as oito variáveis selecionadas (Material suplementar 3.3, https://github.com/udrdeoliveira/N_atlantica), a correlação de Pearson (Tabela 2; Material suplementar 3.4, https://github.com/udrdeoliveira/N_atlantica) através dos ENMGadgets (Barve e Barve 2013) mostrou que apenas 64 conjuntos possuíam variáveis com correlação entre si maior que 0,8. Construímos 24 conjuntos com duas variáveis, 28 conjuntos com três variáveis e 12 conjuntos com quatro variáveis (Material suplementar 3.5, https://github.com/udrdeoliveira/N_atlantica).

Variáveis	Correlações
clorofila.max	Produtividade primária.max
Oxigênio dissolvido.min	
nitrato.alcance	silicato.alcance
Produtividade primária.max	clorofila.max
salinidade.max	temperatura.max. temperatura.alcance
silicato.alcance	nitrato.alcance

temperatura.max	salinidade.max. temperatura.range
temperatura.alcance	nitrito.alcance. temperatura.max

Tabela 2. Variáveis usadas para gerar os modelos e a correlação entre elas.

A área de calibração dos modelos (**M**) é definida como todos os locais onde as espécies teve acesso por um período de tempo (Barve et al. 2011). A escolha de **M** é discutida em vários artigos (Soberón e Peterson 2005; Owens et al. 2013) para tentar reduzir os efeitos causados pelas hipóteses errôneas sobre o acesso das espécies (Anderson e Raza 2010). Como a *N. atlantica* é uma espécie que possui pouca informação sobre sua distribuição, ao escolher uma área contínua para calibração dos modelos, assumiríamos que a espécie teve acesso a áreas extensas ainda não amostradas. Para reduzir essa incerteza, estendemos a área em torno de todos os registros de modelagem e avaliação em 20 km² de diâmetro para criar uma área de calibração (**M**) que represente apenas a área acessível conhecida da espécie (Fig. 1). A área de projeção dos modelos (**G'**) se estende pela costa brasileira (Fig. 1), desde a zona de maré até o final da plataforma continental (0 a - 200m).

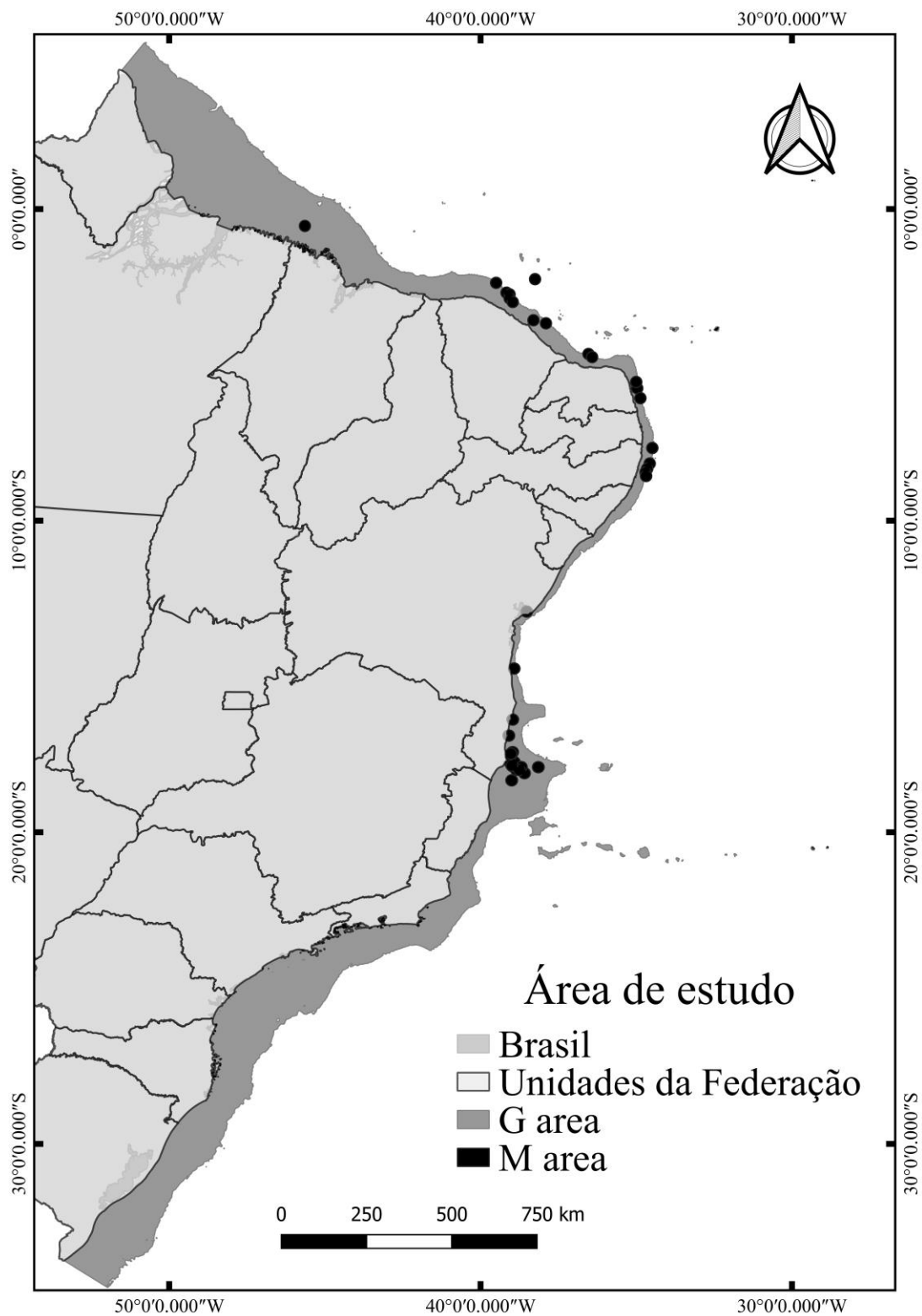


Figura 1. Área de estudo incluindo a área de calibração dos modelos (**M**) e a área de projeção dos modelos (**G'**).

A abordagem de máxima entropia implementada por Maxent (Phillips et al. 2005) através do pacote dismo (Hijmans et al. 2013) foi usada para modelar o habitat

potencial adequado de *N. atlantica* na costa brasileiro. Maxent tem muitos ajustes de parâmetros e a escolha desses parâmetros vêm sendo atualizada nos MDEs (Warren et al. 2012; Muscarella et al. 2014) para definir qual a melhor calibração do algoritmo.

Os modelos candidatos foram calibrados em **M** usando todas as combinações possíveis de “feature classes” (FC) disponíveis em maxent (L, Q, P, T, H, LQ, LP, LT, LH, PQ, QT, QH, PT, PH, TH, LQP, LQT, LQH, LPT, LPH, QPT, QPH, QTH, PTH, LQPT, LQPH, LQTH, LPTH, LQPTH), onde L = linear, Q = quadrático, H = charneira, P = produto e T = threshold, 29 Parâmetros “Regularization Multiplayer” (RM) (0,1 - 1 com intervalo de 0,1 e de 1 - 10 com intervalo de 0,5), número máximo de “background” (10000), 100 repetições, 75% de registros de modelagem e os 64 conjuntos de variáveis.

Para analisar os modelos candidatos foram usados 3 critérios: 1º a significância estatística através dos "partial ROC tests" (Peterson et al. 2008), 2º o desempenho, através da taxa de omissão (Fielding e Bell 1997) e por fim o Critério de Informação de Akaike corrigido para amostras pequenas (AICc) (Warren et al. 2011), usando 25% dos registros de modelagem. Os modelos que aprovados pelos critérios acima foram projetados para a área de **G'**. O melhor modelo entre os projetados em **G'** foi escolhido de acordo com a significância estatística, depois pela taxa de omissão e, finalmente, pelo AICc (Cobos et al., 2019).

O mapa binário de adequação foi construído usando o valor máximo de “threshold”, que é mais adequado para espécies com número reduzido de ocorrências (Liu et al. 2013).

Para facilitar o acesso aos dados, todo material suplementar está disponível online através do endereço: https://github.com/udrdeoliveira/N_atlantica.

6.5 Resultados

Registros de ocorrência

A avaliação das amostras de museu resultou em 60 registros de *Neospongoles atlantica* entre ~ 1° S e 19° S, a maioria dos quais não foram publicados antes (Material suplementar 1, https://github.com/udrdeoliveira/N_atlantica). Levantamentos de ROV e SCUBA revelaram agregações extensivas de *N. atlantica*, dominando ambos os substratos moles na plataforma continental (Fig. 2A) e paredes do recife cercadas por

fundos arenosos (Fig. 2B-D). Embora a evidência *in situ* de JCMs tenha sido obtida apenas para os locais visualmente pesquisados (Cabeço Brasil e Banco Abrolhos), é possível que esses JCMs sigam o intervalo de distribuição de *N. atlantica*, possivelmente se estendendo por 2.000 km da costa tropical brasileira.

O ponto Cabeço Brasil é o maior JCM encontrado em nossas pesquisas. A área pesquisada atinge pelo menos 1 km de largura e ainda não conseguimos atingir seu comprimento total. Neste local, a densidade de colônias de *N. atlantica* atinge aproximadamente 42 colônias/m².

Neospongodes atlantica mostra preferências por fundos arenosos com altas concentrações de CaCO₃ e sedimentos moderados (16 – 27 %) e lama (13 – 22 %), com base em dados brutos disponíveis para espécimes e estações (Moura et al. 2013).

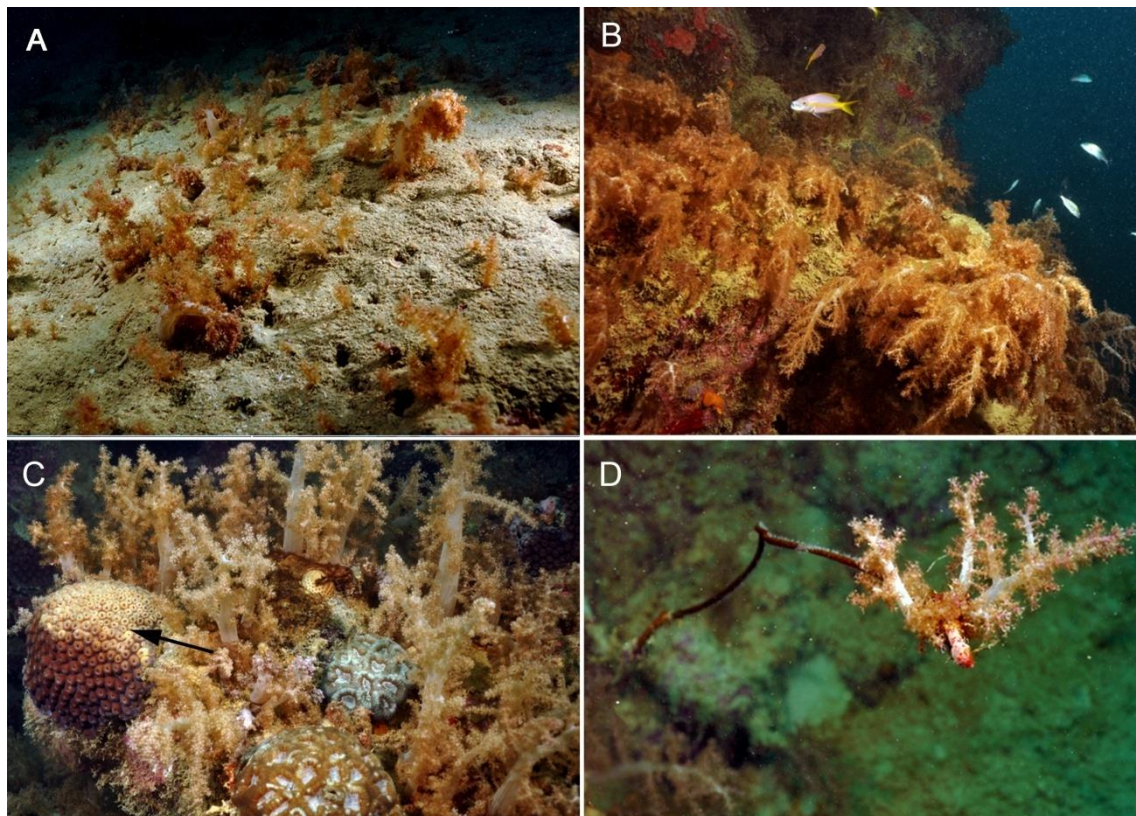


Figura 2. Domínio de substratos por *Neospongodes atlantica* e competição com outros corais. A: agregação do fundo arenoso de *N. atlantica* na região de Abrolhos, Bahia; B: colônias dominando um recife de Abrolhos; C: competição entre *N. atlantica* e escleractínios *Montastraea cavernosa* e *Mussismilia hispida*; D: *N. atlantica* cobrindo colônia de coral negro (*Cirrhopathes* sp.).

Modelos de distribuição de espécies

Após a filtragem, foram utilizados 23 registros de modelagem (novos registros) e 12 registros de avaliação (registros existentes) (Figura 3A).

A avaliação mostrou que 15 modelos candidatos possuíam significância estatística, baixa taxa de omissão e AICc entre os modelos calibrados em **M** (tabela 1; Material suplementar 4, https://github.com/udrdeoliveira/N_atlantica). Dentre esses 15 modelos finais projetados em **G'**, o que apresentou maior significância estatística, baixa taxa de omissão e AICc (Material suplementar 4), foi construído utilizando as variáveis temperatura máxima (57,2 % de contribuição) e máximo de silicato (42,8 % de contribuição), RM = 0,6 e FC = pt.

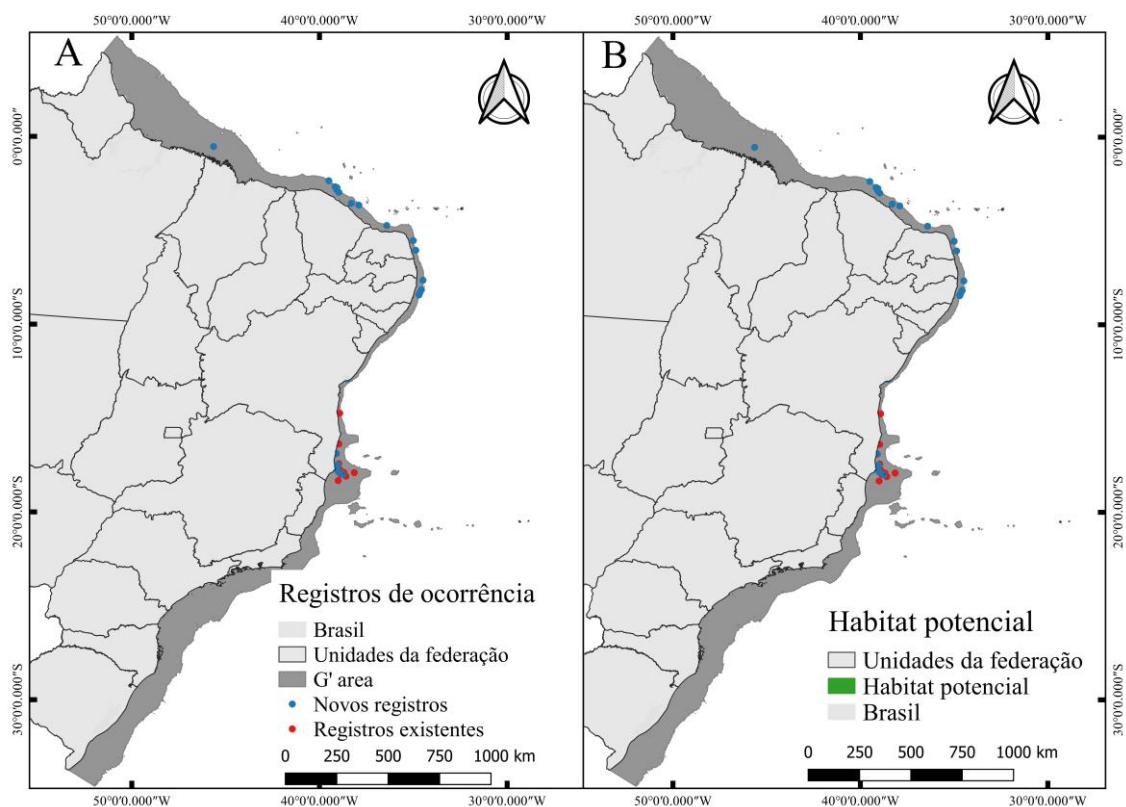


Figura 3. Registros de ocorrência e habitat potencial atual. A: Registros de ocorrências de *Mussismilia harttii* utilizados para modelagem (novos registros) e utilizados para avaliar os modelos (registros existentes); B: Área com potencial habitat para *Mussismilia harttii* na região costeira do Brasil desde a zona das marés até o final da plataforma continental.

Critério

Número de
modelos

Todos os modelos candidatos	53824
Modelos estatisticamente significantes	24182
Modelos que atendem aos critérios de taxa de omissão	34193
Modelos que atendem aos critérios do AICc	34
Modelos estatisticamente significativos que atendem aos critérios de taxa de omissão	6169
Modelos estatisticamente significativos que atendem aos critérios do AICc	24
Modelos estatisticamente significativos que atendem aos critérios de taxa de omissão e AICc	15

Tabela 1. Modelos candidatos calibrados na área **M**.

A área total com HPA para *N. atlantica* é de aproximadamente 553015,5 km² na área de estudo, ocupando 0,019% da área **G'** (Figura 3B). As análises batimétricas mostraram que 29,4 % do HPA está nas profundidades de 0 a -20 m (162670 km²), 24,2 % de -20 a -50 m (134382 km²), 16,6 % de -50 a -75 (91943,9 km²), 10,9 % de -75 a -100 (60674,6 km²) e 18,6 % de -100 a -200 m (103345 km²) (Figura 4).

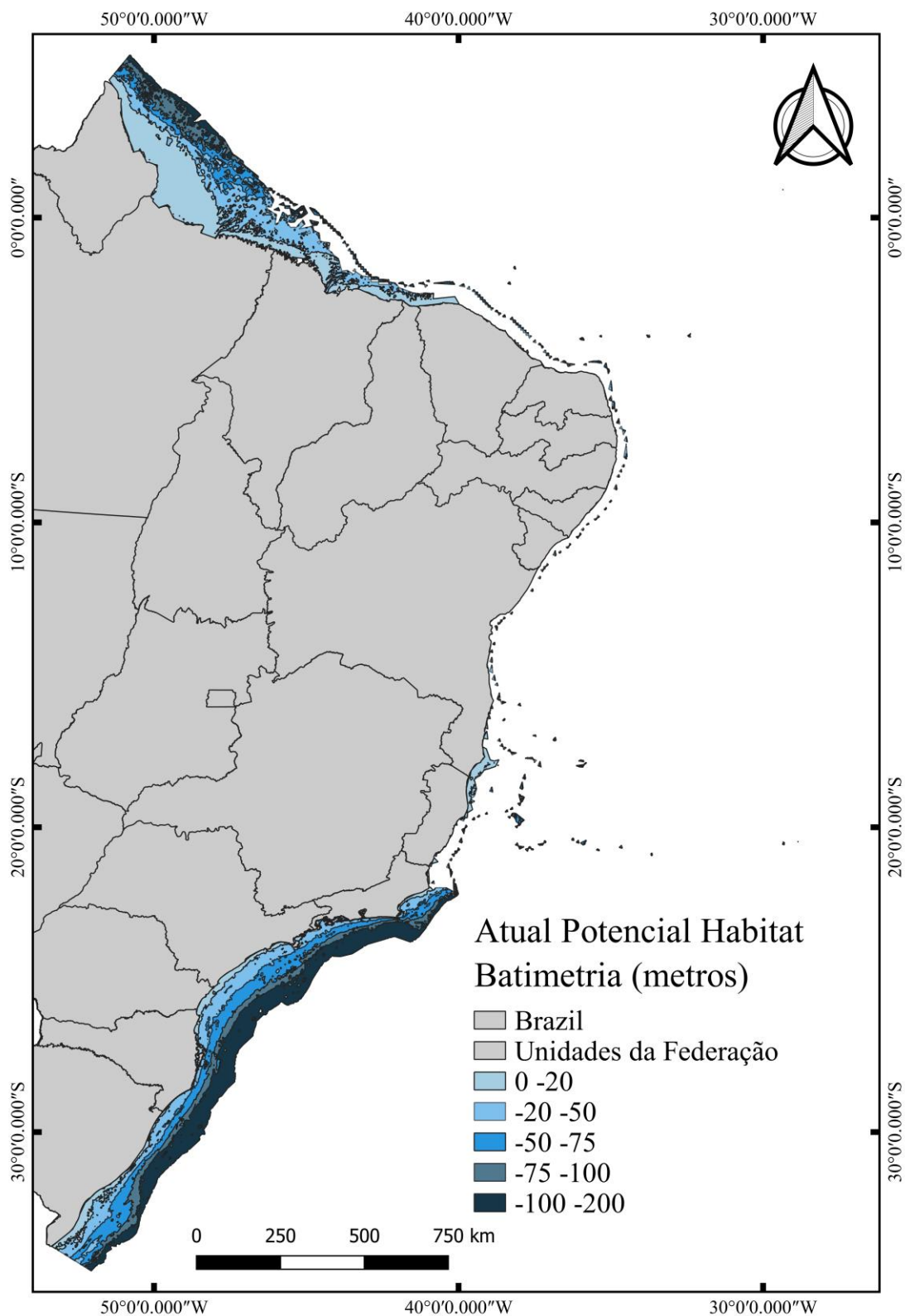


Figura 4. Divisão batimétrica do habitat potencial de *Neospongodes atlantica* em cinco diferentes profundidades dentro da plataforma continental do Brasil.

6.6 Discussão

Embora os modelos apresentaram um bom desempenho em prever o HPA de *Neospongodes atlantica*, de acordo com as métricas utilizadas para avaliar os modelos (Muscarella et al. 2014; Cobos et al. 2019), é preciso cautela em interpretar os resultados. A avaliação dos modelos baseados em registros de ocorrência (mesmo registros independentes como usados nessa pesquisa) podem apresentar dois problemas estatísticos de acordo com Warren et al., 2019: Primeiro, a auto correlação espacial dos dados de ocorrência (mesmo com dados de ocorrência aleatórios e particionados) e das variáveis ambientais podem levar o modelo a tratar correlações biológicas de forma errônea, assim também como a falta de dados de ausências verdadeiras da espécie, e segundo, existem vários outros fatores ou fenômenos que modelam e a adequação e distribuição das espécies (história de vida, fenômenos estocásticos, fatores bióticos).

Outro fator que pode influenciar na complexidade, desempenho e capacidade discriminatória são os parâmetros de calibração do Maxent (Muscarella et al., 2014; Cobos et al., 2019; Warren et al., 2019; Raghavan et al., 2019). O modelo final foi construído com duas variáveis, dois FC (produto e threshold), baixo MR (0.6) e dois parâmetros, o que ajudou a diminuir a complexidade do modelo.

A maior parte das áreas de adequação de habitat potencial para *N. atlantica* se encontram em áreas onde não se tem conhecimento da espécie. Essas áreas desconhecidas podem representar uma representação precisa da extensão espacial que fornece condições habitáveis para a espécie (Peterson et al., 2008).

Nossos dados preenchem uma lacuna considerável na distribuição de *N. atlantica* ao longo da costa brasileira. Anteriormente, *N. atlantica* só foi registrada uma vez na costa norte do Brasil (~ 4 ° S, estado do Rio Grande do Norte, MNRJ 334), e comumente relatado para a Bahia (de ~ 12 ° S a ~ 17 ° S), mas sem registros entre essas duas regiões (Figura 2A) (Castro et al. 2010). Até agora, era geralmente mencionado como um elemento discreto dos recifes de Abrolhos e áreas vizinhas (Castro et al. 2005), com agregações em pequenas manchas registradas para os recifes costeiros da Bahia (Labrel 1969; Leão e Kikuchi 2000).

Apesar de ser considerada uma espécie típica de recife, agregações densas de JCMs formado por *N. atlantica* ocorrem em fundos moles relativamente profundos (18 -95 m) com baixa turbulência (Moura et al. 2013). Com base em nossos dados,

N. atlantica deve ser referida como uma espécie de fundo mole, ao invés de um octocoral recifal, já que sua ocorrência em recifes é restrita a interfaces de areia, nas paredes do recife e é influenciada pela quantidade de habitat adequado (fundo mole) em torno deles, como registrado aqui para o Cabeço Brasil e Recife de Timbebas, Banco Abrolhos (Fig. 2 B-C).

Até onde sabemos *N. atlantica* é a única espécie de Nephtheidae nativa que ocorre em águas brasileiras (a espécie exótica *Chromonephthea braziliensis* também tem registros no Brasil) (Ofwegen 2005). Embora raros no Atlântico Sudoeste, os corais moles nefteídeos são componentes comuns dos recifes do Indo-Pacífico, formando diversas agregações com até 31 espécies por 600 m², ou monopolizando substratos, formando tapetes monoespecíficos (Bayer 1961; Tursch e Tursch 1982). Nas comunidades de recifes, os nefteídeos podem representar uma quantidade de biomassa 10 vezes maior que os scleractínios e, como os últimos, podem se propagar por brotamento vegetativo e fragmentação (Benayahu e Loya, 1987; Tursch e Tursch, 1982). Os corais moles nefteídeos também são visíveis em ambientes rasos e profundos no Atlântico Noroeste (Wareham e Edinger 2007).

Apesar de sua preferência virtual pela exposição à luz baixa, *N. atlantica* é parte de um complexo dos chamados corais moles livres de zooxantelas (azooxantelados), junto com outros taxos dominantes do Indo-Pacífico, como *Dendronephthya* e *Stereonephthya spp.* (Fabricius e McCorry 2006; Ofwegen e Groenenberg 2007). Isso explica por que *N. atlantica* não mostra níveis de stress em grandes fenômenos de branqueamento (Kelmo et al. 2003). Enquanto a disponibilidade de luz limita a ocorrência de corais moles indo-pacíficos a profundidades rasas e bem iluminadas (Tursch e Tursch 1982), *N. atlantica* forma agregações em recifes de águas rasas sombreadas (por exemplo, Timbebas) e recifes mesofóticos de águas claras (por exemplo, Ponto do Cabeço), até 100 m de profundidade (Perez et al. 2016) (Fig. 2).

Neospongodes atlantica mostrou preferência por fundos arenosos com altas concentrações de CaCO₃ e sedimentos moderados (16–27%) e lama (13–22%). Dado seu sucesso em tais substratos, as comunidades de recifes sob descargas maciças de sedimentos (por exemplo, dragagem e descarga de rios) devem ser cuidadosamente monitoradas, como o recente desastre ambiental de um colapso da barragem de ferro no Rio Doce, que afetou os recifes no sul do Banco de Abrolhos (Mazzei et al., 2017). Tal preocupação baseia-se no fato de que *N. atlantica* é possivelmente um competidor

espacial superior em comparação a outros corais recifais brasileiros (Fig. 2B-D). Apesar de os corais moles serem considerados altamente suscetíveis a alterações climáticas e mudanças de fase (Graham et al. 2006), *N. atlantica* não apresentou flutuações populacionais significativas ou branqueamento, após eventos El Niño com expressiva redução da cobertura de escleractíneos (Kelmo et al. 2003).

O sucesso da colonização demonstrado por muitos corais moles pode ser explicado, pelo menos parcialmente, pela grande diversidade de produtos químicos tóxicos, que os tornam pouco palatáveis, bem como por fortes competidores espaciais e quase imunes a predadores (Tursch e Tursch, 1982). A alta concentração de terpenóides tóxicos nos tecidos ou na água circundante faz desses corais competidores superiores, mesmo sem contato direto com outros organismos (alelopatia), como os corais scleractínios (Coll et al., 1982; Fabricius, 1997). As mesmas interações negativas foram encontradas em nossos levantamentos (Fig. 2C-D). Um caso semelhante foi relatado em Papua Nova Guiné, com *Litophyton viridis* causando mortalidade maciça de *Porites spp.* e superando as colônias de corais (Tursch e Tursch 1982). Além disso, os corais moles também podem reduzir o sucesso do assentamento larval de escleractínicos, equilibrando suas baixas taxas de assentamento em relação aos corais duros (Maida et al. 1995).

O papel ecológico de *N. atlantica* ainda está subestimado na literatura. Apesar de ser considerada uma espécie capaz de formar agregações devido a sua grande abundância (Leão e Kikuchi 2000), não foi incluída como espécie formadora de habitat. No entanto, nossas observações *in situ* e estimativas de alta densidade das colônias revelam pela primeira vez o potencial de um coral mole como espécie formadora de habitat (*soft coral beds*). Áreas nas quais os octocorais dominam normalmente fornecem abrigo, local de acasalamento e berçário para várias taxas de vertebrados e invertebrados (Sánchez 2016).

Os aspectos ecológicos da maioria das espécies octocorais brasileiras ainda são desconhecidos e investigações de características como reprodução/clonalidade, metabólitos secundários, posição em relação ao fluxo de água e tolerância à luz nos permitirão entender melhor os vetores de distribuição de JCMs no Atlântico Sudoeste. O mapeamento *in situ* e as medições de cobertura desses habitats também são necessários, e esforços aprimorados (ROVs e sidescans) são necessários para o futuro próximo.

6.7 Referências

ALVES DE LIMA, L.; MIGLIOLO, L.; BARREIRO E CASTRO, C.; DE OLIVEIRA PIRES, D.; LÓPEZ-ABARRATEGUI, C.; FERREIRA GONCALVES, E.; CAMPOS DIAS, S. Identification of a novel antimicrobial peptide from Brazilian coast coral *Phyllogorgia dilatata*. **Protein and peptide letters**, v. 20, n. 10, p. 1153-1158, 2013.

ANDERSON, R.P.; RAZA, A. The effect of the extent of the study region on GIS models of species geographic distributions and estimates of niche evolution: preliminary tests with montane rodents (genus *Nephelomys*) in Venezuela. **Journal of Biogeography**, v. 37, n. 7, p. 1378-1393, 2010.

ASSIS, J.; BOSCH, S.; VERBRUGGEN, H.; SERRÃO, E.A.; DE CLERCK, O. Bio-ORACLE v2. 0: Extending marine data layers for bioclimatic modeling. **Global Ecology and Biogeography**, v. 27, n. 3, p. 277-284, 2018.

AUED, A.W.; SMITH, F.; QUIMBAYO, J.P.; CÂNDIDO, D.V.; LONGO, G.O.; FERREIRA, C.E.; Segal, B. Large-scale patterns of benthic marine communities in the Brazilian Province. **PloS one**, v. 13, n. 6, p. e0198452, 2018.

BARVE, N.; BARVE, V.; JIMÉNEZ-VALVERDE, A.; LIRA-NORIEGA, A.; MAHER, S.P.; PETERSON, A.T.; VILLALOBOS, F. The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. **Ecological Modelling**, v. 222, n. 11, p. 1810-1819, 2011.

BARVE, N.; BARVE, V. ENMGadgets: tools for pre and post processing in ENM workflows. See <https://github.com/vijaybarve/ENMGadgets>, 2013.

BAYER, F.M. The shallow-water Octocorallia of the West Indian region. **Studies on the Fauna of Curaçao and other Caribbean Islands**, v. 12, n. 1, p. 1-373, 1961.

BEAN, W.T.; STAFFORD, R.; BRASHARES, J.S. The effects of small sample size and sample bias on threshold selection and accuracy assessment of species distribution models. **Ecography**, v. 35, n. 3, p. 250-258, 2012.

BENAYAHU, Y.; LOYA, Y. Long-term recruitment of soft corals (Octocorallia: Alcyonacea) on artificial substrata at Eilat (Red Sea). **Marine Ecology - Progress Series**, v. 38, p. 161-167, 1987.

BORIA, R.A.; OLSON, L.E.; GOODMAN, S.M.; ANDERSON, R.P. Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. **Ecological modelling**, v. 275, p. 73-77, 2014.

BROWN, J.L. SDM toolbox: a python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic and species distribution model analyses. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 5, n. 7, p. 694-700, 2014.

BUHL-MORTENSEN, L.; VANREUSEL, A.; GOODAY, A. J.; LEVIN, L. A.; PRIEDE, I.G.; BUHL-MORTENSEN, P.; RAES, M. Biological structures as a source of habitat heterogeneity and biodiversity on the deep ocean margins. **Marine Ecology**, v. 31, n. 1, p. 21-50, 2010.

CARNEIRO, L.R.A.; LIMA, A.P.; MACHADO, R.B.; MAGNUSSON, W.E. Limitations to the use of species-distribution models for environmental-impact assessments in the Amazon. **PLOS one**, v. 11, n. 1, p. e0146543, 2016.

CASSOLA, G.E.; PACHECO, M.S.; BARBOSA, M.C.; HANSEN, D.M.; FERREIRA, C.E. Decline in abundance and health state of an Atlantic subtropical gorgonian population. **Marine pollution bulletin**, v. 104, n. 1-2, p. 329-334, 2016.

CASTRO, C.B.; PIRES, D.O. Brazilian coral reefs: what we already know and what is still missing. **Bulletin of Marine Science**, v. 69, n. 2, p. 357-371, 2001.

CASTRO, C.B.; SEGAL, B.; PIRES, D.O.; MEDEIROS, M.S. Distribution and diversity of coral communities in the Abrolhos Reef Complex, Brazil. **A rapid marine biodiversity assessment of the Abrolhos Reef Complex, Brazil. Washington: Conservation International**, p. 19-39, 2006.

CASTRO, C. B.; MEDEIROS, M.S.; LOIOLA, L.L. Octocorallia (Cnidaria: Anthozoa) from Brazilian reefs. **Journal of Natural History**, v. 44, p. 763-827, 2010.

COBOS, M.E.; PETERSON, A.T.; BARVE, N.; OSORIO-OLVERA, L. kuenm: an R package for detailed development of ecological niche models using Maxent. **PeerJ**, v. 7, p. e6281, 2019.

COLL, J.C.; BOWDEN, B.F.; TAPIOLAS, D.M.; DUNLAP, W.C. In situ isolation of allelochemicals released from soft corals (Coelenterata: Octocorallia): a totally submersible sampling apparatus. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 60, n. 2-3, p. 293-299, 1982.

CORDEIRO, R.T.S.; NEVES, B.M.; ROSA-FILHO, J.S.; PÉREZ, C.D. Mesophotic coral ecosystems occur offshore and north of the Amazon River. **Bulletin of Marine Science**, v. 91, n. 4, p. 491-510, 2015.

DUTRA, G.F.; ALLEN, G.R.; WERNER, T.; MCKENNA, S.A. **A rapid marine biodiversity assessment of the Albrolos Bank, Bahia, Brazil**. Center for Applied Biodiversity Science (CABS), 2006.

EDINGER, E.N.; WAREHAM, V.E.; HAEDRICH, R.L. Patterns of groundfish diversity and abundance in relation to deep-sea coral distributions in Newfoundland and Labrador waters. **Bulletin of Marine Science**, v. 81, n. 3, p. 101-122, 2007.

EPIFANIO, R.D.A.; MARTINS, D.L.; VILLAÇA, R.; GABRIEL, R. Chemical defenses against fish predation in three Brazilian octocorals: 11 β , 12 β -epoxypukalide as a feeding deterrent in *Phyllogorgia dilatata*. **Journal of Chemical Ecology**, v. 25, n. 10, p. 2255-2265, 1999.

FABRICIUS, K.E. Soft coral abundance on the central Great Barrier Reef: effects of *Acanthaster planci*, space availability, and aspects of the physical environment. **Coral Reefs**, v. 16, n. 3, p. 159-167, 1997.

FABRICIUS, K.E.; MCCORRY, D. Changes in octocoral communities and benthic cover along a water quality gradient in the reefs of Hong Kong. **Marine Pollution Bulletin**, v. 52, n. 1, p. 22-33, 2006.

FERREIRA, R.V. **Caracterização dos hábitos bênticos do Banco de Abrolhos (BA) com a utilização de imagens de veículo submersível de operação remota (ROV)**. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo.

FICETOLA, G.F.; BONARDI, A.; MÜCHER, C.A.; GILISSEN, N.L.; PADOA-SCHIOPPA, E. How many predictors in species distribution models at the landscape scale? Land use versus LiDAR-derived canopy height. **International Journal of Geographical Information Science**, v. 28, n. 8, p. 1723-1739, 2014.

FIELDING, A.H.; BELL, J.F. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. **Environmental conservation**, v. 24, n. 1, p. 38-49, 1997.

FRANCINI-FILHO, R.B.; DE MOURA, R.L. Dynamics of fish assemblages on coral reefs subjected to different management regimes in the Abrolhos Bank, eastern Brazil. **Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems**, v. 18, n. 7, p. 1166-1179, 2008.

FRANCINI-FILHO, R.B.; CONI, E.O.; MEIRELLES, P.M.; AMADO-FILHO, G.M.; THOMPSON, F.L.; PEREIRA-FILHO, G.H.; GÜTH, A.Z. Dynamics of coral reef benthic assemblages of the Abrolhos Bank, eastern Brazil: inferences on natural and anthropogenic drivers. **PLOS one**, v. 8, n. 1, p. e54260, 2013.

FRANCINI-FILHO, R.B.; ASP, N.E.; SIEGLE, E.; HOCEVAR, J.; LOWYCK, K.; D'AVILA, N.; THOMPSON, C.C. Perspectives on the Great Amazon Reef: Extension, Biodiversity, and Threats. **Frontiers in Marine Science**, v. 5, p. 142, 2018.

GUISAN, A.; TINGLEY, R.; BAUMGARTNER, J.B.; NAUJOKAITIS-LEWIS, I.; SUTCLIFFE, P.R.; TULLOCH, A.L.; MARTIN, T.G. Predicting species distributions for conservation decisions. **Ecology letters**, v. 16, n. 12, p. 1424-1435, 2013.

GRAHAM, N.A.J.; WILSON, S.K.; JENNINGS, S.; POLUNIN, N.V.; BIJOUX, J.P.; ROBINSON, J. Dynamic fragility of oceanic coral reef ecosystems. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 103, n. 22, p. 8425-8429, 2006.

Hijmans, R.J.; CAMERON, S.E.; PARRA, J.L.; JONES, P.G.; JARVIS, A. The WorldClim interpolated global terrestrial climate surfaces. Version 1.3.

HIJMANS, R.J.; PHILLIPS, S.; LEATHWICK, J.; ELITH, J. dismo: Species distribution modeling. R package version 0.8-17. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2013.

KELMO, F.; ATTRILL, M.J.; JONES, M.B. Effects of the 1997–1998 El Niño on the cnidarian community of a high turbidity coral reef system (northern Bahia, Brazil). **Coral Reefs**, v. 22, n. 4, p. 541-550, 2003.

LABOREL, J. **A revised list of Brazilian scleractinian corals and description of a new species**. Peabody Museum of Natural History, 1967.

LABOREL, J. Madreporaires et hydrocoralliaires recifaux des cotes Bresiliennes. Systematique, ecologie. repartition verticale et geographique. **Results Scientifique du Campagne de Calypso**, v. 9, n. 25, p. 171-229, 1969

LEÃO, Z.M.A.N.; KIKUCHI, R.K.P; TESTA, V. Corals and coral reefs of Brazil. In: **Latin American coral reefs**. Elsevier Science, 2003. p. 9-52.

LIU, C.; WHITE, M.; NEWELL, G. Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data. **Journal of biogeography**, v. 40, n. 4, p. 778-789, 2013.

MAIDA, M.; SAMMARCO, P.W.; COLL, J.C. Effects of soft corals on scleractinian coral recruitment. I: Directional allelopathy and inhibition of settlement. **Marine Ecology Progress Series**, v. 121, p. 191-202, 1995.

MAGALHÃES, G.M.; AMADO-FILHO, G.M.; ROSA, M.R.; DE MOURA, R.L.; BRASILEIRO, P.S.; DE MORAES, F.C.; PEREIRA-FILHO, G.H. Changes in benthic communities along a 0–60 m depth gradient in the remote St. Peter and St. Paul Archipelago (Mid-Atlantic Ridge, Brazil). **Bulletin of Marine Science**, v. 91, n. 3, p. 377-396, 2015.

MAZZEI, E.F.; BERTONCINI, A.A.; PINHEIRO, H.T.; MACHADO, L.F.; VILAR, C.C.; GUABIROBA, H.C.; HOSTIM-SILVA, M. Newly discovered reefs in the southern Abrolhos Bank, Brazil: Anthropogenic impacts and urgent conservation needs. **Marine pollution bulletin**, v. 114, n. 1, p. 123-133, 2017.

MIRANDA, L.S.; MARQUES, A.C. Hidden impacts of the Samarco mining waste dam collapse to Brazilian marine fauna-an example from the staurozoans (Cnidaria). **Biota Neotropica**, v. 16, n. 2, 2016.

MOURA, R.L.; SECCHIN, N.A.; AMADO-FILHO, G.M.; FRANCINI-FILHO, R.B.; FREITAS, M.O.; MINTE-VERA, C.V.; GUTH, A.Z. Spatial patterns of benthic megahabitats and conservation planning in the Abrolhos Bank. **Continental Shelf Research**, v. 70, p. 109-117, 2013.

MOURA, R.L.; AMADO-FILHO, G.M.; MORAES, F.C.; BRASILEIRO, P.S.; SALOMON, P. S.; MAHIQUES, M.M.; BRITO, F.P. An extensive reef system at the Amazon River mouth. **Science advances**, v. 2, n. 4, p. e1501252, 2016.

MUSCARELLA, R.; GALANTE, P.J.; SOLEY-GUARDIA, M.; BORIA, R.A.; KASS, J.M.; URIARTE, M.; ANDERSON, R.P. ENM eval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 5, n. 11, p. 1198-1205, 2014.

URBINA-CARDONA, N.; BLAIR, M.E.; LONDOÑO, M.C.; LOYOLA, R.; VELÁSQUEZ-TIBATÁ, J.; MORALES-DEVIA, H. Species Distribution Modeling in Latin America: A 25-Year Retrospective Review. **Tropical Conservation Science**, v. 12, p. 1940082919854058, 2019.

OLIVEIRA, U.D.R.; GOMES, P.B.; CORDEIRO, R.T.S.; LIMA, G.V.; PÉREZ, C.D. Modeling impacts of climate change on the potential habitat of an endangered Brazilian endemic coral: discussion about deep sea refugia. **PLoS ONE**, p. 1-24, 2019.

OWENS, H.L.; CAMPBELL, L.P.; DORNAK, L.L.; SAUPE, E.E.; BARVE, N.; SOBERÓN, J.; PETERSON, A.T. Constraints on interpretation of ecological niche models by limited environmental ranges on calibration areas. **Ecological modelling**, v. 263, p. 10-18, 2013.

PEARSON, G.; RAXWORTHY, C.J.; NAKAMURA, M.; PETERSON, A.T. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. **Journal of biogeography**, v. 34, n. 1, p. 102-117, 2007.

PÉREZ, C.D.; DE MOURA NEVES, B.; CORDEIRO, R.T.S.; WILLIAMS, G.C.; CAIRNS, S.D. Diversity and distribution of Octocorallia. In: **The Cnidaria, Past, Present and Future**. Springer, Cham, 2016. p. 109-123.

PETERSON, A.T.; PAPEŞ, M.; SOBERÓN, J. Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. **Ecological modelling**, v. 213, n. 1, p. 63-72, 2008.

PICCIANI, N.; SEIBLITZ, I.G.D.L.; DE PAIVA, P.C.; CASTRO, C.B.; ZILBERBERG, C. Geographic patterns of *Symbiodinium* diversity associated with the coral *Mussismilia hispida* (Cnidaria, Scleractinia) correlate with major reef regions in the Southwestern Atlantic Ocean. **Marine biology**, v. 163, n. 11, p. 236, 2016.

PHILLIPS, S. **A brief tutorial on Maxent**. AT&T Research, Florham Park, New Jersey. 2005.

RAGHAVAN, V.; AKHOONDZADEH-ASL, L.; PODSHIVALOV, V.; HULTEN, J.; TASSOUDJI, M.A.; KOYMEN, O.H.; Li, J. Statistical Blockage Modeling and Robustness of Beamforming in Millimeter-Wave Systems. **IEEE Transactions on Microwave Theory and Techniques**, 2019.

ROBERTS, J. M.; WHEELER, A.J.; FREIWALD, A. Reefs of the deep: the biology and geology of cold-water coral ecosystems. **Science**, v. 312, n. 5773, p. 543-547, 2006.

ROBINSON, L.M.; ELITH, J.; HOBDDAY, A.J.; PEARSON, R.G.; KENDALL, B.E.; POSSINGHAM, H.P.; RICHARDSON, A.J. Pushing the limits in marine species distribution modelling: lessons from the land present challenges and opportunities. **Global Ecology and Biogeography**, v. 20, n. 6, p. 789-802, 2011.

SÁNCHEZ, J.A. Diversity and evolution of octocoral animal forests at both sides of tropical America. **Marine Animal Forests: The Ecology of Benthic Biodiversity Hotspots**, p. 111-143, 2017.

SERRANO, X.M.; BAUMS, I.B.; SMITH, T.B.; JONES, R.J.; SHEARER, T.L.; BAKER, A.C. Long distance dispersal and vertical gene flow in the Caribbean brooding coral *Porites astreoides*. **Scientific reports**, v. 6, p. 21619, 2016.

DE SOARES, M.O.; DA LOTUFO, T.M.C.; VIEIRA, L.M.; SALANI, S.; HAJDU, E.; MATTHEWS-CASCON, H.; KIKUCHI, R.K.P. Brazilian marine animal forests: A New world to discover in the Southwestern Atlantic. **Marine Animal Forests: The Ecology of Benthic Biodiversity Hotspots**, p. 1-38, 2015.

SOBERON, J; PETERSON, A.T. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. **Biodiversity Informatics**, v. 2, p. 1-10, 2005.

TURSCH, B.; TURSCH, A. The soft coral community on a sheltered reef quadrat at Laing Island (Papua New Guinea). **Marine Biology**, v. 68, n. 3, p. 321-332, 1982.

TYBERGHEIN, L.; VERBRUGGEN, H.; PAULY, K.; TROUPIN, C.; MINEUR, F.; DE CLERCK, O. Bio-ORACLE: a global environmental dataset for marine species distribution modelling. **Global ecology and biogeography**, v. 21, n. 2, p. 272-281, 2012.

VAN OFWEGEN, L.P. **A new genus of nephtheid soft corals (Octocorallia: Alcyonacea: Nephtheidae) from the Indo-Pacific**. Nationaal Natuurhistorisch Museum, 2005.

VAN OFWEGEN, L.P.; GROENENBERG, D.S.J. A centuries old problem in nephtheid taxonomy approached using DNA data (Coelenterata: Alcyonacea). **Contributions to Zoology**, v. 76, n. 3, p. 153-178, 2007.

WARREN, D.L.; SEIFERT, S.N. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. **Ecological applications**, v. 21, n. 2, p. 335-342, 2011.

WARREN, D.L. In defense of 'niche modeling'. **Trends in ecology & evolution**, v. 27, n. 9, p. 497-500, 2012.

WARREN, Dan L.; MATZKE, Nicholas J.; IGLESIAS, Teresa L. Evaluating species distribution models with discrimination accuracy is uninformative for many applications. **BioRxiv**, p. 684399, 2019.

WERNER, T.B.; PINTO, L.P.; DUTRA, G.F.; PEREIRA, P.G.D.P. Abrolhos 2000: conserving the Southern Atlantic's richest coastal biodiversity into the next century. **Coastal Management**, v. 28, n. 1, p. 99-108, 2000.

7. Considerações finais

Considerando a quantidade de dados e resultados expostos nessa pesquisa torna-se claro que os modelos de distribuição de espécies podem fornecer uma gama de informações sobre a distribuição, os requerimentos ambientais e perspectiva de possíveis alterações na distribuição de espécies.

Embora a abordagem de MDEs vêm sendo atualizada nesta década, esta pesquisa utilizou várias análises para reduzir as incertezas de amostragem de dados (SOBERÓN e PETERSON, 2005; ELITH, 2009; BARVE et al., 2011; PETERSON e SOBERÓN, 2012; BROWN, 2014; TESSAROLO et al., 2017 e os mais recentes métodos de construção e avaliação dos modelos (MUSCARELLA et al., 2014; OSORIO-OLIVEIRA et al., 2016; Cobos et al., 2019).

As áreas com habitat potencial para as espécies analisadas nessa pesquisa fornecem informações que podem contribuir tanto para elucidar lacunas na distribuição, quanto identificar potenciais áreas para refúgio da espécie em caso de aumento na temperatura média da superfície do mar.

A área identificada com habitat potencial para *Mussismilia harttii* no final do século 21, que sofrerá uma drástica redução, irá se concentrar quase estritamente na região do Parque Marinho de Abrolhos. Isso indica que essa área pode servir de refúgio para a espécie em um futuro previsto de mudanças climáticas. Quanto a espécie *Neospongodes atlantica*, a área com habitat potencial mostrou praticamente toda a costa brasileira possui área com habitat potencial para a espécie, tanto na zona de águas mais rasas quanto na zona mesofótica. Isso indica que essas áreas também possuem habitat potencial para jardins de corais moles.

Esses resultados dessa pesquisa através dos MDEs forneceram informações sobre a distribuição de duas espécies de corais endêmicos do Brasil, que podem auxiliar no entendimento acerca da distribuição dessas espécies, e assim ajudar na tomada de decisões para a conservação dessas espécies.

8. **Anexos:** (artigo publicado na revista PloSONE)

RESEARCH ARTICLE

Modeling impacts of climate change on the potential habitat of an endangered Brazilian endemic coral: Discussion about deep sea refugia

Umberto Diego Rodrigues de Oliveira^{1*}, Paula Braga Gomes^{1,2,3}, Ralf Tarciso Silva Cordeiro¹, Gislaine Vanessa de Lima², Carlos Daniel Pérez^{1,2,4*}

1 Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, PE, Brazil, **2** Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE, Brazil, **3** Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, PE, Brazil, **4** Centro Acadêmico de Vitória, Universidade Federal de Pernambuco, Vitória de Santo Antão, PE, Brazil

* cdperez@ufpe.br (CDP); udr.deoliveira@gmail.com (UDRdO)



OPEN ACCESS

Citation: de Oliveira UDR, Gomes PB, Silva Cordeiro RT, de Lima GV, Pérez CD (2019) Modeling impacts of climate change on the potential habitat of an endangered Brazilian endemic coral: Discussion about deep sea refugia. PLoS ONE 14(5): e0211171. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0211171>

Editor: Shahid Farooq, Harran University, Sanliurfa, Turkey, TURKEY

Received: December 26, 2018

Accepted: May 3, 2019

Published: May 21, 2019

Copyright: © 2019 de Oliveira et al. This is an open access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Data Availability Statement: All relevant data are within the manuscript and its Supporting Information files.

Funding: This study was financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, Brasil (CAPES), Finance Code 001. Funding was provided to CDP by the National Council for Scientific and Technological Development (CNPq), grant no. 408934/2013-1 and the Fundação Grupo Boticário de Proteção à

Abstract

Climate and environmental conditions are determinant for coral distribution and their very existence. When changes in such conditions occur, their effects on distribution can be predicted through species distribution models, anticipating suitable habitats for the subsistence of species. *Mussismilia harttii* is one of the most endangered Brazilian endemic reef-building corals, and in increasing risk of extinction. Herein, species distribution models were used to determine the present and future potential habitats for *M. harttii*. Estimations were made through the maximum entropy approach, predicting suitable habitat losses and gains by the end of the 21st century. For this purpose, species records published in the last 20 years and current and future environmental variables were correlated. The best models were chosen according to the Akaike information criterion (AIC) and evaluated through the partial ROC (AUCratio), a new approach which uses independent occurrence data. Both approaches showed that the models performed satisfactorily in predicting potential habitat areas for the species. Future projections were made using the International Panel on Climate Change (IPCC) scenarios for 2100, with different levels of greenhouse gas emission. Representative Concentration Pathways (RCPs) were used to model the Future Potential Habitat (FPH) of *M. harttii* in two different scenarios: stabilization of emissions (RCP 4.5) and increase of emissions (RCP 8.5). According to the results, shallow waters to the south of the study area concentrate most of the current potential habitats for the species. However, in future scenarios, there was a loss of suitable areas in relation to the Current Potential Habitat (RCP 4.5 46% and RCP 8.5 59%), whereas there is a southward shift of the suitable areas. In all scenarios of FPH, the temperature was the variable with the greatest contribution to the models (> 35%), followed by the current velocity (> 33%) and bathymetry (>29%). In contrast, there is an increase of deep (50–75 m) suitable areas FPH scenarios, mainly in the southern portion of its distribution, at Abrolhos Bank (off Espírito Santo State). These deeper sites might serve as refugia for the species in global warming scenarios. Coral communities at such depths would be less susceptible to impacts of climate change on temperature and salinity.

Natureza, grant no. 1031_20151. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

However, the deep sea is not free from human impacts and measures to protect deeper ecosystems should be prioritized in environmental policies for Brazilian marine conservation, especially the Abrolhos Bank, due to its importance for *M. harttii*.

Introduction

Coral reefs are one of the most ecologically valuable ecosystems on earth [1] providing a number of ecosystem services [2], such as shelter for associated fishes [3] and crustaceans [4, 5, 6, 7], also serving as substrate for coralline algae [8, 9]. Stable water conditions are determinant for the maintenance of living corals on reefs [10]. However, effects of climate changes put at least 50% of shallow-water species in critical risk of extinction in the next 20 years [11, 12].

In the Southwestern Atlantic, coastal reef communities occur along of 3000 km of the Brazilian coastline [13], showing high endemism of reef-building species [14]. Four of those endemic species belong to the genus *Mussismilia*, commonly known as brain-corals [15, 16, 17]. Although molecular assessments on *Mussismilia* are still rare [18], the distinctiveness among species is well established, allowing rapid identification in the field [15]. The genus has at least two species in risk of extinction: *M. braziliensis* and *M. harttii* [19]. The first is restricted to shallow reefs of Bahia State and Abrolhos reefs, whereas the latter is found from the coast of Ceará to Espírito Santo States (from -3.822 to -18.0480 latitude).

Mussismilia harttii is the main reef-building coral in northeastern Brazil [14], usually found at depths of 2–6 m, with isolated records up to 80 m [20]. It is a hermaphrodite spawner species, with an annual reproductive cycle, releasing its gametes between September and November new moons [21]. Currently, *M. harttii* shows the lowest percentages of coverage among its congeners [22] and populations in severe decline [19]. Although its conservation status at the IUCN (International Union for Conservation of Nature) database is still regarded as “Data Deficient” (DD), however the “Red Book of the Brazilian Endangered Fauna” (2014, 2018), already classifies the species as EN (Endangered) [19].

The distribution of marine organisms, including corals, is determined by interactions of physical, chemical and biological factors [23]. Based on that, Species Distribution Models (SDMs) approaches can provide information on the potential distribution of species within specific study areas [24]. SDMs associate environmental or spatial data to a set of distributional information's, such as distribution records [25], adopting the general thesis that the best indicator of a species climatic requirements is its current distribution [26]. Based on that, models indicate the environmental conditions in which a given species may occur [27], also indicating the most suitable areas for its occurrence [28, 29]. Modern SDMs studies began with BIOCLIM (the first SDM package), which became available in January 1984 [30] and are broadly applied to: prevent marine bioinvasions [31], conservation management planning [32], and especially to studies on climate changes [33, 34], predicting possible shifts on geographical distributions of key species [35].

The SDMs also can be used to calculate the relative adequacy of a given habitat occupied by a species and to estimate changes in such suitability over time [36]. In the present study, we applied SDMs to generate maps of Current Potential Habitat (CPH) and Future Potential Habitat (FPH) for *M. harttii* by the end of the 21st century. These maps indicate potentially suitable areas and estimate habitat gains and losses in the different climatic scenarios projected. The projections will serve as tools for management plans and reef conservation in the southwestern Atlantic reefs.

Materials and methods

Study area

The choice of the study area was based on a heuristic structure called **BAM** [37]. **B** represents the population dynamics (competition, predation, dispute over food or area) in the area where biotic parameters are suitable for the species. Estimation of these parameters would require a dense set of observations over large spatial extensions [38]. So we decided to neglect the effects of these biotic interactions on the modeling process. **A** represents mainly the abiotic conditions that do not depend on the presence or abundance of the species [39]. This geographic region is the fundamental niche of the species, which can potentially be invaded when both conditions are adequate ($A \cap B$) but the species has not yet been able to reach is represented by G' [38]. It defines the dispersal potential of a species if the barriers are removed [40]. The parts of the world that have been accessible to the species via dispersal over relevant periods are symbolized by **M** [40]. The subset of the fundamental niche that is actually represented on relevant landscapes ($A \cap M$) is the occupied area and can be defined as the existing fundamental niche [41]. Finally, this heuristic scheme then states that stable populations of a species will be found only in the region of intersection of **B**, **A** and **M**, ($B \cap A \cap M$) [37].

Barve et al. [40] emphasized the importance of **M** as the appropriate region through which models should be calibrated. If the fundamental niche extends beyond the environment boundaries represented in **M**, there may be truncation, which sub-characterizes niches and lead to different sets of problems for model transfer [42]. Increasing the extent also often includes absences that are more distant environmentally from the presences, but due to the limitations of **M**, makes the model look better than it actually is [40]. Using a larger study region (G') would prone the model to overfit environmental conditions present in the region where the species is known to occur, in situations referred as non-equilibrium distributions [43].

According to Owens et al. [42], models applied to centrally occurring species within **M** environments should not present problems with extrapolation, even in the presence of new conditions within a transfer region (G'). This may produce more realistic predictions of the potential distribution of a species [42].

We divided the study area into two regions: The first one (**M**) is the area containing all occurrence records of the species and also includes the priority areas for its conservation, according to the Brazilian Ministry of the Environment (Portaria N° 19, of March 9, 2016—ICMBio). **M** extends between the states of Ceará and Espírito Santo in Brazil [37, 40]. The second region (G') comprises the entire coastal zone of the Southwestern Atlantic Ocean, from the intertidal zone down to 100 m deep [44]. The model was calibrated in **M** and the potential habitat for the late 21st century was projected in G' (Fig 1).

Occurrence records

An extensive search was made in specialized literature (using the terms "Mussismilia", "harttii", "Brazil", and "Brasil"), with publications containing precise geographic information (latitude, longitude and/or georeferenced maps). Occurrence records with errors or lacking georeferenced were not used in the analyzes, resulting in a set of 147 records which were used to discuss the suitable areas provided by the models. The search focused on records of *M. harttii* from the last two decades, to reduce the loss of quality of data due to the action of time and dynamism in natural systems [45]. Sometimes, these data may be influenced by drastic phenomena, such as the local extinction of species [46] or changes in its distribution and abundance patterns [47]. Sampling bias on occurrence data is also common in more accessible

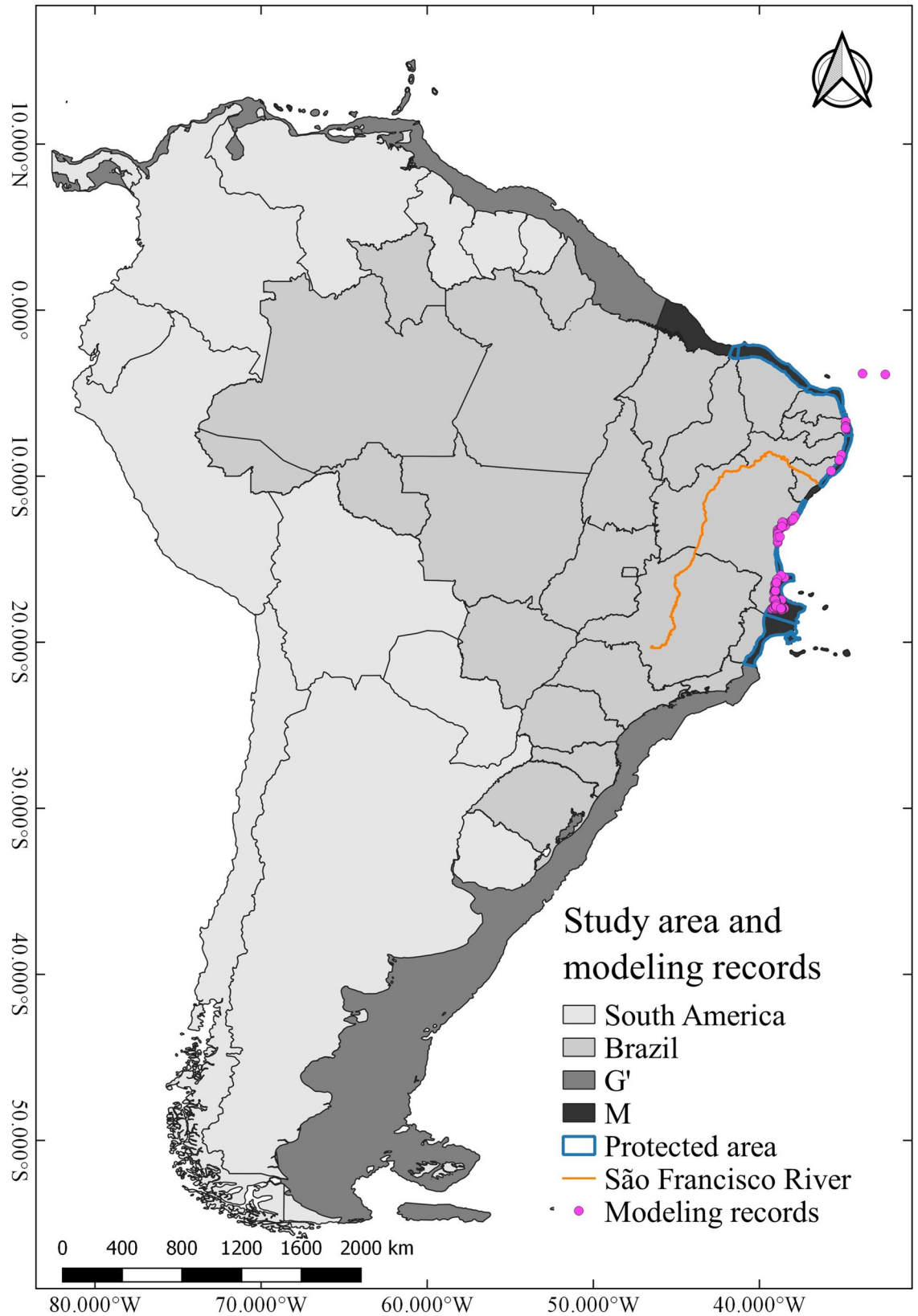


Fig 1. Map of the study area and occurrence records. Study area, including G' region (Southeast South American coast up 100 m), M region (calibration area), priority conservation area for *Mussismilia harttii* and modeling records (one point in each pixel of 1 km²).

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0211171.g001>

areas (more studied) because of regional interests [48]. This may reduce the model's ability to predict independence of the spatial data [49]. We used SDMtoolbox [50] to filter occurrence data by environmental heterogeneity. This gradual filtering method is useful in studies with reduced numbers of occurrences and also avoids data with habitats with habitats other than the known occurrence of a species. [50]. We calibrate the filter with radius of 5 km² for the raster of environmental heterogeneity, three numbers of heterogeneity of classes, maximum distance 25 km and minimum 5 km. At the end of the process, we obtained 102 (S1 Appendix) occurrence records to calibration model (CPH) and projection (FPH). These filtered occurrence records were called modeling records (Fig 1).

Species data collected *in situ*, from reefs located in the States of Paraíba, Pernambuco, Alagoas, Bahia, as well as independent species presence data, were not used during the modeling process calibration model (CPH), but *a posteriori* to evaluate the model. These occurrence records were filtered using the same procedure of the previous step. Finally, we obtained 33 filtered and independent records of the modeling records (S1 Appendix). Validation with data independent from the model ensures greater robustness in its evaluation [51]. These occurrence records are called evaluation records.

Selection of environmental layers

The environmental characterization variables provided by Bio-oracle (available at <http://www.bio-oracle.org>) were used. This global database provides *in situ* current and satellite-based oceanic information of the surface and seabed in a 30 arc seconds resolution (~ 1 km²) [23]. Bio-oracle also provides future variables based on the projections made by the International Panel on Climate Change (IPCC) for 2100 [52], in scenarios with different concentration levels of greenhouse gases [53]. In this study, we used the benthic Bio-oracle variables that were produced with an interpolation process, considering the geographic position and the depth of the cells, as inferred from a bathymetric layer.

Projections of the IPCC for 2100, developed by different research groups [54, 55], provide likely ranges of global temperatures in future scenarios according to population, economic growth and carbon use. These projections, called Representative Concentration Pathways (RCPs) [44], were used to model the FPH for *M. harttii* in two different scenarios: stabilization of emissions (RCP 4.5) and increase in emissions (RCP 8.5) [56, 57].

To ensure model transfers for the future, we focused on the calibration and extrapolation of models in climate variables [58]. These climate models are defined as part of the fundamental ecological niche or "climatic niche", predicting the potential extent of organisms in altered climate, but do not considering the dispersion of species [59]. It is possible to couple bioclimatic envelope models to dispersion simulations [60]. In this study, we incorporated the current velocity variable provided by Bio-oracle for 2100 and the oceanic bathymetry provided by Natural Earth (available at <http://www.natureearthdata.com>), which is a limiting factor for the dispersion and resilience of the species [20].

The number of variables used may depend on the number of occurrence records [61], and when there are few records, such as endemic or threatened species, a small number of variables may be sufficient [62].

We submit these variables to two PCAs (supplementary material) to identify: (1) which variables have greater importance to the model ($r > 6$), excluding those with little relevance

Table 1. Details about the five variables used in the modeling process.

Set	Variables			Set	Variables		
1	temp_max	veloc_lt_min	salin_range	8	temp_range	temp_max	bathymetry
2	temp_range	veloc_lt_min	salin_range	9	temp_range	temp_max	veloc_lt_min
3	temp_range	veloc_mean	salin_range	10	temp_range	temp_max	veloc_mean
4	temp_max	veloc_mean	salin_range	11	temp_max	veloc_mean	bathymetry
5	temp_max	bathymetry	salin_range	12	temp_max	veloc_lt_min	bathymetry
6	temp_range	bathymetry	salin_range	13	temp_range	veloc_lt_min	bathymetry
7	temp_range	temp_max	salin_range	14	temp_range	veloc_mean	bathymetry

Table 1. Environmental variables grouped 14 sets used to construct the models for Current Potential Habitat of *Mussismilia harttii*. Abbreviations: temp_max (maximum temperature), temp_range (temperature range), veloc_lt_min (long-term minimum mean current velocity), veloc_mean (mean current velocity) and salin_range (salinity range).

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0211171.t001>

($r < 6$), and leaving a set of seven climatic variables (S2 Appendix); (2) how many variables, from the seven remaining, explain 100% of the environmental space of **M**. The second PCA showed that it is possible to explain more than 99% of the environmental space of **M** using only three variables (S2 Appendix).

We used Mobility-Oriented Parity (MOP), available at the “ntbox” package [63], to identify areas of strict extrapolation and also to calculate the environmental similarity between the calibration and projection regions (**M** and **G'**) [42]. Only five of the seven climatic variables available at Bio-oracle had environmental similarities between **M** and the same region of **M** in **G'**.

Finally, we add the bathymetry to the five remaining environmental variables and grouped these six variables into 14 sets, each with three variables (Table 1) that had no correlation [64] greater than 7.9 with each other (S2 Appendix), all ecologically or physiologically relevant [48].

Modeling process approach

The maximum entropy approach MaxEnt v. 3.3.3 [65, 66, 67] was used to model the potential distribution of *M. harttii*. MaxEnt is one of the most widely used algorithms for SDMs [68], because it presents consistent predictive performance compared to other algorithms [69], especially when the number of occurrence points is low [51, 70]. Maxent also resolves truncation issues via a more conservative assumption that is termed ‘clamping’. When a pixel has a value for a given variable outside the range covered by the model (calibration model), is given to that pixel the closest value of the pixel present for that variable in the model [43].

Traditionally, the task of choosing the best parameter values has been considered a challenge for these models [71]. We used the “ENMeval” package [72] to choose the best parameter values. For each set of variables, 48 models were constructed [73] through the dismo package [74], using the three variables of each set, modeling records (using checkerboard2 for partitioning of occurrence data), maximum background number (10000) and using the following parameter settings: multiplayer regularization values (0.5–4.0 with 0.5 intervals), six resource class configurations: L, LQ, H, LQH, LQHP and LQHPT (where L = linear, Q = quadratic, H = hinge, P = product and T = threshold). The Jackknife function of MaxEnt [75] was used to identify the percentage of contribution for each variable. The best model for each set of variables (Table 1) was chosen based on the lowest Akaike Information Criterion (AICc) values [76]. The Akaike information criterion is an important metric in ecological niche modeling [77], but it is necessary to use other statistical criteria to evaluate the performance of the model through independent data [78].

Evaluation of the models

The Area Under the Receiver Operating Curve (AUC-ROC) is the most common metric to evaluate the accuracy of models [79]. AUC values ≤ 0.5 indicate that the model failed to perform better than random expectations, whereas values close to 1 indicate a good performance of the model [80]. In practice, the AUC-ROC is calculated based on a series of trapezoids [81], with the curve essentially "connecting the points" representing the different thresholds of the prediction [82]. This approach is used when input data is partitioned, in this case into training and test data [83]. When biotic data are divided into presence and absence (background), the AUC measures the discriminatory ability of the model to correctly predict the origin of these data if randomly selected [51].

Although the use of AUC-ROC for model evaluation is not questioned herein [84], we additionally used the partial ROC (AUCratio) to choose the best model. AUCratio is an independent cutoff threshold metric where significant values are above 1 [85]. The AUCratio is a ratio between the predicted model AUC and null expectation [82] that a model generated with random data does not have a better prediction than the models generated with the input data [86]. We calculated the ratio of AUCrandon (at level of 0.5) and the AUCatual (calibrating 5% of omission and 1000 bootstrap interactions) using the predicted distribution model [68] and evaluation records, through the package "ntbox" v.0.2.5.3 [63] for Rstudio [87], to ensure greater robustness in model analysis [88].

The best model was designed for the two future scenarios (RCP 4.5 and RCP 8.5), within the G' region, through the "predict" function available in the dismo package [74].

Suitability area

Based on threshold values (S3 Appendix), the continuous maps of CPH and FPH were transformed into binary maps of suitability or probability [89], in which pixels are classified as "adaptive / presence" and "non-adaptive / absence" [51]. Through the maps with the presence pixels, we calculated the total area, the lost, gained and maintained areas. Additionally, we also calculated those areas in the depths of 0 to -20, -20 to -50, -50 to -75, and -75 to -100 meters. All area analyzes (CPH and FPH) were developed in the M region.

Results

The variables used to model CPH (set 12) were, in decreasing order of contribution: long-term minimum mean current velocity (42.7%); bathymetry (31.9%) and maximum temperature (25.4%) (S3 Appendix).

The maximum training sensitivity plus specificity cloglog threshold used to generate the binary maps maximized the sensitivity and specificity of the model [90]. This threshold is best suited for studies on rare or endangered species [86], as it reduces the over-prediction rate and selects only areas with high environmental suitability [51]. The thresholds of CPH (0.314) and FPH (RCP 4.5–0.314 and RCP 8.5–0.241) show that a random prediction in a fraction of the same area does not have a better prediction than the points used in the test step [86].

The CPH of *M. harttii* was constructed using the parameters LQHPT and 0.5 regularization multiplayer (S4 Appendix). It represents a suitable area corresponding to 0.276% of the M area (Fig 2; Table 2). The sites north of the São Francisco River show a smaller suitability (21.1%) (Fig 2A and 2B; Table 2), whereas the largest suitable areas are concentrated southwards the São Francisco River (77.9%) (Fig 2C and 2D; Table 2). The AICc (S4 Appendix) and AUCratio (S5 Appendix) of the model were 0 and 1.516141349, respectively.

The two future distribution scenarios for *M. harttii* (RCP 4.5 and RCP 8.5) were characterized by the loss of suitable areas in relation to CPH in the M region (RCP 4.5 46% and RCP 8.5

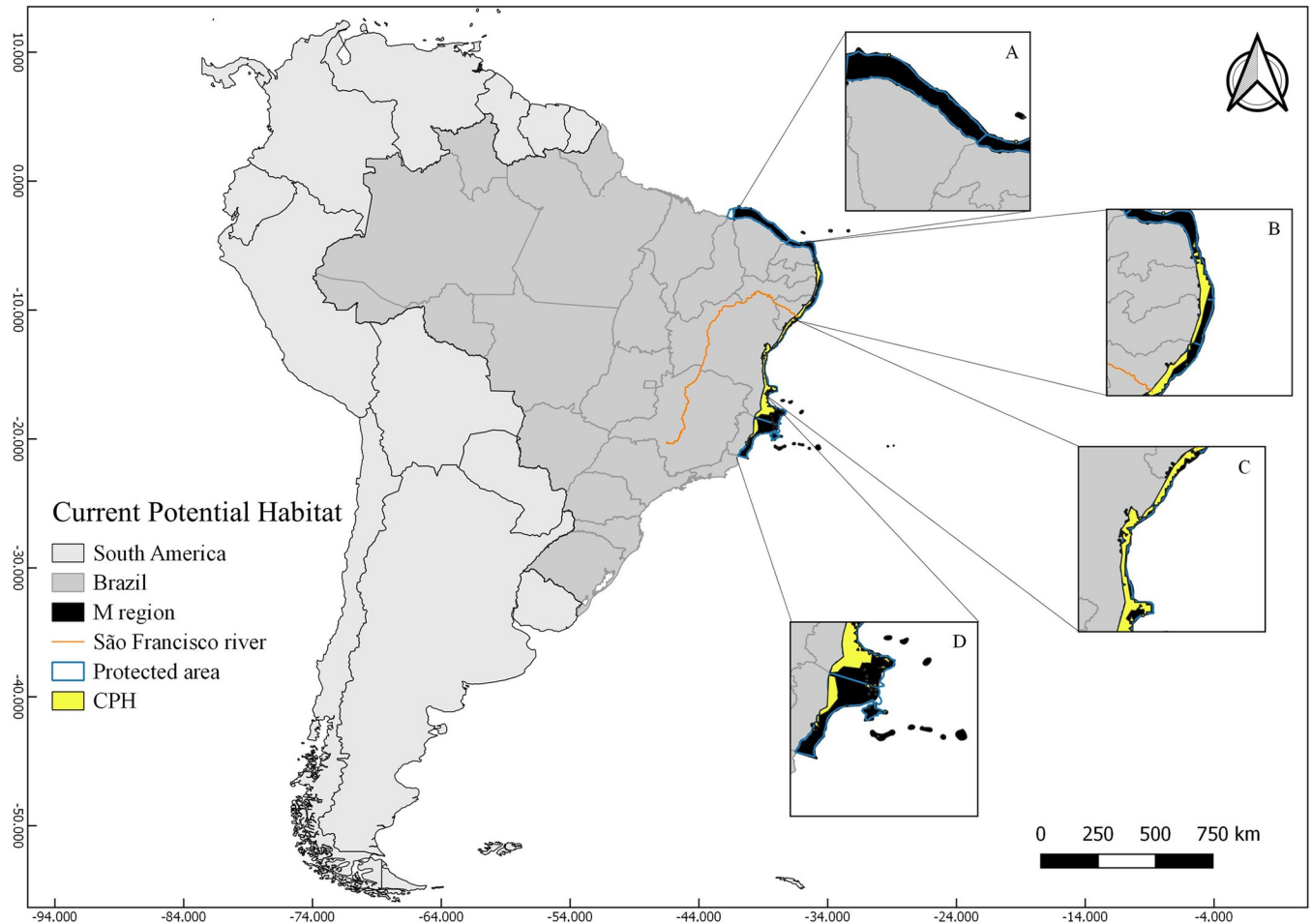


Fig 2. Map of current potential habitat (CPH) of *Mussismilia harttii*. Highlighted figures (A, B, C and D) show the different areas in the M region: A) Ceará and north of Rio Grande do Norte States; B) South of Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco and north of Alagoas States; C) South of Alagoas and north of Bahia States; D) south of Bahia and Espírito Santo States.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0211171.g002>

59%) (Table 2). Although there were losses in the areas to the north and south of the São Francisco River, the reduction of the total suitable area was greater in the northern limit of the distribution, and the gain of new areas in the southern portion (Figs 3 and 4). In all FPH scenarios, the maximum temperature was the variable with the greatest contribution to the models (> 35%), followed by the current velocity (> 33%) and bathymetry (>29%).

In a scenario in which the emissions of greenhouse gases stabilize (RCP 4.5), the FPH of *M. harttii* represents a suitable area corresponding to 39.3% of the CPH (Fig 3; Table 2) (). The

Table 2. Areas of suitable habitats.

	total area	north	south	New area		Kept area		Lost area	
				north	south	north	south	north	south
CPH	52610	11431.2	41010.5						
RCP 4.5	20712.3	222.8	20489.4	183.4	18323.2	39.4	2167.3	11391.7	38842.6
RCP 8.5	28378.2	807.8	27570.3	663.7	25664.6	144	1903.8	11287.1	39105.7

Table 2. Approximate values of current potential habitat areas (CPH) and future potential habitat areas (FPH) for *Mussismilia harttii* in two different scenarios of climatic projections for the year 2100 (RCP 4.5 and 8.5); including the new, lost and kept areas in each region: north and south of the São Francisco River.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0211171.t002>

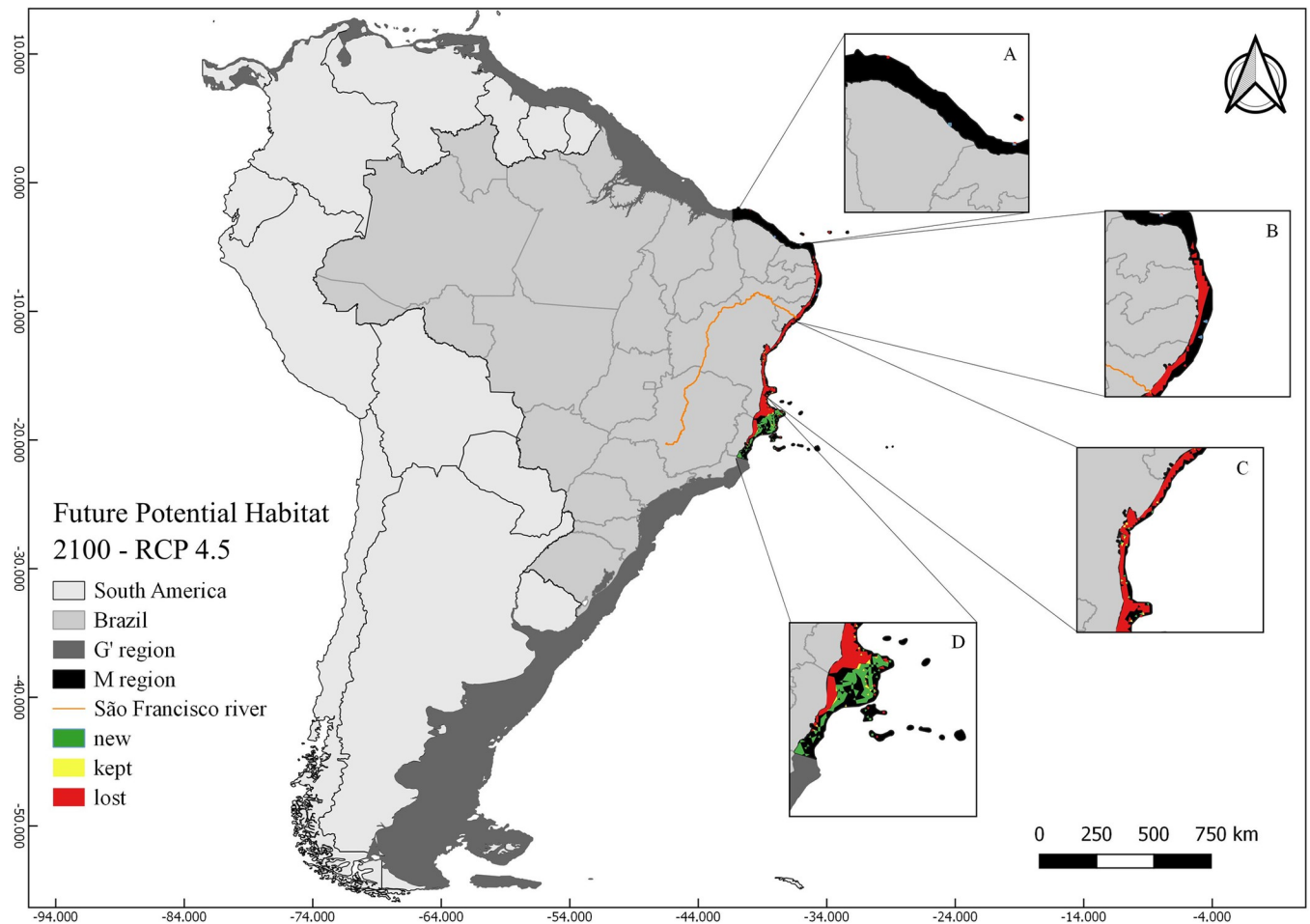


Fig 3. Map of future potential habitat (FPH) of *Mussismilia harttii* in a scenario of stabilization of greenhouse gas emissions (RCP 4.5) in the year 2100. FPH includes regions with kept, new, and lost suitability compared with the present (CPH). Highlighted figures (A, B, C, and D) show the different areas in the M region: A) Ceará and north of Rio Grande do Norte States; B) South of Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco and north of Alagoas States; C) South of Alagoas and north of Bahia States; D) south of Bahia and Espírito Santo States.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0211171.g003>

sites northwards of the São Francisco River have a smaller suitable area (1.1%) (Fig 3A and 3B; Table 2), while the largest areas of adequacy are concentrated southwards of the São Francisco River (98.9%) (Fig 3C and 3D; Table 2). The AICc (S4 Appendix) and AUCratio (S5 Appendix) of the model were 0 and 1.720858124, respectively.

In a scenario with increased greenhouse gas emissions (RCP 8.5), the FPH of *M. harttii* represents a suitable area corresponding to 53.9% of the CPH (Fig 4; Table 2) increasing 88% of the CPH). The sites north of the São Francisco River again shows a smaller area (2.9%) (Fig 4A and 4B; Table 2), whereas the largest suitable areas are concentrated southwards of the São Francisco River (97.1%) (Fig 4C and 4D; Table 2). The AICc (S5 Appendix) and AUCratio (S4 Appendix) of the model were 0 and 1.459161766, respectively.

Both current and future suitable areas for *M. harttii* are mostly within the Preservation Area for this species, with exception of Todos os Santos Bay, Bahia State (Figs 2, 3 and 4C). The two scenarios of future (year 2100) distribution of the species showed bathymetric expansion towards deeper areas, mainly in the southern portion of its distribution, with a latitudinal restriction by the loss of suitable areas in its northernmost limits (Figs 3 and 4; Table 2).

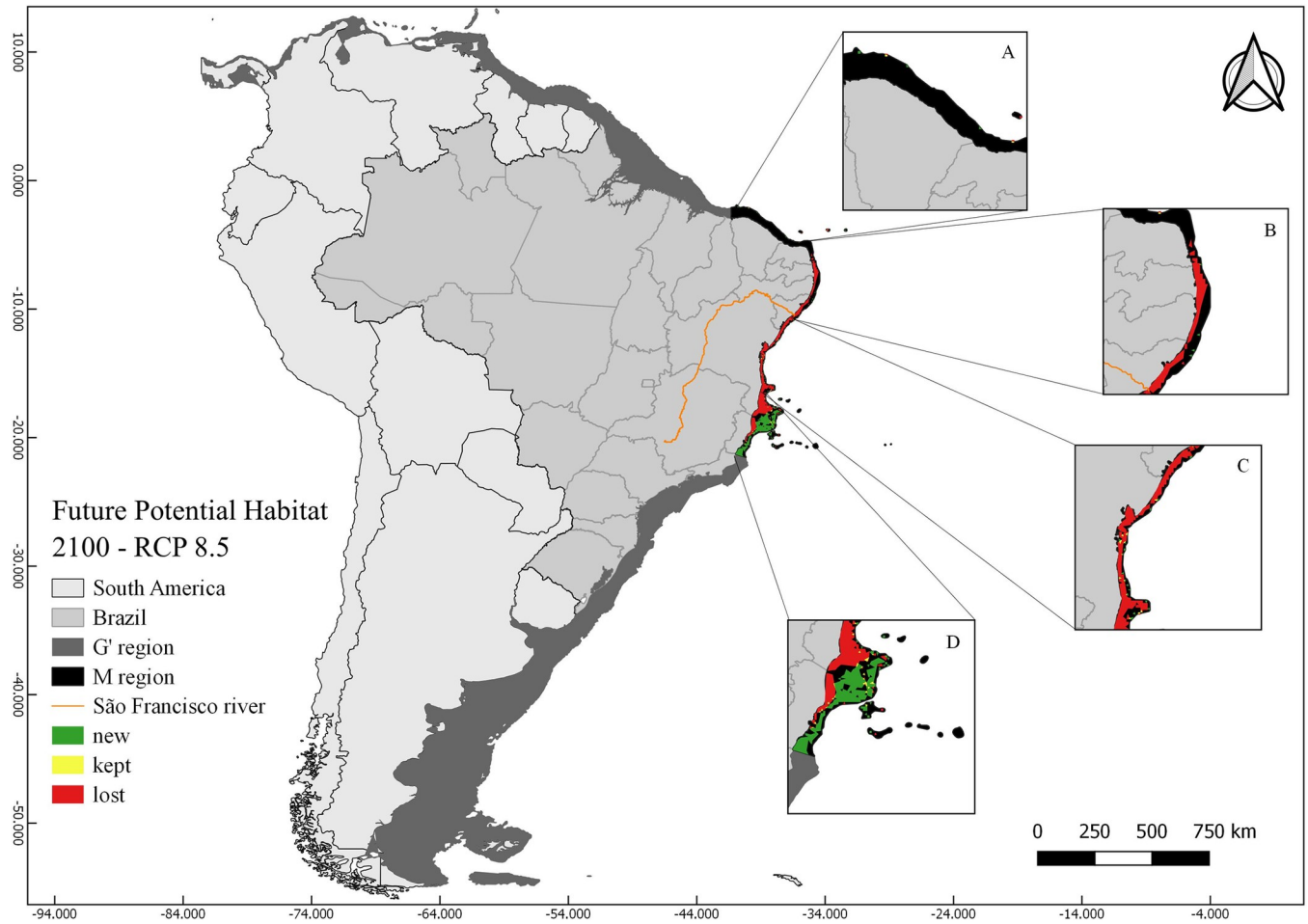


Fig 4. Map of future potential habitat (FPH) of *Mussismilia harttii* in a scenario of increase of greenhouse gas emissions (RCP 8.5) in the year 2100. FPH includes regions with kept, new, and lost suitability compared with the present (CPH). Highlighted figures (A, B, C, and D) show the different areas in the M region: A) Ceará and north of Rio Grande do Norte States; B) South of Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco and north of Alagoas States; C) South of Alagoas and north of Bahia States; D) south of Bahia and Espírito Santo States.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0211171.g004>

Table 3. Areas (km²) of suitable habitats by depth ranges.

CPH	Depth	0–20	20–50	50–75	75–100													
	north (km ²)	5827.6	3719.6	77.3	38.3	New areas (km ²)				Kept areas (km ²)				Lost areas (km ²)				
	south (km ²)	19653.1	16529.7	715.8	123.8	Depth (m)	0–20	20–50	50–75	75–100	0–20	20–50	50–75	75–100	0–20	20–50	50–75	75–100
RCP 4.5	North (km ²)	72.3	47.1	18.8	5.4	0	0	1.1	1.1	5715.7	3648.4	73.7	36.9					
	South (km ²)	1218.3	12563.7	4071.6	142.6	462.7	1411.2	126.7	18.7	19212.8	15125.6	589.5	105					
RCP 8.5	North (km ²)	39.5	82.5	38.9	19.9	0	5.1	13.7	8.4	5715.7	3643.3	61.2	29.6					
	South (km ²)	2103.2	12346.6	9861.9	494.9	283.1	1310.2	158.6	16.8	19392.5	15226.4	557.5	106.9					

Table 3. Approximate values of current potential habitat areas (CPH) and future potential habitat areas (FPH) for *Mussismilia harttii* in two different projected climatic scenarios for the year 2100 (RCP 4.5 and RCP 8.5). North and south of the São Francisco River arranged in four depth ranges.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0211171.t003>

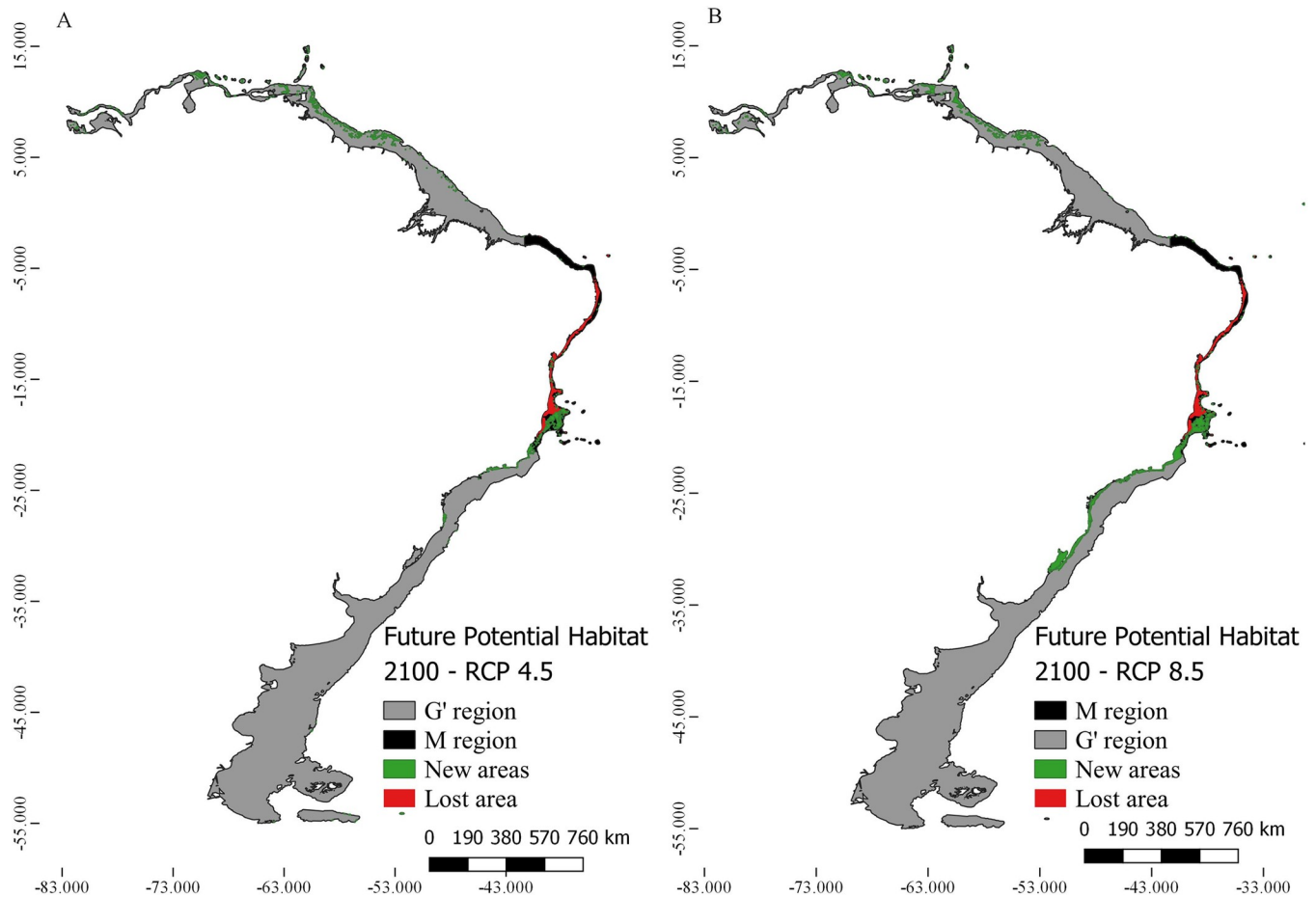


Fig 5. Map of future potential habitat (FPH) of *Mussismilia harttii* in two scenarios of greenhouse gas emissions (RCP 4.5 and RCP 8.5) in the year 2100. The map includes the area of study (G'), area (M), the FPH in the two future scenarios in the entire study area (G') and the area lost in relation to CPH.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0211171.g005>

In the current scenario (CPH), ~ 54% of the suitable areas are shallower than 20 m deep, ~ 43% between 20–50 m, ~ 2% between 50–75 m and ~ 1% between 75–100 m (Table 3). In the two future scenarios (RCPs), > 40% of the new areas suitable for the species were concentrated between 20 m and 50 m and > 19% between 50 m and 75 m, mostly to the south of the São Francisco River (Table 3).

In summary, future scenarios show a loss of suitable areas for the persistence of the species in relation to CPH in the M region (RCP 4.5 46% and RCP 8.5 59%). There is also a prominent shift of suitable areas to the south of the M region (Figs 3 and 4). In contrast, there is a massive increment of suitable areas towards deeper waters (50–75 m) (1023% in RCP 4.5 and 1229% in RCP 8.5), mainly in the southern portion of its distribution, at the Abrolhos Bank (off Espírito Santo State) (Table 3).

The two future scenarios showed areas with potential habitat outside of the M region. The FPH in the RCP 4.5 scenario has 44883.4 km², whereas FPH in the temperature increase scenario (RCP 8.5) has 77694.3 km² outside the area M (Fig 5). These potential areas outside the M region are located in the north of the Amazon River (North Brazil and Guianas) (up to 14° N latitude) and in the southern Brazilian coast (up to 32° S latitude).

Discussion

Visualization and Interpretation of ecological niche models

Predicting and mapping potential suitable habitats for threatened and endangered species is critical for monitoring and restoring their natural populations [91]. In this sense, a modeling approach is an effective tool to predict the direction of contractions and expansions of species distribution [92], producing probability maps for the presence or relative suitability of a species [93].

Besides elevated CPH validation indexes, literature data (not geo-referenced and therefore not used in the model) also record *M. harttii* in areas indicated by the model as suitable for the species, such as the southern portion of the Abrolhos bank (Espírito Santo State) [94]. A model that fails to omit known points of presence is less accurate than those predicting unknown inhabited areas [95]. These unknown areas provide a precise representation of the spatial extent of habitable conditions for the species [82].

Although the FPH of the species (Fig 5) extends beyond the calibration area of the model (M), it was already expected an area of potential species habitat larger than the real distribution [65]. Consequently, projections beyond the time interval of a training dataset (distribution in future dates) require cautious interpretations to avoid possible misinterpretations [96]. Such caution is because AUC values tend to increase when the selected background area is larger than the observed current habitat of a species [97]. Although the AUC values (close to 1) showed that the models performed very well with the results [90, 91] (better than any model generated with a set of random predictors [83]), it was necessary to use a different approach to evaluate the models. In the AUC metric, the weight of commission errors is much lower than that of omission errors, which makes it an inappropriate performance measurement [98].

The AUCratio also showed a good performance of the model, with values above 1 [82] and close to 2. These results allowed us to evaluate the statistical significance of the AUC itself [98]. In this way, it is more appropriate to evaluate the model performances [84]. The thresholds used to generate the binary maps are best suited for applications in ecological niche templates [87] [39] by better predicting independent occurrence data [46] [99] [100].

Environmental variables and *M. harttii*'s habitat

Even though the effects of each environmental variable on the population dynamics are unknown [101], the variables chosen to model the habitat suitability for *M. harttii* are in accordance with default conditions in previous studies on anthozoans [102].

Current Potential Habitats for *M. harttii* were mostly influenced by current velocity, bathymetry and temperature, respectively. Nutrient uptake in coral reefs is directly affected by current speeds [103], which shape their distribution in both shallow and deep waters [104]. The M area is under the influence of the Brazilian and the North Brazilian Current [105]. Studies on genetic connectivity with the genus *Mussismilia* (*M. hispida*) showed that these currents may consist in a barrier to coral dispersal [106]. In shallow reefs, currents cause constant sediment resuspension, which influences the coverage and composition of benthic organisms [107], changing the visibility of water [108], influencing the microbial community of corals [109] and the behavior of the coral larvae during the nesting phase [110]. Considering that most records of *M. harttii* result from shallow reefs, it is expected that the species is rather influenced by sediment resuspension. Despite Brazilian corals as a whole are resistant to the input of terrigenous sediments and to relatively turbid waters [101], *M. harttii* has preference for clear waters, in which it is more abundant [111].

Temperature, salinity and light have major effects on where reef-building corals grow [112]. Despite the temperature showed the lowest contribution for the CPH, it is undoubtedly

determinant for the future persistence of coral species, as 50% of these corals are threatened by climate changes [11, 12]. Our results also show the importance of temperature in the FPH for *M. harttii*. This species suffers thermal stress in temperatures higher than 31.0°C, leading to long-term damage or death [113]. In fact, a recent study reported massive coral bleaching events in temperatures above 27° in Abrolhos reefs [114], which concentrate most records of *M. harttii* in the present study (Fig 1). Climate change-related increase of temperature will affect wind regimes, ocean circulation and, consequently, precipitation and continental runoff, directly affecting the salinity in coastal waters [115, 116]. That may explain the spatial reduction in shallow waters projected in the FPH, and the increase in deeper zones. However, such habitat shifting can be related to several factors.

Another important factor is the competition with algae (macroalgae and filamentous algae). These organisms dominate Brazilian benthic communities on reefs down to 15 m deep [117]. Algae are favored by anthropic impacts, such as reduction of herbivorous/grazer fishes by overfishing, and increase of land nutrient discharges [118, 119]. Thus, in future scenarios, algae will likely continue to be favored, and its competition with corals tends to reduce coverage of the later in shallow waters. In contrast, besides less light availability, deeper areas would be less susceptible to the influence of runoff, temperature and salinity changes. Despite the lack of earlier baselines for Brazilian benthic communities, it is possible to affirm that the current scenario is result of a sum of anthropic impacts, as studies back in the 1960's describe distinctive zonation and coverage in these communities [120].

Current distribution of *M. harttii*

Most of the current suitable distribution area for *M. harttii* (CPH) is south of the São Francisco river, where most published records are concentrated. Despite records in the coast of the Espírito Santo State (~ 19°S) were not used in our analyses, that area is known as the southernmost distribution limit for the species [111], with the highest percentage of CPH. That region coincides with a center of diversity within the Brazilian Province (20°S to 23°S), as indicated for benthic organisms, such as algae, invertebrates and fishes [117, 121, 122, 123]. That center is favored by the confluence of currents in the Brazilian coast, creating a transition zone between tropical and subtropical diversity [117]. Despite a limited number of records of *M. harttii* and a smaller percentage of CPH to the north of the São Francisco River, the species is the main reef-builder northwards the São Francisco river [14].

Most records of *M. harttii* are from shallow reefs, between 2 and 6 meters [120] and consequently close to the coast. However, scattered records show this species occupying deeper reefs (up to 25 m) [94] and even at mesophotic depths [20]. Similarly, most of the CPH is concentrated in shallow waters (0–20 m), but with deeper suitable habitats commonly occurring, especially in the southern portion of species distribution. Most of current records of the species are within the Abrolhos Bank, in the East coast of Brazil (16° 40' – 19° 40'S and 37° 20' – 39° 10' W), which harbour on of the most rich na extensive coral reef system in the South Atlantic [94, 124]. The area is composed by a mosaic of protected areas, as well as several distinct environments, such as biogenic reefs, euphotic and mesophotic reefs and rhodolith beds [94]. The records are mainly concentrated in the shallow areas of the bank, but some came from southern deeper reefs, between 12 and 25 m (Espírito Santo State), a less studied area [94].

Mussismilia harttii's response to climate change by the end of the 21st century

Future distribution models (RCP 4.5 and RCP 8.5) of *M. harttii* showed expansion of suitable areas, towards deeper sites where there are few records of this species. Concomitantly, there

was a reduction of suitable shallow water areas, especially at the northeast distribution limit, which suffered the greatest losses (Figs 3 and 4). It is a more concerning fact if we consider that the species is the main reef-building coral in northeastern Brazilian reefs [14].

A recent study on *M. harttii* [125] estimates a decline of its populations in their current geographic range in shallow waters. Our results also indicate the same in a future scenario (RCP 8.5) with a loss of 98.5% of the current suitable area (~ 25480.7 km² in shallow waters (0–20 m), concentrated mainly in the northeast distribution of the species (Table 3). Conversely, the results show a 1270% increase at deeper areas (50 m–75 m) in future scenario (RCP 4.5) (Table 3). Thus, in a future scenario, the species would lose suitable habitats in coastal shallow sectors, followed by a gain of deeper habitats, which could serve as refugia in face of climate changes, if other environmental conditions such as luminosity, salinity and others are favorable [112].

Areas with potential habitat for *M. harttii* outside the M region in the two future scenarios, such as the northern coast of South America and the southern coast of Brazil, may be inaccessible due to geographic barriers for coral dispersion. These include colder water masses in the region of Cabo Frio (Rio de Janeiro), to the south [16], and the plumes of São Francisco [126] and the Amazon rivers [127], to the north. In compensation, deeper potential habitats for *M. harttii* within the M region are mostly concentrated in the Abrolhos Bank, which might serve as refuge areas in future climate change scenarios.

Deep sea refugia strategy

The “deep reef refugia hypothesis” (DRRH) considers that coastal anthropic impacts and thermal stress effects are progressively reduced with depth [128, 129]. Therefore, mesophotic coral ecosystems, between 30 and 150 m, have been treated as important refugia for shallow reefs diversity [130, 131], temporarily supporting coral populations from shallow-reefs under stress conditions [132]. Such areas would provide shelter in which these populations might persist in a long time [129], and from which would subsequently expand [133], recovering previously damaged areas [117, 134].

The reduction of shallow suitable areas and increase of deeper habitats suggest the potential of *M. harttii* for using mesophotic reefs as refugia, ensuring its subsistence. However, the DRRH is more adequate for species with wide depth distribution ranges [117] and presupposes larvae exchange between deep and shallow populations [135], which have been demonstrated to be local and species-specific [136]. Despite *M. harttii* is particularly representative in shallow waters (2–6 m), scattered records show this species occupying deeper reefs (up to 80 m) [20, 94, 137] (S6 Appendix), which reinforces the potential of the species to occupy deep mesophotic areas.

Even showing wide depth ranges, connectivity between coral populations is not always continuous along bathymetric gradients [134]. Consequently, it is still unknown if deeper populations of *M. harttii* would serve as genetic stocks for shallow waters, as most of its deep records are sparse and rare [135]. In any case, the expansion of deeper suitable areas may result in the expansion of deeper populations of *M. harttii*, regardless of the maintenance of coastal populations. In case of connectivity, such refugia would contribute for the recolonization of the coastal zone affected.

Studies using of global climate models mostly suggest that few shallow coral species will persist under a sea surface temperature increase of 2 °C in the next one hundred years [138]. Nevertheless, given the current slowness in mitigation measures, it is expected an increase of 3.1 °C in the same period (RCP 8.5) [139]. In such scenarios, identify and protect deep sea refugia must become priorities for species conservation [131], considering the various factors defining a potentially true refuge [140].

Threats and perspectives for conservation

The main global threats to coral species are related with greenhouse gas emissions (RCP), especially CO₂ [118]. Effects of such impacts have led to decline of biodiversity in reefs of Brazil and of the world, through increase of sea temperature and ocean acidification [11]. Local impacts boost these effects through higher sedimentation, multiple biological invasions, bleaching, coral diseases and, consequently, loss of diversity on reef environments [11, 141, 142, 143]. Such impacts are frequently related to disorganized urban growth, pollution, messy tourism practices and overfishing [144, 145, 146]. In the literature *M. harttii* used to be described as forming extensive bands on coastal reefs, showing colonies usually up to 1 m in diameter [120]. Currently, this is a rare scenario for most of these reefs, which often have a low coral coverage, not corresponding the descriptions of the 1970's.

Environmental changes have triggered reorganizations in reef ecological relationships, zonation and dominance, in processes also called *phase-shifts* [147]. In most reefs, for example, scleractinian dominance have been replaced mainly by macroalgae [119], octocorals [148], sponges [149] and/or zoanthids [150, 151, 152], the latter is the case of the Brazilian reefs [124]. In these reefs, *M. harttii* is also threatened by the dominance of invasive species, such as *Tubastraea* spp. [153], which further compromises its resilience of shallow reefs.

The accelerated loss of biodiversity and habitats is one of the worst crisis of the present time, as evidenced by the ever increasing species red lists. All current and future scenarios showed herein alert for the relevance of the endemism and the role of *M. harttii* as a reef builder in Brazilian reefs. Currently, the species is classified as “in risk of extinction” [19], and the perspective of reduction of suitable shallow areas highlight the urgency of priority conservation measures. Future environmental politics, therefore, must focus not only in the recovery of coastal populations, but also on the conservation of mesophotic coral ecosystems (MCE's). Despite being less affected by climate changes, MCE's are impacted by human activities, such as fisheries, mining and drilling [136, 154] and measures to protect deeper ecosystems should be prioritized in environmental policies for marine conservation, especially in Brazil.

Conclusions

This research showed the efficiency of SDMs to predict areas with potential habitat to *M. harttii* in the present scenario and in two future scenarios for the end of the 21st century. The results showed a significant reduction of the area with potential habitat for the species. The largest area of the FPH for *M. harttii* is concentrated in deeper waters, especially within the Abrolhos bank, one of the most important areas for biodiversity conservation in the South Atlantic [141]. Despite having several protected areas, Abrolhos still suffers anthropic impacts, which tend to increase in the next decades, by activities such as port expansion, overfishing, mining and oil/gas extraction. Therefore, it is essential to ensure viable refuges not only for the endangered *M. harttii*, but for all Brazilian coral species, given the expected climate change scenarios. Thus, an expansion of protective measures focused on mesophotic reefs, especially in the Abrolhos Bank, is essential and urgent.

Supporting information

S1 Appendix. Occurrence records used to generate maps of Current Potential Habitat and Future Potential Habitat (modeling records) and records to evaluation the models (evaluation records). Georeference (latitude and longitude), source and author of occurrence records used to generate the CPH and FPH models and for evaluation the models. (XLSX)

S2 Appendix. Principal Component Analysis and Pearson correlation. Result of the analyzes used for the selection of environmental variables.
(XLSX)

S3 Appendix. Maxent output of Current Potential Habitat and Future Potential Habitat. Maxent output with values of threshold, AUC, percentage of the predicted area and number of occurrences used to generate the Current Potential Habitat and Future Potential Habitat model.
(XLSX)

S4 Appendix. Results of Ecological Niche Models evaluation (ENMeval). Output from the ENMeval package of the model used for CPH (best model) and general values of 14 for each set of variables.
(XLSX)

S5 Appendix. Output of the ntbox used to evaluate the AUCratio of CPH and FPH. Values of AUCratio for a AUCrandon (at level of 0.5) and the AUCatual (calibrating 5% of omission and 1000 bootstrap interactions).
(XLSX)

S6 Appendix. Unpublished work. Cordeiro, RTS; Amaral, FMD. Ocorrência de cnidários construtores de recifes em ambientes de profundidade no Nordeste do Brasil. In: Abstracts of XIV Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar, 2011, Balneário Camboriú - SC, Brazil.
(PDF)

Acknowledgments

We thank who collaborate with advising and collection of data used herein: Maude Gauthier (Sherbrooke University), Catherine George (Sherbrooke University), David Montenegro, Rafael Brandão, Erika Santana e David Oliveira. Gratitude to all boatmen, *jangadeiros* (especially to Bal) and fishermen of Northeast from Brazil, which make this work possible.

Author Contributions

Conceptualization: Umberto Diego Rodrigues de Oliveira, Paula Braga Gomes, Carlos Daniel Pérez.

Data curation: Umberto Diego Rodrigues de Oliveira, Ralf Tarciso Silva Cordeiro, Gislaine Vanessa de Lima.

Formal analysis: Umberto Diego Rodrigues de Oliveira.

Funding acquisition: Carlos Daniel Pérez.

Investigation: Gislaine Vanessa de Lima.

Methodology: Umberto Diego Rodrigues de Oliveira, Gislaine Vanessa de Lima.

Project administration: Carlos Daniel Pérez.

Resources: Paula Braga Gomes, Ralf Tarciso Silva Cordeiro, Carlos Daniel Pérez.

Software: Umberto Diego Rodrigues de Oliveira.

Supervision: Carlos Daniel Pérez.

Validation: Umberto Diego Rodrigues de Oliveira, Carlos Daniel Pérez.

Visualization: Paula Braga Gomes.

Writing – original draft: Umberto Diego Rodrigues de Oliveira, Ralf Tarciso Silva Cordeiro.

Writing – review & editing: Paula Braga Gomes, Ralf Tarciso Silva Cordeiro, Carlos Daniel Pérez.

References

1. Huang C, Mørlighem JÉ, Cai J, Liao Q, Pérez CD, Gomes PB, et al. Identification of long non-coding RNAs in two anthozoan species and their possible implications for coral bleaching. *Sci Rep*. 2017; 7(1): 5333. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-02561-y> PMID: 28706206
2. Harley CDG, Hughes AR, Hultgren KM, Miner BG, Sorte CJB, Thornber CS, et al. The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecol. Lett*. 2006; 9(2): 228–241. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00871.x> PMID: 16958887
3. Sartor D. Dinâmica temporal e influência de variáveis ambientais no recrutamento de peixes recifais do Banco dos Abrolho, BA, Brasil. PhD Thesis, Universidade de São Paulo. 2015. Available from: <http://www.teses.usp.br/teses/disponiveis/41/41134/tde-29092015-140146/pt-br.php>.
4. Nogueira MM, Neves E, Johnsson R. Effects of habitat structure on the epifaunal community in *Mussismilia* corals: does coral morphology influence the richness and abundance of associated crustacean fauna? *Helgol Mar Res*. 2015; 69(2): 221.
5. Canário R, Badaró MF, Johnsson R, Neves EG. A new species of *Troglocarcinus* (Decapoda: Brachyura: Cryptochiridae) symbiotic with the Brazilian endemic coral *Mussismilia* (Anthozoa: Scleractinia: Mussidae). *Mar Biol Res*. 2015; 11(1): 76–85.
6. Santos PS, Soledade GO, Almeida AO. Decapod crustaceans on dead coral from reef areas on the coast of Bahia, Brazil. *Nauplius*. 2012; 20(2): 145–69.
7. Soares R. Duas novas espécies de crustáceos associados a *Mussismilia* Ortmann 1890 (Cnidaria, Scleractinia) no litoral da Bahia, Brasil. MSc Thesis, Universidade Federal de Bahia. 2013. Available from: <http://www.repositorio.ufba.br/ri/handle/ri/13063>.
8. do Nascimento CW, Alves AM, dos Santos AA, de Almeida Almeida WR, Brito KL, Oliveira IS, et al. Checklist of phytobenthos from Boipeba Island, Bahia, Brazil, emphasizing the morphological features of *Nitophyllum punctatum* (Rhodophyta, Ceramiales). *Check list*. 2015; 11(4): 1704.
9. Mariath R, Riosmena-Rodriguez R, Figueiredo M. *Lithothamnion steneckii* sp. nov. and *Pneophyllum conicum*: new coralline red algae (Corallinales, Rhodophyta) for coral reefs of Brazil. *Algae*. 2012; 27(4): 249–258.
10. Nava H, Figueroa-Camacho AG. Rehabilitation of damaged reefs: Outcome of the use of recently broken coral fragments and healed coral fragments of Pocilloporid corals on rocky boulders. *Mar Ecol (Berl)*. 2017; 38(5): e12456.
11. Wilkinson C. Status of coral reefs of the world: 2008. Townsville: Global Coral Reef Monitoring Network and Reef and Rainforest Research Centre; 2008.
12. Leão ZM, Kikuchi RK, Ferreira BP, Neves EG, Sovierzoski HH, Oliveira MD, et al. Brazilian coral reefs in a period of global change: A synthesis. *Braz J Oceanogr*. 2016; 64(SPE2): 97–116.
13. Moura RL, Amado-Filho GM, Moraes FC, Brasileiro PS, Salomon PS, Mahiques MM, et al. An extensive reef system at the Amazon River mouth. *Sci Adv*. 2016; 2(4): e1501252. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1501252> PMID: 27152336
14. Rogers R, de Oliveira Correal G, De Oliveira TC, De Carvalho LL, Mazurek P, Barbosa JE, et al. Coral health rapid assessment in marginal reef sites. *Mar Biol Res*. 2014; 10(6): 612–24.
15. Budd AF, Fukami H, Smith ND, Knowlton N. Taxonomic classification of the reef coral family Mussidae (Cnidaria: Anthozoa: Scleractinia). *Zool J Linn Soc*. 2012; 166(3): 465–529.
16. Castro CB, Pires DO. Brazilian coral reefs: what we already know and what is still missing. *Bull Mar Sci*. 2001; 69(2): 357–371.
17. Castro CB, Medeiros MS, Loiola LL. Octocorallia (Cnidaria: Anthozoa) from Brazilian reefs. *J Nat Hist*. 2010; 44(13–14): 763–827.
18. Zilberberg C, Peluso L, Marques JA, Cunha H. Polymorphic microsatellite loci for endemic *Mussismilia* corals (Anthozoa: Scleractinia) of the southwest Atlantic Ocean. *J Hered*. 2014; 105(4): 572–5. <https://doi.org/10.1093/jhered/esu023> PMID: 24778435
19. Pires D, De Paula, Ferreira B, Francini-Filho R, Gaspar A, Mendes L, Negrão F, et al. *Mussismilia harttii* (Verrill, 1868). In: ICMBio (eds). Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção. Brasília: Ministério do Meio Ambiente; 2018. pp 660–664.

20. Hetzel B, Castro C. Corais do Sul da Bahia. Rio de Janeiro: Nova Fronteira; 1994.
21. Pires D. O., Castro C. B., and Ratto C. C. "Reef coral reproduction in the Abrolhos Reef Complex, Brazil: the endemic genus *Mussismilia*." *Marine Biology* 135.3 (1999): 463–471.
22. Kikuchi RK, Oliveira MD, Leão ZM, Silva RM, Martins PM. Os recifes de Tinharé-Boipeba-Camamu, Bahia. In Rio Oil & Gas Expo and Conference. Proceedings of Rio Oil and Gas Expo and Conference. Rio de Janeiro: Instituto Brasileiro de Petróleo, Gás e Biocombustíveis; 2008. pp. 1–8.
23. Tyberghein L, Verbruggen H, Pauly K, Troupin C, Mineur F, De Clerck O. Bio-ORACLE: a global environmental dataset for marine species distribution modelling. *Glob Ecol Biogeogr.* 2012; 21(2): 272–81.
24. Peterson AT, Soberon J, Pearson RG, Anderson RP, Martínez-Meyer E, Nakamura M, et al. *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Princeton: Princeton University Press; 2012.
25. Franklin J. *Mapping species distributions: spatial inference and prediction*. Cambridge: Cambridge University Press; 2010.
26. Pearson Richard G., and Dawson Terence P. "Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful?." *Global ecology and biogeography* 12.5 (2003): 361–371.
27. Pearson RG, Raxworthy CJ, Nakamura M, Townsend Peterson A. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *J Biogeogr.* 2007; 34(1): 102–17.
28. Elith J, Phillips SJ, Hastie T, Dudík M, Chee YE, Yates CJ. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Divers Distrib.* 2011; 17(1): 43–57.
29. Phillips SJ, Dudík M. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography.* 2008; 31(2): 161–75.
30. Booth Trevor H. "Why understanding the pioneering and continuing contributions of BIOCLIM to species distribution modelling is important." *Austral ecology* 43.8 (2018): 852–860.
31. Riul P, Targino CH, Júnior LA, Creed JC, Horta PA, Costa GC. Invasive potential of the coral *Tubastraea coccinea* in the southwest Atlantic. *Mar Ecol Prog Ser.* 2013; 480: 73–81.
32. Leathwick J, Moilanen A, Francis M, Elith J, Taylor P, Julian K, et al. Novel methods for the design and evaluation of marine protected areas in offshore waters. *Conserv Lett.* 2008; 1(2): 91–102.
33. Eakin C, Liu G, Gomez A, De La Cour J, Heron S, Skirving W, et al. Global coral bleaching 2014–2017: status and an appeal for observations. *Reef Encounter.* 2016; 31(1): 20–26.
34. Heron SF, Eakin CM, Douvère F, Anderson KL, Day JC, Geiger E, et al. *Impacts of climate change on World Heritage coral reefs: A first global scientific assessment*. Paris: UNESCO World Heritage Centre. 2017.
35. Van Hooidonk R., Maynard J. A., and Planes S. "Temporary refugia for coral reefs in a warming world." *Nature Climate Change* 3.5 (2013): 508.
36. Warren DL, Seifert SN. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecol Appl.* 2011; 21(2): 335–342. PMID: 21563566
37. Soberon Jorge, and Townsend Peterson A. "Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas." (2005).
38. Soberón Jorge M. "Niche and area of distribution modeling: a population ecology perspective." *Ecography* 33. 1 (2010): 159–167.
39. Townsend Peterson, A., et al. *Ecological niches and geographic distributions (MPB-49)*. Vol. 56. Princeton University Press, 2011.
40. Barve N, Barve V, Jiménez-Valverde A, Lira-Noriega A, Maher S, Peterson A, et al. The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecol Modell.* 2011; 222(11): 1810–1819.
41. Peterson A, Townsend, and Jorge Soberón. "Species distribution modeling and ecological niche modeling: getting the concepts right." *Natureza & Conservação* 10.2 (2012): 102–107.
42. Owens Hannah L., et al. "Constraints on interpretation of ecological niche models by limited environmental ranges on calibration areas." *Ecological modelling* 263 (2013): 10–18.
43. Anderson Robert P., and Raza Ali. "The effect of the extent of the study region on GIS models of species geographic distributions and estimates of niche evolution: preliminary tests with montane rodents (genus *Nephelomys*) in Venezuela." *Journal of Biogeography* 37.7 (2010): 1378–1393.
44. Becker J, Sandwell D, Smith W, Braud J, Binder B, Depner J, et al. Global bathymetry and elevation data at 30 arc seconds resolution: SRTM30_PLUS. *Marine Geodesy.* 2009; 32(4): 355–371.
45. Tessarolo G, Ladle R, Rangel T, Hortal J. Temporal degradation of data limits biodiversity research. *Ecol Evol.* 2017; 7(17): 6863–6870. <https://doi.org/10.1002/ece3.3259> PMID: 28904766

46. Munday PL. Habitat loss, resource specialization, and extinction on coral reefs. *Glob Chang Biol*. 2004; 10(10): 1642–1647.
47. Cavalcante FR, Borges SC, Crispim EF, Amaral FD. Checklist e abundância dos Cnidários nos ambientes recifais de Maragogi, Alagoas. *Trop Oceanogr*. 42(2). <https://doi.org/10.5914/to.2014.0112>
48. Kuhn T, Cunze S, Kochmann J, Klimpel S. Environmental variables and definitive host distribution: a habitat suitability modelling for endo helminth parasites in the marine realm. *Sci Rep*. 2016; 6: 30246. <https://doi.org/10.1038/srep30246> PMID: 27507328
49. Boria RA, Olson LE, Goodman SM, Anderson RP. Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. *Ecol Modell*. 2014; 275:73–77.
50. Brown JL. SDM toolbox: a python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic and species distribution model analyses. *Methods Ecol Evol*. 2014; 5(7): 694–700.
51. Giannini TC, Siqueira MF, Acosta AL, Barreto FC, Saraiva AM, Santos IA. Desafios atuais da modelagem preditiva de distribuição de espécies. *Rodriguésia*. 2012; 63(3): 733–749.
52. Raftery AE, Zimmer A, Frierson DM, Startz R, Liu P. Less than 2 C warming by 2100 unlikely. *Nat Clim Chang*. 2017; 7(9): 637.
53. Assis J, Tyberghein L, Bosch S, Verbruggen H, Serrão EA, De Clerck O. Bio-ORACLE v2. 0: Extending marine data layers for bioclimatic modelling. *Glob Ecol Biogeogr*. 2018; 27(3): 277–84.
54. Van Vuuren D, Edmonds J, Kainuma M, Riahi K, Thomson A, Hibbard K, et al. The representative concentration pathways: an overview. *Clim Change*. 2011; 109(1–2): 5.
55. IPCC. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press. 2013.
56. Wise M, Calvin K, Thomson A, Clarke L, Bond-Lamberty B, Sands R, et al. Implications of limiting CO₂ concentrations for land use and energy. *Science*. 2009; 324(5931):1183–1186. <https://doi.org/10.1126/science.1168475> PMID: 19478180
57. Riahi K, Grübler A, Nakicenovic N. Scenarios of long-term socio-economic and environmental development under climate stabilization. *Technol Forecast Soc Change*. 2007; 74(7): 887–935.
58. Ashraf Uzma, et al. "Ecological niche model comparison under different climate scenarios: a case study of *Olea* spp. in Asia." *Ecosphere* 8.5 (2017): e01825.
59. Pearson Richard G., and Dawson Terence P. "Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful?." *Global ecology and biogeography* 12.5 (2003): 361–371.
60. Townsend Peterson, A., et al. "Effects of global climate change on geographic distributions of Mexican Cracidae." *Ecological modelling* 144.1 (2001): 21–30.
61. Breiner FT, Guisan A, Bergamini A, Nobis MP. Overcoming limitations of modelling rare species by using ensembles of small models. *Methods Ecol Evol*. 2015; 6(10): 1210–1218.
62. Ficetola GF, Bonardi A, Múcher CA, Gilissen NL, Padoa-Schioppa E. How many predictors in species distribution models at the landscape scale? Land use versus LiDAR-derived canopy height. *Int J Geogr Inf Sci*. 2014; 28(8): 1723–1739.
63. Osorio-Olvera L., et al. "Niche toolbox: from getting biodiversity data to evaluating species distribution models in a friendly GUI environment, R package version 0.2. 0.0." *GitHub* (2016).
64. Elith J, Leathwick J. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annu Rev Ecol Evol Syst*. 2009; 40: 677–697.
65. Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol Modell*. 2006; 25(3–4): 231–259.
66. Radosavljevic A, Anderson R. Making better Maxent models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. *J Biogeogr*. 2014; 41(4): 629–643.
67. Phillips SJ, Anderson RP, Dudík M, Schapire RE, Blair ME. Opening the black box: an open-source release of Maxent. *Ecography*. 2017; 40(7): 887–893.
68. Warren DL. In defense of 'niche modeling'. *Trends Ecol. Evol*. 2012; 27(9): 497–500. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.03.010> PMID: 22537668
69. Elith J, Graham C, Anderson R, Dudík M, Ferrier S, Guisan A, et al. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*. 2006; 29(2): 129–151.
70. Baldwin R. Use of maximum entropy modeling in wildlife research. *Entropy*. 2009; 11(4): 854–866.
71. Raghavan Vasanthan, et al. "Statistical Blockage Modeling and Robustness of Beamforming in Millimeter-Wave Systems." *IEEE Transactions on Microwave Theory and Techniques*(2019).

72. Muscarella Robert, et al. "ENM eval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models." *Methods in Ecology and Evolution* 5.11 (2014): 1198–1205.
73. Nuñez-Penichet Claudia, et al. "Potential migratory routes of *Urania boisduvalii* (Lepidoptera: Uraniiidae) among host plant populations." *Diversity and Distributions* (2019).
74. Hijmans Robert J., et al. "dismo: Species distribution modeling." *R package version 0.8–17* (2013).
75. Phillips SJ. A brief tutorial on Maxent. AT&T Research. 2005.
76. Akaike Hirotosugu, Boris Nikolaevich Petrov, and F. Csaki. "Second international symposium on information theory." (1973): 267–281.
77. Peterson A, Cobos Townsend, Marlon E, and Jiménez-García Daniel. "Major challenges for correlational ecological niche model projections to future climate conditions." *Annals of the New York Academy of Sciences* 1429.1 (2018): 66–77. <https://doi.org/10.1111/nyas.13873> PMID: 29923606
78. Townsend Peterson, A., Papeş Monica, and Soberón Jorge. "Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling." *Ecological modelling* 213.1 (2008): 63–72.
79. Porfirio L, Harris R, Lefroy E, Hugh S, Gould S, Lee G, et al. Improving the use of species distribution models in conservation planning and management under climate change. *PLoS One*. 2014; 9(11): e113749. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0113749> PMID: 25420020
80. Adhikari D, Reshi Z, Datta B, Samant S, Chettri A, Upadhaya K, et al. Inventory and characterization of new populations through ecological niche modelling improve threat assessment. *Curr Sci*. 2018; 114(3): 519–531.
81. Fawcett T. ROC graphs: Notes and practical considerations for researchers. *Pattern Recognit Lett*. 2004; 31(1): 1–38.
82. Peterson A, Papeş M, Soberón J. Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecol Modell*. 2008; 213(1): 63–72.
83. Fourcade Y, Besnard A, Secondi J. Paintings predict the distribution of species, or the challenge of selecting environmental predictors and evaluation statistics. *Glob Ecol Biogeogr*. 2018; 27(2): 245–56.
84. Lobo J, Jiménez-Valverde A, Real R. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Glob Ecol Biogeogr*. 2008; 17(2): 145–51.
85. Idohou R, Peterson A, Assogbadjo A, Vihotogbe R, Padonou E, Kakaï R. Identification of potential areas for wild palm cultivation in the Republic of Benin through remote sensing and ecological niche modeling. *Genet Resour Crop Evol*. 2017; 64(6): 1383–93.
86. Reddy M, Begum H, Sunil N, Pandravada S, Sivaraj N. Assessing climate suitability for sustainable vegetable Roselle (*Hibiscus sabdariffa* var. *sabdariffa* L.) cultivation in India using MaxEnt model. *Agricultural and Biological Sciences Journal*. 2015; 1(2):62–70.
87. R Core. R: A language and environment for statistical computing. Viena: R Foundation for Statistical Computing; 2014.
88. Guisan A, Thuiller W. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecol Lett*. 2005; 8(9): 993–1009.
89. Biber-Freudenberger L, Ziemacki J, Tonnang H, Borgemeister C. Future risks of pest species under changing climatic conditions. *PloS One*. 2016; 11(4): e0153237. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0153237> PMID: 27054718
90. Liu C, White M, Newell G. Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data. *J Biogeogr*. 2013; 40(4): 778–789.
91. Kuria MW, Ngumi VW, Njenga PK. MaxEnt Modeling for Predicting a Suitable Habitat for a Threatened and Endangered Medicinal Plant Species *Strychnos henningsii* in Kenya. *International Journal of Innovative Research and Knowledge*. 2017; 2(11): 61–78.
92. Araújo M, Pearson R, Thuiller W, Erhard M. Validation of species–climate impact models under climate change. *Glob Chang Biol*. 2005; 11(9): 1504–1513.
93. Kumar S, Neven LG, Yee WL. Evaluating correlative and mechanistic niche models for assessing the risk of pest establishment. *Ecosphere*. 2014; 5(7): 1–23.
94. Mazzei EF, Bertocini AA, Pinheiro HT, Machado LF, Vilar CC, Guabirola HC, et al. Newly discovered reefs in the southern Abrolhos Bank, Brazil: anthropogenic impacts and urgent conservation needs. *Mar Pollut Bull*. 2017; 114(1): 123–133. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2016.08.059> PMID: 27641110
95. Raxworthy CJ, Martinez-Meyer E, Horning N, Nussbaum R, Schneider G, Ortega-Huerta M, et al. Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature*. 2003; 426(6968): 837. <https://doi.org/10.1038/nature02205> PMID: 14685238

96. Basher Z, Costello M. The past, present and future distribution of a deep-sea shrimp in the Southern Ocean. *PeerJ*. 2016; 4: e1713. <https://doi.org/10.7717/peerj.1713> PMID: 26925334
97. Jiménez-Valverde A. Insights into the area under the receiver operating characteristic curve (AUC) as a discrimination measure in species distribution modelling. *Glob Ecol Biogeogr*. 2012; 21(4): 498–507.
98. Narváez-Romero C, Reyes-Puig C, Valle D, Brito J. New records and estimation of the potential distribution of the stump-tailed porcupine *Coendou rufescens*. *Therya*. 2018; 9(2): 137.
99. Quiñones Ulises Manzanilla, et al. "Similaridad del nicho ecológico de *Pinus montezumae* y *P. pseudostrobus* (Pinaceae) en México: implicaciones para la selección de áreas productoras de semillas y de conservación." *Acta Botanica Mexicana* 126 (2019).
100. Peterson AT, Raghavan RK. The geographic distribution of *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) revisited: The importance of assumptions about error balance. *J Med Entomol*. 2017; 54(4): 1080–1084. <https://doi.org/10.1093/jme/tjx095> PMID: 28591858
101. Robinson L, Elith J, Hobday A, Pearson R, Kendall B, Possingham H, et al. Pushing the limits in marine species distribution modelling: lessons from the land present challenges and opportunities. *Glob Ecol Biogeogr*. 2011; 20(6):7 89–802.
102. Durante LM, Cruz IC, Lotufo TM. The effect of climate change on the distribution of a tropical zoanthid (*Palythoa caribaeorum*) and its ecological implications. *PeerJ*. 2018; 6: e4777. <https://doi.org/10.7717/peerj.4777> PMID: 29785350
103. Hearn C., Atkinson M., and Falter J. "A physical derivation of nutrient-uptake rates in coral reefs: effects of roughness and waves." *Coral Reefs* 20.4 (2001): 347–356.
104. Genin Amatzia, et al. "Corals on seamount peaks provide evidence of current acceleration over deep-sea topography." *Nature* 322.6074 (1986): 59.
105. Johns William E., et al. "Annual cycle and variability of the North Brazil Current." *Journal of Physical Oceanography* 28.1 (1998): 103–128.
106. Peluso L., et al. "Contemporary and historical oceanographic processes explain genetic connectivity in a Southwestern Atlantic coral." *Scientific reports* 8.1 (2018): 2684. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-21010-y> PMID: 29422662
107. Huston M. A. "Patterns of species diversity on coral reefs." *Annual Review of Ecology and Systematics* 16.1 (1985): 149–177.
108. 7. Coral reefs of Brazil: an overview. *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp., Panama*, pp. 263–274
109. Silveira Cynthia B., et al. "Bacterial Community Associated with the Reef Coral *Mussismilia braziliensis*'s Momentum Boundary Layer over a Diel Cycle." *Frontiers in microbiology* 8 (2017): 784
110. Maida M., Coll J. C., and Sammarco P. W. "Shedding new light on scleractinian coral recruitment." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 180.2 (1994): 189–202.
111. Leão Z, Kikuchi R, Testa V. Corals and coral reefs of Brazil. In: Cortez Jorge, editor. *Latin American coral reefs*. Amsterdam: Elsevier. 2003. pp. 9–52.
112. Hoegh-Guldberg O. Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Mar Freshw Res*. 1999; 50(8): 839–866.
113. Winter A, Chaloub R, Duarte G. Photosynthetic responses of corals *Mussismilia hartii* (Verrill, 1867) from turbid waters to changes in temperature and presence/absence of light. *Braz J Oceanogr*. 2016; 64(3): 203–216.
114. Lisboa D, Kikuchi R, Leão Z. El Niño, Sea Surface Temperature Anomaly and Coral Bleaching in the South Atlantic: A Chain of Events Modeled With a Bayesian Approach. *J Geophys Res Oceans*. 2018; 123(4): 2554–2569.
115. Jokiel P, Hunter C, Taguchi S, Watarai L. Ecological impact of a fresh-water "reef kill" in Kaneohe Bay, Oahu, Hawaii. *Coral Reefs*. 1993; 12(3–4): 177–184.
116. Trenberth KE. Changes in precipitation with climate change. *Climate Research*. 2011; 47(1–2): 123–13
117. Aued A, Smith F, Quimbayo J, Cândido D, Longo G, Ferreira C, et al. Large-scale patterns of benthic marine communities in the Brazilian Province. *PloS One*. 2018; 13(6): e0198452. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0198452> PMID: 29883496
118. Hoegh-Guldberg O, Mumby PJ, Hooten AJ, Steneck RS, Greenfield P, Gomez E, et al. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science*. 2007; 318(5857): 1737–42. <https://doi.org/10.1126/science.1152509> PMID: 18079392
119. Mumby PJ, Dahlgren CP, Harborne AR, Kappel CV, Micheli F, Brumbaugh DR, et al. Fishing, trophic cascades, and the process of grazing on coral reefs. *Science*. 2006; 311(5757): 98–101. <https://doi.org/10.1126/science.1121129> PMID: 16400152

120. Laborel J, Madréporaires et hydrocoralliaires récifaux givres côtes brésiliennes. Systématique, écologie, répartition verticale et géographique. Résultats Scientifiques des Campagnes de la "Calypso". 1970;(9): 171–229.
121. Floeter S, Guimarães R, Rocha L, Ferreira C, Rangel C, Gasparini J. Geographic variation in reef-fish assemblages along the Brazilian coast. *Glob Ecol Biogeogr*. 2001; 10(4): 423–431.
122. Miloslavich P, Klein E, Díaz J, Hernandez C, Bigatti G, Campos L, et al. Marine biodiversity in the Atlantic and Pacific coasts of South America: knowledge and gaps. *PloS One*. 2011; 6(1): e14631. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014631> PMID: 21304960
123. Barroso C, Lotufo T, Matthews-Cascon H. Biogeography of Brazilian prosobranch gastropods and their Atlantic relationships. *J Biogeogr*. 2016; 43(12): 2477–2488.
124. Francini-Filho RB, Coni EO, Meirelles PM, Amado-Filho GM, Thompson FL, Pereira-Filho GH, et al. Dynamics of coral reef benthic assemblages of the Abrolhos Bank, eastern Brazil: inferences on natural and anthropogenic drivers. *PloS One*. 2013; 8(1): e54260. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0054260> PMID: 23365655
125. Lima GV. Avaliação do estado de conservação do coral endêmico *Mussismilia harttii* (Verrill, 1868) (Cnidaria: Anthozoa) no Brasil. M.Sc. Tese, Universidade Federal de Pernambuco. 2017. Available from: <https://repositorio.ufpe.br/handle/123456789/25918>.
126. de Souza Júlia N., et al. "Contrasting patterns of connectivity among endemic and widespread fire coral species (*Millepora* spp.) in the tropical Southwestern Atlantic." *Coral Reefs* 36.3 (2017): 701–716.
127. Nunes Flavia LD, Norris Richard D., and Knowlton Nancy. "Long distance dispersal and connectivity in ampho-Atlantic corals at regional and basin scales." *PloS one* 6.7 (2011): e22298. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0022298> PMID: 21799816
128. Smith TB, Glynn PW, Maté JL, Toth LT, Gyory J. A depth refugium from catastrophic coral bleaching prevents regional extinction. *Ecology*. 2014; 95(6): 1663–73. PMID: 25039230
129. Bongaerts P, Ridgway T, Sampayo EM, Hoegh-Guldberg O. Assessing the 'deep reef refugia' hypothesis: focus on Caribbean reefs. *Coral reefs*. 2010; 29(2): 309–27.
130. Riegl B, Piller W. Possible refugia for reefs in times of environmental stress. *Int J Earth Sci*. 2003; 92(4): 520–531.
131. Ashcroft M. Identifying refugia from climate change. *J Biogeogr*. 2010; 37(8): 1407–1413.
132. Frieler K, Meinshausen M, Mengel M, Braun N, Hare W. A scaling approach to probabilistic assessment of regional climate change. *J Clim*. 2012; 25(9): 3117–3144.
133. Magoulick D, Kobza R. The role of refugia for fishes during drought: a review and synthesis. *Freshw Biol*. 2003; 48(7): 1186–1198.
134. Costantini F, Aurelle D, Ledoux J, Abbiati M. Population genetic structure of *Corallium rubrum* in the Mediterranean Sea: diversity, phylogeography, and bathymetric patterns. In *The Cnidaria, Past, Present and Future*. Springer, Cham. 2016; 717–728.
135. Lesser M, Slattery M, Leichter J. Ecology of mesophotic coral reefs. *J Exp Mar Bio Ecol*. 2009; 1(375): 1–8.
136. Ramirez-Llodra E, Tyler P, Baker M, Bergstad O, Clark M, Escobar E, et al. Man and the last great wilderness: human impact on the deep sea. *PLoS One*. 2011; 6(8): e22588. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0022588> PMID: 21829635
137. Castro CB, Pires DO, Medeiros MS, Loiola LL, Arantes RC, Thiago CM et al. Filo Cnidaria. Corais. In: Lavrado HP, Ignacio BL, editors. Biodiversidade bentônica da região central da Zona Econômica Exclusiva Brasileira. Rio de Janeiro: Museu Nacional. 2006;147–192.
138. Cacciapaglia C, Woesik R. Reef-coral refugia in a rapidly changing ocean. *Glob Chang Biol*. 2015; 21(6): 2272–2282. <https://doi.org/10.1111/gcb.12851> PMID: 25646684
139. Keppel G, Van Niel K, Wardell-Johnson G, Yates C, Byrne M, Mucina L, et al. Refugia: identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change. *Glob Ecol Biogeogr*. 2012; 21(4): 393–404.
140. Kavousi J, Keppel G. Clarifying the concept of climate change refugia for coral reefs. *ICES Journal of Marine Science* 2018; 75: 43–49.
141. Ferreira BP, Maida M. Monitoramento dos recifes de coral do Brasil. MMA, Secretaria de Biodiversidade e Florestas. 2006.
142. Assis RC, Câmara GL, Vila-Nova DA, Leal AF, Oliveira AC, Soares CL. Percepção sócio-ambiental dos turistas e trabalhadores da praia de Porto de Galinhas (Pernambuco-Brasil) acerca do ecossistema recifal. *Revista de Gestão Costeira Integrada*. 2009; 9(3): 71–78.

143. Bruno JF, Selig ER. Regional decline of coral cover in the Indo-Pacific: timing, extent, and subregional comparisons. *PLoS One*. 2007; 2(8): e711. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000711> PMID: 17684557
144. West JM, Salm RV. Resistance and resilience to coral bleaching: implications for coral reef conservation and management. *Conserv Biol*. 2003; 17(4): 956–967.
145. Buddemeier RW, Kleypas JA, Aronson RB. Potential contributions of climate change to stresses on coral reef ecosystems. *Coral reefs and global climate change*. Pew Center on Global Climate Change, Virginia, USA. 2004
146. Melo RD, Crispim MC, Lima ER. O turismo em ambientes recifais: em busca da transição para a sustentabilidade. *Caderno Virtual de Turismo*. 2005; 5(4): 34–42.
147. Done TJ. Phase shifts in coral reef communities and their ecological significance. *Hydrobiologia*. 1992; 247(1–3): 121–132.
148. Costantini F, Gori A, Lopez-González P, Bramanti L, Rossi S, Gili J, et al. Limited genetic connectivity between gorgonian morphotypes along a depth gradient. *PLoS One*. 2016; 11(8): e0160678. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0160678> PMID: 27490900
149. Bell JJ, Davy SK, Jones T, Taylor MW, Webster NS. Could some coral reefs become sponge reefs as our climate changes? *Glob Chang Biol*. 2013; 19(9): 2613–2624. <https://doi.org/10.1111/gcb.12212> PMID: 23553821
150. Cruz IC, Kikuchi RK, Longo LL, Creed JC. Evidence of a phase shift to *Epizoanthus gabrieli* Carlgreen, 1951 (Order Zoanthidea) and loss of coral cover on reefs in the Southwest Atlantic. *Mar Ecol*. 2014; 36(3): 318–325.
151. Cruz IC, Meira VH, Kikuchi RK, & Creed JC. The role of competition in the phase shift to dominance of the zoanthid *Palythoa cf. variabilis* on coral reefs. *Mar Environ Res*. 2016; 115: 28–35. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2016.01.008> PMID: 26849036
152. Cruz IC, Waters LG, Kikuchi RK, Leão ZM, Turra A. Marginal coral reefs show high susceptibility to phase shift. *Mar Pollut Bull*. 2018; 135: 551–561. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.07.043> PMID: 30301073
153. Creed JC. Two invasive alien azooxanthellate corals, *Tubastraea coccinea* and *Tubastraea tagusensis*, dominate the native zooxanthellate *Mussismilia hispida* in Brazil. *Coral Reefs*. 2006; 25(3): 350.
154. Leão ZMAN, Kikuchi RKP, Oliveira MDM. The Coral Reef Province of Brazil. In: Sheppard C, editor. *World Seas: an Environmental Evaluation*. Volume I: Europe, the Americas and West Africa. Amsterdam: Elsevier; 2019. pp. 813–833.

