



UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA  
CENTRO DE CIÊNCIAS EXATAS E DA NATUREZA  
DEPARTAMENTO DE SISTEMÁTICA E ECOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ZOOLOGIA)

**Comunidades bentônicas recifais do Atlântico Sul Ocidental: estrutura, distribuição espacial e influência de variáveis ambientais**

JOÃO PESSOA, 2020.

**Erika Flávia Crispim de Santana**

**Comunidades bentônicas recifais do Atlântico Sul Ocidental: estrutura, distribuição espacial e influência de variáveis ambientais**

Tese de doutorado apresentada ao  
Programa de Pós-Graduação em  
Ciências Biológicas (Zoologia)  
da UFPB como requisito para  
obtenção do título de Doutora em  
Ciências Biológicas

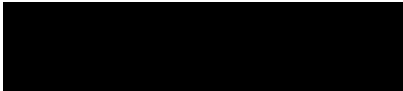
Orientador: Prof. Dr. Ronaldo B. Francini Filho  
Coorientador: Prof. Dr. Paulo de Marco Júnior

JOÃO PESSOA, 2020.

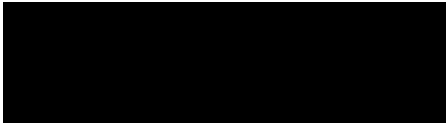
**Ata da 136ª Apresentação e Banca de Defesa  
de Doutorado de Erika Flávia Crispim de  
Santana**

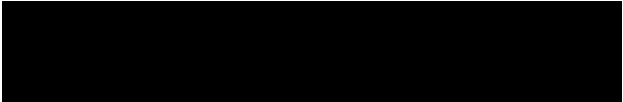
Ao(s) Aos trinta dias do mês de outubro de dois mil e vinte, às 14:00 horas, no(a) Ambiente Virtual, da Universidade Federal da Paraíba, reuniram-se, em caráter de solenidade pública, membros da banca examinadora para avaliar a tese de doutorado de **Erika Flávia Crispim de Santana**, candidato(a) ao grau de Doutor(a) em Ciências Biológicas. A banca examinadora foi composta pelo(s) orientador(es) **Dr. Ronaldo Bastos Francini Filho, USP/SP**; e examinadores **Dr. Guilherme Ortigara Longo, UFRN/RN, Dra. Natália Carvalho Roos, UFRN/RN, Dr. Ralf Tarciso Silva Cordeiro, UFRPE/PE, e Dr. Bráulio Almeida Santos, UFPB/PB**. Compareceram à solenidade, além do(a) candidato(a) e membros da banca examinadora, alunos e professores do PPGCB. Dando início à sessão, a coordenação fez a abertura dos trabalhos, apresentando o(a) discente e os membros da banca. Foi passada a palavra ao(à) orientador(a), para que assumisse a posição de presidente da sessão. A partir de então, o(a) presidente, após declarar o objeto da solenidade, concedeu a palavra a **Erika Flávia Crispim de Santana**, para que dissertasse, oral e sucintamente, a respeito de seu trabalho intitulado **“Comunidades bentônicas recifais do Atlântico Sul Ocidental: estrutura, distribuição espacial e influência de variáveis ambientais”**. Passando então a discorrer sobre o aludido tema, dentro do prazo legal, o(a) candidato(a) foi a seguir arguido(a) pelos examinadores na forma regimental. Em seguida, passou a Comissão, em caráter secreto, a proceder à avaliação e julgamento do trabalho, concluindo por atribuir-lhe o conceito **APROVADA**. Perante o resultado proclamado, os documentos da banca foram preparados para trâmites seguintes. Encerrados os trabalhos, nada mais havendo a tratar, eu, **Dr. Ronaldo Bastos Francini Filho**, como presidente, lavrei a presente ata que, lida e aprovada, assino juntamente com os demais membros da banca examinadora.

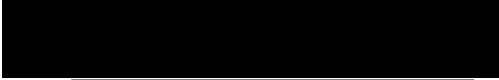
João Pessoa, 30/10/2020.

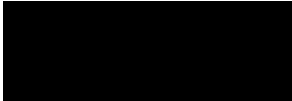
  
Dr. Ronaldo Bastos Francini Filho

  
Dr. Ralf Tarciso Silva Cordeiro

  
Dr. Guilherme Ortigara Longo

  
Dr. Bráulio Almeida Santos

  
Dr. Natália Carvalho Roos

  
Erika Flávia Crispim de Santana  
(discente ciente do resultado)

(Em modo de webconferência, assinaturas digitalizadas e certificadas pelo **Orientador**, presidente da banca)

**Catálogo na publicação**  
**Seção de Catalogação e Classificação**

S232c Santana, Erika Flávia Crispim de.

Comunidades bentônicas recifais do Atlântico Sul Ocidental : estrutura, distribuição espacial e influência de variáveis ambientais / Erika Flávia Crispim de Santana. - João Pessoa, 2020.  
166 f. : il.

Orientação: Ronaldo Bastos Francini Filho.  
Coorientação: Paulo de Marco Júnior.  
Tese (Doutorado) - UFPB/CCEN.

1. Zoologia - Comunidades bentônicas. 2. Corais escleractíneos. 3. Turbidez. 4. Recifes oceânicos. 5. Recifes mesofóticos. 6. Branqueamento. I. Francini Filho, Ronaldo Bastos. II. Marco Júnior, Paulo de. III. Título.

UFPB/BC

CDU 59(043)

**Erika Flávia Crispim de Santana**

**Comunidades bentônicas recifais do Atlântico Sul Ocidental: estrutura, distribuição espacial e influência de variáveis ambientais**

Esta tese foi julgada e aprovada para obtenção do Grau de Doutor em Ciências Biológicas, área de concentração Zoologia no Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Federal da Paraíba.

João Pessoa, 30 de outubro de 2020.

**Banca Examinadora**

Prof. Dr. Ronaldo Bastos Francini Filho (Orientador)

Dra. Anaide Wrublewski Aued (membro externo - titular)

Prof. Dr. Bráulio Almeida Santos (membro interno - titular)

Prof. Dr. Guilherme Ortigara Longo (membro externo - titular)

Prof. Dr. Ralf Tarciso Silva Cordeiro (membro externo - titular)

Dra. Natália Carvalho Roos (membro externo - suplente)

Prof. Dr. Ricardo de Souza Rosa (membro interno - suplente)

João Pessoa, 2020.

## **AGRADECIMENTOS**

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de doutorado.

À mãe (avó) por todo amor e carinho doado e ao incentivo aos estudos. Atualmente, ela não está viva aqui na Terra, mas obrigada por tudo. Grande parte da pessoa que sou hoje é resultado de sua criação. Obrigada pelo incentivo aos estudos (minha avó era analfabeta) e por todo carinho e dedicação integral.

À mainha pelo incentivo aos estudos, por trabalhar para sustentar a casa sozinha, pelos inúmeros “nãos”, pelas ligações e orações realizadas (até aquelas mandadas pelo whatsapp que eu não leio, mas muito obrigada por sempre orar por mim, mesmo eu perdendo a fé inúmeras vezes durante esse processo). Te amo, baby! rsrs

Ao meu orientador Dr. Ronaldo Bastos Francini Filho por ter acreditado em mim novamente (ele me orientou durante o mestrado), por ter fornecido um banco de dados fantástico para que eu pudesse trabalhar durante o doutorado. Obrigada pelas reuniões produtivas, pelos almoços chiques e maravilhosos pós reuniões científicas, pelos sorvetes, cafés e, claro, pelas críticas construtivas. Além de orientador, Ronaldo foi e é para mim um ser humano ímpar, compreensível, atencioso e empático, principalmente nos últimos meses do meu doutorado concomitante com o isolamento social devido à pandemia da Covid-19. Esses meses não foram fáceis. Espero ter a oportunidade de manter a parceria, publicar todos os papers empacados (agora vai! rsrs) e, se possível, conhecer mais locais incríveis (por favor! Rsrs).

Ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (PPGCB) da UFPB por todo o apoio prestado durante todos esses anos, em especial para Josias, secretário do PPGCB, e a todos os professores que fazem parte do PPGCB. Agradeço em especial aos professores Ricardo, Brálio, Alexandre, Ana Carolina, Márcio, Maria Regina e Miodele pelas aulas fantásticas e/ou pelo apoio e/ou pelas orientações na disciplina de seminários e/ou por abrirem minha mente de alguma maneira.

À todas as pessoas que ajudaram na logística e coleta dos dados utilizados na construção da presente tese. Não fiz parte de grande parte da coleta dos dados e não conheci boa parte de vocês, infelizmente, mas agradeço imensamente a todos, pois acredito que um bom trabalho é realizado em equipe.

Aos membros titulares e suplentes da banca Anaide Aued, Brálio Santos, Guilherme Longo, Natália Ross, Ralf Cordeiro e Ricardo Rosa. Obrigada por aceitarem ler e contribuir com este trabalho.

Ao Professor Ricardo Rosa pelo apoio, por me acolher em seu laboratório (Laboratório de Ictiologia da UFPB). Obrigada por ter me dado a oportunidade de fazer parte da equipe LABICT/UFPB.

A todos os meus amigos que ajudaram de alguma maneira na confecção dessa tese. Em especial aos meus amigos do Labict (e agregados dos peixes) Vivi (tchica maravilhosa!), Antônio, Rafael, Júlio, Aiara, Katha, Aline, Fernanda e cia. Agradeço por todos os momentos no laboratório, pelas ajudas, conversas e discussões sobre *science*.

Aos meus amigos da época do mestrado Wellington, Renato, Georgiana e Rafa. Ainda bem que são amigos até hoje e não briguei com ninguém. Ufa!

Aos amigos que esta cidade maravilhosa, porém pacata demais, me presenteou: Herlon e Lidiane. Sou grata pela amizade de vocês, especialmente pela preocupação de Herlon nos dias finais da construção desta tese.

Aos meus amigos e colegas de trabalho, professores da ECIT-JP, pela compreensão.

Agradeço também aos meus amigos oriundos da minha graduação na UFRPE Mariana, Liliane, Josivan, Mauro, Mayara, Aline e Felipe pelos bons momentos. Vocês me ajudaram demais na conclusão deste trabalho. Seja por me escutarem ou por participarem de momentos de relaxamentos e pelos encontros por vídeo chamadas. Amo vocês!

Por fim, agradeço novamente a todos pelo carinho e preocupação com minha integridade física e mental nos momentos finais dessa tese. Em especial para todos que eu pedi ajuda e prontamente me ajudaram com o que podiam: Ronaldo, Herlon, Vivi, Wellington, Liliane, Rafa, Aiara e Renato. Muito obrigada!

A todos do GPA – Grupo de Pesquisa em Antozoários (UFPE – CAV E UFRPE).

Obrigada mais uma vez a todos que me deram força para seguir em frente e alcançar os objetivos finais desta tese.

“Sou como a haste fina, que qualquer brisa verga, nenhuma espada corta”.

Maria Bethânia (Carta de amor)

## RESUMO

Os recifes brasileiros são considerados únicos no mundo por possuírem elevada abundância de macroalgas e algas epilíticas e baixa riqueza de corais construtores de recifes. Fatores ambientais (e.g. níveis de turbidez, temperatura da água do mar, disponibilidade de luz) e espaciais (e.g. profundidade e distância da costa) são importantes estruturadores de comunidades bentônicas recifais. Acredita-se que recifes rasos e mesofóticos sejam influenciados de maneira diferente por fatores abióticos, principalmente turbidez e disponibilidade de luz, que limitam/modificam a ocorrência e abundância dos organismos nesses nos recifes. Alguns corais brasileiros são adaptados à águas rasas com elevadas temperaturas e incidência direta de luminosidade, mas a maioria é adaptada recifes turvos ou profundos por serem menos iluminados. Diante disso, o presente estudo utilizou ferramentas de classificação para atingir os objetivos gerais seguintes: 1) identificar e delimitar comunidades bentônicas rasas (0-30 m) distintas em recifes costeiros continentais e oceânicos, assim como identificar as principais variáveis ambientais que as delimitam, 2) determinar o ponto de quebra (i.e. transição) entre comunidades bentônicas rasas e fundas (30-60m), utilizando as ilhas oceânicas brasileiras como modelo e 3) entender a influência de fatores bióticos locais (i.e. interações de contato) e fatores ambientais nos padrões em larga escala de branqueamento basal (i.e. fora de anos com anomalia) dos três corais mais abundantes e importantes construtores de recifes no Brasil *Siderastrea* spp., *Mussismilia hispida* e *Montastraea cavernosa*. Foram obtidos dados sobre comunidades bentônicas e variáveis ambientais (sensoriamento remoto) para 18 localidades (14 costeiras e 4 oceânicas), tornando disponível a mais completa base de dados de abundância de organismos bentônicos recifais para o Brasil. Dez comunidades bentônicas distintas foram identificadas em recifes rasos costeiros e oceânicos, as quais são dominadas por algas epilíticas e macroalgas frondosas. O coeficiente de atenuação difusa (níveis de turbidez) foi a principal variável ambiental responsável pela discriminação das comunidades rasas, formando dois grupos principais: i) um com águas claras (dominado por macroalgas frondosas), ii) outro com águas turvas (dominado por algas epilítica). A profundidade e temperatura tiveram influência significativa na distinção entre comunidades bentônicas recifais rasas e mesofóticas das ilhas oceânicas, com cinco comunidades únicas tendo sido identificadas. O ponto de quebra entre as comunidades rasas e fundas foi aos 12,5 m, não tendo sido registrada mudanças

significativas aos 30 m de profundidade como apontado em estudos anteriores. A maior incidência de branqueamento dos corais ocorreu em recifes oceânicos rasos e bem iluminados, confirmando a preferência da maioria dos corais avaliados por habitats costeiros sombreados e/ou profundos. Os resultados demonstram que a aplicação de ferramentas de classificação é útil em estudos sobre comunidades bentônicas em largas escalas espaciais e para o entendimento das variáveis ambientais que as discriminam. Além disso, fornecem dados importantes sobre a saúde de corais brasileiros em anos sem anomalias térmicas, o que representa um importante *baseline* para avaliações futuras dos impactos causados por eventos de branqueamento em massa no Atlântico Sul Ocidental.

**PALAVRAS-CHAVE:** Corais escleractíneos, comunidades bentônicas, turbidez, recifes oceânicos, recifes mesofóticos, branqueamento

## ABSTRACT

Brazilian reefs are unique in the world due the high abundance of fleshy macroalgae and turf algae and low richness of reef-building corals. Environmental (e.g. seawater temperature, light availability) and spatial drivers (e.g. depth, offshore distance) are responsible for structuring the benthic marine communities. It is believed that shallow to mesophotic reefs are differently influenced by abiotic drivers, particularly light and temperature, which limit/modify the organisms' occurrence and abundance on reefs. While few Brazilian corals prefer shallow waters with high temperatures and direct incidence of light, but most of them show preference for turbid waters and deeper zones, as they uptake attenuated light. Considering this, the present study used powerful classifications tools to address the following aims: 1) to identify and boundary discrete shallow benthic communities (0-30m) in coastal and oceanic reefs, as well as identifying their main environmental drivers, 2) to determine the threshold (i.e. transition) between shallow and deep benthic communities (30-60m), using the Brazilian oceanic islands as a model and 3) to understand the influence of local biotic (i.e. contact interactions) and environmental factors on the large-scale patterns of basal bleaching (i.e. out of years with anomaly) of the three most abundant and important reef-building corals in Brazil *Siderastrea* spp., *Mussismilia hispida* e *Montastraea cavernosa*. As a result, benthic communities and environmental variables (remote-sensing data) were obtained for 18 sites (14 coastal and 4 oceanic), representing the most complete database of abundance of benthic reef organisms for Brazil. Ten distinct benthic communities were identified for both coastal and oceanic reefs, which are dominated by turf algae and fleshy macroalgae. The turbidity was the main environmental driver responsible for the two types of shallow reef communities: i) in warm waters reefs (dominated by macroalgae), ii) another with turbid water (dominated by turf algae). Geographical drivers also influenced the distribution of shallow and mesophotic benthic communities. Depth and temperature had a significant influence on the distinction between shallow reef and mesophotic benthic communities at the oceanic islands, with five distinct communities being identified. The threshold between the shallow and deep communities was 12.5 m, and no significant changes were recorded up to 30 m depth, as previously indicated. The highest incidence of coral bleaching occurred in shallow and well-illuminated (euphotic) oceanic reefs, corroborating the preference of the most corals for shaded coastal and/or deep habitats. The results showed

that the use of classification tools is useful for studies of benthic reef communities along the large spatial scales and for understanding the environmental drivers governing them. In addition, they provide important data on the health of Brazilian corals in years without thermal anomalies, which represent an important baseline for future assessments of the impacts caused by mass bleaching events in the Southwestern Atlantic reefs.

**KEY-WORDS:** Scleractinian corals, benthos, recifes mesophotic reefs, temperature, bleaching

## **SUMÁRIO**

|                                                                                                                                                                                             |            |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| <b>1. INTRODUÇÃO GERAL.....</b>                                                                                                                                                             | <b>10</b>  |
| <b>2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....</b>                                                                                                                                                        | <b>12</b>  |
| 2.1.Ambientes recifais.....                                                                                                                                                                 | 12         |
| 2.2.Fatores ambientais.....                                                                                                                                                                 | 14         |
| 2.3.Ameaças aos recifes.....                                                                                                                                                                | 15         |
| 2.4.Recifes do Atlântico Sul Ocidental.....                                                                                                                                                 | 16         |
| <b>3. OBJETIVO GERAL.....</b>                                                                                                                                                               | <b>17</b>  |
| <b>4. REFERÊNCIAS DA INTRODUÇÃO GERAL E FUNDAMENTAÇÃO<br/>    TEÓRICA.....</b>                                                                                                              | <b>18</b>  |
| <b>5. CAPÍTULO 1:</b> Delimitando comunidades bentônicas recifais rasas no<br>Atlântico Sul Ocidental com base em variáveis ambientais e ferramentas de<br>classificação.....               | 27         |
| <b>6. CAPÍTULO 2:</b> Definindo o limite entre comunidades bentônicas recifais<br>“rasas” e “fundas” em ilhas oceânicas do Atlântico Sul Ocidental com base em<br>critérios ecológicos..... | 86         |
| <b>7. CAPÍTULO 3:</b> Padrões em larga escala na saúde de corais no Atlântico Sul<br>Ocidental.....                                                                                         | 123        |
| <b>8. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....</b>                                                                                                                                                         | <b>162</b> |

## 1. INTRODUÇÃO GERAL

Os recifes brasileiros são encontrados desde a Foz do Rio Amazonas, na região Norte (Moura et al., 2016; Francini-Filho et al., 2019), até o Rio de Janeiro (Castro & Pires, 2001), com registros de colônias de corais e formações recifais biogênicas esparsas até Santa Catarina (Castro & Pires, 2001; Capel et al., 2012). Esses recifes contêm uma riqueza de corais construtores relativamente baixa (18 espécies de corais e quatro espécies de hidrocorais construtores de recifes) em comparação ao Caribe e Indo-Pacífico, porém apresentam uma proporção elevada de espécies endêmicas concentrada em uma área recifal pequena e altamente ameaçada (Leão et al., 2003; Ferreira & Maida, 2006).

Os recifes de corais têm apresentado um declínio progressivo em todo o mundo nas últimas cinco décadas (Belwood et al., 2004). Os principais impactos sobre os recifes em escala global são o aquecimento e a acidificação dos oceanos (Hoegh-Guldberg et al. 2007). A poluição costeira e sobrepesca de peixes herbívoros são os principais fatores em escala local de degradação dos recifes, os quais estimulam na proliferação de algas que funcionam como reservatório de patógenos (Harvell et al., 1999, 2002; Selig et al., 2006). O branqueamento e as doenças em corais representam as duas principais causas de mortalidade em massa e consequente perda da biodiversidade e cobertura de corais nos recifes (Harvell et al., 1999; Francini-Filho et al., 2008). A temperatura superficial dos oceanos em regiões tropicais se elevou em quase 1 °C no último século, aumentando drasticamente a incidência de branqueamento e doenças em organismos recifais, como corais (Harvell et al., 1999, Hoegh-Guldberg, 1999). O branqueamento e doenças em corais é pobremente documentado no Brasil (Castro & Pires, 1999; Dias & Gondim, 2015), onde os estudos geralmente são realizados após um evento de anomalia térmica (Banha et al., 2019).

Diversos estudos pontuais sobre comunidades bentônicas recifais foram realizados para diferentes localidades na costa brasileira nas últimas décadas. Estudos pontuais indicam que macroalgas e algas epilíticas dominam a superfície dos recifes rasos (Ferreira & Maida 2006; Bruce et al., 2012; Pereira-Filho et al., 2011; Longo et al., 2015; Aued et al., 2018), ao passo que corais, algas calcárias e esponjas dominam recifes profundos (e.g. Villaça & Pitombo et al., 1997; Oigman-Pszczol et al., 2004; Ghilardi et al., 2008; Bruce et al., 2012;

Francini-Filho et al., 2013; Magalhães et al., 2015; Amado-Filho et al., 2018; Francini-Filho et al., 2019). Apesar de estudos qualitativos sobre comunidades bentônicas do Brasil, apenas recentemente foi disponibilizada uma descrição quantitativa detalhada das comunidades bentônicas recifais ao longo da costa brasileira e nas ilhas oceânicas (Aued et al., 2018). Entretanto, estudos integrativos em larga escala espacial e a identificação dos fatores ambientais que determinam a estrutura de comunidades únicas típicas em diferentes localidades são questões que ainda permanecem em aberto.

É amplamente aceito na literatura que os recifes mesofóticos ocorrem entre 30 e 150 m de profundidade e apresentam-se como uma área de transição contendo organismos da zona eufótica e afótica (Bongaerts et al., 2010). Frente aos impactos acelerados do aquecimento dos oceanos, uma função potencial dos recifes mesofóticos seria agir como um refúgio térmico para espécies ameaçadas em recifes rasos (Bongaerts et al., 2010). Porém, alguns estudos contestaram essa hipótese, pois esses recifes podem ser impactados e apresentar, por exemplo, branqueamento de corais (Pinheiro et al., 2010; Rocha et al., 2018). A definição para esses recifes foi estabelecida de acordo com disponibilidade de luz nesses ambientes, contudo essa delimitação aos 30 m de profundidade pode ser artificial. Os critérios que justificam esta divisão por limites de profundidade permanecem controversos por não se basearem em critérios ecológicos e, muitas vezes, esta definição é aplicada o limite do mergulho autônomo recreacional (30 m) como um critério adicional (Kahng et al., 2014).

Os ambientes recifais brasileiros apresentam características que os fazem menos susceptíveis ao branqueamento (Mies et al., 2020). Entretanto, apesar de serem mais resistentes do que as espécies em outras províncias geográficas, esses corais estão cada vez mais sofrendo com a intensificação de ondas de calor (Duarte et al., 2020). Somado a isso, existem poucos diagnósticos abrangentes sobre a abundância e vitalidade da maioria dos corais dessa região em anos sem anomalias térmicas (Menezes, 2014; Coni et al., 2017),

Diante disso, no presente estudo foram obtidos dados primários e compilados dados secundários sobre as comunidades bentônicas existem em recifes costeiros e oceânicos rasos (0-30 m) e fundos (30-60m), tornando disponível a mais completa base de dados sobre comunidades bentônicas recifais para o Brasil. No primeiro capítulo, foram utilizadas técnicas de classificação de comunidades (Árvores de Regressão Multivariadas, *Multivariate*

*Regression Trees*; MRT) em conjunto com dados de sensoriamento remoto para delimitar diferentes comunidades e verificar quais principais fatores ambientais que influenciam na separação das mesmas. No segundo capítulo, a MRT foi utilizada para determinar o ponto de quebra entre comunidades bentônicas rasas e mesofóticas de ilhas oceânicas com base em critérios ecológicos (i.e. estrutura de comunidades). No capítulo 3 foi feito o primeiro diagnóstico abrangente dos níveis basais de branqueamento de corais (i.e. fora de períodos de anomalia térmica), como foco nas três espécies de corais mais abundantes e importantes construtores de recifes no Brasil (*Siderastrea* spp., *Mussismilia hispida* e *Montastraea cavernosa*), tornando assim disponível um *baseline* que poderá ajudar a compreender a magnitude e extensão de eventos futuros de branqueamento em massa.

## 2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

### 2.1. Ambientes recifais

Os recifes são ecossistemas costeiros e oceânicos que fornecem substrato consolidado com capacidade de sustentar elevada biodiversidade, fornecendo assim alimento e refúgio para diversos organismos (Bellwood et al., 2004). Nesta definição estão todos os tipos de recifes biogênicos assim como estruturas cuja natureza não é de origem biológica, como os costões rochosos (Leão et al., 2003). Apesar dos recifes de coral representarem menos de 0,25% da extensão total dos oceanos (Knowlton, 2008), esses ecossistemas detêm mais de 25% das espécies de peixes e cerca de 25% de toda a biodiversidade marinha (Davidson, 1998; Puglise & Kelty, 2007). Os recifes são comparáveis às florestas tropicais devido à grande biodiversidade e a íntima relação e dependência de suas espécies construtoras com a luz, principalmente os corais e as algas calcárias (Connell, 1978).

Os corais hermatípicos desempenham um papel fundamental na estruturação e funcionamento dos recifes, fornecendo alimento e refúgio para diversas espécies (Moberg & Folke, 1999). Eles estabelecem uma relação simbiótica com microalgas dinoflageladas, pertencentes da família Symbiodiniaceae, conhecidas por zooxantelas (LaJeunesse et al., 2018). Os corais se beneficiam da relação simbiótica por obterem produtos gerados pela fotossíntese (oxigênio e carbono fixado fotossinteticamente), além de auxiliar na reciclagem

de nutrientes e calcificação do seu esqueleto calcário (Glynn, 1993). Em contrapartida, as zooxantelas se beneficiam por obter carbono inorgânico essencial para a fotossíntese, além de obterem proteção dentro do tecido dos corais (Lesser, 2006; Venn et al., 2008; Yellowlees et al., 2008; Marangoni et al., 2016). A relação coral-zooxantela acelera a calcificação dos corais hospedeiros favorecendo a formação dos recifes e beneficiando assim várias espécies marinhas que dependem dessa estrutura recifal.

Os ambientes recifais podem ser encontrados desde regiões rasas (0-30 m de profundidade) até regiões mesofóticas (30-150 m). Os recifes mesofóticos são considerados como uma área de transição entre as zonas eufóticas ( $< 30$  m de profundidade) e afótica ( $> 150$  m de profundidade) (Bongaerts et al., 2010; Magalhães et al., 2015). Os limites da zona mesofótica foram definidos com base na disponibilidade de luz, porém essa delimitação pode não refletir critérios ecológicos (i.e. quebra na estrutura de comunidades). Dessa forma, os atuais critérios que justificam esta divisão por limites de profundidade são controversos (Kahng et al., 2014) e podem depender das características ambientais das regiões estudadas (Laverick et al., 2020).

Além da penetrabilidade da luz, outros fatores, como temperatura, deveriam ser levados em consideração na classificação do limite inicial desses recifes. Por exemplo, os recifes mesofóticos da cadeia de Trindade e Martin Vaz apresentaram elevado número de espécies de peixes típicas de águas rasas e isso é explicado pela elevada temperatura e claridade local (Pinheiro et al., 2015). Em recifes mesofóticos com águas mais frias as espécies de peixes são mais similares às espécies presentes em recifes subtropicais (Feitosa et al., 2005). Entretanto, ainda não há avaliações claras da estruturação dos organismos nessa zona transicional, principalmente os pertencentes as comunidades bentônicas, possivelmente devido a logística mais complexa para acessar essas áreas fundas e desenvolver estudos ecológicos. Frente aos impactos acelerados do aquecimento dos oceanos, uma função potencial dos recifes mesofóticos seria agir como um refúgio térmico para espécies ameaçadas em recifes rasos (*deep reef refugia hypothesis*) (Bongaerts et al., 2010).

## 2.2.Fatores ambientais

Diferentes fatores ambientais (i.e. temperatura, profundidade, disponibilidade de luz, turbidez) influenciam a composição de comunidades bentônicas recifais, limitando ou modificando a distribuição e abundância dos organismos nos recifes em diferentes escalas espaciais (Zepp et al., 2008; Coni et al., 2017; Frade et al., 2018; Oliveira et al., 2019; Tamir et al., 2019). Os fatores abióticos atuam em escalas mais amplas, enquanto que os fatores bióticos atuam em escalas mais locais (Soberón, 2007). Dentre os principais fatores abióticos estão a profundidade (Wismer et al., 2009; Matheus et al., 2019), temperatura (Frade et al., 2018) e disponibilidade de luz (Mumby & Steneck, 2008; Tamir et al., 2019). Pequenas alterações na profundidade podem provocar fortes mudanças na estrutura de comunidades recifais (Stefanoudis et al., 2019). Porém, diversos fatores ambientais variam simultaneamente com a profundidade, tais como a temperatura e a luminosidade. Anomalias de temperatura são mais conhecidas na literatura por causarem prejuízo aos corais, acarretando no branqueamento de suas colônias (Downs et al., 2013) e podendo ocasionar a morte (Bellwood et al., 2004).

A disponibilidade de luz ao longo da profundidade limita principalmente a distribuição de algas e corais escleractíneos (que fazem simbiose com zooxantelas) (Venn et al., 2008; Yellowlees et al., 2008), mas não é um fator limitante para outros organismos como as esponjas e briozoários. Relações positivas entre a abundância de esponjas e a profundidade foram relatadas (Lesser, 2006; Francini-Filho et al., 2013; Magalhães et al., 2015; Lesser & Slaterry, 2018), principalmente devido à maior disponibilidade de alimento (picoplâncton) em regiões mais profundas (Lesser, 2006; Trussel et al., 2006; Lesser & Slaterry 2013). Elevados níveis de turbidez favorecem a proliferação de macroalgas e algas epilíticas (Jouffray et al., 2015) que competem diretamente por espaço com os corais. Embora a turbidez seja considerada historicamente um fator negativo para a sobrevivência dos corais, há espécies que se beneficiam com águas turvas (Morgan et al., 2016; Mies et al., 2020). Algumas espécies de corais são capazes de aumentar a capacidade heterotrófica (ingestão de presas planctônicas na coluna d'água) com o aumento da profundidade e turbidez (Palardy et al., 2005; Lesser et al., 2010). É um tipo de estratégia para compensar a perda de energia pela diminuição da autotrofia das zooxantelas (Mies et al., 2018). Neste contexto, a adaptação

de muitos organismos bentônicos, a exemplo dos corais, a diferentes faixas de profundidades depende da adaptação biológica de cada grupo/espécie frente as variáveis ambientais limitantes de sua distribuição (Tamir et al., 2019).

### **2.3. Ameaças aos recifes**

Mundialmente, os ecossistemas recifais estão ameaçados por estressores globais (acidificação e elevação da temperatura da superfície do mar) e locais (e.g. sobrepesca de peixes herbívoros, poluição e ocupação costeira e mineração) que acarretaram na acentuada diminuição da cobertura de corais nas últimas cinco décadas (Gardner et al., 2003; Bruno & Selig, 2007; Graham et al., 2015) e consequente diminuição na abundância e diversidade de peixes recifais (Jones et al., 2004). O branqueamento e as doenças em corais configuram importantes causas de mortalidade em massa e perda da biodiversidade e cobertura de corais nos recifes de todo o mundo (Harvell et al., 1999, Harvell et al., 2002; Francini-Filho et al., 2008). O branqueamento de corais é um processo que resulta na perda de das zooxantelas e dos pigmentos fotossintetizantes dessas algas (Glynn, 1993; Brown, 1997; Douglas, 2003). As doenças em corais são causadas por bactérias, fungos e vírus que podem estar naturalmente no meio marinho ou serem introduzidas através da poluição costeira (Richardson, 1998). As bactérias são amplamente reconhecidas como os principais patógenos de corais (Cervino et al., 2008, Dinsdale et al., 2008).

O aumento da temperatura superficial da água do mar é o principal fator responsável pela proliferação de doenças e branqueamento em corais em escala global, enquanto que a poluição costeira e a proliferação de algas (as quais funcionam como reservatório de patógenos) são os principais fatores em escala local (Harvell et al., 1999, 2002; Selig et al., 2006). Estes problemas podem acarretar no fenômeno conhecido por "mudança de fase" nesses ambientes (i.e. passagem da dominância de corais para algas) (Graham et al., 2015). Essa mudança de fase, por sua vez, ocorre principalmente devido ao aumento na quantidade de nutrientes na água e a sobrepesca de peixes herbívoros de grande porte (Belwood et al., 2004), acarretando o aumento da abundância e/ou biomassa de macroalgas frondosas (Hughes, 1994) ou de outros organismos, como zoantídeos (Cruz et al., 2014). Consequentemente, há diminuição da cobertura e recrutamento de corais devido à competição direta por espaço com macroalgas (McCook et al., 2001, Arnold et al., 2010).

Como consequência, a abundância e saúde de corais tende a diminuir em áreas desprotegidas contra pesca (Bruce et al., 2012) e em áreas com maior aporte de nutrientes. Apesar de possuírem os únicos corais escleractíneos do Atlântico Sul Ocidental e apresentarem um estágio avançado de degradação (Francini-Filho et al., 2008), não há no Brasil diagnósticos abrangentes acerca da abundância e saúde de corais situados em recifes costeiros e oceânicos.

### **8.1. Recifes do Atlântico Sul Ocidental**

O Brasil contém os mais diversificados recifes do Atlântico Sul Ocidental (Paulay, 1997). Os ambientes recifais brasileiros possuem uma menor diversidade de corais escleractínios construtores quando comparados ao Caribe e Indo-Pacífico (Jennerjahn, 2012). Esses recifes ainda possuem poucas formas ramificadas e baixa cobertura coralínea (Ferreira & Maida, 2006; Coni et al., 2012). Apesar da baixa diversidade de corais construtores no Brasil (18 espécies de corais escleractíneos zooxantelados; Nunes et al., 2008), cinco delas são endêmicas, elevando assim o grau de endemismo (Castro & Pires 2001). Além disso, esses recifes são caracterizados por elevada cobertura de macroalgas frondosas, algas epilíticas e zoantídeos (Oigman-Pszczol et al., 2004; Ferreira & Maida, 2006; Bruce et al., 2012; Pereira-Filho et al., 2011; Francini-Filho et al., 2013; Aued et al., 2018). Os recifes costeiros brasileiros são influenciados descarga de nutrientes e pelo elevado escoamento de sedimentos nos rios (Segal & Casto, 2011; Castro et al., 2012).

O Brasil contém quatro áreas recifais oceânicas: O Arquipélago de São Pedro e São Paulo, Arquipélago de Fernando de Noronha, o Atol das Rocas e o Complexo Insular de Trindade e Martin Vaz. Os recifes das ilhas oceânicas brasileiras são diferentes dos recifes situados na plataforma continental principalmente pelo maior isolamento e por serem consideradas como extensões empobrecidas da fauna continental (Castro & Pires 2001; Floeter et al., 2008). Ademais, os recifes das ilhas oceânicas possuem águas oligotróficas e, conseqüentemente, elevada intensidade luminosa (Longhurst & Pauly, 1987), favorecendo assim a presença de organismos fotofílicos, como as macroalgas e algas epilíticas (Carpenter et al., 1985). Além das algas, algumas espécies de corais brasileiros (e.g. *Siderastrea stellata*) são comuns em recifes rasos e com elevada intensidade luminosa (Leão et al., 2003; Francini-Filho et al., 2013), apresentando assim resistência à elevadas temperaturas e a incidência

direta de luminosidade (Leão et al., 2003). Há também um grupo significativo de corais que são adaptadas à ambientes com águas turvas e, consequentemente menos iluminadas desses recifes costeiros (e.g. espécies da família Mussidae) (Mies et al., 2020). Uma proporção elevada das espécies de corais do Atlântico Sul Ocidental é adaptada à baixos níveis de intensidade luminosa e apresenta características que fazem com que elas sejam menos susceptíveis ao branqueamento (Loiola et al., 2013; Mies et al., 2020). Logo, as espécies de corais dominantes na costa e nas ilhas oceânicas brasileiras possuem exigências ecológicas diferentes. Apesar dessas características únicas desses recifes, existem poucos diagnósticos abrangentes sobre a estrutura das comunidades bentônicas existentes, assim como os fatores ambientais que as influenciam. Além disso, não existem dados sobre a vitalidade de corais em larga escala espacial, incluindo recifes costeiros e oceânicos, em anos sem anomalias térmicas (Menezes, 2015; Coni et al., 2017), dificultando assim o entendimento da magnitude e abrangência de eventos de branqueamento em massa.

## 9. OBJETIVO GERAL

Os objetivos gerais desta tese são: 1) identificar e delimitar comunidades bentônicas distintas em recifes costeiros e oceânicos rasos (0 -30m), bem como verificar quais principais fatores ambientais que as limitam, 2) identificar e delimitar as comunidades bentônicas distintas em recifes oceânicos ao longo de um gradiente eufótico ao mesofótico (0-60m) de recifes oceânicos para determinar o ponto de quebra (i.e. transição) entre comunidades bentônicas rasas e mesofóticas desses recifes, 3) compreender a influência de variáveis bióticas locais (i.e. interações de contato) e variáveis ambientais nos padrões em larga escala de branqueamento, em anos sem anomalia térmica, dos três corais mais abundantes e importantes construtores de recifes no Brasil *Siderastrea* spp., *Mussismilia hispida* e *Montastraea cavernosa*.

## 10. REFERÊNCIAS DA INTRODUÇÃO GERAL E FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

- Amado-Filho GM, Bahia RG, Mariath R, Jesioneck MB, Moura RL, Bastos AC, Pereira-Filho GH, Francini-Filho RB. 2018. Spatial and temporal dynamics of the abundance of crustose calcareous algae on the southernmost coral reefs of the western Atlantic (Abrolhos Bank, Brazil). *Algae*, 33:85–99.
- Amado-Filho GA, Moura RL, Bastos AC, Francini-Filho RB, Pereira-Filho GH, Bahia RG, Moraes FC, Motta FS. 2016. Mesophotic ecosystems of the unique South Atlantic atoll are composed by rhodolith beds and scattered consolidated reefs. *Mar Biodivers*, 46 (4):933-936
- Arnold S N, Steneck R S, Mumby P J. 2010. Running the gauntlet: inhibitory effects of algal turfs on the processes of coral recruitment. *Marine Ecology Progress Series*. 414: 91–105.
- Aued AW, Smith F, Quimbayo JP, Candido DV, Longo GO, Ferreira CEL, Witman, JD, Floeter, SR, Segal B. 2018. Large-scale patterns of benthic marine communities in the Brazilian Province. *PLoS ONE* 13(6):e0198452.
- Banha TNS, Capel KCC, Kitahara M V, Francini-Filho R B, Francini C L B, Sumida PYG, Mies, M. 2019. Low coral mortality during the most intense bleaching event ever recorded in subtropical Southwestern Atlantic reefs. *Coral Reefs*, doi: 10.1007/s00338-019-01856-y.
- Bruce T, Meireles PM, Garcia G, Paranhos R, Rezende C, Moura RL, Francini-Filho RB, Coni EOC, Vasconcelos AT, Amado-Filho G, Hatay M, Schmieder R, Edwards R, Dinsdale E, Thompson FL. 2012. Abrolhos Bank reef health evaluated by means of water quality, microbial diversity, benthic cover, and fish biomass data. *PloS ONE*, 7:e36687.
- Bellwood DR, Hughes TP, Folke C, Nyström M. 2004. Confronting the coral reef crisis. *Nature*, 429:827–833.
- Bongaerts P, Ridgway T, Sampayo EM, Hoegh-Guldberg O. 2010. Assessing the “deep reef refugia” hypothesis: focus on Caribbean reefs. *Coral Reefs*, 29:309–327.
- Bruno JF, Selig ER. 2007. Regional Decline of Coral Cover in the Indo-Pacific: Timing, Extent, and Subregional Comparisons. *PLoS one*, 2(8): e711.
- Capel KCC, Segal B, Bertuol P, Lindner A. 2012. Corallith beds at the edge of the tropical South Atlantic. *Coral Reefs*, 31: 75.

- Carpenter RC. 1985. Relationships between primary production and irradiance in coral reef algal communities. *Limnol Oceanogr*, 30:784-793.
- Castro CB, Pires DO. 2001 Brazilian coral reefs: what we already know and what is still missing. *Bull Mar Sci*, 69 (2): 357-371.
- Castro CB, Segal B, Negrão F, Calderon EM. 2012. Four-year monthly sediment deposition on turbid Southwestern Atlantic coral reefs, with a comparison of benthic assemblages. *Brazilian Journal Oceanography*; 60, 49–63.
- Cervino JM, Thompson FL, Gómez-Gil B, Lorence EA et al. 2008. *Vibrio* pathogens induce yellow band disease in Caribbean and Indo-Pacific reef-building corals. *Journal Applied Microbiology*, 105:1658–1671.
- Coni EOC, Ferreira CM, Meirelles PM, Menezes R, Santana EFC, Moreira ANP, Amado-Filho GM, Ferreira BP, Pereira-Filho GH, Thompson FL, Moura RL, Francini-Filho RB. 2017. Modeling abundance, growth and health of the solitary coral *Scolymia wellsi* (Mussidae) in turbid SW Atlantic coral reefs. *Mar Biol*, 164(66).
- Coni EOC, Ferreira CM, Moura RL, Meirelles PM, Kaufman L, Francini-Filho RB. 2012 An evaluation of the use of branching fire-corals (*Millepora* spp.) as refuge by reef fish in the Abrolhos Bank, eastern Brazil. *Environ Biol Fishes* DOI 10.1007/s10641-012-0021-6.
- Connell J H. 1978. Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science, New Series*. 199 (4335): 1302-1310.
- Cruz I C S, Kikuchi R K, Creed J C. 2014. 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*, 1 – 8.
- Davidson O G. 1998. *The Enchanted Braid. Coming to the terms nature on the coral reef*. Published by John Wiley & Sons Inc. 269p.
- Dias T L P, Gondim A I. 2015. Bleaching in scleractinians, hydrocorals, and octocorals during thermal stress in a northeastern Brazilian reef. *Marine Biodiversity*. Doi: 10.1007/s12526-015-0342-8.
- Dinsdale EA, Pantos O, Smriga S, Edwards RA, Angly F, Wegley L, Hatay M, Hall D, Brown E, Haynes M, Krause L, Sala E, Sandin SA, Veja RT, Willis BL, Azam F, Knowlton N, Rohwer

- F. 2008. Microbial ecology of four coral atolls in the Northern Line Islands. *PLoS ONE*, 3:e1584.
- Douglas, A. E. 2003. Coral bleaching-how and why? *Marine Pollution Bulletin*, 46: 385- 392.
- Downs CA, McDougall KE, Woodley CM, Fauth JE, Richmond RH, et al. 2013. Heat-Stress and Light-Stress Induce Different Cellular Pathologies in the Symbiotic Dinoflagellate during Coral Bleaching. *PLoS ONE*, 8(12): e77173. doi:10.1371/journal.pone.0077173.
- Feitoza BM, Rosa RS, Rocha LA. 2005. Ecology and zoogeography of deep reef fishes in northeastern Brazil. *Bulletin of Marine Science*, 76, 725-742.
- Ferreira BP, Maida M. 2006. Monitoramento dos recifes de coral do Brasil: situação atual e perspectivas. *MMA, Série Biodiversidade*, 18:250.
- Floeter SR, Rocha LA, Robertson DR, Joyeux JC, Smith-Vaniz WF, Wirtz P, Edwards AJ, Barreiros JP, Ferreira CEL, Gasparini JL, Brito A, Falcón JM, Bowen BW, Bernardi G. 2008. Atlantic reef fish biogeography and evolution. *J Biogeogr*, 35:22–47.
- Frade PRP, Bongaerts N, Englebert A, Rogers M, Gonzalez-Rivero, Hoegh-Guldberg O. 2018. Deep reefs of the Great Barrier Reef offer limited thermal refuge during mass coral bleaching. *Nat Commun*, 9:3447.
- Francini-Filho RB, Coni ECO, Meirelles PM, Amado-Filho GM, Thompson FL, Pereira-Filho GH, Bastos AC, Abrantes DP, Ferreira CM, Gibran FZ, Guth AZ, Sumida PYG, Oliveira NL, Kaufman L, Minte-Vera CM, Moura RL. 2013. Dynamics of coral reef benthic assemblages of the Abrolhos Bank, Eastern Brazil: inferences on natural and anthropogenic drivers. *PLoS ONE*, 8- e54260.
- Francini-Filho R B, Moura R L, Thompson F L, Reis R D, Kaufman L, Kikuchi R K P, Leão, Z. M. A. N. 2008. Diseases leading to accelerated decline of reef corals in the largest South Atlantic reef complex (Abrolhos Bank, eastern Brazil). *Marine Pollution Bulletin*, 56 (5): 1008-1014.
- Francini-Filho RB, Velásquez VM, Silva MB, Rosa MR, Sumida PYG, Pinheiro HTP, Rocha LA, Ferreira CEL, Francini CLB, Rosa RS. 2019. Brazil. In: Loya, Y.; Puglise, K. Bridge, T. (eds). *Mesophotic Coral Ecosystems. Coral Reefs os the World*, vol 12. Springer, Cham.
- Gardner TA, Côté IM, Gill JA, Grant A, Watkinson AR. 2003. Long term region-wide declines in Caribbean corals. *Science*, 301:958–960.

- Ghilardi NP, Pereira-Filho GH, Berchez F. 2008. Current knowledge status of the ecology of hard bottom benthic communities in Brazil and the need for new approaches. *Oecologia Brasiliensis*, 12:197-205.
- Glynn PW. 1993. Coral-reef bleaching – ecological perspectives. *Coral Reefs*, 12:1-17
- Graham N A J, Jennings S, MacNeil M A, Mouillot D, Wilson S K. 2015. Predicting climate-driven regime shifts versus rebound potential in coral reefs. *Science*, doi:10.1038/nature14140.
- Harvell CD, Kim K, Burkholder JM, Colwell RR, Epstein PR, Grimes DJ, Hofmann EE, Lipp EK, Osterhaus ADME, Overstreet, RM, Porter JW, Smith GW, Vasta GR. 1999. Emerging marine diseases: climate links and anthropogenic factors. *Science*, 285: 1505–1510.
- Harvell CD, Mitchell CE, Ward JR, Altizer S, Dobson AP, Ostfeld RS, Samuel MD. 2002. Climate warming and disease risk for terrestrial and marine biota. *Science*, 296, 2158–2162.
- Hoegh-Guldberg O. 1999. Climate change, coral bleaching and the future of the world’s coral reefs. *Marine Freshwater Research*, 50:839-866.
- Hoegh-Guldberg O, Mumby PJ, Hooten AJ, Steneck RS, Greenfield P, Gomez E, Harvell CD, Sale PF, Edwards AJ, Caldeira K, Knowlton N, Eakin CM, Iglesias-Prieto R, Muthiga N, Bradbury RH, Dubi A, Hatziolos ME. 2007. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science*, 318:1737–1742.
- Hughes, TP. 1994. Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science*, 265: 1547-1551.
- Jennerjahn TC. 2012. Biogeochemical response of tropical coastal systems to present and past environmental change. *Earth Sci. Rev*, 114 (1), 19e41.
- Jones G P, McCormick M I, Srinivasan M, Eagle JE. 2004. Coral decline threatens fish biodiversity in marine reserves. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 101:8251–8253.
- Jouffray JB, Nystrom M, Norstrom AV, Williams ID, Wedding LM, Kittinger JN, Williams GJ. 2015. Identifying multiple coral reef regimes and their drivers across the Hawaiian archipelago. *Phil Trans R Soc B*, 370:20130268.
- Kahng SE, Copus JM, Wagner D. 2014. Recent advances in the ecology of mesophotic coral

ecosystems (MCEs). *Current Opinion in Environmental Sustainability* 7:72-81.

Knowlton N. 2008. Coral reefs. *Current biology*. London. 18(1), 18–21.

LaJeunesse T C, Parkinson J E. Gabrielson PW, Jeong HJ, Reimer, JD, Voolstra C R, Santos S R. 2018. Systematic Revision of Symbiodiniaceae Highlights the Antiquity and Diversity of Coral Endosymbionts. *Current Biology*, 28(16), 2570–2580.e6. doi:10.1016/j.cub.2018.07.008 .

Laverick JH, Tamir R, Eyal G, Loya Y. 2020. A generalized light-driven model of community transitions along coral reef depth gradients. *Global Ecology and Biogeography*, 00:1–11.

Leão ZMNA, Kikuchi R, Testa V. 2003. Corals and coral reefs of Brazil. In: Cortez Jorge, editor. *Latin American coral reefs*. Amsterdam: Elsevier. pp. 9–52.

Lesser MP. 2006. Benthic-pelagic coupling on coral reefs: Feeding and growth of Caribbean sponges. *J Exp Mar Biol Ecol*, 328:277–288.

Lesser MP. 2006. Oxidative stress in marine environments: biochemistry and physiological ecology. *Annual Review of Physiology*, 68: 253-278.

Lesser MP, Slattery M. 2013. Ecology of Caribbean sponges: Are top-down or bottom-up processes more important? *PLoS ONE*, 8:e79799.

Lesser MP, Slattery M. 2018. Sponge density increases with depth throughout the Caribbean. *Ecosphere*, 9:e02525.

Lesser M P, Slattery M, Stat M, Ojimi M, Gates R D, Grottoli A. 2010 Photoacclimatization by the coral *Montastraea cavernosa* in the mesophotic zone: light, food, and genetics. *Ecology*; v. 914, p. 990–1003.

Longhurst AR, Pauly D. 1987. *Ecology of Tropical Oceans*. San Diego: Academic Press. 407 pp

Loiola M, Oliveira MDM, Kikuchi RKP. 2013. Tolerance of Brazilian brain coral *Mussismilia braziliensis* to sediment and organic matter inputs. *Mar Pollut Bull* 77:55-62.

Longo GO, Morais RA, Martins CDL, Mendes TC, Aued AW, Cândido D, Oliveira JC, Nunes LT, Fontoura L, Sissini MN, Teschima MM, Silva MB, Floeter SR. 2015. Between-habitat variation of benthic cover, reef fish assemblage and feeding pressure on the benthos at the only atoll in South Atlantic: Rocas Atoll, NE Brazil. *PLoS ONE*, 10: e0127176.

- Magalhães GM, Amado-Filho GM, Rosa MR, Moura RL, Brasileiro PS, Moraes FC, Francini-Filho RB, Pereira-Filho GH. 2015. 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 Marine Science*, 91(3):000–000.
- Marangoni L F B, Marques J A, Adalto Bianchini. 2016. “Fisiologia de corais: a simbiose coral-zooxantela, o fenômeno de branqueamento e o processo de calcificação” in *Conhecendo os Recifes Brasileiros: Rede de Pesquisas Coral Vivo*, eds. Zilberberg, C.; Abrantes, D. P.; Marques, J. A.; Machado, L. F. & Marangoni, L. F. B. (Rio de Janeiro: Museu Nacional).
- Matheus Z, Francini-Filho RB, Pereira-Filho GH, Moraes FC, Moura RL, Brasileiro OS, Amado-Filho GM. 2019. Benthic reef assemblages of the Fernando de Noronha Archipelago, tropical South-west Atlantic: Effects of depth, wave exposure and cross-shelf positioning. *PLoS ONE*, 14(1):e0210664. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0210664>.
- Menezes, R. 2014. Dinâmica espaço-temporal da abundância, crescimento e saúde do coral endêmico do brasil *Mussismilia hispida* (Scleractinia) no Banco dos Abrolhos, BA. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas, Zoologia), Universidade Federal da Paraíba. João Pessoa, p. 85.
- McCook, L. J.; Jompa, J. & Diaz-Pulido, G. 2001. Competition between corals and algae on coral reefs: a review of evidence and mechanisms. *Coral Reefs*. 19: 400-417.
- Mies M, Francini-Filho RB, Zilberberg C, Garrido AG, Longo GO, Laurentino E, Güth AZ, Sumida PYG and Banha TNS. 2020. South Atlantic Coral Reefs Are Major Global Warming Refugia and Less Susceptible to Bleaching. *Front Mar Sci*, 7:514. doi: 10.3389/fmars.2020.00514.
- Mies M, Güth AZ, Tenório AA, Banha TNS, Waters LG, Polito PS, Taniguchi S, Bícago MC, Sumida PYG. 2018. In situ shifts of predominance between autotrophic and heterotrophic feeding in the reef-building coral *Mussismilia hispida*: an approach using fatty acid trophic markers. *Coral Reefs*, 37:677. doi:10.1007/s00338-018-1692-z.
- Moberg F, Folke C. 1999. Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecological Economics*, 29: 215-233.
- Mumby PJ, Steneck RS. 2008. Coral reef management and conservation in light of rapidly evolving ecological paradigms. *Trends Ecology and Evolution*; 23, 555–563 31.

- Matheus Z, Francini-Filho RB, Pereira-Filho GH, Moraes FC, Moura RL, Brasileiro OS, Amado-Filho GM. 2019. Benthic reef assemblages of the Fernando de Noronha Archipelago, tropical South-west Atlantic: Effects of depth, wave exposure and cross-shelf positioning. *PLoS ONE*, 14(1):e0210664. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0210664>.
- Morgan KM, Perry CT, Smithers SG, Johnson JA, Daniell JJ. 2016. Evidence of extensive reef development and high coral cover in nearshore environments: implications for understanding coral adaptation in turbid settings. *Sci Rep*, 6:29616.
- Oliveira UDR, Gomes PB, Cordeiro RT, 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.
- Oigman-Pszczol SS, Figueiredo MAO, Creed JC. 2004. Distribution of benthic communities on the tropical rocky subtidal of Armação dos Búzios, Southeastern Brazil. *Mar Ecol* 25:173–190.
- Palardy JE, Grottoli AG, Matthews KA (2005) Effects of upwelling, depth, morphology and polyp size on feeding in three species of Panamian corals. *Marine Ecology Progress Series*, 300:79–89.
- Paulay G. 1997. Diversity and distribution of reef organisms. Pages 298–353 in C. Birkeland. *Life and death of coral reefs*. Chapman and Hall, New York.
- Pereira-Filho G, Amado-Filho G, Guimarães S, Moura RL, Sumida P, Abrantes DP. et al. 2011. Reef fish and benthic assemblages of the Trindade and Martin Vaz island group, Southwestern Atlantic. *Braz J Oceanogr*, 59:201–212.
- Puglise K A, Kelty R. 2007. NOAA Coral Reef Ecosystem Research Plan for Fiscal Years 2007 to 2011. NOAA Technical Memorandum CRCP 1. (Silver Spring, MD: NOAA Coral Reef Conservation Program).
- Pinheiro HT, Martins AS, Gasparini JL (2010) Impact of commercial fishing on Trindade Island and Martin Vaz Archipelago, Brazil: characteristics, conservation status of the species involved and prospects for preservation. *Brazilian Archives Biology and Technology* 53:1417–1423.
- Pinheiro HT, Mazzei E, Moura RL, Amado-Filho GM, CarvalhoFilho A, Braga AC, Costa PAS, Ferreira BP, Ferreira CEL, Floeter SR, Francini-Filho RB, Gasparini JL, Macieira RM, Martins AS, Olavo G, Pimentel CR, Rocha LA, Sazima I, Simon T, Teixeira JB, Xavier LB, Joyeux JC. 2015. Fish Biodiversity of the Vitória-Trindade Seamount Chain, Southwestern

- Atlantic: An Updated Database. PLoS ONE; 10(3): e0118180. doi:10.1371/journal.pone.0118180.
- Rocha LA, Pinheiro HT, Shepherd B, Papastamatiou YP, Luiz OJ, Pyle RL, Bongaerts P (2018) Mesophotic coral ecosystems are threatened and ecologically distinct from shallow water reefs. *Science* 361:281–284.
- Richardson LL. 1998. Coral diseases: What is really known? *Trend in Ecology and Evolution*, 13 (11): 438-443.
- Segal B, Castro CB. 2011. Coral community structure and sedimentation at different distances from the coast of the Abrolhos Bank, Brazil. *Brazil J Oceanogr*, 59(2):119–129.
- Selig ER, Harvell CD, Bruno J.F, Willis BL, Page CA, Casey KS, Sweatman H. 2006. Analyzing the Relationship Between Ocean Temperature Anomalies and Coral Disease Outbreaks at Broad Spatial Scales. *Coral Reefs and Climate Change: Science and Management*, 111-128.
- Soberón J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*; 10:1115–23.
- Stefanoudis PV, Rivers M, Smith SR, Schneider CW, Wagner D, Ford H et al. 2019. Low connectivity between shallow, mesophotic and rariphotic zone benthos. *R Soc Open sci*, 6:190958.
- Tamir R, Eyal G, Kramer N, Laverick JH, Loya Y. 2019. Light environment drives the shallow-to-mesophotic coral community transition. *Ecosphere*, 10:e02839.
- Trussell GC, Lesser MP, Patterson MR, Genovese SJ. 2006. Depth-specific differences in growth of the reef sponge *Callyspongia vaginalis*: role of bottom-up effects. *Marine Ecology Progress Series*, 323: 149–158.
- Venn A A, Loram J E, Douglas A E. 2008. Photosynthetic symbioses in animals. *Journal of Experimental Botany*, 59, 1069-1080.
- Villaça R, Pitombo F B. 1997. Benthic communities of shallow-water reefs of Abrolhos, Brazil. *Revista Brasileira de Oceanografia*, 45: 35–43.
- Wismer S, Hoey AS, Bellwood DR. 2009. Cross-shelf benthic community structure on the Great Barrier Reef: relationships between macroalgal cover and herbivore biomass. *Mar Ecol Progr Ser*, 376:45–54.

Yellowlees D, Rees TAV, Leggat W. 2008. Metabolic interactions between algal symbionts and invertebrate hosts. *Plant Cell Environment*, 31, 679-694.

## **CAPÍTULO 01: Delimitando comunidades bentônicas recifais rasas no Atlântico Sul Ocidental**

**Erika F. C. Santana<sup>1</sup>, Miguel Mies<sup>2,3</sup>, Guilherme O. Longo<sup>4</sup>, Rafael Menezes<sup>1</sup>, Anaide W. Aued<sup>5</sup>, André Luís Luza<sup>6</sup>, Mariana G. Bender<sup>6</sup>, Barbara Segal<sup>7</sup>, Sergio R. Floeter<sup>5</sup>, Ronaldo B. Francini-Filho<sup>8,\*</sup>**

<sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), Universidade Federal da Paraíba, Cidade Universitária, 58059-900, João Pessoa, PB, Brazil.

<sup>2</sup>Instituto Oceanográfico, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brazil.

<sup>3</sup>Instituto Coral Vivo, Santa Cruz Cabralia, Brazil.

<sup>4</sup>Departamento de Oceanografia e Limnologia, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal, RN 59014-002, Brazil.

<sup>5</sup>Laboratório de Biogeografia e Macroecologia Marinha, Departamento de Ecologia e Zoologia, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, Santa Catarina, Brazil.

<sup>6</sup>Laboratório de Macroecologia e Conservação Marinha, Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brazil.

<sup>7</sup>Laboratório de Ecologia de Ambientes Recifais, Departamento de Ecologia e Zoologia, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, Santa Catarina, Brazil.

<sup>8</sup>Laboratório de Ecologia e Conservação Marinha, Centro de Biologia Marinha, Universidade de São Paulo, 11612-109, São Sebastião, São Paulo, Brazil.

Formatado de acordo com as normas do jornal *Marine Environmental Research*

**RESUMO:** Os recifes do Atlântico Sul Ocidental (Província brasileira) ocorrem ao longo de uma ampla faixa latitudinal (~5°N-27°S) e estão sob variadas condições ambientais. Fatores ambientais e espaciais como regimes de temperatura, disponibilidade de luz, profundidade e a distância dos recifes para a costa são importantes fatores estruturadores de comunidades bentônicas. No presente trabalho, foram combinados dados de cobertura bentônica e dados climatológicos, em larga escala, para realizar análises de árvores de regressão uni e multivariada a fim de identificar comunidades bentônicas únicas de recifes rasos (< 30 m) e os seus fatores ambientais na Província brasileira. A turbidez foi o principal fator estruturador das comunidades de recifes bentônicos, com a ocorrência de dois grupos principais: um com águas claras (dominado por macroalgas frondosas) e outro com águas turvas (dominado por algas epilítica). Seis das 14 espécies de corais escleractinianos foram mais abundantes no

grupo das comunidades turvas, corroborando assim a natureza fotofóbica de alguns corais brasileiros. O escleractíneo mais abundante no Brasil (*Montastraea cavernosa*), dominou amplamente (71-93% da cobertura total de corais) águas profundas claras e recifes de corais pouco profundos e turvos. Devido a esses tipos de habitats serem amplamente reconhecidos como potenciais refúgios climáticos atualmente, ameaças locais (por exemplo, poluição, pesca excessiva) devem ser evitadas.

**PALAVRAS-CHAVE:** Província Brasileira, Turbidez, Águas claras, Bentos, Recifes costeiros, Ilhas oceânicas, Corais

## 1. INTRODUÇÃO

Recifes biogênicos e rochosos são constituídos por substratos consolidados e abarcam comunidades com elevada diversidade (Leão et al. 2003, Bellwood et al. 2004, Oigman-Pszczol et al. 2004). O Brasil contém os maiores e mais diversificados recifes do Atlântico Sul (Paulay 1997), os quais são encontrados desde a Foz do Rio Amazonas, na região Norte (Moura et al. 2016, Francini-Filho et al. 2019), até a região Sul do Brasil, com registros de colônias de corais e formações recifais biogênicas esparsas (Castro & Pires 2001, Capel et al. 2012). Ao longo da costa brasileira, há diferentes substratos formando os recifes. Na costa Nordeste até o sul da Bahia, os recifes são mais frequentes e grande parte dos recifes costeiros são do tipo *beachrocks* e biogênicos (Castro & Pires 2001), contendo também recifes rochosos em número reduzido (Ferreira et al. 2015). A plataforma continental varia em largura ao longo do Brasil. Ela é estreita na maior parte de sua extensão, porém com um alargamento na região oriental, no sul da Bahia, onde encontra-se o Banco dos Abrolhos (Leão et al. 2003), o qual abarca o maior e mais rico complexo coralíneo do Atlântico Sul (Leão et al. 1988, Castro 1994). Na região Sudeste, os recifes são rochosos. Nessa região,

mais especificamente nas costas do Rio de Janeiro e São Paulo, há uma importante zona sazonal de ressurgência que traz águas frias e ricas em nutrientes do fundo para o raso (Ekau & Knoppers 1999; Valentin 2001).

Os recifes brasileiros exibem alto nível de endemismo de peixes (10%) e corais escleractíneos (30%) (Castro & Pires 2001, Floeter et al. 2008), contendo cinco espécies de corais escleractíneos endêmicas de um total de 23 espécies encontradas em recifes rasos (Leão et al., 2016). Esses recifes apresentam diferenças marcantes quando comparado aos recifes do Caribe e Indo-Pacífico: dominância de macroalgas e algas epilíticas (Grillo et al. 2017, Aued et al. 2018), baixa diversidade de corais construtores, com poucas espécies ramificadas (Ferreira & Maida 2006, Coni et al. 2012) e elevada cobertura de outros cnidários bentônicos não construtores de recifes, particularmente zoantídeos do gênero *Palythoa* (Oigman-Pszczol et al. 2004, Francini-Filho et al. 2013).

Diversos estudos sobre comunidades bentônicas recifais foram realizados em diferentes localidades na costa brasileira nas últimas duas décadas (e.g. Villaça & Pitombo et al. 1997, Oigman-Pszczol et al. 2004, Ghilardi et al. 2008, Bruce et al. 2012, Francini-Filho et al. 2013, Magalhães et al. 2015, Amado-Filho et al. 2016, Francini-Filho et al. 2019). Recentemente foi disponibilizada uma descrição quantitativa detalhada das comunidades bentônicas recifais ao longo da costa brasileira e nas ilhas oceânicas (Aued et al. 2018). Entretanto, a identificação e avaliação formal dos fatores ambientais que determinam a estrutura destas comunidades e a ocorrência de comunidades típicas associadas a diferentes localidades/habitats são questões que ainda permanecem em aberto. Algumas espécies de corais brasileiros (e.g. *Siderastrea stellata*) são comuns em recifes rasos, sendo facilmente visualizadas nessas regiões (Leão et al. 2003, Francini-Filho et al. 2013), apresentando

resistência à incidência direta de luminosidade e elevadas temperaturas. Em contrapartida, outras espécies de corais são típicas de ambientes com elevada turbidez (Morgan et al. 2016). Corais brasileiros da família *Mussidae*, além de outras espécies massivas que ocorrem na região (e.g. *Montastraea cavernosa*) são adaptadas à ambientes com águas turvas e menos iluminadas (Mies et al. 2020). As adaptações que permitem a vida em elevados níveis de turbidez incluem características morfológicas (Logan 1988, Loiola et al. 2013) e mecanismos de remoção do sedimento (inflação do pólipó e movimentos ciliares) (Lasker 1980). Além disso, essas espécies podem aumentar sua capacidade heterotrófica, obtendo nutrientes oriundos de partículas de sedimentos, como mecanismo compensatório da redução da nutrição pela autotrofia das zooxantelas (Anthony & Fabricius 2000, Anthony, 2006, Mies et al. 2018).

Fatores ambientais tais como variações nos níveis de turbidez, regimes de temperatura, disponibilidade de luz e concentração de nutrientes são capazes de influenciar na composição das comunidades bentônicas nos recifes (e.g. McClanahan et al. 2002, Berkelmans et al. 2004, Rowan 2004, Kline et al. 2006, Zepp et al. 2008, Dunn et al. 2012, Wiedenmann et al. 2012, Loiola et al. 2013, Coni et al. 2017, Frade et al. 2018, Oliveira et al. 2019, Tamir et al. 2019). A turbidez é um fator importante e que pode alterar a distribuição das espécies ao longo de gradientes de profundidade (Tait et al. 2014). Por exemplo, organismos que dependem direta ou indiretamente da fotossíntese, como as algas e corais, requerem elevada intensidade luminosa, sendo assim mais abundantes em áreas rasas e com baixa turbidez (Carpenter et al. 1985, Yellowlees et al. 2008, Tait et al. 2014). Outros fatores como profundidade, distância do recife para a costa e distância em que os recifes estão para quebra da plataforma continental também influenciam as comunidades bentônicas (Wismer

et al. 2009, Matheus et al. 2019, Mellin et al. 2019). Os recifes próximos a quebra da plataforma continental podem ser influenciados por águas mais frias e enriquecidas de zooplankton (Matheus et al. 2019), enquanto que recifes próximos da costa são influenciados pela descarga de nutrientes e sedimentos costeiros (Wismer et al. 2009). A nutrificação causada por atividades antrópicas pode favorecer a abundância de algas epilíticas (Jouffray et al. 2015) e prejudicar corais (Nordemar et al. 2003, Wiedenmann et al. 2012). Em regiões mais profundas, em geral, há uma maior densidade de esponjas (Magalhães et al. 2015, Lesser & Slattery 2018), as quais alimentam-se principalmente de picoplâncton que é abundante em maiores profundidades (Lesser 2006). Esse padrão de aumento da abundância de esponjas com a profundidade é conhecido como *sponge increase hypothesis*, sendo amplamente debatida na literatura atual (Pawlik et al. 2013, Pawlik & Scott 2019). As esponjas também são favorecidas por ambientes com elevadas concentrações de carbono orgânico particulado e baixa intensidade luminosa (Maldonado et al. 2012). Mudanças no regime de temperatura também alteram as interações entre espécies e a estrutura da cadeia alimentar das comunidades marinhas (Bruno et al. 2015). Anomalias térmicas e ondas de calor são conhecidas por causarem danos aos corais, acarretando no branqueamento de suas colônias (perda de algas simbióticas) (Downs et al. 2013), podendo levar a morte (Hoegh-Guldberg et al. 2007). Essa perda da cobertura de corais acaba contribuindo para degradação dos recifes como um todo (Ostrander et al. 2000).

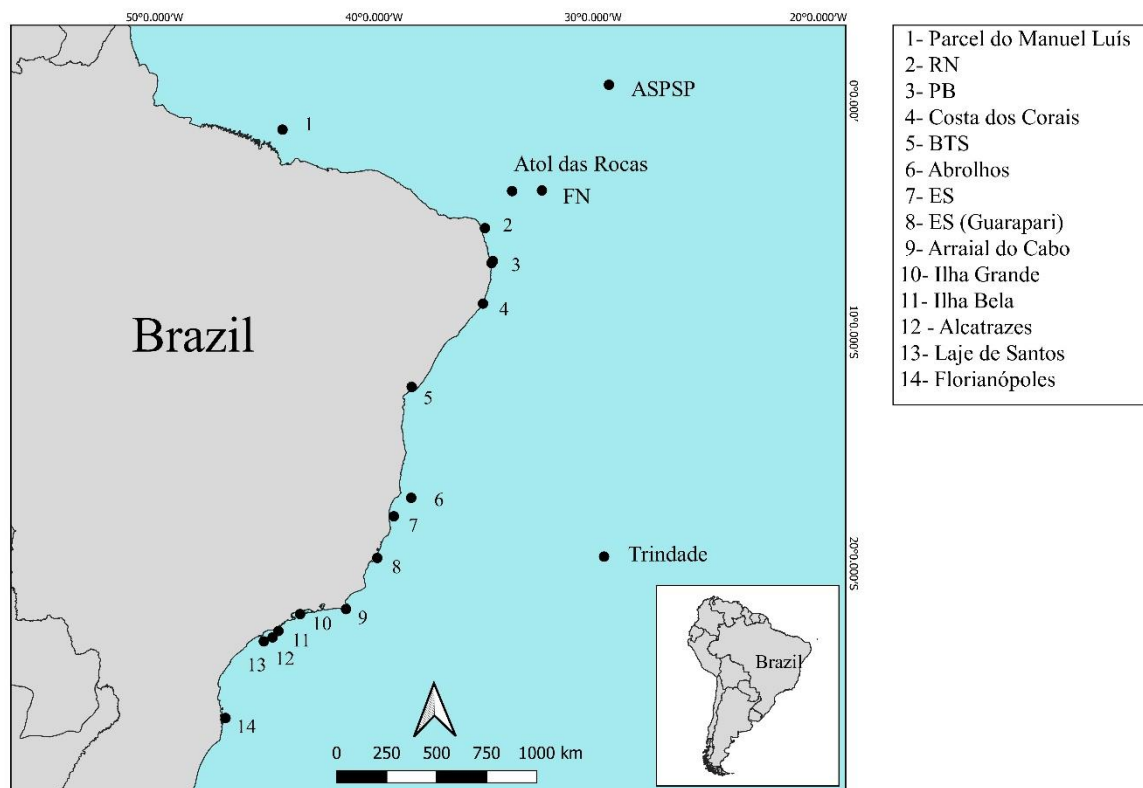
Nossas predições iniciais são: 1) Grande parte dos corais brasileiros são adaptados a ambientes sombreados e por isso são mais abundantes em áreas profundas e/ou com águas turvas (recifes costeiros continentais e recifes fundos em ilhas oceânicas); 2) Algas epilíticas e macroalgas frondosas são mais abundantes em áreas rasas e iluminadas; 3) A abundância

das algas calcárias incrustantes (CCA) aumenta nos recifes ao passo que a profundidade aumenta; 4) Esponjas são mais abundantes em áreas mais profundas. No presente trabalho, utilizamos técnicas de classificação de comunidades, Árvores de Regressão Multivariadas (*Multivariate Regression Trees*; MRT), em conjunto com dados de sensoriamento remoto para identificar quais e quantas são as comunidades bentônicas distintas e os principais fatores ambientais e espaciais que determinam estas comunidades em recifes rasos (0-30 m) continentais e oceânicos do Brasil. Além disso, foram utilizados modelos univariados baseados em máquinas de aprendizagem (*Boosted Regression Trees*, BRT) para compreender os principais fatores ambientais que influenciam na abundância de diferentes organismos/grupos taxonômicos.

## **2. MATERIAIS E MÉTODOS**

### **2.1.Área de Estudo**

Os recifes brasileiros são os únicos recifes do Atlântico Sul Ocidental e possuem um tamanho linear (2400 km) parecido ao da Grande Barreira de Corais da Austrália (2600 km de extensão) (Wolanski 1994). Contudo, os recifes australianos apresentam uma área maior, onde os recifes são mais próximos uns aos outros. O Brasil possui apenas três ilhas oceânicas e um atol: Arquipélago de Fernando de Noronha (AFN; 3°86'S; 32°43'W), Arquipélago de São Pedro e São Paulo (ASPSP; 00° 56' N; 29° 22' W), complexo insular de Trindade e Martin Vaz (20°51'S; 29°33'W) e o Atol das Rocas (3°87'S; 33° 80'W). Neste trabalho, foram obtidos dados de cobertura bentônica para as quatro áreas oceânicas e mais 14 localidades ao longo da costa brasileira (Fig. 1) (Para mais detalhes visualizar a tabela do material suplementar com as localidades continentais e oceânicas estudadas).



**Fig. 1.** Mapa mostrando as áreas recifais continentais e oceânicas amostradas no Brasil. RN = Rio Grande do Norte (Parrachos + Recifes); PB = Paraíba (Penha, Sapata, Cahial e Curuba); BTS = Baía de Todos os Santos; ES= Espírito Santo; ASPSP= Arquipélago de São Pedro e São Paulo; FN = Arquipélago de Fernando de Noronha; Trindade= Conjunto insular de Trindade e Martin-Vaz.

## 2.2. Comunidades bentônicas

Os dados primários sobre comunidades bentônicas recifais do Brasil foram coletados utilizando a metodologia de foto-quadrados (cf. Francini-Filho et al. 2013), onde cada foto-quadrado (75 x 66 cm) é constituído por um mosaico de 15 pequenos retângulos (22 x 15 cm) para os quais foi obtida uma imagem digital de alta resolução. Alguns dados utilizados aqui foram obtidos por um dos autores e publicados em estudos pontuais anteriores (Francini-Filho et al. 2019, Magalhães et al. 2015, Francini-Filho et al. 2013, Pereira-Filho et al. 2011, Matheus et al. 2019) e o restante, como os dados da Paraíba, Espírito Santo e

parte dos dados do Banco dos Abrolhos, é inédito. Cada quadrado foi utilizado como uma amostra. Foram obtidos 900 foto-quadrados ao longo do gradiente de profundidade (0 a 30 m) das localidades continentais e oceânicas do Brasil. Diferentes regiões do recife (topo e parede recifal) foram amostradas nos recifes do Banco dos Abrolhos e Espírito Santo, não havendo essa distinção entre habitats para as demais localidades.

Além disso, foram utilizados dados obtidos por Aued et al. (2018) ao longo do gradiente latitudinal da costa brasileira. Estes autores amostraram 40 sítios inseridos em 13 localidades, tendo sido assim adicionados dados para 10 novas localidades. Em cada sítio, foram realizadas amostragens em dois estratos de profundidade: raso ( $1 \pm 7$  m) e profundo ( $8 \pm 15$  m). Em cada estrato, seis a vinte áreas recifais com superfícies horizontais ( $2 \text{ m}^2$ ) foram aleatoriamente selecionadas para a caracterização da comunidade bentônica. Utilizou-se um conjunto de cinco foto-quadrados de  $25 \times 25$  cm (Longo et al. 2015) para a caracterização das comunidades recifais. Ao todo, foram amostrados 86 sítios que variaram de 1 a 30 m de profundidade em recifes continentais e oceânicos em 18 localidades (ver Tabela S2 do material suplementar). Considerando os dois bancos de dados, foram obtidos para este estudo 1671 foto-quadrados, o que representa o maior banco de dados para comunidades bentônicas recifais do Brasil.

Para os dados primários, as imagens digitais foram analisadas utilizando-se o programa *Coral Point Count with Excel extensions* CPCe (Kohler & Gill 2006). Foram sorteados 20 pontos aleatórios em cada imagem (i.e. 300 pontos por foto-quadrado) e os principais grupos bentônicos e as espécies de corais abaixo de cada ponto foram identificadas. As imagens obtidas por Aued et al. (2018) foram analisadas através do programa photoQuad (Trygonis & Sini 2012). Cinquenta pontos aleatórios foram

estabelecidos em cada imagem e o organismo abaixo de cada ponto foi identificado de acordo com os grupos seguintes: cianobactérias, macroalgas frondosas, algas epilíticas, algas calcárias incrustantes (CCA), esponjas, *Palythoa* spp., outros zoantídeos, *Millepora* spp., octocorais, briozoários e ascídias. Os corais foram identificados por espécie e posteriormente agrupados em corais fotofílicos e fotofóbicos de acordo com a maior e menor tolerância à luminosidade, respectivamente. Esta classificação foi baseada na no banco de dados *coral traits* (Madin et al. 2016) com uma complementação da literatura mais atualizada (Francini-Filho et al. 2013, Coni et al. 2017, Oliveira et al. 2019, Mies et al. 2020).

### **2.3. Determinação de parâmetros ambientais**

Dados ambientais foram obtidos para cada sítio através do banco de dados de sensoriamento remoto *Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer* (MODIS Aqua) (disponível em <http://oceandata.sci.gsfc.nasa.gov>) com resolução de 4 km<sup>2</sup>. As variáveis selecionadas são amplamente reconhecidas por influenciarem na estrutura de comunidades bentônicas recifais (e.g. McClanahan et al. 2002, Berkelmans et al. 2004, Rowan 2004, Kline et al. 2006, Hoegh-Guldberg et al. 2007, Zepp et al. 2008, Dunn et al. 2012, Wiedenmann et al. 2012, Downs et al. 2013, Jouffray et al. 2015, Higuchi et al. 2015, Matheus et al. 2019, Stefanoudis et al. 2019, Tamir et al. 2019). Foram consideradas as variáveis seguintes: temperatura superficial da água do mar à noite (NSST), concentração de clorofila a (CLO), concentração de carbono orgânico particulado (POC), coeficiente de atenuação difusa (Kd490, um *proxy* para os níveis de turbidez) e radiação fotossinteticamente ativa que atinge a superfície do mar (PAR, irradiância entre 400 e 700 nm; Gove et al. 2013). A temperatura superficial da água do mar foi obtida durante o período noturno a fim de evitar variações relacionadas com a cobertura de nuvens (Francini-Filho et al. 2010). Utilizou-se a média dos

dados de 2002 a 2016 das cinco variáveis ambientais obtidas pelo MODIS Aqua. Além disso, foram obtidos dados adicionais de concentração de nitrato, concentração de fosfato e salinidade através do banco de dados Bio-Oracle para os anos de 2002 a 2009 (Tyberghein et al. 2012), com resolução de 9 km<sup>2</sup>. Utilizou-se a média dos dados (repetições independentes) por representar uma medida ideal para avaliar a variação do conjunto de dados e por ser melhor forma de representar a climatologia local (Gordon et al. 2015). A distância dos recifes amostrados para a costa e a distância desses recifes até a quebra da plataforma continental foram obtidas utilizando-se cartas náuticas digitais.

#### **2.4. Análises estatísticas**

A análise de variância fatorial (two-way ANOVA) foi utilizada para testar diferenças na abundância de corais fotofóbicos e fotofílicos entre recifes costeiros e oceânicos e entre os dois grupos (Zar 2010). Comparações *a posteriori* de Student-Newman-Keuls (SNK) foram feitas para testar as diferenças entre as variáveis (Zar 2010). A normalidade (Kolgomorov-Smirnov) e homocedasticidade dos dados foram previamente testadas. Nas análises usou-se o nível de significância  $\alpha = 0.05$ .

Para identificar o número de comunidades bentônicas recifais distintas no Brasil e os principais fatores ambientais responsáveis pela distinção dessas comunidades foi utilizada uma Árvore de regressão Multivariada (*Multivariate Regression Trees*; MRT). A MRT forma agrupamentos (*clusters*) com grupos de amostras gerados por repetidas divisões dos dados. Cada divisão origina dois grupos com máxima similaridade das amostras dentro dos grupos em relação aos valores das variáveis ambientais. Essa divisão é feita de forma que tenha a maior dissimilaridade possível entre os dois grupos em cada divisão (De'Ath 2002). Os agrupamentos formados são representados graficamente por uma árvore. Cada agrupamento

(terminal) representa uma comunidade distinta. A melhor árvore é selecionada baseada na sua acurácia preditiva através do valor de validação cruzada (*cross-validation*) que varia de 0 (previsão ruim) a 1 (excelente). A MRT possui menos premissas que outras técnicas de análise direta de gradientes multivariados, permitindo, por exemplo, a análise de dados desbalanceados e relações não lineares (De'Ath 2002). Os grupos definidos pela MRT foram utilizados para construir uma PCA, possibilitando assim avaliar a variabilidade nos dados considerando os agrupamentos ótimos gerados pela MRT.

A influência de diferentes fatores ambientais na abundância dos principais grupos bentônicos sésseis e de corais fotofílicos e fotofóbicos foi avaliada utilizando-se *Boosted Regression Tress* (BRT). A espécie *Montastraea cavernosa* foi retirada do modelo dos corais fotofóbicos devido sua elevada cobertura a qual mascarou a importância das outras espécies em uma análise preliminar. O BRT é um tipo de análise que procura identificar a relação entre variáveis preditoras e a variável resposta através de método de aprendizagem de máquinas (*Machine Learning*) (Elith et al. 2008). A técnica BRT combina modelos de árvores de regressão com o procedimento *boosting*. No BRT a cada passo uma nova árvore é ajustada a partir dos resíduos do modelo anterior a fim de reduzir a perda de função pela adição de árvores. O método objetiva melhorar o desempenho de um único modelo, ajustando e combinando muitos modelos. O processo é estocástico, uma vez que apenas um subconjunto dos dados originais é usado em cada passo de forma aleatória.

Três parâmetros são requeridos para uma predição ótima em modelos BRT: taxa de aprendizagem (*learning rate*), complexidade da árvore (*tree complexity*) e proporção de dados selecionados ao acaso em cada passo (*bag-fraction*). O primeiro parâmetro determina a contribuição de cada árvore para a explicação do modelo; o segundo determina o número

de divisões (nós) presente em cada árvore e o último determina a proporção de dados que serão tomados ao acaso em cada etapa para construção de árvores individuais (Elith et al. 2008). As análises do BRT foram realizadas com valores de *learning rate* de 0.0001, 0.0005, 0.001, 0.005, 0.01, 0.05, valores de 1-5 de *tree complexity* e valores de 0.5 e 0.75 para *bag-fraction*. Todas as possíveis combinações foram rodadas para a abundância dos grupos bentônicos e para as espécies de corais e o conjunto de desses parâmetros foi analisado selecionando o modelo mais parcimonioso (i.e. menor valor de validação-cruzada) para a produção de um modelo ótimo BRT. Por fim, foi quantificado os efeitos de interação entre os preditores (o efeito colinearidade e sinérgico ao prever a resposta em questão) em cada modelo de abundância de bentos utilizando a função *gbm.interactions* (Elith et al. 2008). Todos os modelos foram feitos seguindo os procedimentos de Elith et al. (2008).

Antes da execução dos modelos MRT e BRT verificou-se a existência de multicolinearidade das variáveis ambientais e espaciais por meio do teste de *Variance Inflation Factor* (VIF) que exclui as variáveis com VIF acima de 5 (ter Braak & Smilauer 2002). As variáveis removidas foram: concentração de clorofila a (CLO), concentração de carbono orgânico particulado (POC), radiação fotossinteticamente ativa (PAR) e concentração de fosfato. As relações pareadas entre as variáveis (incluídas e retiradas do modelo) estão detalhadas no material suplementar. Todos os coeficientes de correlação de Pearson foram iguais ou superiores a 0.95. Por fim, para saber a diferença da abundância de corais fotofílicos e fotofóbicos entre recifes costeiros e oceânicos e entre os dois grupos foi realizada uma ANOVA de duas vias. Todas as análises foram realizadas no programa R utilizando os pacotes *rda*, *dismo*, *gbm*, *mvpart*, *rpart*, *HH* e *vegan* (R Development Core Team, 2010).

### 3. RESULTADOS

O modelo com maior performance preditiva obtido pela MRT identificou dez comunidades bentônicas distintas no Brasil (Fig. 2) (erro da validação cruzada = 0.67 e correlação = 0.54). Os dois primeiros eixos da PCA calculada com base nas dez comunidades únicas delimitadas pela MRT explicaram 88,1 % da variabilidade total dos dados.

O coeficiente de atenuação difusa (níveis de turbidez) foi o fator responsável pela primeira divisão da árvore, o qual explicou a maior parte do modelo (25.6 %) e formou dois agrupamentos, um caracterizado por comunidades situadas em recifes de águas claras (com menores níveis de turbidez), i.e.  $< 0.066 \text{ mol.m}^{-3}$ , dominados por macroalgas frondosas e com cobertura relativamente moderada de algas epilíticas. O outro agrupamento formado é composto por comunidades situadas em recifes localizados em águas turvas, i.e.  $\geq 0.066 \text{ mol.m}^{-3}$ , dominados por algas epilíticas e com baixa cobertura de macroalgas frondosas. O primeiro agrupamento é composto de recifes oceânicos, em sua maioria, e o segundo contém apenas recifes costeiros continentais.

Grande parte dos recifes continentais amostrados foi caracterizada pela comunidade laranja, a qual foi encontrada desde o nordeste do Brasil (Parrachos, Rio Grande do Norte) até o sul do país (Florianópolis, Santa Catarina). Os ambientes recifais das ilhas foram, em geral, similares entre si, situando-se em água claras, diferenciando entre si principalmente em relação a profundidade. Três comunidades foram exclusivamente oceânicas, uma situada em recifes rasos do AFN e Atol das Rocas e a outra comunidade em áreas mais profundas do ASPSP e do AFN, representadas pelo grupo verde claro e azul, respectivamente. A comunidade representada pelo grupo amarelo foi localizada nos recifes oceânicos de profundidade intermediária de Trindade, AFN e Atol das Rocas além dos recifes continentais

do Rio Grande do Norte e Parcel do Manuel Luís. Encontramos mais outras quatro comunidades situadas na região Nordeste, tanto comunidades bentônicas pertencentes a comunidades bentônicas sésseis de recifes situados em águas claras quanto aquelas situadas em águas turvas. São elas: grupo azul claro, nos recifes do Cahial (Paraíba); grupo verde, no Parcel do Manuel Luís; grupo vermelho, nos recifes de Taci, Curaba e Penha localizados na Paraíba e, por fim, grupo preto, nos recifes da Sapata, Paraíba. Os grupos roxo e rosa estão praticamente compõem as comunidades bentônicas do Banco dos Abrolhos, exceto pelos Recifes Itacolomis, os quais estão mais ao norte e foram mais similares ao recifes comumente encontrados ao longo do Brasil (representados pela comunidade laranja). Por fim, a comunidade representada pelo grupo preto ocorreu mais na costa central e sul e foi constituída primariamente por recifes rochosos (Fig. 4).

### **Descrição das comunidades brasileiras**

A primeira divisão da árvore formou dois grandes agrupamentos caracterizados por menores e maiores níveis de turbidez. Os recifes de águas claras foram subdivididos em rasos ( $< 4.5$  m de profundidade) e aqueles com profundidades maiores ( $\geq 4.5$  m e  $< 30$  m). Os recifes rasos (grupo verde e verde escuro) foram caracterizados pela elevada cobertura de algas epilíticas (50%) e macroalgas frondosas (20%). De maneira geral, esses dois grupos se distinguem entre si pela distância aos recifes profundos e cobertura de algas epilíticas, com a menor distância ( $< 3,8$  km) e maior cobertura dessas algas epilíticas (cerca de 70%) para a comunidade verde clara (Fig. 2). As duas comunidades verdes estão localizadas recifes rasos das ilhas oceânicas do Arquipélago de Fernando de Noronha e Atol das Rocas e nos recifes

costeiros continentais rasos do Parcel do Manuel Luís (só a comunidade verde escura) (Fig. 2 e 3).

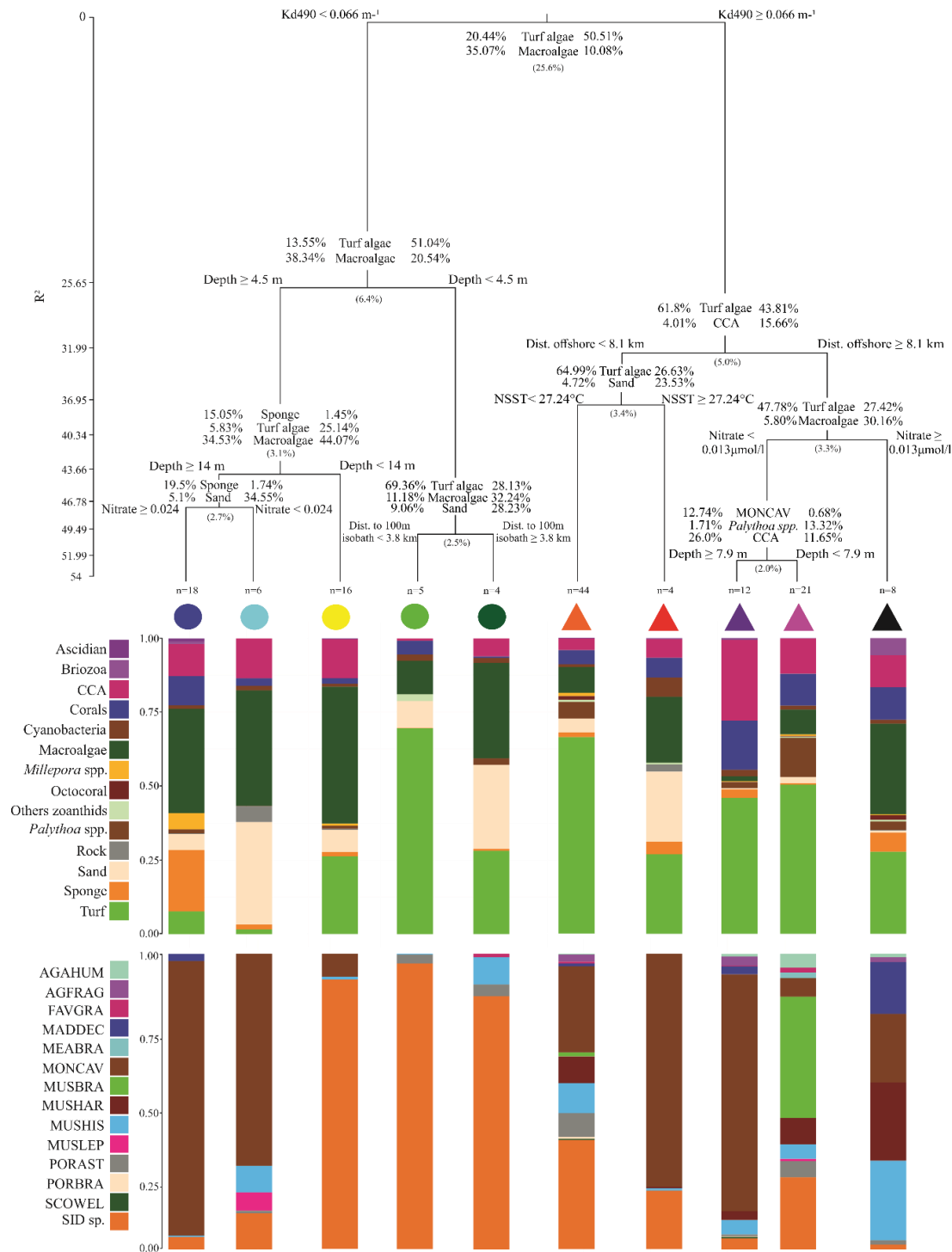
O segundo agrupamento dos recifes de águas claras foi distinguido por ambientes com profundidade maior que 4.5 m e caracterizado por elevada cobertura de macroalgas frondosas (38%). Este agrupamento foi subdividido também de acordo com a profundidade em ambientes com profundidades intermediárias (entre 4.5 m e 14 m) e profundos ( $\geq 14$  m e  $< 30$  m). O agrupamento constituído por recifes profundos ( $\geq 14$  m) foi subdividido em dois grupos de comunidades bentônicas distintas (grupos azul e azul claro): um composto por comunidades bentônicas em águas com mais nutrientes (Nitrato  $\geq 0.024$ ; grupo azul) e outro em águas com menos nutrientes (Nitrato  $< 0.024$ ; grupo azul claro). A comunidade azul foi caracterizada pela elevada cobertura de macroalgas (34,5%), esponjas (19,5%), moderada cobertura de corais (9,4%) e CCA (10%) e está localizada nos recifes oceânicos profundos do ASPSP e Arquipélago de Fernando de Noronha. O grupo azul claro foi caracterizado pela elevada cobertura de macroalga (39,2 %) e areia (34.5 %), moderada cobertura de CCA (13,4%), e baixa cobertura de esponjas e outros grupos, como algas epilíticas e corais, estando localizado nos recifes oceânicos de Trindade e Martin Vaz, além de e recifes costeiros continentais da Paraíba (Fig. 2 e 3).

Os recifes localizados em profundidades intermediárias formaram uma comunidade única (grupo amarelo) caracterizada por elevada cobertura de macroalgas (44%) e algas epilíticas (25,14%), moderada cobertura de CCA (12, 6%) e baixa cobertura de esponjas e corais. Essa comunidade está localizada nos recifes do ASPSP, Arquipélago de Fernando de Noronha, Trindade e Atol das Rocas e nos recifes costeiros continentais do Parcel do Manuel Luís e Rio Grande do Norte (Fig. 2 e 3).

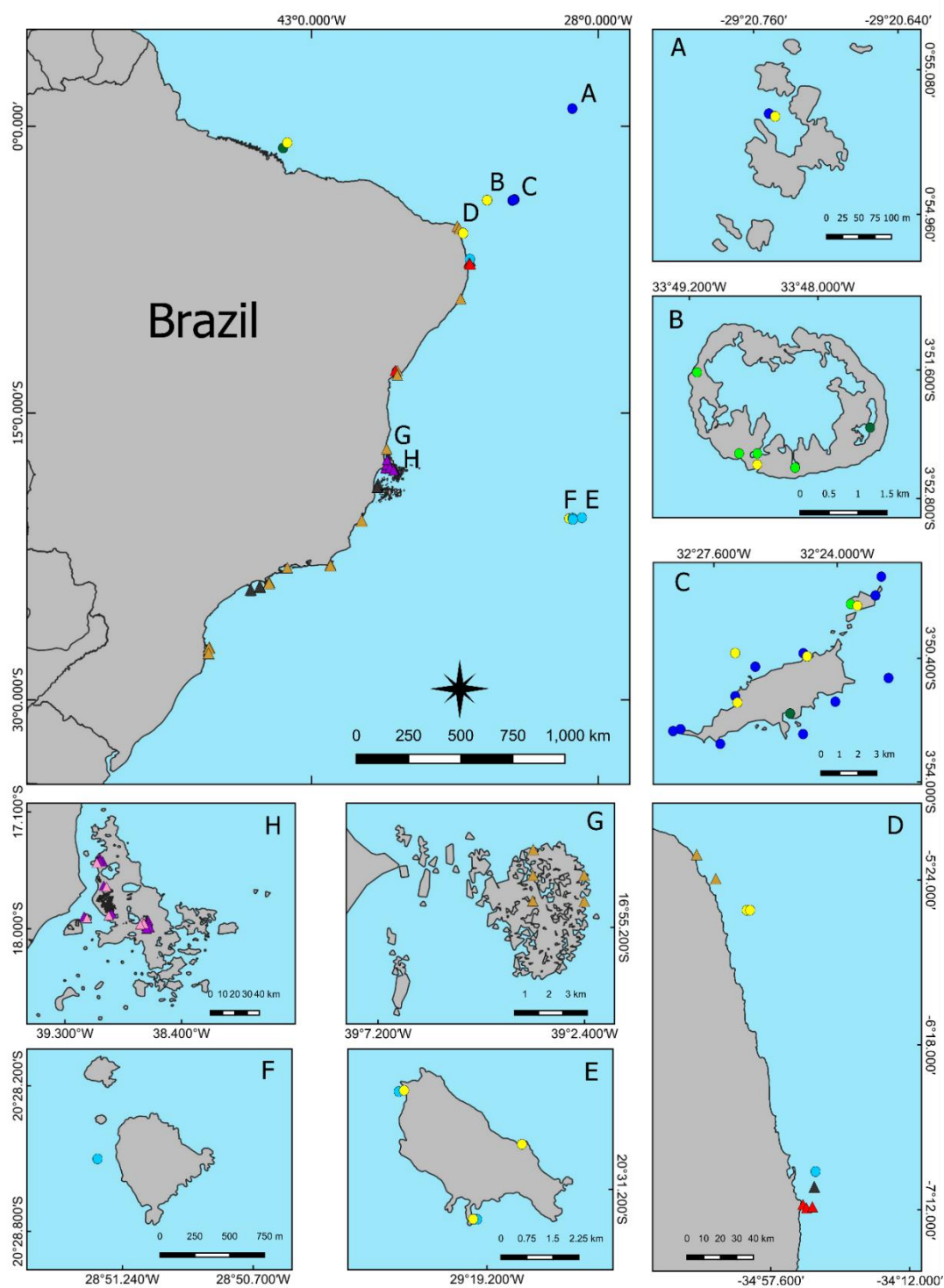
A terceira divisão da árvore (i.e. comunidades submetidas a águas turvas,  $\geq 0.066 \text{ mol.m}^{-3}$ ) separou dois agrupamentos onde a distância dos recifes para a costa foi o principal fator abiótico responsável por esta divisão. O primeiro agrupamento contém duas comunidades bentônicas distintas (grupo laranja e vermelho) situadas em recifes muito próximos da costa ( $<8.1 \text{ km}$ ) dominadas por algas epilíticas (61,8%) e baixa cobertura de CCA (4%). Outro agrupamento apresenta elevada cobertura de algas epilíticas e moderada cobertura de CCA e contém três comunidades bentônicas distintas (grupo roxo, rosa e preto) situadas em recifes mais distantes da costa ( $\geq 8.1 \text{ km}$ ) (Fig. 2). A comunidade bentônica distinta representada pelo grupo laranja está localizada em recifes muito próximos da costa ( $<8.1 \text{ km}$ ) ao longo de toda a costa continental e pode ser encontrada em ambientes com águas com temperaturas menores que  $27,24^\circ\text{C}$ . Ela apresenta dominância de algas epilíticas (65%), baixa cobertura de macroalgas (8,5%), corais (4,5%) e CCA (3,8 %). A outra comunidade resultante (grupo vermelho) está localizada em ambientes com temperaturas mais quentes, superiores a  $27,24^\circ\text{C}$ , e é caracterizada por moderada cobertura de algas epilíticas (26,63 %), areia (23,53%) e macroalgas (22,12%) e baixa cobertura de corais (6,7%) e CCA (6,2 %) (Fig. 2).

O segundo agrupamento com comunidades localizadas em recifes de águas turvas situadas mais distantes da costa foi subdividido por ambientes com maior ( $\geq 0,013 \mu\text{mol/l}$ ) e menor concentração de nitrato ( $<0,013 \mu\text{mol/l}$ ). Uma única comunidade está situada em ambientes de maior concentração de nitrato (grupo preto), caracterizada por elevada cobertura de macroalgas (30,15%) e algas epilíticas (27,42%), moderada cobertura de corais (10, 93%) e CCA (10, 6%). Essa comunidade está situada na Paraíba, Espírito Santo e em São Paulo (alcatrazes e Laje de Santos) (Fig. 2 e 3). Duas comunidades podem ser

encontradas em recifes com menores concentrações de nitrato (grupo roxo e rosa). A última divisão da árvore resultou em duas comunidades bentônicas distintas, ambas estão localizadas no Banco dos Abrolhos, onde a profundidade foi o principal fator responsável pela divisão. A primeira comunidade localizada em Abrolhos está situada em recifes situados em regiões com profundidades maiores ( $\geq 7,9\text{m}$ ) e é caracterizada pela elevada cobertura de algas epilíticas (44, 15%) e CCA (26%) e moderada cobertura do coral *Montastraea cavernosa* (12,7%) e baixa cobertura de outros grupos como macroalgas, esponjas e zoantídeos. A outra comunidade está localizada nos recifes rasos de Abrolhos ( $< 7,9\text{m}$ ) e é dominada por algas epilíticas (cerca de 50%), apresenta ainda moderada coberta de corais (10,8%), do zoantídeo *Palythoa caribaeorum* (13,32%) e CCA (11,65) e baixa cobertura de macroalgas frondosas (8,2 m).



**Fig. 2.** Comunidades bentônicas únicas de recifes costeiros e oceânicos rasos do Brasil. Resultado a árvore da análise *Multivariate Regression Tree* (MRT) e abundância relativa (média  $\pm$  SE) das assembleias bentônicas únicas formadas pela MRT.



**Fig. 3.** Distribuição espacial das seis comunidades bentônicas únicas no Brasil identificadas pela Árvore de Regressão Multivariada (MRT). A- Arquipélago de São Pedro e São Paulo; B- Atol das

Rocas; C- Arquipélago de Fernando de Noronha; D- Ilha de Trindade; E- Ilha de Martin Vaz; F- Recifes Itacolomis (Abrolhos); G- Outros recifes do Banco dos Abrolhos.

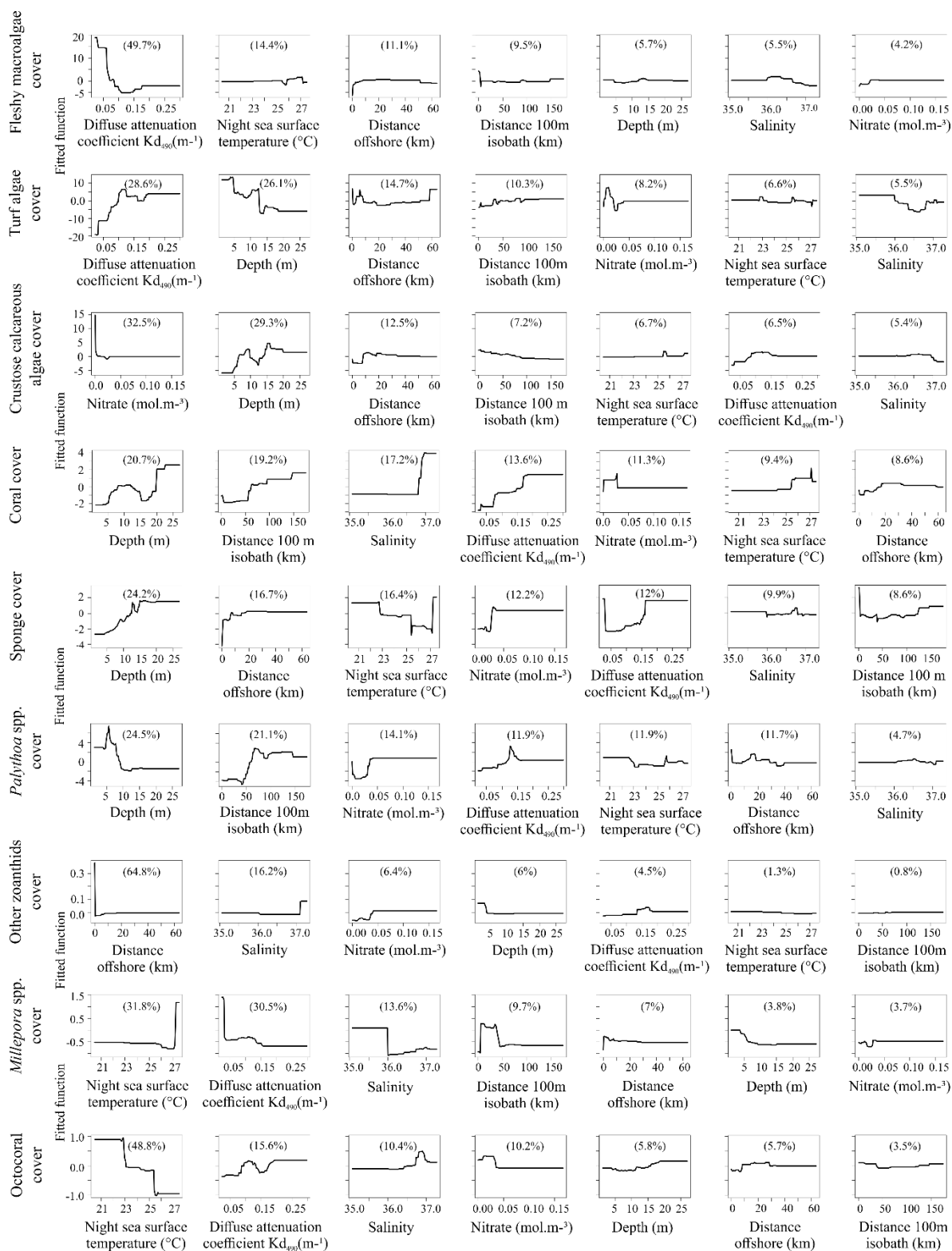
### **Modelo de abundância dos grupos bentônicos**

Os modelos BRT apresentaram mais detalhes sobre as variáveis ambientais e espaciais que influenciam os principais grupos bentônicos de recifes rasos (Fig. 4) e corroboraram, de forma geral, os padrões visualizados na MRT. O coeficiente de atenuação difusa (níveis de turbidez) foi a variável que mais influenciou a cobertura de macroalgas frondosas, onde a abundância dessas algas foi maior em recifes com menores níveis de turbidez, com temperaturas a partir dos 26 °C e mais distantes da costa, estabilizando aos 10 km (Fig. 4). A interação mais forte foi registrada entre níveis de turbidez e temperatura da superfície do mar à noite (NSST) (tamanho da interação = 991,20) (Tabela 1, Fig. 5). Algas epilíticas apresentaram dominância em recifes com maiores níveis de turbidez, em águas rasas (<12 m de profundidade) e próximos da costa (<10 km, aumentando novamente em distâncias > 60 km da costa). A maior interação foi registrada entre distância para a quebra da plataforma continental (recifes profundos) e profundidade (tamanho da interação = 3007,97), mostrando maiores abundâncias dessas algas em áreas recifais rasas e mais distantes dos recifes profundos. Os modelos BRT para as macroalgas frondosas e algas epilíticas suportaram o padrão observado na MRT, onde os níveis de turbidez foi o primeiro fator que distinguiu as comunidades bentônicas que são dominadas por estes dois grupos de algas (Fig. 2).

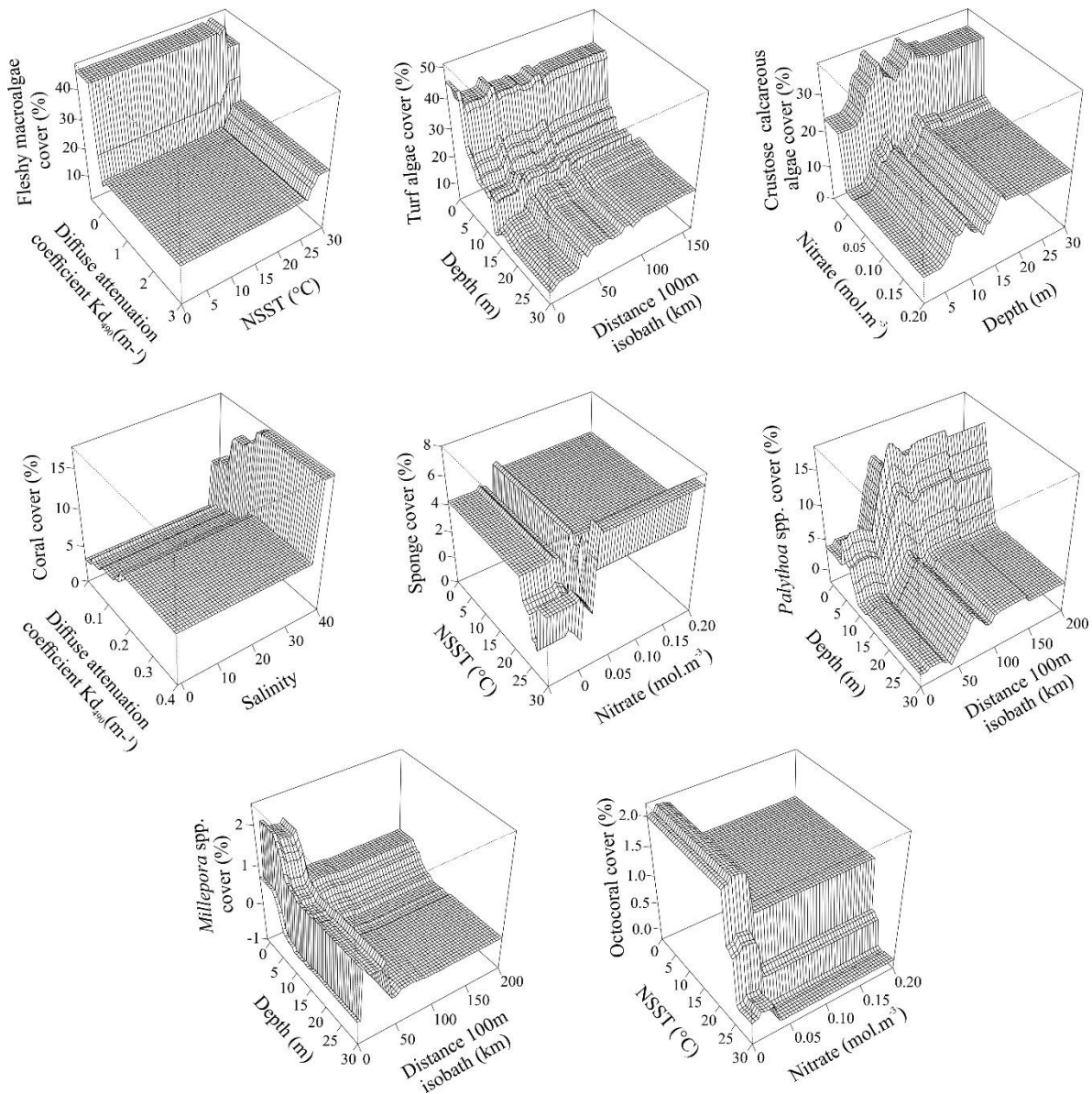
Os maiores valores de abundância de CCA foram registrados em recifes com concentração de nitrato próximo a 0, entre 6 a 10 m e entre 15-30 m de profundidade, entre 10 e 20 km da costa e mais próximos aos recifes profundos. Foi registrado ainda um aumento gradativo na abundância de CCA com diminuição da distância para os recifes profundos

(Fig. 4). Uma interação foi registrada entre concentrações de nitrato e profundidade (tamanho da interação = 107,91), revelando abundância de CCA desproporcionalmente maiores em áreas com concentrações de nitrato próximas a zero e profundidades intermediárias. A profundidade foi a variável que mais influenciou a abundância de corais, os quais foram mais abundantes em recifes profundos, mais distantes da quebra da plataforma continental, com salinidade acima de 37 e em recifes turvos. Uma interação foi registrada entre salinidade e níveis de turbidez (tamanho da interação = 342,15), revelando maiores valores de abundância em recifes turvos e com salinidade acima de 37.

A abundância de esponjas foi maior em profundidades maiores profundidade, estabilizando em torno dos 15 m, em recifes mais distante da costa e em temperaturas frias (Fig. 4). A interação mais forte foi registrada entre profundidade e NSST (tamanho da interação = 195,57) (Tabela 1, Fig. 5). Por fim, *Palythoa* spp. apresentou maiores coberturas entre 6 e 9 m de profundidade, em locais com mais de 70 km de distância da quebra da plataforma continental e próximo da costa e com concentrações de nitrato maiores que 0,04 mol.m<sup>-3</sup>(Fig. 4). A maior interação registrada para esse modelo foi entre distância para os recifes profundos) e profundidade (tamanho da interação = 900,20), O restante das interações entre variáveis nos modelos de abundância de todos os grupos bentônicos está detalhado na Figura 4.



**Fig. 4.** Contribuições relativas (%) de variáveis ambientais na abundância dos principais grupos bentônicos em recifes rasos no Brasil obtidas pela análise *Boosted Regression Tree*.

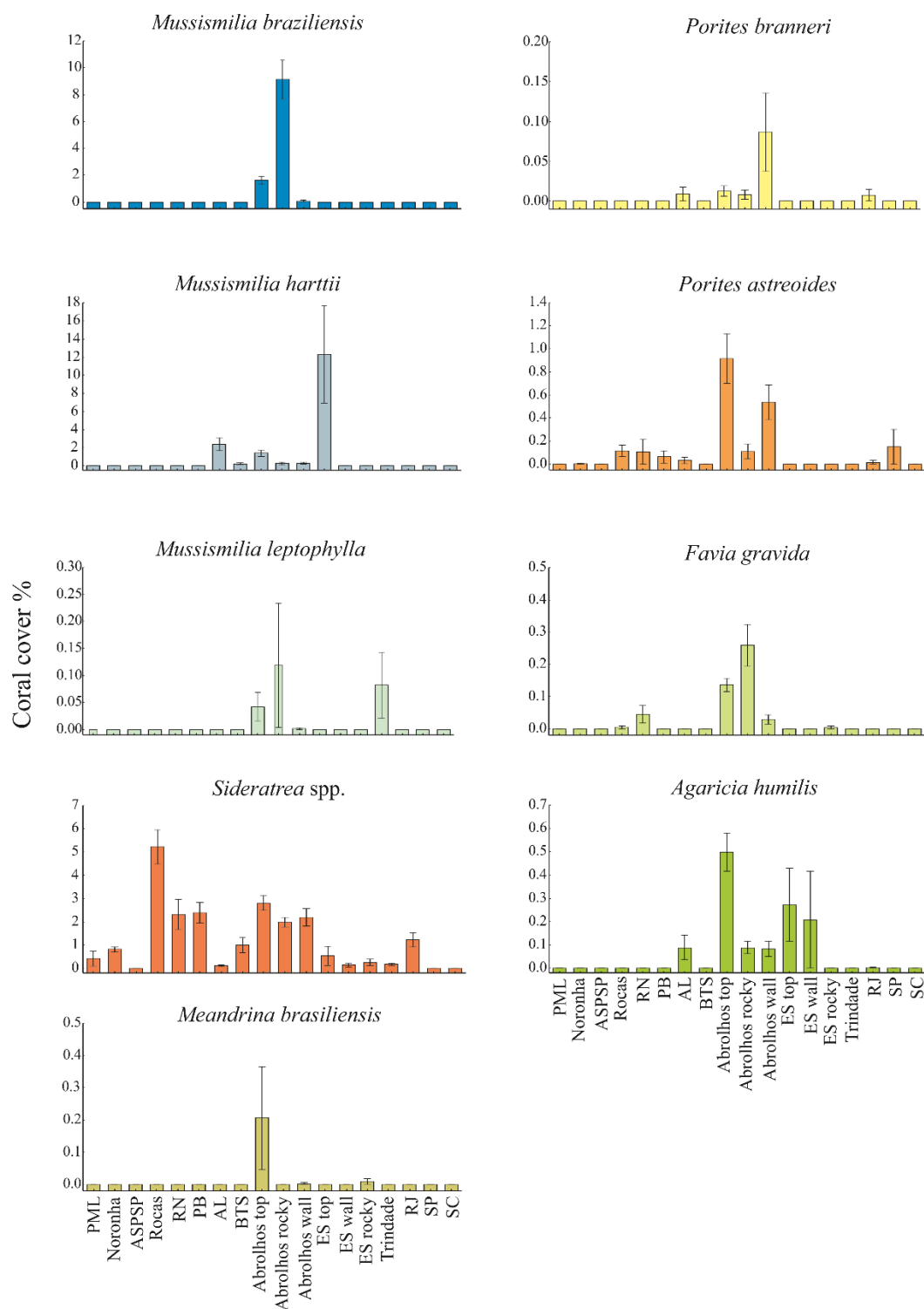


**Fig. 5.** Interação mais forte entre as variáveis predictoras utilizadas nos principais modelos de abundância de grupos bentônicos, obtidas pelos modelos *Boosted Regression Tree*.

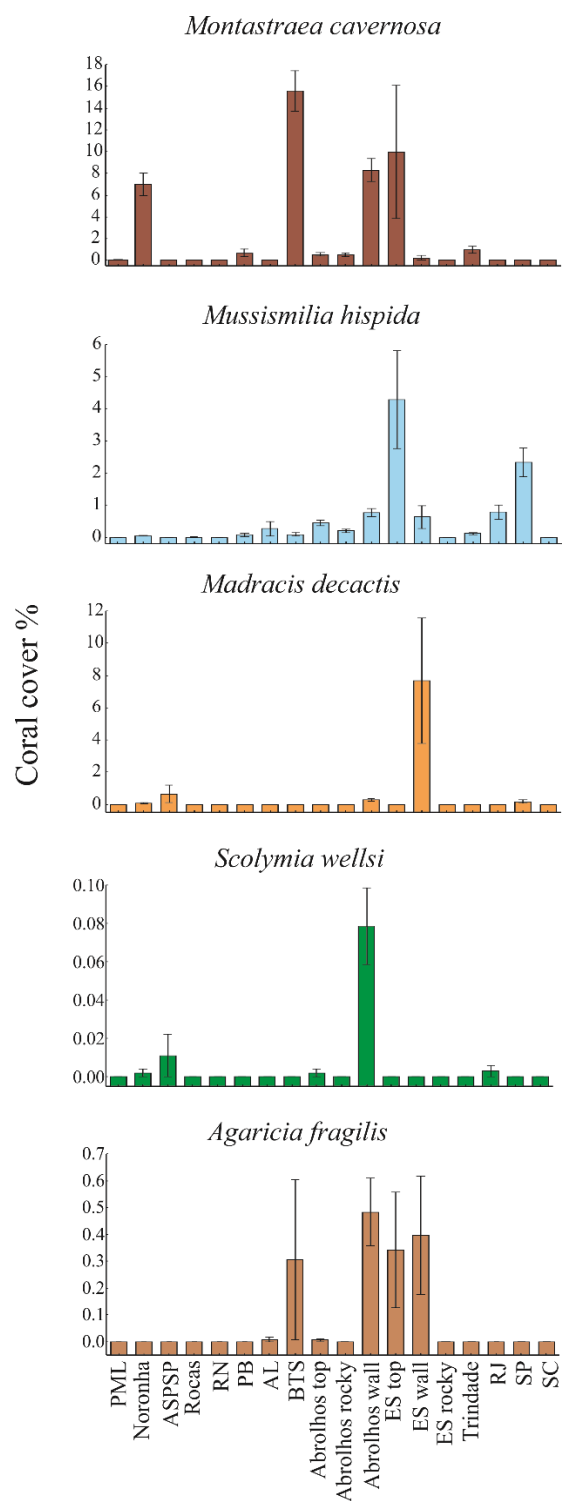
### Abundância de Corais

A abundância dos corais escleractíneos em diferentes localidades estudadas é apresentada nas Fig. 6 e 7, respectivamente. A média ( $\pm$  EP) global da cobertura de corais nos recifes foi 7% ( $\pm$  0,8). A maioria das espécies de corais foi mais abundante na costa

central do Brasil, com algumas exceções, como *Siderastrea* spp. que também foram bastante abundantes nos recifes da Região Nordeste e no Atol das Rocas e *Montastraea cavernosa*, que também apresentou elevadas abundâncias no Arquipélago de Fernando de Noronha. *Mussismilia harttii* se destacou pela elevada abundância no topo dos recifes do Espírito Santo. *Porites branneri* e *Mussismilia leptophylla* foram as espécies menos abundantes. De maneira geral, *M. cavernosa* foi a espécie de coral mais abundante e esteve presente na maioria das localidades avaliadas (Fig. 6 e 7).



**Fig. 6.** Cobertura (médica ± erro padrão) de algumas espécies de corais no Brasil. PML – Parcel do Manuel Luís; BTS- Baía de Todos os Santos; Rio de Janeiro- RJ (Arraial do Cabo e Ilha Grande); São Paulo- SP (Ilha Bela, Alcatrazes e Laje dos Santos).

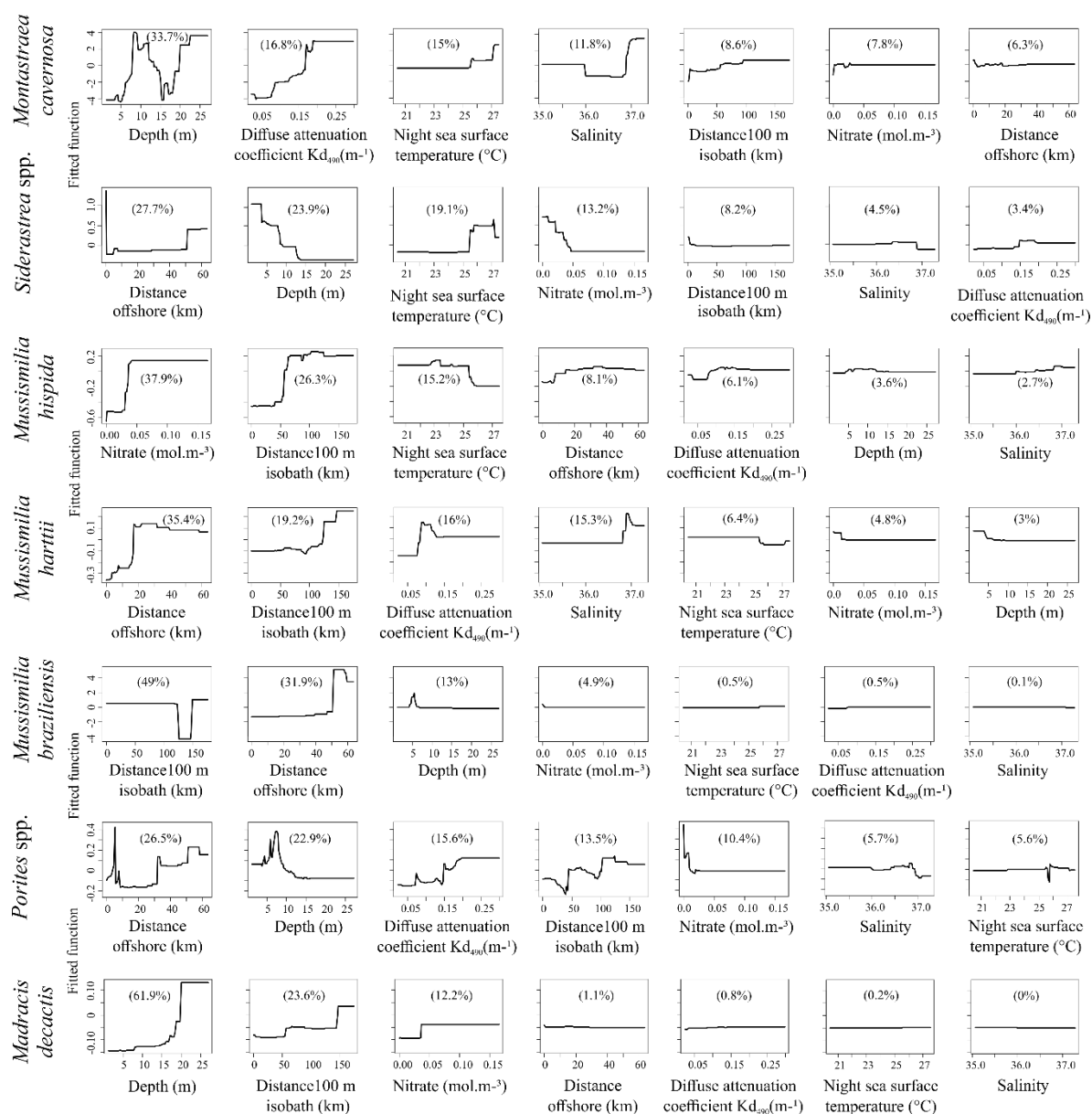


**Fig. 7.** Cobertura (média  $\pm$  erro padrão) das espécies de corais no Brasil. PML – Parcel do Manuel

Luís; BTS- Baía de Todos os Santos; Rio de Janeiro- RJ (Arraial do Cabo e Ilha Grande); São

Paulo- SP (Ilha Bela, Alcatrazes e Laje dos Santos).

A profundidade foi a variável que mais influenciou a abundância de *Montastraea cavernosa*, mostrando-se mais abundante em recifes de profundidades intermediárias (entre 7 e 12 m) e em profundidades a partir dos 20 m de profundidade (Fig. 8). Essa espécie exibiu também relações positivas com o coeficiente de atenuação difusa (i.e. níveis de turbidez) e temperatura superficial do mar à noite (à partir dos 25 °C) (Fig. 8). *Siderastrea* spp. foram mais abundantes em recifes rasos, com temperaturas de 26 a 27°C e em recifes com distância da costa muito curtas e a partir dos 60 km de distancias da costa. *Mussismilia hispida* apresentou maiores abundâncias em áreas com maior concentração de nitrato, mais distantes da quebra da plataforma continental e em locais com temperaturas menores que 25 °C (Fig. 8). *Mussismilia harttii* apresentou maior abundância em maiores distancias da costa, mais disntante dos recifes profundos e em níveis intermediários de turbidez. *Mussismilia braziliensis* apresentou maior abundancia em recifes mais distantes da costa e em profundidades em torno dos 5 m. *Porites astreoides* apresentou maior abundância em locais rasos (> 5 e <10 m), mais próximos da costa (<10 km) e a partir dos 40 km de distância da costa e em recifes com maiores níveis de turbidez (Fig. 8). As interações entre variáveis preditoras utilizadas nos modelos de abundância das espécies de corais estão detalhadas na Fig. S2 do material suplementar.



**Fig. 8.** Contribuição relativa (%) das variáveis preditoras mais importantes para o modelo de abundância das espécies de corais situadas em recifes costeiros e oceânico do Brasil.

**Tabela 1.** Parâmetros utilizados nas análises *Boosted Regression Trees* nos modelos com maior capacidade de previsão para diferentes organismos bentônicos no Brasil. bf – proporção de dados selecionados; lr – taxa de aprendizagem; tc- complexidade da árvore; CV – validação-cruzada; SE – erro padrão.

| Modelo BRT           | Parâmetros principais |       |    | Número de árvores | Performance preditiva   |                                                       |
|----------------------|-----------------------|-------|----|-------------------|-------------------------|-------------------------------------------------------|
|                      | bf                    | lr    | tc |                   | CV deviance ( $\pm$ SE) | Principal interação                                   |
| Macroalgas frondosas | 0.75                  | 0.001 | 4  | 3400              | 235.34 (35.90)          | NSST X Kd <sub>490</sub> (991.20)                     |
| Algas epilíticas     | 0.75                  | 0.005 | 4  | 3900              | 309.111 (34.91)         | <i>Distance 100m isobath</i> X Profundidade (3007.97) |
| CCA                  | 0.5                   | 0.01  | 2  | 950               | 83.20 (23.64)           | Nitrato X Profundidade (107.91)                       |
| Esponjas             | 0.5                   | 0.01  | 5  | 1050              | 58.06 (19.74)           | NSST X Nitrato (195.57)                               |
| <i>Palythoa</i> spp. | 0.5                   | 0.005 | 3  | 1600              | 68.66 (16.14)           | <i>Distance 100m isobath</i> X Profundidade (990.20)  |
| Outros               | 0.5                   | 0.005 | 4  | 600               | 4.11 (2.85)             | Nitrato X Distância da                                |

|                                 |      |       |   |      |               |                                                       |
|---------------------------------|------|-------|---|------|---------------|-------------------------------------------------------|
| zoantídeos                      |      |       |   |      |               | costa (0.03)                                          |
| <i>Millepora</i> spp.           | 0.5  | 0.01  | 5 | 300  | 23.89 (18.11) | <i>Distance 100m isobath X</i><br>Profundidade (6.37) |
| Octocoral                       | 0.5  | 0.01  | 5 | 450  | 2.24 (0,99)   | Nitrato X NSST<br>(4.34)                              |
| <i>Montastraea cavernosa</i>    | 0.75 | 0.01  | 3 | 950  | 39.26 (6.80)  | Salinidade X<br>Profundidade<br>(1621.72)             |
| <i>Siderastrea</i> spp.         | 0.75 | 0.005 | 2 | 600  | 6.81 (2.63)   | NSST X Profundidade<br>(10.42)                        |
| <i>Mussismilia hispida</i>      | 0.5  | 0.005 | 4 | 600  | 0.93 (0.31)   | Nitrato X <i>Distance 100m isobath</i> (1.6)          |
| <i>Mussismilia harttii</i>      | 0.5  | 0.005 | 2 | 250  | 4.33 (3.04)   | Salinidade X Kd <sub>490</sub><br>(0.56)              |
| <i>Mussismilia braziliensis</i> | 0.75 | 0.005 | 1 | 4600 | 6.37 (4.52)   | Nenhuma                                               |
| <i>Porites</i> spp.             | 0.5  | 0.005 | 4 | 3150 | 0.31 (0.07)   | Nitrato X<br>Profundidade (1.04)                      |
| <i>Madracis decactis</i>        | 0.75 | 0.001 | 5 | 400  | 1.17 (1.07)   | <i>Distance 100m isobath X</i><br>Profundidade (0.04) |

## 4. DISCUSSÃO

### 4.1. As dez comunidades bentônicas recifais brasileiras e os fatores ambientais que as determinam

Este é o primeiro trabalho que delimita e determina quantas comunidades bentônicas existem em recifes rasos (0-30 m) do Brasil e que avalia quais são os fatores ambientais que influenciam na separação destas comunidades. Dez comunidades bentônicas distintas foram identificadas pela análise MRT. O coeficiente de atenuação difusa (níveis de turbidez) foi o fator responsável pela primeira e mais importante das comunidades (25.6 % da variação total do modelo), a qual formou os dois primeiros grupos: um caracterizado por recifes situados em águas mais claras (com menores níveis de turbidez), i.e.  $< 0.06608 \text{ m}^{-1}$ , dominados por macroalgas frondosas e com cobertura relativamente moderada de algas epilíticas; e outro formado por recifes localizados em águas turvas, i.e.  $\geq 0.06608 \text{ m}^{-1}$ , dominados por algas epilíticas e com baixa cobertura de macroalgas. Os dois organismos bentônicos mais prevalentes no Brasil, algas epilíticas e macroalgas frondosas, foram responsáveis pela discriminação entre comunidades de águas claras e turvas, mostrando um padrão inverso de abundância, com macroalgas dominando as primeiras e as algas epilíticas as segundas.

A dominância de algas epilíticas e macroalgas frondosas nos recifes era esperada, pois ela já havia sido constatada em estudos pontuais para recifes costeiros (e.g. Oigman-Pszczol et al. 2004, Francini-Filho et al. 2013) e oceânicos do Brasil (e.g. Longo et al. 2015, Magalhães et al. 2015, Matheus et al. 2019). Algas epilíticas dominaram cinco comunidades, sendo quatro destas situadas em recifes continentais. Esse padrão era esperado, uma vez que diversos estudos pontuais apresentaram a elevada cobertura de algas epilíticas nos recifes brasileiros, confirmado posteriormente por Aued et al. (2018). No entanto, as algas epilíticas prevaleceram em águas com elevados níveis de turbidez, rasas e próximas da costa, enquanto

as macroalgas frondosas foram abundantes em águas com menores níveis de turbidez e distantes da costa. A alta prevalência de algas epilíticas em recifes costeiros brasileiros turvos pode ser explicada por uma combinação de sua alta tolerância ao estresse (por exemplo, baixos níveis de luz) e os benefícios indiretos derivados da alta turbidez (ou seja, menor pressão de forrageio e maior disponibilidade de nutrientes). As algas epilíticas estão entre os organismos bentônicos mais abundantes nos recifes de coral (Goatley e Bellwood 2011) e são colonizadores de rápido crescimento em fase inicial as quais toleram estresses (Hay 1981, Tebbett e Belwood et al. 2019). Sua eficiente capacidade de incorporar os sedimentos da coluna de água (Goatley et al. 2016, Gordon et al. 2016) leva a uma menor pressão de forrageio (Purcell 2000, Bonaldo e Bellwood 2011) e a um maior crescimento devido à absorção de nutrientes associados ao sedimento (Entesch et al. 1983, Purcell 2000). Além disso, a costa brasileira é caracterizada pelo elevado aporte de sedimentos provenientes de rios (Segal & Casto 2011), o que pode favorecer a dominância de algas epilíticas (Jouffray et al. 2015) e, conseqüentemente, a exclusão competitiva de outros organismos (McCook et al. 2001, Arnold et al. 2010).

Algumas macroalgas frondosas, por outro lado, podem ser negativamente afetadas pelo aumento da carga de sedimentos, principalmente através da redução do recrutamento, crescimento e sobrevivência devido à redução da radiação fotossinteticamente ativa que penetra na água (Umar et al. 1998, Eriksson e Johansson 2005, Tebbett e Bellwood 2019). Goatley et al. (2016) sugeriram que as algas epilíticas carregadas de sedimentos podem impedir a sucessão e o desenvolvimento de áreas dominadas por macroalgas frondosas. Além disso, a turbidez é a principal causa da perda de macroalgas frondosas e proliferação de algas epilíticas no mundo (Connell 2005, Tait et al. 2014). Assim, a alta turbidez natural ao longo da costa brasileira pode ter "retido" a maioria dos recifes em um estado dominado pelas algas

epilíticas, enquanto que, na maioria dos locais de águas claras, a baixa turbidez pode ter favorecido o desenvolvimento de estágios de sucessão tardios caracterizados por uma alta cobertura de macroalgas frondosas.

A comunidade laranja ocorreu ao longo de quase toda a margem continental da Província Brasileira. A comunidade preta ocorreu principalmente nos limites sul da Província, onde as condições oceanográficas (e.g. correntes, processos de ressurgência) e atmosféricas (e.g. ventos) são mais intensas e instáveis (Macpherson 2002). As comunidades violeta e rosa ocorreram exclusivamente no Banco dos Abrolhos. O Banco dos Abrolhos é reconhecido aqui como uma zona de transição entre as comunidades tropicais ao norte e as comunidades subtropicais ao sul, assim como constatado anteriormente para peixes recifais (Simon et al. 2016). Duas comunidades foram exclusivamente oceânicas, uma situada em recifes rasos do Atol das Rocas e do Arquipélago de Fernando de Noronha (AFN) e a outra em áreas mais profundas do Arquipélago de São Pedro e São Paulo (ASPSP) e do AFN, representadas pelo grupo verde claro e azul escuro, respectivamente. Os recifes oceânicos do ASPSP e AFN foram mais similares entre si ao abarcar comunidades típicas de recifes mais fundos (grupo azul escuro), os quais são mais extensos nestas ilhas. De forma geral, os resultados obtidos pelos modelos BRT corroboraram os padrões apresentados da MRT, com os níveis de turbidez e profundidade tendo sido as principais variáveis ambientais influenciando na abundância dos diferentes grupos bentônicos avaliados.

Quatro das cinco comunidades dominadas pelas macroalgas (azul escura, azul clara, amarela e verde escura) estavam localizadas em recifes das ilhas oceânicas, ambientes recifais com águas oligotróficas, menos turvas e por isso mais claras (Longhurst & Pauly 1987). Uma das cinco comunidades bentônicas (Comunidade amarela) encontradas nos

recifes oceânicos foi identificada em recifes mais rasos do ASPSP, AFN, Trindade, Atol das Rocas e também na costa nordeste do Brasil, caracterizada tanto pela elevada cobertura de macroalgas quanto de algas epilíticas. Essa comunidade está situada, principalmente, em recifes com águas claras (não turvas) e rasas dos arquipélagos. Alguns trabalhos individuais já revelaram a elevada abundância de macroalgas frondosas em recifes rasos de ilhas oceânicas (Pereira-Filho et al. 2011, Magalhães et al. 2015, Aued et al. 2018, Matheus et al. 2019). Entretanto, a composição dessas algas é diferente em cada localidade oceânica, por exemplo, no ASPSP *Caulerpa racemosa* é dominante (Magalhães et al. 2015) e *Canistrocarpus cervicornis*, *Dictyopteris jamaicensis* são dominantes no AFN (Matheus et al. 2019). A identificação dos organismos em categorias taxonômicas mais refinadas possivelmente permitiria a identificação de um maior número de comunidades em recifes oceânicos como continentais. Todas as três comunidades encontradas nas ilhas oceânicas estavam em áreas mais quentes e foram separadas de acordo com a profundidade (em rasas e fundas).

Os recifes do ASPSP e do AFN foram abarcaram uma comunidade bentônica distinta exclusivamente oceânica (grupo azul escuro) e encontrada em recifes relativamente fundos (15-25 m). Ela foi caracterizada principalmente pela elevada cobertura de macroalgas frondosas, esponjas e corais (com dominância de *Monstraria cavernosa*). Águas oligotróficas e bem iluminadas em ambientes oceânicos facilitam a ocorrência de algas em áreas relativamente fundas. O aumento na abundância de esponjas com a profundidade foi registrado também em estudos anteriores, levando a formulação da *sponge increase hypothesis* (SIH; Lesser & Slattery 2013), na qual o aumento na abundância de esponjas é explicado pela maior disponibilidade de alimento (picoplâncton) em águas mais fundas e

frias. Algumas espécies de corais abarcam importantes construtores de recifes, incluindo espécies amplamente distribuídas no Atlântico (*Monstrastraea cavernosa*) e espécies endêmicas da Província Brasileira (e.g. *Mussismilia hispida*). Este grupo inclui espécies com colônias massivas e típicas de ambientes rasos com elevada turbidez e/ou ambientes fundos e com baixa incidência luminosa (Francini-Filho et al. 2013), como é o caso das ilhas oceânicas.

Duas comunidades bentônicas distintas foram encontradas em regiões turvas, mais distantes da costa e com menores valores de nitrato, onde dominaram os recifes do Banco dos Abrolhos (comunidades representadas pelos grupos rosa e roxo). O Banco dos Abrolhos representa uma fronteira biogeográfica marinha entre recifes tropicais e subtropicais (Spalding et al. 2007), retratando uma zona de transição dessas duas áreas. As duas comunidades bentônicas encontradas foram caracterizadas pela dominância de algas epilíticas e valores moderados de CCA. Entretanto, uma está situada em locais mais rasos de Abrolhos ( $> 7,9$  m) e apresenta uma maior cobertura do zoantídeo *Palythoa caribaeorum*, enquanto a segunda (grupo roxo) está em recifes mais profundos ( $\geq 7,9$  m) e apresenta maior cobertura do coral *M. cavernosa*. A abundância de todas as espécies de corais foi maior na costa central (Banco dos Abrolhos e recifes ao norte do ES), onde o alargamento da plataforma continental, condições oceanográficas e climáticas relativamente estáveis e, provavelmente, fatores históricos, favorecem a ocorrência das mais elevadas coberturas de corais escleractíneos no Atlântico Sul (Leão et al. 1988, Leão 1996). Além das algas, os recifes brasileiros são reconhecidos pela elevada cobertura de zoantídeos, principalmente *Palythoa caribaeorum* (Oigman-Pszczol et al. 2004, Floeter et al. 2007, Francini-Filho et al. 2010, Francini-Filho et al. 2013, Magalhães et al. 2015). No presente trabalho, *Palythoa* spp.

apresentou maior abundância em áreas rasas, com maiores níveis de turbidez. *Palythoa caribaeorum* é uma espécie comumente encontrada em recifes rasos de clima tropical (Carpenter & Gladfelter 1979, Durante et al. 2018), apesar de possuir limite de distribuição em recifes subtropicais (Bouzon et al. 2012). Além disso, a espécie possui preferência por áreas com pequena variação de temperatura (Durante et al. 2018), o que poderia explicar sua preferência por águas rasas. Esta espécie é uma agressiva competidora por espaço nos recifes por matar ou inibir o crescimento de outros competidores (ver mais detalhes em Suchanek & Green 1981). Além disso, esse zoantídeo apresenta um rápido crescimento de suas colônias (Silva et al. 2015). A região do Banco dos Abrolhos possui elevada sedimentação (Segal & Castro 2011), o que possivelmente pode favorecer *Palythoa* spp. devido a capacidade de incorporação de grãos de sedimentos em seu tecido (Haywick & Mueller 1997). Além disso, *P. caribaeorum* é um organismo suspensívoro e obtém parte de sua energia através da heterotrofia (Santana et al. 2015) e por isso pode se beneficiar por estar em ambientes turvos devido a disponibilidade de alimentos (representantes do plâncton e matéria orgânica) na coluna d'água e/ou aderidos aos sedimentos. Essas características podem explicar a elevada cobertura de *Palythoa* spp. em recifes rasos e com elevada turbidez no Brasil. Entretanto, estudos futuros acerca da tolerância térmica desse zoantídeo são necessários para complementar o entendimento de sua abundância e distribuição. As algas calcárias incrustantes (CCA) foram mais abundantes em locais mais profundos (locais com menor exposição de luz direta). Esse padrão pode ser explicado pela maior eficiência fotossintética de CCA em intensidades luminosas mais baixas (Vásquez-Elizondo & Enríquez 2017) e menor competição espacial com algas frondosas em recifes rasos.

Dentre os recifes do Banco dos Abrolhos, os Recifes Itacolomis foram os únicos que apresentaram uma comunidade bentônica diferente do restante dos recifes da região, mas frequente nos recifes ao longo da costa brasileira e no Atol das Rocas (grupo laranja). Elevados níveis de turbidez, a distância da costa e a temperatura foram fatores relevantes para o estabelecimento desta comunidade, onde recifes turvos, muito próximos à costa e com temperaturas noturnas médias abaixo dos 27, 24 °C abrigaram essa comunidade que incluiu grande parte dos sítios amostrados ao longo da costa. Ela apresentou dominância de algas epilíticas e baixa cobertura dos demais grupos bentônicos, como corais escleractíneos. Os Recifes Itacolomis estão mais próximos da costa (5-7 km da costa) quando comparados aos outros recifes do Banco dos Abrolhos e estão situados próximo à desembocadura do Rio Jequitinhonha. Os sedimentos terrígenos transportados pelos rios prevalecem nos recifes mais costeiros (Segal & Casto 2011) e afetam diretamente os Recifes Itacolomis (Coni et al. 2017).

A comunidade vermelha foi registrada em recifes situados em águas turvas, distantes da costa e em temperaturas mais elevadas ( $\geq 27, 24$  °C). Esta comunidade ocorre principalmente em recifes tropicais do Nordeste (Paraíba e Bahia) e apresentou elevada cobertura de macroalgas, algas epilíticas e areia. Apresentou baixa cobertura de corais, onde os principais corais foram *M. cavernosa* e *Siderastrea* spp. A comunidade preta foi registrada em recifes situados em recifes de águas turvas, distantes da costa e com maiores valores de concentração de nitrato. Esta comunidade ocorre principalmente em recifes subtropicais, exceto pelos recifes da Paraíba (Nordeste do Brasil), e apresentou uma moderada abundância de corais, esponjas e grupos ausentes em outras comunidades, como briozoários e octocorais. Em altas latitudes do Brasil, há maior diversidade de grupos bentônicos e a abundância de

organismos filtradores e suspensívoros aumenta (Castro & Pires 2001, Aued et al. 2018). Esta comunidade é típica dos recifes rochosos subtropicais brasileiros, os quais são influenciados por uma zona de ressurgência com águas ricas em nutrientes entre o RJ e SP (Castro et al. 1995, Valentin 2001). Esta zona que afeta a estrutura da comunidade bentônica e faz com que ela seja diferente da composição do nordeste do Brasil. Essa região junto com a região leste (Abrolhos) possui maior riqueza de organismos bentônicos e peixes que regiões com latitudes mais baixas do Brasil (Miloslavich et al. 2011, Aued et al. 2018, Pinheiro et al. 2018).

### **Abundância de corais**

De maneira geral, o grupo dos corais apresentaram maiores abundâncias em recifes mais profundos, com maiores distâncias da quebra da plataforma continental e com elevados níveis de turbidez. Os corais da Província Brasileira parecem ser menos susceptíveis à estresses (i.e. branqueamento) que os corais de outras regiões por possuírem tolerância à elevados níveis turbidez e enriquecimento de nutrientes e por apresentarem ampla distribuição batimétrica nos recifes (Mies et al., 2020). Os resultados obtidos pelos modelos BRT para os diferentes corais avaliados também corroboraram os padrões apresentados da MRT, com a turbidez e profundidade sendo as principais variáveis ambientais que influenciaram a abundância desses corais.

Esperávamos uma maior abundância de espécies de corais em áreas mais profundas e/ou águas turvas, como foi o caso de *Montastraea cavernosa* e *Madracis decactis*. *Montastraea cavernosa* apresentou elevada abundância em recifes com profundidades intermediárias e profundas, com elevados níveis de turbidez e em recifes mais quentes. Esta

espécie apresenta elevada distribuição batimétrica, ocorrendo desde paredes sombreadas de recifes rasos aos recifes mesofóticos (Fitt & Warner, 1995; Francini-Filho et al., 2013; Morais et al., 2018; Francini-Filho et al., 2019). Ela também está presente nos recifes oceânicos profundos de Fernando de Noronha (Matheus et al., 2019), Atol das Rocas (Amado-Filho et al., 2016) e nos recifes profundos do conjunto insular de Trindade e Martin Vaz (Pereira-Filho et al., 2011). Provavelmente, o resultado foi influenciado por variações nos micro-habitats amostrados (e.g. topo vs parede), variável que não foi incluída em nossos modelos. As paredes dos recifes são mais fundas e sombreadas do que os topos e apresentam elevada abundância de *M. cavernosa* (Francini-Filho et al. 2013). Isso revela que *M. cavernosa* está melhor adaptada em recifes sombreados (turvos e/ou profundos), como esperado. *Madracis decactis* apresentou maior abundância em recifes mais profundos como esperado (Francini-Filho 2018), mas turbidez não mostrou efeito algum na abundância dessa espécie. *Porites* sp. Apresentou maiores abundâncias em recifes rasos e turvos.

*Mussismilia hispida* apresentou maior abundância em regiões com maior concentração de nitrato, mais distantes da quebra da plataforma continental e em regiões com temperaturas mais amenas (< 25 °C). Algumas espécies de corais pertencentes ao gênero *Mussismilia*, são adaptadas a ambientes com elevados níveis elevados de sedimentação possuem adaptações morfológicas que dificultam o depósito de sedimentos em cima de suas colônias (Francini-Filho et al. 2013, Loiola et al. 2013). Além disso, há registros del *M. hispida* em recifes com pouca incidência luminosa e recifes mais profundos (Correia, 2010; Pereira-Filho et al., 2011; Francini-Filho et al., 2013; Menezes, 2014). Entretanto, essas variáveis não foram importantes na abundância desse coral no presente estudo. *Mussismilia harttii* se destacou pela elevada abundância no topo dos recifes do Espírito Santo,

apresentando maior abundância em áreas recifais com maiores distâncias à costa, com níveis intermediários de turbidez e rasas. Este coral é uma das espécies de coral construtor mais ameaçadas dos recifes brasileiros (Pires et al. 2018) e encontrado usualmente em profundidades rasas nesses recifes (Oliveira et al. 2019). Em modelos simulando aumento da temperatura em cenários futuros, *M. harttii* tende a declinar ainda mais em recifes rasos (Oliveira et al. 2019).

*Siderastrea* spp. apresentou elevada abundância próximo da costa, em recifes rasos e em maiores temperaturas (entre 25 e 27 °C). Algumas espécies de corais apresentam adaptações fisiológicas que permitem tolerar temperaturas mais elevadas, como a associação com zooxantelas resistentes ao calor (Oliver & Palumbi 2011, Lien et al. 2012). Em geral, um coral é associado a um único clado de zooxantela (Van Oppen et al. 2009). Porém, há espécies de corais que possuem múltiplos clados, podendo trocar suas zooxantelas em consequência a uma situação de estresse (Lien et al. 2012), mas não é um mecanismo comum (Baker 2003). Os corais das regiões tropicais e subtropicais possuem associação com as zooxantelas do clado C, apesar de existir outros clados (Lien et al. 2012). *Siderastrea stellata* apresentou ampla variação batimétrica e foi a espécie de coral construtor mais importante encontrada nos recifes da Paraíba, nordeste do Brasil (Morais & Santos 2018). Entretanto, há estudos que mostram uma elevada cobertura dessa espécie em zonas de intensa luminosidade, como o topo dos recifes, que são regiões rasas (Leão et al. 2003, Francini-Filho et al. 2013). *Siderastrea stellata* apresenta resistência a elevadas temperaturas e a incidência direta de luminosidade (Leão et al. 2003, Suggett et al. 2012). Sabe-se ainda que esta espécie possui associação com o clado C de zooxantelas (Costa 2006, Costa et al 2013) e foi mostrado que esse clado possui uma flexibilidade fisiológica, possivelmente possuindo subclados com

maior tolerância termal e capazes de habitar corais de regiões tropicais e temperadas (Lien et al. 2012). Isso explicaria a plasticidade ecológica de *Siderastrea* spp. em colonizar muitos habitats diferentes, justificando a elevada cobertura em zonas rasas.

Os resultados obtidos aqui indicam que a melhor adaptação pela maioria dos corais avaliados por habitats sombreados (turvos e/ou profundos) (i.e. *Montastraea cavernosa*) e que há espécies construtoras importantes, como *Siderastrea* spp., que estão melhores adaptadas em áreas recifais rasas, iluminadas e oligotróficas.

## 5. CONCLUSÃO

Os resultados obtidos no presente estudo indicam a ocorrência de dez comunidades bentônicas distintas nos recifes brasileiros, dominadas por algas epilíticas e macroalgas frondosas. Os dados mostram ainda que a turbidez é o fator ambiental mais importante das comunidades de recifes bentônicos na província brasileira, corroborando assim com estudos anteriores mostrando seu papel-chave na evolução e dinâmica dos recifes brasileiros (Leão et al. 2003). As comunidades bentônicas resultantes destes agrupamentos não refletem gradientes suaves, mas sim mudanças abruptas impulsionadas pelas condições locais. Os efeitos da alta turbidez foram notados não apenas para os corais, mas também para outros organismos, particularmente as algas, que são componentes dominantes dos recifes do Atlântico Sul Ocidental. Esperava-se que algas epilíticas e macroalgas frondosas fossem mais abundantes em áreas rasas e iluminadas. Essa hipótese foi corroborada para as macroalgas que foram mais abundantes em áreas iluminadas e com baixa turbidez, como os recifes oceânicos. Entretanto, as algas epilíticas foram abundantes em recifes rasos, próximo da costa

e turvos, como os recifes costeiros continentais, onde a sedimentação é maior. As esponjas foram mais abundantes em área profundas das ilhas e em recifes costeiros de recifes subtropicais, resultado que corroborou a hipótese de aumento na abundância deste grupo com aumento da disponibilidade de alimento (picoplâncton). Os resultados corroboram parcialmente em relação ao esperado pelo modelo de abundância de corais. Em geral, esse grupo foi mais abundante em recifes com profundidades intermediárias e fundas e em ambientes com elevado a moderado níveis de turbidez, como esperado para algumas espécies (i.e. *Montastraea cavernosa*, *Porites* spp). Entretanto, esse padrão não foi igual para todos os táxons de corais, onde alguns apresentaram maior abundância em regiões rasas e/ou a turbidez não apresentando influência sobre esse parâmetro. (i.e. *Siderastrea* spp., *Mussismilia harttii*, *M. braziliensis*).

Algumas variáveis como diferentes micro-habitats recifais deveriam ser inseridas nos modelos de abundância dos corais, uma vez que o habitat de parede possui características (inclinação e sombreamento) que favorecem o estabelecimento de alguns corais que possuem preferência por ambientes sombreados e de outros organismos bentônicos que preferem locais com menor incidência de luz direta. Estudos futuros devem levar em consideração o micro-habitat dos recifes nos modelos para maiores esclarecimentos, bem como a inserção de outras variáveis bióticas (e.g. níveis de herbivoria) e abiótica (e.g. hidrodinamismo). Além disso, estudos com resolução taxonômica mais refinada são importantes (Matheus et al. 2019) e provavelmente revelariam mais comunidades bentônicas que as seis encontradas no presente estudo.

Devido a recifes profundos e pouco profundos, como extensos recifes do coral *Montastraea* registrados aqui, podem funcionar como refúgios climáticos (Bongaerts e Smith 2019, Mies et al. 2020, Sully et al. 2022), nossos resultados têm implicações importantes na

delimitação de potenciais refúgios climáticos no Brasil. Eles também destacam a necessidade de evitar ameaças locais (por exemplo, pesca excessiva, poluição) a esses importantes habitats dominados por corais. Identificar as comunidades bentônicas distintas e entender os fatores ambientais e espaciais influenciadores da abundância dos organismos que as formam fornece subsídios para compreender como os recifes irão responder as constantes ameaças antrópicas que agem sobre eles (Hughes et al. 2017).

## REFERÊNCIAS

- Amado-Filho GA Moura RL Bastos AC Francini-Filho RB Pereira-Filho GH Bahia RG Moraes FC Motta FS (2016) Mesophotic ecosystems of the unique South Atlantic atoll are composed by rhodolith beds and scattered consolidated reefs. *Mar Biodivers* 46 (4):933-936
- Anthony KRN Fabricius KE (2000) Shifting roles of heterotrophy and autotrophy in corals energetics under varying turbidity. *J Exp Mar Biol Ecol* 252:221-253
- Anthony KRN (2006) Enhanced energy status of corals on coastal, high-turbidity reefs. *Mar Ecol Prog Ser* 319:111-116
- Arnold SN Steneck RS Mumby PJ (2010) Running the gauntlet: inhibitory effects of algal turfs on the processes of coral recruitment. *Mar Ecol Prog Series* 414:91–105
- Ateweberhan M Bruggemann JH Breeman AM (2006) Effects of extreme seasonality on community structure and functional group dynamics of coral reef algae in the southern Red Sea (Eritrea). *Coral Reefs* 25(3):391–406. doi:10.1007/s00338-006-0109-6
- Aued AW Smith F Quimbayo JP Candido DV Longo GO Ferreira CEL et al. (2018) Large-scale patterns of benthic marine communities in the Brazilian Province. *PLoS ONE* 13(6):e0198452.
- Baker AC (2003) Flexibility and specificity in coral–algal symbiosis: diversity, ecology and biogeography of *Symbiodinium*. *Ann Rev Ecol Syst* 34:661–689
- Bellwood DR Fulton CJ (2008) Sediment-mediated suppression of herbivory on coral reefs: decreasing resilience to rising sea-levels and climate change?. *Limnol Oceanogr* 53:2695–2701. (doi:10.4319/lo.2008.53.6.2695)
- Bellwood DR Hughes TP Folke C Nyström M 2004 Confronting the coral reef crisis. *Nature* 429:827–833
- Berkelmans R De'ath G Kininmonth S Skirving WJ 2004 A comparison of the 1998 and 2002 coral bleaching events on the Great Barrier Reef: spatial correlation, patterns, and predictions. *Coral Reefs* 23:74-83

- Bonaldo, R.M., Bellwood, D.R. (2011). Spatial variation in the effects of grazing on epilithic algal turfs on the Great Barrier Reef, Australia. *Coral Reefs* 30(2), 381-390.
- Bongaerts, P., Smith, T.B. (2019). Beyond the “Deep Reef Refuge” Hypothesis: A Conceptual Framework to Characterize Persistence at Depth. In: Loya, Y., Puglise, K., Bridge, T. (eds) *Mesophotic Coral Ecosystems. Coral Reefs of the World*, vol 12. Springer, Cham. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0\\_45](https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0_45).
- Bouzon JL Brandini FP Rocha RM 2012 Biodiversity of Sessile Fauna on Rocky Shores of Coastal Islands in Santa Catarina, Southern Brazil. *Mar Sci* 2(5):39-47
- Brown BE 1997 Coral bleaching: causes and consequences. *Coral Reefs* 16(2):129-138
- Bruce T Meireles PM Garcia G Paranhos R Rezende C Moura RL Francini-Filho RB Coni EOC Vasconcelos AT Amado-Filho G Hatay M Schmieder R Edwards R Dinsdale E Thompson FL 2012 Abrolhos Bank reef health evaluated by means of water quality, microbial diversity, benthic cover, and fish biomass data. *PloS ONE* 7:e36687
- Bruno JF Carr LA O’Connor MI 2015 Exploring the role of temperature in the ocean through metabolic scaling. *Ecology* 96:3126–3140
- Capel KCC Segal B Bertuol P Lindner A 2012 Corallith beds at the edge of the tropical South Atlantic. *Coral Reefs* 31:75
- Carpenter RC 1985 Relationships between primary production and irradiance in coral reef algal communities. *Limnol Oceanogr* 30:784-793
- Carpenter RC Gladfelter EH 1979 Growth and competitive dynamics of the sessile benthic community. In *Environmental Studies of Buck Island National Monument, St. Croix, USVI, II. USNPS Report*.
- Castro CB 1994 Corals of Southern Bahia. Pages 160–176 in B. Hetzel and C. B. Castro, eds. *Corals of southern Bahia*. Nova Fronteira, Rio de Janeiro.
- Castro CB Echeverría CA Pires DO Mascarenhas BJA Freitas SG 1995 Distribuição de Cnidaria e Echinodermata no infra litoral dos costões rochosos de Arraial do Cabo, Rio de Janeiro, Brasil. *Rev Bras Biol* 55:471-480
- Castro CB Pires DO 2001 Brazilian coral reefs: what we already know and what is still missing. *Bull Mar Sci* 69 (2): 357-371
- Coni EOC Ferreira CM Meirelles PM Menezes R Santana EFC Moreira ANP Amado-Filho GM Ferreira BP Pereira-Filho GH Thompson FL Moura RL Francini-Filho RB 2017 Modeling abundance, growth and health of the solitary coral *Scolymia wellsi* (Mussidae) in turbid SW Atlantic coral reefs. *Mar Biol* 164(66)
- Coni EOC Ferreira CM Moura RL Meirelles PM Kaufman L Francini-Fillho RB 2012 An evaluation of the use of branching fire-corals (*Millepora* spp.) as refuge by reef fish in the Abrolhos Bank, eastern Brazil. *Environ Biol Fishes* DOI 10.1007/s10641-012-0021-6
- Costa CF 2006 Estudo eco-fisiológico dos dinoflagelados simbioses de *Siderastrea stellata* (Cnidaria, Scleractinia) dos ambientes recifais do Cabo Branco, Paraíba-Brasil, sob condições de estresses ambientais naturais e provocados artificialmente. PhD. Thesis. University of Paraíba, Joao Pessoa, Paraíba, 156 p.

- Costa CF Sassi R Gorlach-Lira K (2013) Diversity and seasonal fluctuations of microsymbionts associated with some scleractinian corals of the Picaozinho reefs of Paraíba State, Brazil. *Pan-Am J Aquat Sci* 8(4):240-252
- De'Ath G (2002) Multivariate regression trees: a new technique for modeling species environment relationships. *Ecology* 83:1105–1117
- Diaz-Pulido G Garzón-Ferreira J (2002) Seasonality in algal assemblages on upwelling-influenced coral reefs in the Colombian Caribbean. *Bot Mar* 45(3):284-292
- Downs CKE McDougall CM Woodley JE Fauth RH Richmond A Kushmaro WG Stuart Y Loya KO Gary Kramarsky-Winter E (2013) Heat-stress and light-stress induce different cellular pathologies in the symbiotic dinoflagellate during coral bleaching. *PloS ONE* 8:e77173
- Dunn JG Sammarco PW LaFleur G (2012) Effects of phosphate on growth and skeletal density in the scleractinian coral *Acropora muricata*: A controlled experimental approach. *J Exp Mar Biol Ecol* 411:34-44
- Durante LM Cruz ICS Lotufo TMC (2018) The effect of climate change on the distribution of a tropical zoanthid (*Palythoa caribaeorum*) and its ecological implications. *PeerJ* 6:e4777; DOI 10.7717/peerj.4777
- Ekau W Knoppers B (1999) An introduction to the pelagic system of the North-East and East Brazilian shelf. *Archive Fishery Mar Sci* 47:113–132
- Elith J Leathwick JR Hastie T (2008) A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology* 77:802–813
- Entesch, B., Boto, K.G., Sim, R.G., Wellington, J.T. (1983). Phosphorus and nitrogen in coral reef sediments. *Limnol. Oceanogr.* 28(3), 465-476.
- Ferrari R Gonzalez-Rivero M Ortiz JC Mumby PJ (2012) Interaction of herbivory and seasonality on the dynamics of Caribbean macroalgae. *Coral Reefs* 31(3):683–692. doi:10.1007/s00338-012-0889-9
- Ferreira BP Maida M (2006) Monitoramento dos recifes de coral do Brasil: situação atual e perspectivas. MMA, Série Biodiversidade, 18:250
- Ferreira CM Coni EOC Medeiros DV Sampaio CL Reis-Filho JA Barros F Loiola M Nunes JDACD (2015) Community structure of shallow rocky shore fish in a tropical bay of the southwestern Atlantic. *Braz J Oceanogr* 63(4):379-396
- Floeter SR Rocha LA Robertson DR Joyeux JC Smith-Vaniz WF Wirtz P Edwards AJ Barreiros JP Ferreira CEL Gasparini JL Brito A Falcón JM Bowen BW Bernardi G (2008) Atlantic reef fish biogeography and evolution. *J Biogeogr* 35:22–47
- Fonseca AC Villça R Knoppers B (2012) Reef flat community structure of Atol das Rocas, Northeast Brazil and Southwest Atlantic. *J Mar Biol* 2012:1–10
- Frade PRP Bongaerts N Englebert A Rogers M Gonzalez-Rivero Hoegh-Guldberg O (2018) Deep reefs of the Great Barrier Reef offer limited thermal refuge during mass coral bleaching. *Nat Commun* 9:3447
- Francini-Filho RB Coni ECO Meirelles PM Amado-Filho GM Thompson FL Pereira-Filho GH Bastos AC Abrantes DP Ferreira CM Gibran FZ Guth AZ Sumida PYG Oliveira NL Kaufman L Minte-Vera CM Moura RL (2013) Dynamics of coral reef benthic assemblages

- of the Abrolhos Bank, Eastern Brazil: inferences on natural and anthropogenic drivers. PLoS ONE 8: e54260
- Francini-Filho RB Velásquez VM Silva MB Rosa MR Sumida PYG Pinheiro HTP Rocha LA Ferreira CEL Francini CLB Rosa RS (2019) Brazil. In: Loya, Y.; Puglise, K. Bridge, T. (eds). Mesophotic Coral Ecosystems. Coral Reefs os the World, vol 12. Springer, Cham.
- Francini-Filho RB Reis RM Meirelles PM Moura RL Thompson FL Kikuchi RKP Kaufman L (2010) Seasonal prevalence of white-plague like disease on the Brazilian endemic reef coral *Mussismilia braziliensis*. Lat Am J Aquat Res 38:292-296
- Francini-Filho RB Siegle E, Hocevar J Lowyck K, D'Avila N, Vasconcelos AA, Baitelo R, Rezende CE, Omachi CY, Thompson CC (2018) Perspectives on the Great Amazon Reef: Extension, Biodiversity, and Threats. Frontiers in Marine Science 5:142.
- Ghilardi NP Pereira-Filho GH Berchez F (2008) Current knowledge status of the ecology of hard bottom benthic communities in Brazil and the need for new approaches. Oecologia Brasiliensis 12:197-205
- Glynn PW (1993) Coral-reef bleaching – ecological perspectives. Coral Reefs 12:1-17
- Goatley, C.H., Bonaldo, R.M., Fox, R.J., Bellwood, D.R. (2016). Sediments and herbivory as sensitive indicators of coral reef degradation. Ecol. Soc. 21(1).
- Goatley, C.H.R., Bellwood, D.R. (2011). The Roles of Dimensionality, Canopies and Complexity in Ecosystem Monitoring. PLoS ONE 6(11), e27307. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0027307>.
- Gordon AL Giulivi CF Busecke J Bingham FM (2015) Differences among subtropical surface salinity patterns. Oceanography 28:32–39, doi:<https://doi.org/10.5670/oceanog.2015.02>.
- Gordon, S.E., Goatley, C.H., Bellwood, D.R. (2016). Composition and temporal stability of turf sediments on inner-shelf coral reefs. Mar. Pollut. Bull. 111(1-2), 178-183.
- Gove JM Williams GJ McManus MA Heron SF Sandin SA Vetter OJ Foley DG (2013) Quantifying climatological ranges and anomalies for Pacific coral reef ecosystems. PloS ONE 8(4):e61974
- Grillo AC Bonaldo RM Segal B (2018) Physical contact interactions with scleractinian corals in hard substrate communities. Mar Ecol e12482. <https://doi.org/10.1111/maec.12482>
- Hay, M.E. (1981). The functional morphology of turf- forming seaweeds: persistence in stressful marine habitats. Ecology 62(3), 739-750.
- Haywick DW Mueller EM (1997) Sediment retention in encrusting *Palythoa* spp. a biological twist to a geological process. Coral Reefs 16:39-46
- Higuchi T Yuyama I Nakamura T (2015) The combined effects of nitrate with high temperature and high light intensity on coral bleaching and antioxidant enzyme activities. Reg Stud Mar Sci 2:27–31
- Hoegh-Guldberg O Mumby PJ Hooten AJ Steneck RS Greenfield P Gomez E Harvell CD Sale PF Edwards AJ Caldeira K Knowlton N Eakin CM Iglesias-Prieto R Muthiga N Bradbury RH Dubi A Hatzios ME (2007) Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. Science 318:1737–1742

- Hughes TP Kerry JT Álvarez-Noriega M Álvarez-Romero JG Anderson KD Baird AH., ...Wilson SK (2017) Global warming and recurrent mass bleaching of corals. *Nature* 543(7645):373–377. doi:10.1038/nature21707
- Jouffray JB Nystrom M Norstrom AV Williams ID Wedding LM Kittinger JN Williams GJ (2015) Identifying multiple coral reef regimes and their drivers across the Hawaiian archipelago. *Phil Trans R Soc B* 370:20130268
- Kikuchi RKP Leão ZMAN (1997) Rocas (Southwestern Equatorial Atlantic, Brazil): an atoll built primarily by coralline algae. In: *Proc 8th Inter Coral Reef Symp* 1:731–736
- Kline DI Kuntz NM Breitbart M Knowlton N Rohwer F (2006) Role of elevated carbon levels and microbial activity in coral mortality. *Mar Ecol Prog Ser* 314:119-125
- Kohler KE Gill SM (2006) Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): A Visual Basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. *Comput and Geosci* 32(9):1259-1269
- Lasker HR (1980) Sediment rejection by reef corals: The roles of behavior and morphology in *Montastrea cavernosa* (Linnaeus). *J Exp Mar Biol Ecol* 47:77-87
- Leão ZMAN (1996) The coral reefs of Bahia: morphology, distribution and the major environmental impacts. *An. Acad. Bras. Cienc* 68:439-452
- Leão ZMAN Araújo TMF Nolasco MC (1988) The coral reefs off the coast of Eastern Brazil. *Proc. 6th Int'l. Coral Reef Symp., Australia* 3:339–347
- Leão ZMAN Kikuchi R Testa V (2003) Corals and coral reefs of Brazil. In: Cortez Jorge, editor. *Latin American coral reefs*. Amsterdam: Elsevier. pp. 9–52
- Leão ZMAN Kikuchi RKP Oliveira MDM (2008) Branqueamento de corais nos recifes da Bahia e sua relação com eventos de anomalias térmicas nas águas superficiais do oceano. *Biota Neotropica* 8(3):69-82
- Lesser MP (2006) Benthic-pelagic coupling on coral reefs: Feeding and growth of Caribbean sponges. *J Exp Mar Biol Ecol* 328:277–288
- Lesser MP Slattery M (2013) Ecology of Caribbean sponges: Are top-down or bottom-up processes more important? *PLoS ONE* 8:e79799.
- Lesser MP Slattery M (2018) Sponge density increases with depth throughout the Caribbean. *Ecosphere* 9:e02525
- Lien YT Fukami H Yamashita Y (2012) *Symbiodinium* clade C dominates zooxanthellate corals (Scleractinia) in the temperate region of Japan. *Zool Sci* 29:173-180
- Logan A (1988) Sediment-shifting capability in the recent solitary coral *Scolymia cubensis* (Milne-Edwards and Haime) from Bermuda. *Bull Mar Sci* 43(2):241-248
- Loiola M Oliveira MDM Kikuchi RKP (2013) Tolerance of Brazilian brain coral *Mussismilia braziliensis* to sediment and organic matter inputs. *Mar Pollut Bull* 77:55-62
- Longhurst AR Pauly D (1987) *Ecology of Tropical Oceans*. San Diego: Academic Press. 407 pp
- Longo GO Morais RA Martins CDL Mendes TC Aued AW Cândido D Oliveira JC Nunes, LT Fontoura L Sissini MN Teschima MM Silva MB Floeter SR (2015) Between-habitat variation of benthic cover, reef fish assemblage and feeding pressure on the benthos at the

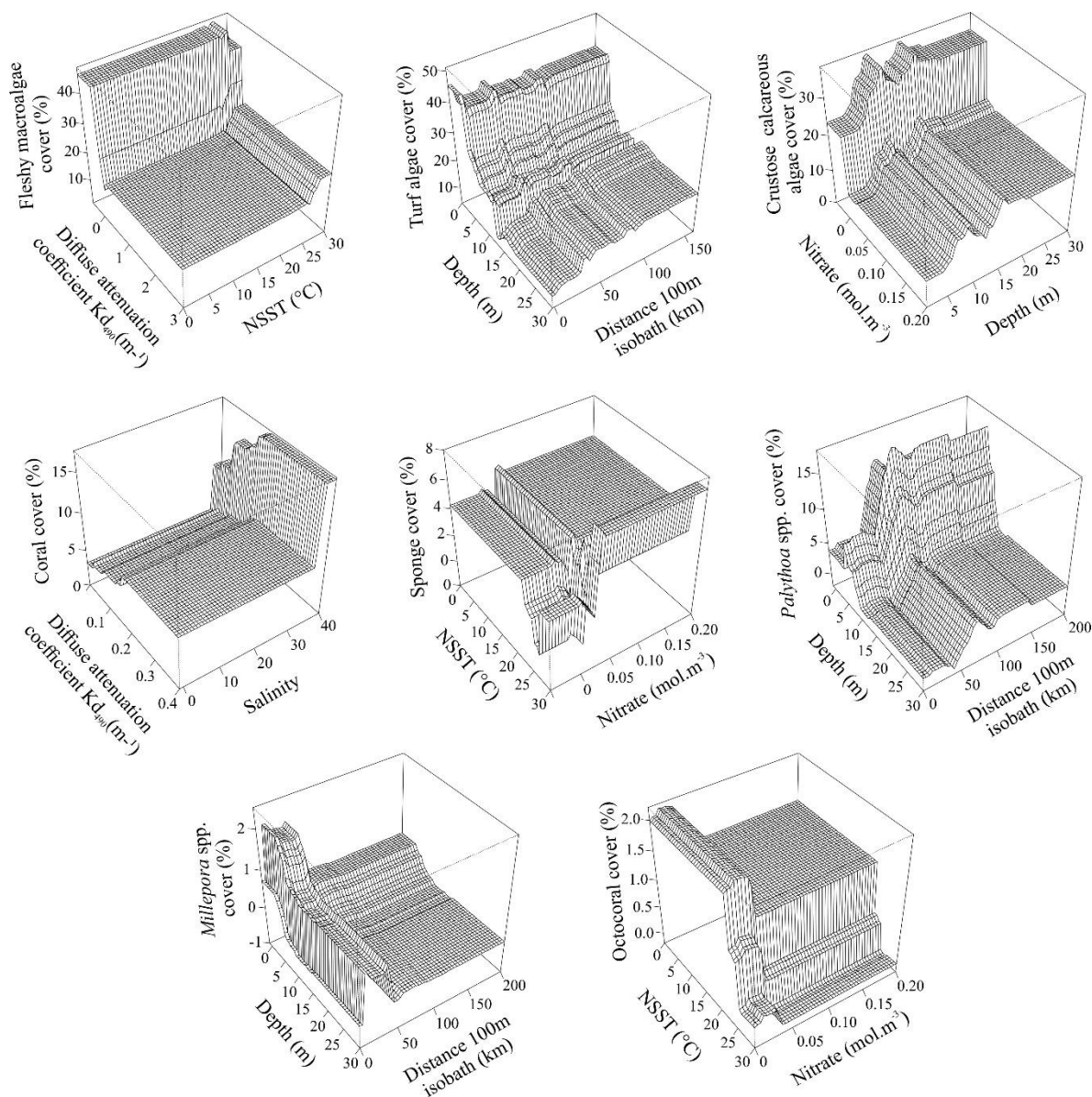
- only atoll in South Atlantic: Rocas Atoll, NE Brazil. PLoS ONE 10: e0127176
- Macpherson E (2002) Large-scale species-richness gradients in the Atlantic Ocean. Proc Royal Soc B: Biol Sci 269(1501):1715–1720 doi:10.1098/rspb.2002.2091
- Madin JS Anderson KD Andreasen MH Bridge TC Cairns SD Connolly SR Baird AH (2016) The Coral Trait Database, a curated database of trait information for coral species from the global oceans. Sci Data 3 doi:10.1038/sdata.2016.17
- Magalhães GM Amado-Filho GM Rosa MR Moura RL Brasileiro PS Moraes FC Francini-Filho RB Pereira-Filho GH (2015) Changes in benthic communities along a 0–60 m depth gradient in the remote St. Peter and St. Paul Archipelago (Mid-Atlantic Ridge, Brazil). Bull Mar Sci 91(3):000–000
- Maia HA Morais RA Quimbayo JP Dias MS Sampaio CLS Ferreira et al. (2018) Spatial patterns and drivers of fish and benthic reef communities at São Tomé Island, Tropical Eastern Atlantic. Mare Ecol 39(6):e12520
- Maldonado M Ribes M van Duyl FC (2012) Nutrient Fluxes Through Sponges. Advances in Sponge Science: Physiology, Chemical and Microbial Diversity. Biotechnology 113–182. doi:10.1016/b978-0-12-394283-8.00003-5
- Matheus Z Francini-Filho RB Pereira-Filho GH Moraes FC Moura RL Brasileiro PS Amado-Filho GM (2019) Benthic reef assemblages of the Fernando de Noronha Archipelago, tropical South-west Atlantic: Effects of depth, wave exposure and cross-shelf positioning. PLoS ONE 14(1):e0210664. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0210664>
- McClanahan T Polunin N Done T (2002) Ecological states and the resilience of coral reefs. Conserv Ecol 6(2):18
- McCook LJ Jompa J Diaz-Pulido G (2001) Competition between corals and algae on coral reefs: a review of evidence and mechanisms. Coral Reefs 19:400–417
- Mellin C Thompson A Jonker MJ Emslie J (2019) Cross-Shelf Variation in Coral Community Response to Disturbance on the Great Barrier Reef. Diversity 11(3):38
- Mies M, Francini-Filho RB, Zilberberg C, Garrido AG, Longo GO, Laurentino E, Güth AZ, Sumida PYG and Banha TNS. 2020. South Atlantic Coral Reefs Are Major Global Warming Refugia and Less Susceptible to Bleaching. Front Mar Sci 7:514. doi: 10.3389/fmars.2020.00514
- Mies M Güth AZ Tenório AA Banha TNS Waters LG Polito PS Taniguchi S Bícigo MC Sumida PYG (2018) In situ shifts of predominance between autotrophic and heterotrophic feeding in the reef-building coral *Mussismilia hispida*: an approach using fatty acid trophic markers. Coral Reefs 37:677. doi:10.1007/s00338-018-1692-z
- Miloslavich P Klein E Diaz JM Hernández CE Bigatti G Campos L Artigas F Castillo J Penchaszadeh PE Neill PE Carranza A Retana MV Astarloa JMD Lewis M Yorio P Piriz M L Rodríguez D Yoneshigue-Valentin Y Gamboa L Martí A (2011) Marine biodiversity in the Atlantic and Pacific coasts of South America: knowledge and gaps. PLoS ONE 6:e14631
- Morais J Santos BA (2018) Limited potential of deep reefs to serve as refuges for tropical Southwestern Atlantic corals. Ecosphere 9(7)
- Morgan KM Perry CT Smithers SG Johnson JA Daniell JJ (2016) Evidence of extensive reef development and high coral cover in nearshore environments: implications for understanding coral adaptation in turbid settings. Sci Rep 6:29616

- Moura RL Amado-Filho GM Moraes Brasileiro FC et al. (2016) An extensive reef system at the Amazon River mouth. *Sci Adv* 2:e1501252
- Nordemar I Nyström M Dizon R (2003) Effects of elevated seawater temperature and nitrate enrichment on the branching coral *Porites cylindrical* in the absence of particulate food. *Mar Biol* 142:669–677
- Nunes F Fukami H Vollmer SV Norris RD Knowlton N (2008) Re-evaluation of the systematics of the endemic corals of Brazil by molecular data. *Coral Reefs* 27(2):423–432
- Oigman-Pszczol SS Figueiredo MAO Creed JC (2004) Distribution of benthic communities on the tropical rocky subtidal of Armação dos Búzios, Southeastern Brazil. *Mar Ecol* 25:173–190
- Oliver TA Palumbi SR (2011) Many corals host thermally resistant symbionts in high-temperature habitat. *Coral Reefs* 30:241–250
- Oliveira UDR Gomes PB Cordeiro RT 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
- Ostrander GK Armstrong KM Knobbe ET Gerace D Scully EP (2000) Rapid transition in the structure of a coral reef community: the effects of coral bleaching and physical disturbance. *PNAS* 97:5297–5302
- Paulay G (1997) Diversity and distribution of reef organisms. Pages 298–353 in C. Birkeland. *Life and death of coral reefs*. Chapman and Hall, New York
- Pawlik JR Scott AR (2019) Sponge density increases with depth throughout the Caribbean: Comment. *Ecosphere* 10(4):e02689. 10.1002/ecs2.2689.
- Pawlik JR Loh TL McMurray SE Finelli CM (2013) Sponge Communities on Caribbean Coral Reefs Are Structured by Factors That Are Top-Down, Not Bottom-Up. *PLoS ONE*, 8(5):e62573
- Pereira-Filho G Amado-Filho G Guimarães S Moura RL Sumida P Abrantes DP et al. (2011) Reef fish and benthic assemblages of the Trindade and Martin Vaz island group, Southwestern Atlantic. *Braz J Oceanogr* 59:201–212
- Pinheiro HT Rocha LA Macieira RM Carvalho-Filho A et al. (2018) Southwestern Atlantic reef fishes: zoogeographic patterns and ecological drivers reveal a secondary biodiversity center in the Atlantic Ocean. *Divers Distrib* 24(7):951–965
- Pires D De Paula Ferreira B Francini-Filho RB Gaspar A Mendes L Negrão F et al. (2018) *Mussismilia harttii* (Verrill, 1868). In: ICMBio (eds). *Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção*. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, pp 660–664
- Purcell, S.W. (2000). Association of epilithic algae with sediment distribution on a windward reef in the northern Great Barrier Reef, Australia. *Bull. Mar. Sci.* 66(1), 199–214.
- Rowan R (2004) Thermal adaptation in reef coral symbionts. *Nature* 430:742
- Santana EFC Alves AL Santos AM Gloria GSM Perez CD Gomes PB (2015) Trophic ecology of the zoanthid *Palythoa caribaeorum* (Cnidaria: Anthozoa) on tropical reefs. *J Mar Biol Assoc UK* 95(2):301–309
- Segal B Castro CB (2011) Coral community structure and sedimentation at different distances from the coast of the Abrolhos Bank, Brazil. *Brazil J Oceanogr* 59(2):119–129

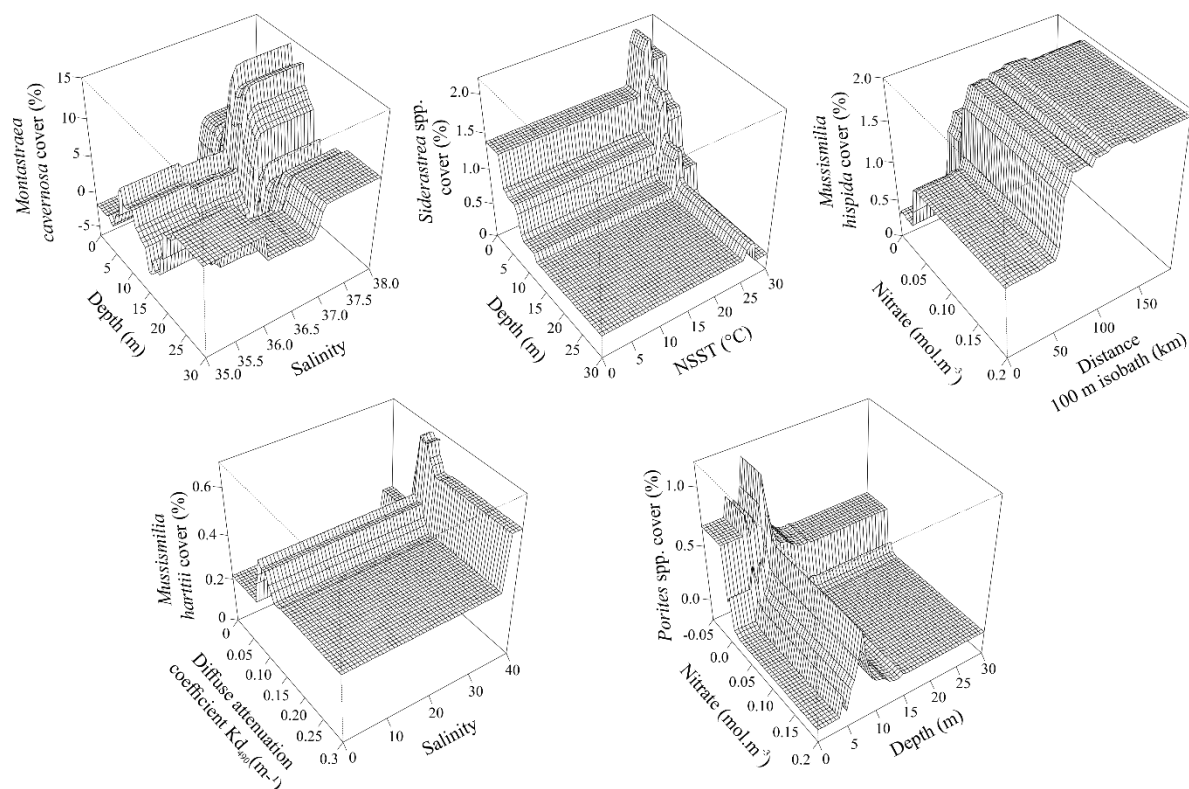
- Silva JF Gomes PB Santana EC Silva JM Lima ÉP Santos AMM Pérez CD (2015) Growth of the tropical zoanthid *Palythoa caribaeorum* (Cnidaria: Anthozoa) on reefs in northeastern Brazil. *An Acad Bras Ciênc* 87:985-996
- Simon T Pinheiro HT Moura RL Carvalho-Filho A Rocha LA Martins AS Joyeux JC (2016) Mesophotic fishes of the Abrolhos Shelf, the largest reef ecosystem in the South Atlantic. *J Fish Biol* 89(1):990–1001. doi:10.1111/jfb.12967
- Spalding MD Fox HE Allen GR Davidson N Ferdaña ZA Finlayson M Halpern BS Jorge MA Lombana A Lourie SA Martin KD McManus E Molnar J Recchia CA Robertson J (2007) Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. *BioScience* 57:573–583.
- Stefanoudis PV Rivers M Smith SR Schneider CW Wagner D Ford H et al. (2019) Low connectivity between shallow, mesophotic and rariphotic zone benthos. *R Soc Open sci* 6:190958.
- Suchanek TH Green DJ (1981) Interspecific competition between *Palythoa caribaeorum* and other sessile invertebrates on St. Croix reefs, U.S. Virgin Islands. *Proceedings of the Fourth International Coral reef Symposium* 2:679-684
- Suggett DJ Kikuchi RKP Oliveira MDM Spanó S Carvalho R Smith DJ (2012) Photobiology of corals from Brazil's near-shore marginal reefs of Abrolhos. *Marine Biology* 159:1461-1473
- Sully, S., Hodgson, G., van Woesik, R. (2022). Present and future bright and dark spots for coral reefs through climate change. *Glob. Chang. Biol.* 28, 4509–4522.
- Tait LW Hawes I Schiel DR (2014) Shining Light on Benthic Macroalgae: Mechanisms of Complementarity in Layered Macroalgal Assemblages. *PLoS ONE* 9(12):e114146. doi:10.1371/journal.pone.0114146
- Tamir R Eyal G Kramer N Laverick JH Loya Y (2019) Light environment drives the shallow-to-mesophotic coral community transition. *Ecosphere* 10:e02839
- Tebbett, S.B., Bellwood, D.R. (2019). Algal turf sediments on coral reefs: what's known and what's next. *Mar. Pollut. Bull.* 149, 110542.
- ter Braak CJF Smilauer P (2002) CANOCO. Reference manual and CanoDraw for Windows User's guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Microcomputer Power (Ithaca, NY, USA), 500 pp.
- Trygonis V Sini M (2012) photoQuad: a dedicated seabed image processing software, and a comparative error analysis of four photoquadrat methods. *J Exp Mar Bio Ecol.* <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2012.04.018>
- Tyberghein L Verbruggen H Pauly K Troupin C Mineur F De Clerck O (2012) Bio-ORACLE: a global environmental dataset for marine species distribution modelling. *Glob Ecol Biogeogr* 21:272–281
- Valentin JL (2001) The Cabo Frio Upwelling System, Brazil. In: Seeliger U, Kjerfve B. editors. *Coastal Marine Ecosystems of Latin America. Ecological Studies (Analysis and Synthesis)*. Berlin, Heidelberg: Springer.

- Van Oppen MJH Baker AC Coffroth MA Willis BL (2009) Bleaching resistance and the role of algal endosymbionts. Pp. 83-102. *In*: Van Oppen, M.J.H. & Lough J.M. (Eds.). *Coral Bleaching: Patterns, Processes, Causes and Consequences*. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag. 192 p
- Vásquez-Elizondo RM Enríquez S (2017) Light Absorption in Coralline Algae (Rhodophyta): A Morphological and Functional Approach to Understanding Species Distribution in a Coral Reef Lagoon. *Front Mar Sci* 4. doi:10.3389/fmars.2017.00297
- Villaça R Pitombo FB (1997) Benthic communities of shallow-water reefs of Abrolhos, Brazil. *Rev Bras Oceanogr* 45:35–43
- Wiedenmann J D'Angelo C Smith EG Hunt AN Legiret FE Postle AD Achterberg EP (2012) Nutrient enrichment can increase the susceptibility of reef corals to bleaching. *Nat Clim, Chang*, doi: 10.1038/nclimate1661
- Wismer S Hoey AS Bellwood DR (2009) Cross-shelf benthic community structure on the Great Barrier Reef: relationships between macroalgal cover and herbivore biomass. *Mar Ecol Progr Ser* 376:45–54
- Wolanski (1994) *Physical Oceanographic Processes of the Great Barrier Reef*. CRC Press. London, UK
- Zar JH (2010) *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, New Jersey
- Zepp RG Shank GC Stabenau E Patterson KW Cyterski M Fisher W Bartels E Anderson SL (2008) Spatial and temporal variability of solar ultraviolet exposure of coral assemblages in the Florida Keys: Importance of colored dissolved organic matter. *Limnol Oceanogr* 53(5):1909-1922
- Yellowlees D Rees TAV Leggat W (2008) Metabolic interactions between algal symbionts and invertebrate hosts. *Plant Cell Environment* 31:679-694

## Material Suplementar



**Fig. S1.** Interação mais forte entre as variáveis preditoras utilizadas em todos os modelos de abundância de grupos bentônicos, obtidas pelos modelos *Boosted Regression Tree*.



**Fig. S2.** Interação mais forte entre as variáveis ambientais na abundância de espécies e táxon de corais no Brasil, obtidas pelos modelos *Boosted Regression Tree*.

**Tabela S1.** Grupos de comunidades bentônicas distintos encontrados e características das localidades e sítios (Tipo de recife e profundidade) onde os mesmos estão localizados. Legendas: Parcel das Paredes (PA) e recifes de Sebastião Gomes pertencem aos Recifes Costeiros não Protegidos do Banco dos Abrolhos. PAB: Parcel dos Abrolhos (PAB), TIM: Recifes de Timbebas.

| Community | Region              | Locality            | Reef       | Depth (m) | Method | Sample size | Lat      | Lon       |
|-----------|---------------------|---------------------|------------|-----------|--------|-------------|----------|-----------|
| 1         | SPSPA               | Bay                 | Rocky reef | 15        | 1      | 16          | 0.91739  | -29.34578 |
| 1         | SPSPA               | Bay                 | Rocky reef | 25        | 1      | 12          | 0.91739  | -29.34578 |
| 1         | Fernando de Noronha | Baia dos Golfinhos  | Rocky reef | 15        | 1      | 8           | -3.85861 | -32.44961 |
| 1         | Fernando de Noronha | Buraco do Inferno   | Rocky reef | 15        | 1      | 14          | -3.80944 | -32.38144 |
| 1         | Fernando de Noronha | Cabeço da Sapata    | Rocky reef | 15        | 1      | 4           | -3.87533 | -32.47978 |
| 1         | Fernando de Noronha | Cabeço do Submarino | Rocky reef | 15        | 1      | 4           | -3.87689 | -32.41656 |
| 1         | Fernando de Noronha | Caverna da Sapata   | Rocky reef | 15        | 1      | 14          | -3.87439 | -32.47617 |

|   |                         |                     |            |    |   |    |           |            |
|---|-------------------------|---------------------|------------|----|---|----|-----------|------------|
| 1 | Fernando de Noronha     | Ilha do Frade       | Rocky reef | 15 | 1 | 5  | -3.86106  | -32.40089  |
| 1 | Fernando de Noronha     | Laje Dois Irmãos    | Rocky reef | 15 | 1 | 12 | -3.84408  | -32.43986  |
| 1 | Fernando de Noronha     | Morro de Fora       | Rocky reef | 15 | 1 | 10 | -3.83758  | -32.41639  |
| 1 | Fernando de Noronha     | Pedras Secas        | Rocky reef | 15 | 1 | 12 | -3.84956  | -32.37503  |
| 1 | Fernando de Noronha     | Barro Vermelho      | Rocky reef | 25 | 1 | 5  | -3.88153  | -32.45692  |
| 1 | Fernando de Noronha     | Cabeço da Sapata    | Rocky reef | 25 | 1 | 4  | -3.87533  | -32.47978  |
| 1 | Fernando de Noronha     | Cabeço das Cordas   | Rocky reef | 25 | 1 | 7  | -3.80028  | -32.37853  |
| 1 | Fernando de Noronha     | Cabeço do Submarino | Rocky reef | 25 | 1 | 10 | -3.87689  | -32.41656  |
| 1 | Fernando de Noronha     | Caverna da Sapata   | Rocky reef | 25 | 1 | 13 | -3.87439  | -32.47617  |
| 1 | Fernando de Noronha     | Ilha do Frade       | Rocky reef | 25 | 1 | 9  | -3.86106  | -32.40089  |
| 1 | Fernando de Noronha     | Laje Dois Irmãos    | Rocky reef | 25 | 1 | 13 | -3.84408  | -32.43986  |
| 2 | Paraíba                 | Cahial              | Beach rock | 27 | 1 | 6  | -6.99000  | -34.71492  |
| 2 | Trindade and Martim Vaz | Martim Vaz          | Rocky reef | 15 | 1 | 15 | -20.47504 | -28.85571  |
| 2 | Trindade and Martim Vaz | Ponta do Noroeste   | Rocky reef | 15 | 1 | 10 | -20.49278 | -29.34452  |
| 2 | Trindade and Martim Vaz | Martim Vaz          | Rocky reef | 20 | 1 | 7  | -20.47504 | -28.85571  |
| 2 | Trindade and Martim Vaz | Ponta do Noroeste   | Rocky reef | 20 | 1 | 9  | -20.49278 | -29.34452  |
| 2 | Trindade and Martim Vaz | Farilhões           | Rocky reef | 25 | 1 | 10 | -20.52842 | -29.32275  |
| 3 | SPSPA                   | Bay                 | Rocky reef | 6  | 1 | 13 | 0.91739   | -29.34578  |
| 3 | Fernando de Noronha     | Baia dos Golfinhos  | Rocky reef | 5  | 1 | 11 | -3.85861  | -32.44961  |
| 3 | Fernando de Noronha     | Morro de Fora       | Rocky reef | 5  | 1 | 3  | -3.83758  | 32.41639   |
| 3 | Fernando de Noronha     | Cagarras            | Rocky reef | 12 | 2 | 15 | -3.814548 | -32.390165 |

|   |                                  |                     |               |    |   |    |                |                |
|---|----------------------------------|---------------------|---------------|----|---|----|----------------|----------------|
| 3 | Fernando de Noronha              | Conceição           | Rocky reef    | 12 | 2 | 15 | -3.83904       | -<br>32.414963 |
| 3 | Trindade and Martim Vaz          | Farilhões           | Rocky reef    | 13 | 1 | 10 | -20.52842      | -29.32275      |
| 3 | Trindade and Martim Vaz          | Calheta             | Rocky reef    | 6  | 2 | 11 | -<br>20.507457 | -<br>29.310286 |
| 3 | Trindade and Martim Vaz          | Calheta             | Rocky reef    | 10 | 2 | 13 | -<br>20.507457 | -<br>29.310286 |
| 3 | Trindade and Martim Vaz          | Farilhões           | Rocky reef    | 10 | 2 | 7  | -<br>20.522617 | -<br>29.497889 |
| 3 | Trindade and Martim Vaz          | Farilhões           | Rocky reef    | 6  | 2 | 10 | -<br>20.522617 | -<br>29.497889 |
| 3 | Trindade and Martim Vaz          | Orelha              | Rocky reef    | 6  | 2 | 3  | -<br>20.492485 | -<br>29.343099 |
| 3 | Trindade and Martim Vaz          | Orelha              | Rocky reef    | 10 | 2 | 10 | -<br>20.492485 | -<br>29.343099 |
| 3 | Maranhão (Parcel do Manuel Luiz) | Ana Cristina        | Biogenic reef | 12 | 2 | 15 | -0.869867      | -<br>44.264283 |
| 3 | Rio Grande do Norte              | Batente das Agulhas | Beach rock    | 12 | 2 | 8  | -5.56435       | -35.0725       |
| 3 | Rio Grande do Norte              | Pedra do Silva      | Beach rock    | 12 | 2 | 14 | -5.564467      | -<br>35.090067 |
| 3 | Atol das Rocas                   | Salão               | Biogenic reef | 12 | 2 | 9  | -3.874725      | -<br>33.809442 |
| 4 | Fernando de Noronha              | Cagarras            | Rocky reef    | 4  | 2 | 13 | -3.814548      | -<br>32.390165 |
| 4 | Atol das Rocas                   | Âncoras             | Biogenic reef | 4  | 2 | 15 | -3.875172      | -33.80355      |
| 4 | Atol das Rocas                   | Falsa Barreta       | Biogenic reef | 4  | 2 | 19 | -3.860347      | -<br>33.818844 |
| 4 | Atol das Rocas                   | Podes Crer          | Biogenic reef | 4  | 2 | 17 | -3.872956      | -<br>33.812258 |
| 4 | Atol das Rocas                   | Tartarugas          | Biogenic reef | 4  | 2 | 18 | -3.872986      | -<br>33.809442 |
| 5 | Fernando de Noronha              | Conceição           | Rocky reef    | 4  | 2 | 14 | -3.83904       | -<br>32.414963 |
| 5 | Fernando de Noronha              | Sueste              | Rocky reef    | 4  | 2 | 14 | -3.86684       | -<br>32.422785 |

|   |                                           |                               |               |      |   |    |                |                |
|---|-------------------------------------------|-------------------------------|---------------|------|---|----|----------------|----------------|
| 5 | Maranhão<br>(Parcel do<br>Manuel<br>Luiz) | Ana<br>Cristina               | Biogenic reef | 4    | 2 | 7  | -0.869867      | -<br>44.264283 |
| 5 | Atol das<br>Rocas                         | Piscina das<br>Rocas          | Biogenic reef | 4    | 2 | 20 | -3.86895       | -<br>33.791911 |
| 6 | Abrolhos                                  | A1                            | Biogenic reef | 1.26 | 1 | 10 | -16.90000      | -39.06000      |
| 6 | Abrolhos                                  | A1                            | Biogenic reef | 4.2  | 1 | 10 | -16.90000      | -39.06000      |
| 6 | Abrolhos                                  | A2                            | Biogenic reef | 2.2  | 1 | 10 | -16.91000      | -39.04000      |
| 6 | Abrolhos                                  | A2                            | Biogenic reef | 6.2  | 1 | 10 | -16.91000      | -39.04000      |
| 6 | Abrolhos                                  | B1                            | Biogenic reef | 1.5  | 1 | 10 | -16.9000       | -39.06000      |
| 6 | Abrolhos                                  | B1                            | Biogenic reef | 4.5  | 1 | 10 | -16.9000       | -39.06000      |
| 6 | Abrolhos                                  | B2                            | Biogenic reef | 1.5  | 1 | 10 | -16.90000      | -39.04000      |
| 6 | Abrolhos                                  | B2                            | Biogenic reef | 3.6  | 1 | 10 | -16.90000      | -39.04000      |
| 6 | Abrolhos                                  | C1                            | Biogenic reef | 1.4  | 1 | 10 | -16.89000      | -<br>39.060000 |
| 6 | Abrolhos                                  | C1                            | Biogenic reef | 4.3  | 1 | 10 | -<br>16.890000 | -39.06000      |
| 6 | Abrolhos                                  | C2                            | Biogenic reef | 2.6  | 1 | 10 | -16.90000      | -39.06000      |
| 6 | Abrolhos                                  | C2                            | Biogenic reef | 5.6  | 1 | 10 | -16.90000      | -39.06000      |
| 6 | Abrolhos                                  | Marine<br>Protected<br>Area 1 | Biogenic reef | 1.7  | 1 | 7  | -16.91000      | -39.06000      |
| 6 | Abrolhos                                  | Marine<br>Protected<br>Area 1 | Biogenic reef | 4.6  | 1 | 10 | -16.91000      | -39.06000      |
| 6 | Alagoas                                   | Barra das<br>Galés            | Beach rock    | 4    | 2 | 15 | -9.032689      | -35.19274      |
| 6 | Alagoas                                   | Galés                         | Beach rock    | 4    | 2 | 15 | -9.024256      | -35.19149      |
| 6 | Alagoas                                   | Taocas                        | Beach rock    | 4    | 2 | 15 | -8.99850       | -35.18063      |
| 6 | Baía de<br>Todos os<br>Santos -BA         | Farol da<br>Barra             | Beach rock    | 4    | 2 | 15 | -13.00833      | -38.53083      |
| 6 | Baía de<br>Todos os<br>Santos -BA         | Pedra<br>Cardinal             | Beach rock    | 12   | 2 | 14 | -12.83708      | -38.5491       |
| 6 | Baía de<br>Todos os<br>Santos -BA         | Poste<br>Quatro               | Beach rock    | 12   | 2 | 15 | -12.81472      | -38.57166      |
| 6 | Espírito<br>Santo<br>(Guarapari)          | Escalvada                     | Rocky reef    | 4    | 2 | 15 | -20.69963      | -<br>40.407589 |

|   |                                  |                          |            |      |   |    |                |                     |
|---|----------------------------------|--------------------------|------------|------|---|----|----------------|---------------------|
| 6 | Espírito Santo (Guarapari)       | Ilhas Rasas              | Rocky reef | 12   | 2 | 15 | -20.67661      | -<br>40.366164      |
| 6 | Espírito Santo (Guarapari)       | Ilhas Rasas              | Rocky reef | 4    | 2 | 15 | -20.67661      | -<br>40.366164      |
| 6 | Espírito Santo (Guarapari)       | Três Ilhas               | Rocky reef | 12   | 2 | 15 | -20.61235      | -<br>40.378777      |
| 6 | Espírito Santo (Guarapari)       | Três Ilhas               | Rocky reef | 4    | 2 | 15 | -20.61235      | -<br>40.378777      |
| 6 | Rio Grande do Norte              | Maracajaú                | Beach rock | 4    | 2 | 14 | -5.394114      | -<br>35.258986      |
| 6 | Rio Grande do Norte              | Parrachos do Rio do Fogo | Beach rock | 4    | 2 | 8  | -5.262117      | -<br>35.363432      |
| 6 | Rio de Janeiro                   | Ilha Grande              | Rocky reef | 2.74 | 1 | 33 | -23.11549      | -44.26958           |
| 6 | Rio de Janeiro (Arraial do Cabo) | Anequim                  | Rocky reef | 12   | 2 | 10 | -22.98048      | -<br>41.984482      |
| 6 | Rio de Janeiro (Arraial do Cabo) | Anequim                  | Rocky reef | 4    | 2 | 14 | -22.98048      | -<br>41.984482      |
| 6 | Rio de Janeiro (Arraial do Cabo) | Cardeiros                | Rocky reef | 4    | 2 | 16 | -22.96514      | -<br>42.001655<br>6 |
| 6 | Rio de Janeiro (Arraial do Cabo) | Cardeiros                | Rocky reef | 12   | 2 | 15 | -22.96514      | -<br>42.001655<br>6 |
| 6 | Rio de Janeiro (Arraial do Cabo) | Porcos Oeste             | Rocky reef | 4    | 2 | 13 | -22.96573      | -<br>41.993723      |
| 6 | Rio de Janeiro (Arraial do Cabo) | Porcos Oeste             | Rocky reef | 12   | 2 | 8  | -22.96573      | -<br>41.993723      |
| 6 | Santa Catarina                   | Deserta Norte            | Rocky reef | 12   | 2 | 15 | -27.26446      | -<br>48.331675      |
| 6 | Santa Catarina                   | Deserta Norte            | Rocky reef | 4    | 2 | 15 | -27.26446      | -<br>48.331675      |
| 6 | Santa Catarina                   | Saco D'agua              | Rocky reef | 12   | 2 | 14 | -27.27704      | -<br>48.331675      |
| 6 | Santa Catarina                   | Saco D'agua              | Rocky reef | 4    | 2 | 10 | -<br>27.277044 | -<br>48.331675      |

|   |                             |                 |               |       |   |    |           |                |
|---|-----------------------------|-----------------|---------------|-------|---|----|-----------|----------------|
| 6 | Santa Catarina              | Xavier          | Rocky reef    | 12    | 2 | 6  | -27.60351 | -<br>48.387576 |
| 6 | Santa Catarina              | Xavier          | Rocky reef    | 4     | 2 | 8  | -27.60351 | -<br>48.387576 |
| 6 | São Paulo (Ilha Bela)       | Saco do Diogo   | Rocky reef    | 4     | 2 | 9  | -23.93538 | -<br>45.283621 |
| 6 | São Paulo (Ilha Bela)       | Saco do Diogo   | Rocky reef    | 12    | 2 | 13 | -23.93538 | -<br>45.283621 |
| 6 | São Paulo (Ilha Bela)       | Saco do Sombrio | Rocky reef    | 4     | 2 | 11 | -23.89330 | -<br>45.243995 |
| 6 | São Paulo (Ilha Bela)       | Saco do Sombrio | Rocky reef    | 12    | 2 | 11 | -23.89330 | -<br>45.243995 |
| 7 | Paraíba                     | Curuba          | Beach rock    | 13.65 | 1 | 6  | -7.18597  | -34.73303      |
| 7 | Paraíba                     | Taci            | Beach rock    | 9.45  | 1 | 4  | -7.19194  | -34.76419      |
| 7 | Paraíba                     | Penha           | Beach rock    | 1.25  | x | 28 | -7.17176  | -34.78474      |
| 7 | Baía de Todos os Santos -BA | Frades          | Beach rock    | 4     | 2 | 15 | -12.80916 | -38.62637      |
| 8 | Abrolhos                    | Sebastião Gomes | Biogenic reef | 8.2   | 1 | 9  | -17.91000 | -39.15000      |
| 8 | Abrolhos                    | Arengueira      | Biogenic reef | 8.8   | 1 | 10 | -17.67000 | -39.00000      |
| 8 | Abrolhos                    | TIM 1           | Biogenic reef | 9.5   | 1 | 9  | -17.48000 | -39.01000      |
| 8 | Abrolhos                    | TIM 3           | Biogenic reef | 10.5  | 1 | 10 | -17.46000 | -39.03000      |
| 8 | Abrolhos                    | PA2             | Biogenic reef | 10.8  | 1 | 10 | -17.88000 | -38.94000      |
| 8 | Abrolhos                    | Pedra de Leste  | Biogenic reef | 10.8  | 1 | 10 | -17.88000 | -38.94000      |
| 8 | Abrolhos                    | TIM 2           | Biogenic reef | 11.9  | 1 | 9  | -17.48000 | -39.03000      |
| 8 | Abrolhos                    | PAB 1           | Biogenic reef | 14.7  | 1 | 10 | -17.99000 | -38.65000      |
| 8 | Abrolhos                    | PAB 5           | Biogenic reef | 15    | 1 | 10 | -17.94000 | -38.66000      |
| 8 | Abrolhos                    | PAB 4           | Biogenic reef | 15.2  | 1 | 10 | -17.96000 | -38.66000      |
| 8 | Abrolhos                    | PAB 2           | Biogenic reef | 16.9  | 1 | 10 | -17.98000 | -38.67000      |
| 8 | Abrolhos                    | PAB 3           | Biogenic reef | 17    | 1 | 9  | -18.00000 | -38.67000      |
| 9 | Abrolhos                    | Siriba          | Rocky reef    | 3.1   | 1 | 10 | -17.97000 | -38.71000      |
| 9 | Abrolhos                    | Sebastião Gomes | Biogenic reef | 3.2   | 1 | 10 | -17.91000 | -39.15000      |
| 9 | Abrolhos                    | Mato Verde      | Rocky reef    | 4.1   | 1 | 8  | -17.96000 | -38.70000      |
| 9 | Abrolhos                    | PA2             | Biogenic reef | 4.4   | 1 | 10 | -17.88000 | -38.94000      |
| 9 | Abrolhos                    | Pedra de Leste  | Biogenic reef | 4.4   | 1 | 10 | -17.88000 | -38.94000      |

|    |                |                |               |      |   |    |             |             |
|----|----------------|----------------|---------------|------|---|----|-------------|-------------|
| 9  | Abrolhos       | TIM 1          | Biogenic reef | 4.7  | 1 | 10 | -17.48000   | -39.01000   |
| 9  | Abrolhos       | Arengueira     | Biogenic reef | 5.2  | 1 | 10 | -17.67000   | -39.00000   |
| 9  | Abrolhos       | Guarita        | Rocky reef    | 5.4  | 1 | 10 | -17.96000   | -38.69000   |
| 9  | Abrolhos       | Portinho Norte | Rocky reef    | 5.4  | 1 | 10 | -17.96000   | -38.7000    |
| 9  | Abrolhos       | PAB 5          | Biogenic reef | 5.6  | 1 | 9  | -17.94000   | -38.66000   |
| 9  | Abrolhos       | TIM 3          | Biogenic reef | 5.6  | 1 | 10 | -17.46000   | -39.03000   |
| 9  | Abrolhos       | Farol          | Rocky reef    | 5.8  | 1 | 18 | -17.97000   | -38.69000   |
| 9  | Abrolhos       | PAB 1          | Biogenic reef | 5.9  | 1 | 10 | -17.99000   | -38.65000   |
| 9  | Abrolhos       | TIM 2          | Biogenic reef | 6    | 1 | 10 | -17.48000   | -39.03000   |
| 9  | Abrolhos       | PAB            | Biogenic reef | 6.7  | 1 | 8  | -16.91000   | -39.04000   |
| 9  | Abrolhos       | PAB 3          | Biogenic reef | 6.9  | 1 | 10 | -18.00000   | -38.67000   |
| 9  | Abrolhos       | PAB 2          | Biogenic reef | 7.3  | 1 | 10 | -17.98000   | -38.67000   |
| 9  | Abrolhos       | PAB 4          | Biogenic reef | 7.7  | 1 | 10 | -17.96000   | -38.66000   |
| 9  | Abrolhos       | PAB            | Biogenic reef | 4    | 2 | 15 | -17.96278   | -38.6625    |
| 9  | Abrolhos       | Portinho Norte | Rocky reef    | 4    | 2 | 15 | -17.96139   | - 38.697778 |
| 9  | Abrolhos       | Siriba         | Rocky reef    | 4    | 2 | 15 | -17.97056   | -38.71583   |
| 10 | Paraíba        | Sapata         | Beach rock    | 19.8 | 1 | 5  | -7.07775    | -34.72158   |
| 10 | Espírito Santo | Ponto Sul      | Biogenic reef | 12   | 1 | 6  | -18.89862   | -39.55305   |
| 10 | Espírito Santo | Ponto Sul      | Biogenic reef | 20   | 1 | 5  | -18.89862   | -39.55305   |
| 10 | Espírito Santo | Ponto Norte    | Biogenic reef | 13   | 1 | 7  | -18.77623   | -39.5154    |
| 10 | Espírito Santo | Ponto Norte    | Biogenic reef | 20   | 1 | 5  | -18.77623   | -39.5154    |
| 10 | São Paulo      | Laje de Santos | Rocky reef    | 15   | 1 | 12 | -24.26000   | -46.15000   |
| 10 | São Paulo      | Alcatrazes     | Rocky reef    | 4    | 2 | 12 | - 24.105182 | - 45.702491 |
| 10 | São Paulo      | Alcatrazes     | Rocky reef    | 12   | 2 | 10 | - 24.105182 | - 45.702491 |

## **CAPÍTULO 02: Título curto: comunidades bentônicas recifais do Atlântico Sul**

### **Ocidental**

# **Definindo o limite entre comunidades bentônicas recifais “rasas” e “fundas” em ilhas oceânicas do Atlântico Sul Ocidental com base em critérios ecológicos**

Erika F. C. Santana<sup>1</sup>, Guilherme Ortigara Longo<sup>2</sup>, Anaide Aued<sup>3</sup>, Bárbara Segal<sup>4</sup>, Hudson

Tércio Pinheiro<sup>5</sup>, Paulo De Marco Jr<sup>6</sup>, Ronaldo B. Francini-Filho<sup>7\*</sup>

1- Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), Universidade Federal da Paraíba, Cidade Universitária, 58059-900, João Pessoa, Paraíba, Brasil.

2- Departamento de Oceanografia e Limnologia, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Av. Via Costeira S/N, Natal, RN 59014-002, Brasil.

3- Laboratório de Biogeografia e Macroecologia marinha, Departamento de Ecologia e Zoologia, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, Santa Catarina, Brasil.

4- Laboratório de Ecologia de Ambientes Recifais, Departamento de Ecologia e Zoologia, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, Santa Catarina, Brasil.

5- Department of Ichthyology, California Academy of Sciences, San Francisco, CA, USA

6- Laboratório de Ecologia teórica, Metacomunidade e Ecologia de Paisagem, ICB V, Universidade Federal de Goiás, CP 131, 74.001-970, Goiânia, GO, Brasil.

7- Centro de Biologia Marinha, Universidade de São Paulo, 11612-109, São Sebastião, São Paulo, Brasil.

\*Autor de correspondência: francinifilho@usp.br

Formatado de acordo com as normas do jornal *Plos One*.

## **Resumo**

Acredita-se que recifes rasos (0-30 m de profundidade) e mesofóticos (30-150 m) são influenciados de maneira diferente por fatores abióticos, principalmente luz e temperatura, que limitam/modificam a ocorrência e abundância dos organismos nesses recifes. No entanto, os critérios que justificam esta divisão por limites de profundidade permanecem controversos e podem variar dependendo da região estudada. Aqui, determinamos os limites entre comunidades bentônicas distintas ao longo de gradientes de profundidade (0-60 m) de três ilhas oceânicas brasileiras utilizando técnicas de classificação para avaliar a validade da divisão de comunidades bentônicas rasas e mesofóticas com base na profundidade limite de 30 m. Foram avaliados ainda quais fatores espaciais determinam a ocorrência de diferentes comunidades e organismos selecionados ao longo do gradiente de profundidade. Como esperado, a profundidade foi a principal variável influenciando na estrutura das comunidades, com a principal divisão entre elas registrada aos 12,5 m de profundidade. Foram identificadas cinco comunidades bentônicas distintas, três fundas (i.e. > 12,5 m) e duas rasas (< 12,5 m). Como esperado, as comunidades fundas apresentaram maiores abundâncias de corais fotofóbicos, algas calcárias incrustantes (CCA) e esponjas. Os dois primeiros grupos de organismos apresentam diversas adaptações para a vida em ambientes fundos e sombreados, como aumento da capacidade heterotrófica dos corais e maior eficiência fotossintética em níveis relativamente baixos de luz por CCA. Apesar de as macroalgas terem sido dominantes em todas as profundidades, provavelmente devido a elevada disponibilidade de luz em águas oligotróficas oceânicas, elas dominaram os recifes rasos, principalmente àqueles mais próximos das costas das ilhas. Além da maior

disponibilidade de luz, a dominância de macroalgas em recifes oceânicos rasos e próximos da costa pode refletir uma maior disponibilidade de nutrientes de origem terrestre. Os resultados obtidos aqui demonstram que a divisão de comunidades bentônicas recifais em rasas e mesofóticas com base no limite de 30 m de profundidade pode não refletir a realidade ecológica local e variar de acordo com condições ambientais e arranjo espacial de habitats.

**Palavras-chave:** comunidade bentônica, recifes mesofóticos, corais, ilhas oceânicas.

## **Introdução**

Apesar de os recifes mesofóticos (80-150 m de profundidade) representarem potencialmente cerca de 80% do habitat recifal existente em escala global, eles passaram a ser explorados sistematicamente apenas nos últimos oito anos, com número crescente de novas espécies sendo descrito [1]. Os limites entre as zonas eufótica e mesofótica foram estabelecidos com base na ocorrência de corais dependentes de luz por Puglise et al. [2] e vem sendo amplamente utilizados desde então [3]. Khang et al. [4] estenderam essa definição e incluíram o limite do mergulho autônomo recreacional (30 m) como um critério adicional. No entanto, este limite absoluto é controverso e pode não refletir a realidade ecológica local [5], como a presença de comunidades distintas em diferentes faixas de profundidade [1, 6, 7].

Os cenários futuros acerca dos efeitos das mudanças climáticas, particularmente o aquecimento global, são negativos para os recifes rasos em todo o mundo [8, 9]. Para o Brasil, são previstas perdas acentuadas de biodiversidade e cobertura de corais [10, 11]. Frente aos impactos acelerados do aquecimento dos oceanos, uma função potencial dos

recifes mesofóticos seria agir como um refúgio térmico para espécies ameaçadas em recifes rasos (*deep reef refugia hypothesis*) [12]. Ao longo do tempo, os recifes mesofóticos poderiam promover a recuperação de áreas rasas através da exportação de ovos e larvas [12]. Porém, alguns estudos contestaram essa hipótese mostrando que esses recifes são tão impactados quanto os recifes rasos [13, 14], com baixa sobreposição faunística [14, 15] e pouca conectividade genética/demográfica entre as zonas rasas e profundas [16, 17]. Nesse contexto, os corais escleractíneos não estariam ilesos a ameaças diretas nesses ambientes como se pensava anteriormente [12], exibindo branqueamento de suas colônias mesmo nos recifes mesofóticos [14, 18, 19].

Diferentes fatores bióticos (e.g. predação, competição, disponibilidade de alimento) e abióticos/ambientais estruturam as comunidades bentônicas recifais, limitando ou modificando a distribuição e abundância dos organismos nos recifes. Geralmente, os fatores abióticos atuam em escalas mais amplas, enquanto que os fatores bióticos atuam em escalas locais [20]. Dentre os principais fatores abióticos estão a profundidade [21, 22] e diversas outras variáveis que podem covariar com a profundidade, principalmente temperatura [19] e disponibilidade de luz [23, 24]. Pequenas alterações na profundidade podem provocar fortes mudanças na estrutura de comunidades recifais [17]. A disponibilidade de luz ao longo da profundidade limita principalmente a distribuição dos organismos autotróficos (e.g. algas) e mixotróficos, como corais escleractíneos que fazem simbiose com zooxantelas [25, 26]. No entanto, a luz não é um fator limitante para organismos heterotróficos, como as esponjas, que podem ser beneficiadas em recifes profundos pela maior disponibilidade de alimento [27, 28]. Algumas espécies de corais são capazes de aumentar a capacidade heterotrófica (ingestão de presas planctônicas na coluna d'água) com o aumento da profundidade, compensando assim a perda de luz [29, 30].

Os recifes das ilhas oceânicas brasileiras diferem dos recifes situados na plataforma continental principalmente pelo maior isolamento e por serem consideradas como extensões empobrecidas da fauna continental (*outspots*) [31, 32], porém com elevados níveis de endemismo para peixes, variando entre 5% (Fernando de Noronha e Atol das Rocas) e 9% (Arquipélago de São Pedro e São Paulo) [32]. Nestas ilhas, os recifes estão presentes desde zonas rasas (< 30 m) e bem iluminadas, até ambientes profundos (> 30 m) [33]. Nos últimos cinco anos houve um aumento acentuado no número de estudos sobre recifes brasileiros mesofóticos continentais [33, 34, 35, 36] e oceânicos [37, 38, 39, 40, 41], principalmente devido ao aumento no acesso de ferramentas de amostragem, como mergulho técnico (TRIMIX), veículos de operação remota e submarinos [33].

Trabalhos pontuais mostraram que as macroalgas dominam zonas eufóticas em regiões oceânicas [37, 38], enquanto que em zonas mesofóticas há elevadas coberturas de algas calcárias incrustantes (CCA) [21, 39], esponjas [39] e algumas espécies de corais [37, 39]. Este padrão pode ser causado pela intensa luminosidade de recifes rasos, particularmente em áreas oceânicas [42], o que pode limitar a ocorrência de corais melhor adaptados para baixas intensidades luminosas em águas rasas [43, 44, 45]. Por exemplo, o coral *Montastraea cavernosa* possui adaptações morfológicas e fisiológicas que o torna capaz de habitar recifes situados a mais de 90 m de profundidade [30]. Este coral varia a forma de suas colônias de acordo com a profundidade e redução da incidência luminosa [30, 31, 46] e aumenta a sua capacidade heterotrófica à medida que a profundidade aumenta para suprir o déficit de energia pela diminuição da autotrofia das zooxantelas [30]. Isto faz com que esta espécie seja abundante tanto em recifes rasos costeiros com elevada turbidez [44], quanto em recifes profundos em ilhas oceânicas com águas oligotróficas [22].

Apesar de existirem estudos individuais sobre comunidades bentônicas das ilhas oceânicas no Brasil [22, 37, 39, 47] não existem avaliações integradas sobre mudanças na estrutura de comunidades bentônicas, com ênfase nas coralíneas, ao longo de gradientes de profundidade que abarquem as zonas eufótica e mesofótica. Estudos em recifes mesofóticos nestas ilhas são particularmente relevantes considerando os gradientes abruptos de profundidade devido a maior declividade do substrato, facilitando assim a logística das amostragens. Os objetivos principais deste trabalho são: 1) avaliar se as comunidades bentônicas em ilhas oceânicas brasileiras apresentam uma transição em sua estrutura aos 30 m de profundidade (i.e. entre as zonas eufótica e mesofótica) e 2) entender a contribuição relativa de diferentes fatores espaciais (profundidade, distância da costa e distância para os recifes profundos) na ocorrência de diferentes comunidades ao longo de gradientes de profundidade entre 0-60 m).

## **Material e Métodos**

### **Área de estudo**

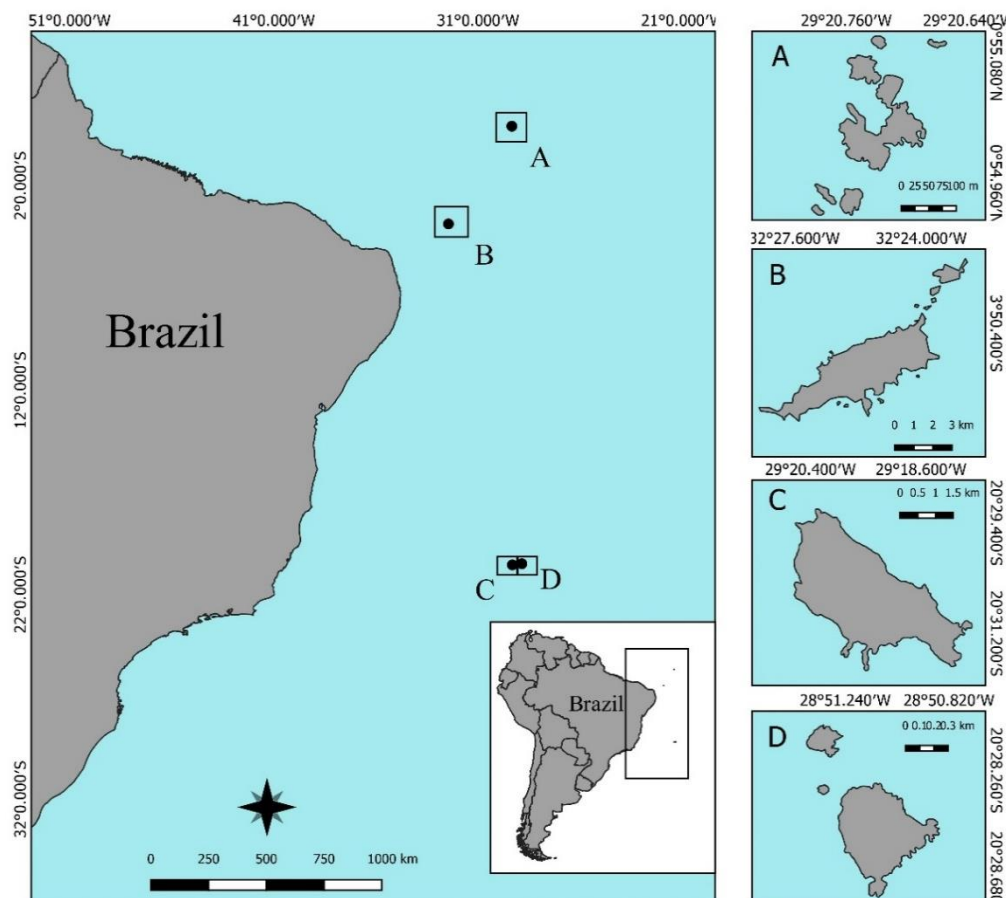
Os dados utilizados neste estudo foram apresentados isoladamente para as ilhas em Pereira-Filho et al. [22], Magalhães et al. [37], Matheus et al. [39] e complementados por dados obtidos por Aued et al. [48]. As amostragens foram realizadas em três ilhas oceânicas brasileiras (Arquipélago de Fernando de Noronha, Arquipélago de São Pedro e São Paulo e Complexo Insular de Trindade e Martin Vaz) ao longo de um gradiente de profundidade de 0-60 m (Fig. 1). O Atol das Rocas não foi incluído nesse estudo, porque os recifes da quebra da plataforma que o cercam são distantes do anel principal, o que dificulta a amostragem de recifes profundos [41]. O Arquipélago de São Pedro e São Paulo (ASPPSP) está situado sobre a porção Equatorial da dorsal Meso-Atlântica, entre a América do Sul e o

continente africano (00° 56' N; 29° 22' W) (Fig. 1). Diferentemente das outras ilhas oceânicas brasileiras, o ASPSP não é de origem vulcânica, mas constituído por rochas plutônicas que afloraram do manto superior da crosta através de forças tectônicas [49, 50]. O ASPSP é um dos menores e mais isolados arquipélagos oceânicos do mundo. As maiores ilhotas (Barão de Teffé, São Pedro, São Paulo e a Belmonte) formam uma enseada em formato ferradura, com a maior abertura na direção noroeste, que abriga águas mais calmas que o mar de fora (Fig. 1a). A enseada chega a cerca de 40 m de profundidade sendo seguida por um paredão quase vertical [40] e mais abrupto que os recifes rochosos do arquipélago de Fernando de Noronha e de Trindade e Martin Vaz. As amostragens foram realizadas na enseada do ASPSP e no paredão adjacente.

O Arquipélago de Fernando de Noronha (AFN; 3°56'S - 32°25'W) está situado a 345 km da costa do Estado do Rio Grande do Norte, Brasil [51] (Fig. 1b). O AFN é de origem vulcânica e está localizado no topo da cadeia montanhosa de Fernando de Noronha, assim como o Atol das Rocas. A ilha principal tem 16 km<sup>2</sup> e compreende cerca de 90% de todo o AFN. A plataforma insular se estende até cerca de 80 m com extensas áreas relativamente planas entre 10-100 m de profundidade dominadas por rodólitos [52]. Os recifes rasos são dominados por algas epilíticas e macroalgas [22, 48], enquanto que recifes profundos (20-50 m) são dominados pelo coral *M. cavernosa* [22]. O AFN possui diferentes níveis de exposição e hidrodinamismo com a costa de sotavento (NW), conhecida como “mar de dentro”, sendo mais protegida que a costa de barlavento (SE), a qual é conhecida como “mar de fora” [22, 53]. Foram obtidas amostras para 15 sítios [e.g. 22, 48] e parte dos dados parte foi obtida através do banco de dados de Aued et al. [48], onde os sítios de Cagaras, Conceição e Sueste foram adicionados.

Por fim, o Complexo Insular de Trindade e Martin Vaz (CITM; 20°30'S - 29°20'W)

está localizado a 1120 km da costa brasileira e possui plataforma insular estendendo-se até cerca de 3 km da ilha no caso de Trindade [54]. Foram obtidas amostras para dois locais em Trindade (Calheta, Orelha, Ponta Noroeste e Enseada dos Farilhões) e um local em Martin Vaz [e.g. 37, 48] para os sítios de Enseada dos Farilhões e Orelha.



**Fig. 1.** Mapa mostrando as áreas as três localidades oceânicas amostradas. A- Arquipélago de São Pedro e São Paulo; B- Arquipélago de Fernando de Noronha; C- Ilha de Trindade; D- Ilha de Martin Vaz.

### **Amostragem de dados biológicos e variáveis preditoras**

Os dados de Pereira-Filho et al. [22], Magalhães et al. [37] e Matheus et al. [39] foram obtidos utilizando-se SCUBA em recifes rasos (0-30 m) e mergulho técnico em recifes mesofóticos (0-60 m) com a participação ativa de um dos autores (RBFF). Foram utilizados foto-quadrados alocados de forma não intencional [cf. 44]. Cada foto-quadrado (75 x 66 cm) é constituído por um mosaico de 15 pequenos retângulos (22 x 15 cm) para os quais foram obtidas imagens digitais de alta resolução. Foi obtido um total de 347 foto-quadrados (72 para o ASPSP, 221 para o AFN e 54 para o CITM). Dados adicionais para o AFN e CITM foram obtidos no banco de dados de Aued et al. [48] (71 amostras para o AFN e 59 o CITM). Os dados de Aued et al. [48] incluíram dois estratos de profundidade: raso ( $1 \pm 7$  metros) e fundo ( $8 \pm 15$  metros). Em cada estrato, seis a vinte áreas recifais com superfícies horizontais ( $2 \text{ m}^2$ ) foram aleatoriamente selecionadas para a caracterização da comunidade bentônica através de um conjunto de cinco foto-quadrados de 25 x 25 cm. Ao todo, 21 sítios foram amostrados nas três ilhas oceânicas, com um total de 477 foto-quadrados utilizados nesse trabalho.

O primeiro conjunto de dados foi analisado utilizando-se o programa *Coral Point Count with Excel extensions* CPCe [55], tendo sido sorteados 20 pontos de maneira aleatória em cada imagem (i.e. 300 pontos por foto-quadrado) e, abaixo de cada ponto, foram identificados os principais grupos bentônicos em categorias amplas e as espécies de corais. As imagens obtidas por Aued et al. [48] foram analisadas através do programa *photoQuad* [56]. Cinquenta pontos aleatórios foram estabelecidos em cada imagem e o organismo abaixo foi identificado. No presente trabalho, os táxons foram classificados em grandes grupos: cianobactérias, macroalgas frondosas, algas epilíticas (*turf*), algas calcárias incrustantes (CCA), esponjas, *Palythoa* spp., outros zoantídeos, *Millepora* spp., octocorais,

briozoários e ascídias. Os corais foram identificados por espécie e posteriormente agrupados em corais fotofílicos (espécies associadas preferencialmente à habitats com elevada luminosidade) e corais fotofóbicos (intolerantes a luminosidade alta) com base nas informações disponibilizadas no banco de dados *coral traits* [57] e com uma complementação da literatura mais atual [e.g. 10, 44, 45, 58]. Foram utilizadas as variáveis explicativas seguintes: profundidade, distância da linha de costa das ilhas e a distância para a quebra da plataforma insular (i.e. isóbata e 100 m). Essas variáveis são reconhecidas como importantes influenciadoras de comunidades bentônicas [21, 22]. As duas últimas variáveis foram obtidas utilizando-se cartas náuticas digitais.

### **Análises estatísticas**

A Análise de Componentes Principais (PCA) foi utilizada para sumariar a variação espacial em variáveis ambientais (profundidade, concentração de clorofila a, níveis de turbidez Kd490, carbono orgânico particulado, temperatura da água do mar à noite, radiação fotossinteticamente ativa, concentração de nitrato, concentração de fosfato e salinidade da água do mar) das localidades amostradas. Variações na abundância das espécies de corais em diferentes faixas de profundidade (5–10, 10–20, 20–30, 30–40, 40–50, e 50–60 m) foram avaliadas para cada ilha separadamente utilizando-se Análises de Variância (ANOVA).

A análise *Multivariate Regression Trees* (MRT) foi utilizada para determinar possíveis quebras nas comunidades bentônicas em diferentes faixas de profundidade e identificar os fatores ambientais responsáveis pela discriminação dessas comunidades. A MRT forma agrupamentos (*clusters*) dos locais por repetidas divisões dos dados. Cada divisão origina dois grupos com máxima similaridade entre as amostras dentro de cada um

deles e máxima dissimilaridade entre grupos [59]. Os agrupamentos formados são representados graficamente por uma árvore. Cada agrupamento representa uma comunidade única. Uma melhor árvore é selecionada baseada na sua acurácia preditiva através do valor de validação cruzada (*cross validation*) que varia de 0 (preditor ruim) a 1 (excelente preditor). A MRT é ideal para dados ecológicos, uma vez que não possui premissas e pode ser utilizada com dados desbalanceados e relações não lineares [59]. Os grupos definidos pela MRT foram utilizados para construir uma PCA, possibilitando assim avaliar a variabilidade nos dados considerando os agrupamentos ótimos gerados pela MRT. Foram utilizadas árvores de regressão univariadas (*Boosted Regression Tress*; BRT) para descrever variações na abundância dos principais grupos bentônicos e dos dois grupos de corais (fotofílicos e fotofóbicos) de acordo com as três variáveis independentes (profundidade, distância dos recifes à costa das ilhas, e distância dos recifes para a quebra da plataforma insular). A BRT procura descobrir a relação entre variáveis preditoras e a variável resposta através de tentativa e erro (*Machine Learning*) [60, 61]. Essa técnica combina modelos de árvores de regressão com o procedimento *boosting*. A cada passo uma nova árvore é ajustada a partir dos resíduos do modelo anterior a fim de reduzir a perda de função pela adição de árvores. O método objetiva melhorar o desempenho de um único modelo, ajustando e combinando muitos modelos. O processo é estocástico, uma vez que apenas um subconjunto dos dados originais é usado em cada passo de forma aleatória.

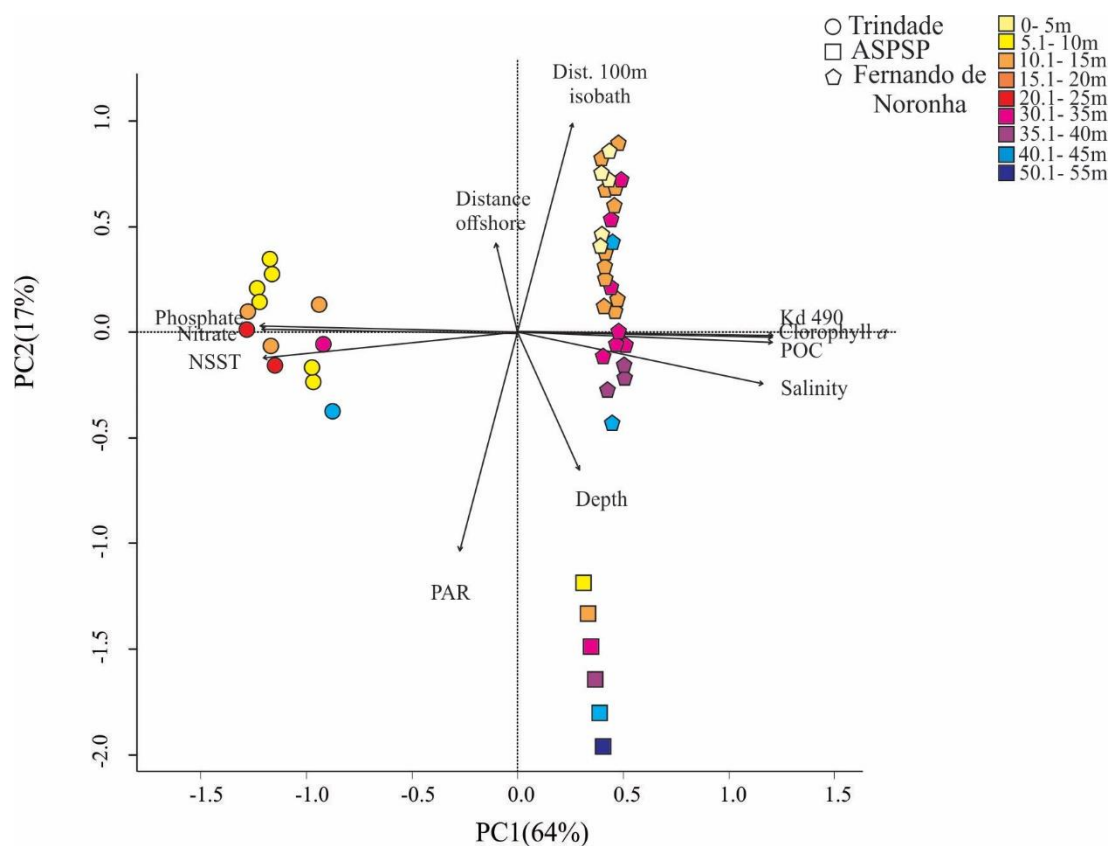
Há várias vantagens no uso de modelos BRT: abrange diferentes tipos de distribuição das variáveis resposta, a variável preditora poder ser de qualquer tipo (numérica, categórica binária, etc.), os resultados do modelo não são afetados por transformações realizadas nas variáveis preditoras (i.e. não é necessário transformá-las), as variáveis preditoras irrelevantes são raramente selecionadas e o modelo é insensível aos *outliers* [62]. Sendo

assim, BRT são consideradas ideais para análises de dados ecológicos complexos [61]. Três parâmetros são requeridos para uma predição ótima: a taxa de aprendizagem (*learning rate*), a complexidade da árvore (*tree complexity*) e a proporção de dados selecionados ao acaso em cada passo (*bag-fraction*). O primeiro parâmetro determina a contribuição de cada árvore para a explicação do modelo; o segundo determina o número de divisões (nós) presente em cada árvore e o último determina a proporção de dados que serão tomados ao acaso em cada etapa para realizar a validação cruzada do modelo [61]. Em cada sítio, utilizou-se a média dos dados (repetições independentes) para cada faixa de profundidade por representar uma medida ideal para avaliar a variação do conjunto de dados [63]. Todos os modelos foram feitos seguindo os procedimentos de Elith et al. [61], através do pacote *dismo* no programa R (R Development Core Team, 2010).

## Resultados

Os dois primeiros eixos da PCA explicaram 81% de toda variação dos dados ambientais e abióticos. As variáveis ambientais foram explicadas de melhor maneira pelo primeiro eixo da PCA (64%) (Fig. 2, Tabela 1). Há gradientes evidentes de profundidade para as três ilhas devido ao alinhamento vertical dos dados. Os recifes do ASPSP foram mais relacionados a profundidade e ao nível de radiação fotossinteticamente ativa (PAR) (Fig. 2). A variação com profundidade está correlacionada negativamente com a variação da distância da costa e a distância da quebra da plataforma insular está correlacionada negativamente com a intensidade de luz. Existe variação entre as três ilhas (eixo horizontal), com maior similaridade entre o ASPSP e FNA, onde os níveis de turbidez ( $KD_{490}$ ), concentração de clorofila a, carbono orgânico particulado (POC) e salinidade

foram maiores. Os recifes do CITM apresentaram maiores concentrações de fosfato, nitrato e valores mais altos de temperatura superficial da água do mar à noite (NSST) (Fig. 2).



**Fig. 2.** Análise dos Componentes Principais (PCA) ilustrando variações em condições ambientais entre três áreas oceânicas amostradas no Brasil (Arquipélago de Trindade e Martin Vaz, Arquipélago de São Pedro e São Paulo e Arquipélago de Fernando de Noronha). Siglas: Kd490 - níveis de turbidez; POC- Carbono Orgânico Particulado; NSST - Temperatura da superfície do mar à noite; PAR - Radiação Fotossinteticamente Ativa.

**Tabela 1.** Resultado da PCA com os valores das cargas, autovalores e proporção explicada dos dois primeiros componentes principais do desempenho da PCA para as variáveis ambientais. Siglas: KD<sub>490</sub> - níveis de turbidez; CLO – clorofila a; POC- carbono orgânico

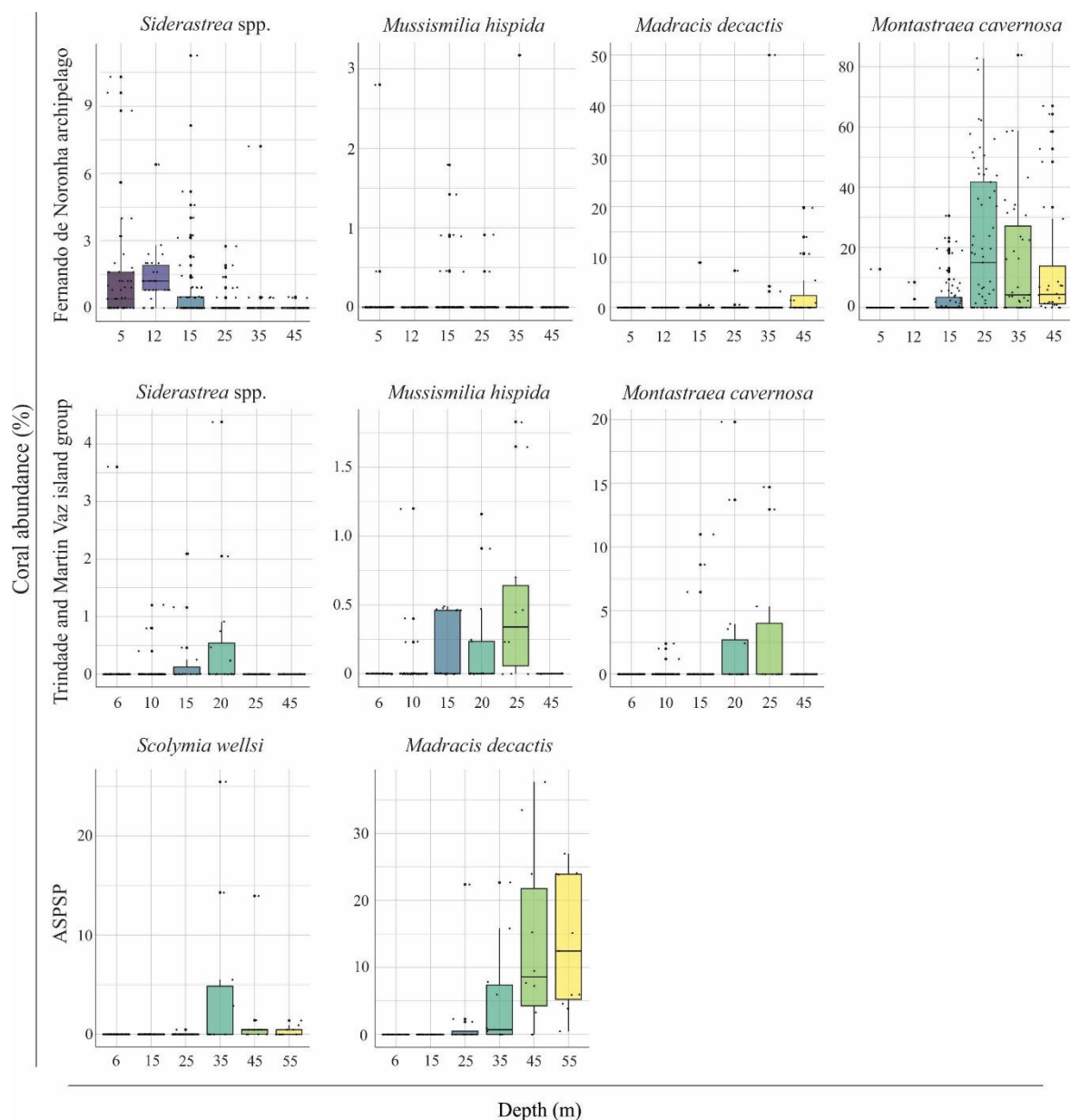
particulado; NSST - temperatura da superfície do mar à noite; PAR - radiação fotossinteticamente ativa.

| Variáveis                                        | <i>Loadings</i> (cargas) |         |
|--------------------------------------------------|--------------------------|---------|
|                                                  | PC1                      | PC2     |
| Profundidade                                     | 0.3422                   | -0.7656 |
| Distância da costa                               | -0.1224                  | 0.4950  |
| Distância para a quebra da<br>plataforma insular | 0.3063                   | 1.1639  |
| KD <sub>490</sub>                                | 1.4196                   | -0.0266 |
| NSST                                             | -1.4184                  | -0.1407 |
| Nitrato                                          | -1.4234                  | 0.0268  |
| CLOR                                             | 1.4198                   | -0.0206 |
| PAR                                              | -0.3247                  | -1.2163 |
| POC                                              | 1.4186                   | -0.0554 |
| Fosfato                                          | -1.4245                  | 0.0361  |
| Salinidade                                       | 1.3676                   | -0.2874 |
| Proporção explicada                              | 0.6363                   | 0.1678  |
| Autovalor                                        | 6.99                     | 1.8455  |

O AFN apresentou maior número de espécies de corais escleractíneos (7), seguido do CITM (4) e ASPSP (2). A maioria dos corais ocorreu em pelo menos duas das ilhas. *Montrastraea cavernosa* foi a espécie coral mais abundante (ausente no ASPSP) dentre todas (Fig. 3). *Siderastrea* spp. dominou os recifes rasos das ilhas, enquanto que

*Montastraea cavernosa*, *Madracis decactis* dominaram os recifes mais profundos.

*Siderastrea* spp. e *M. cavernosa* apresentaram elevada amplitude de distribuição batimétrica (Fig. 3).



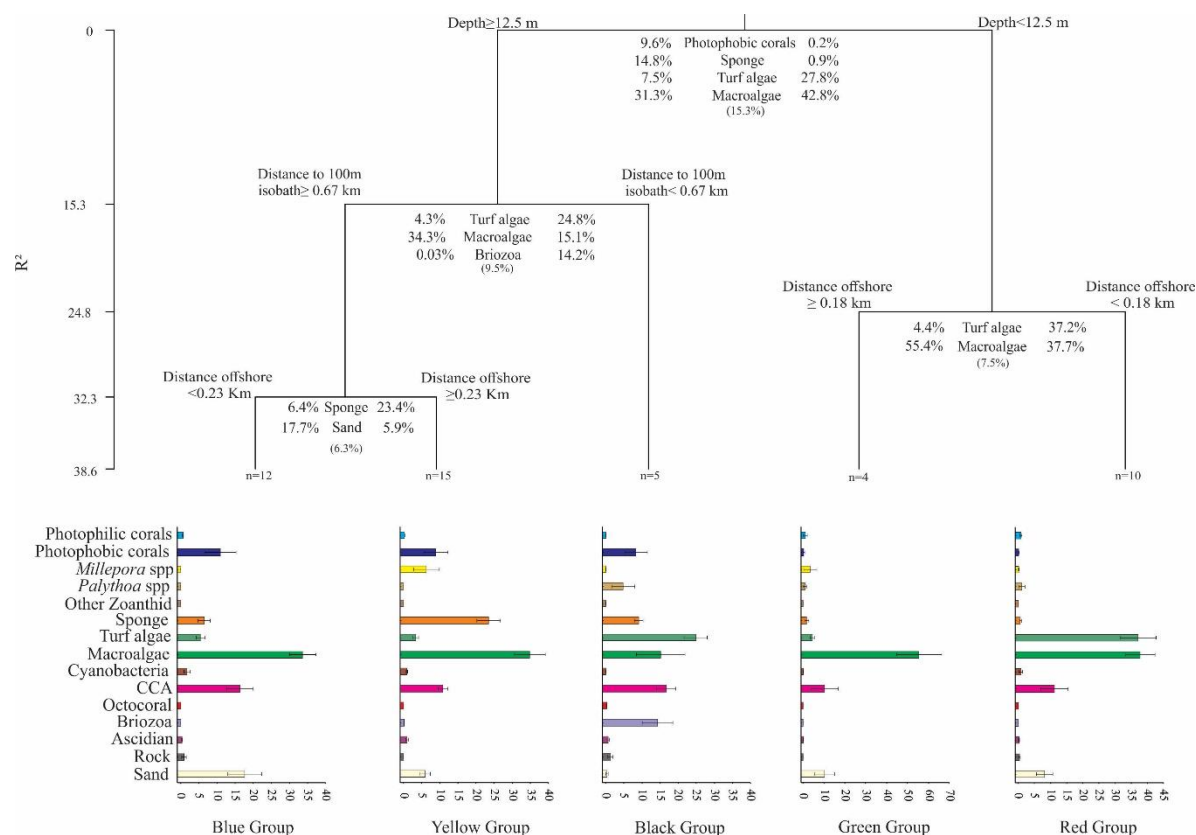
**Fig. 3.** Cobertura (média  $\pm$  EP) das espécies de corais ao longo do gradiente de profundidade em três arquipélagos oceânicos brasileiros.

Cinco comunidades bentônicas distintas foram identificadas pelo melhor modelo MRT, mas com um poder de previsão relativamente baixo (erro da validação cruzada = 0,98 e correlação = 0,39) (Fig. 4). Os dois primeiros eixos da PCA explicaram 83,2% do total da variabilidade dos dados, considerando as cinco comunidades únicas formadas (Fig. 5). A profundidade foi o fator responsável pela primeira e mais importante divisão da árvore (15.3% de explicação da variabilidade nos dados), separando um grupo formado por três comunidades bentônicas únicas situadas em áreas recifais mais profundas ( $\geq 12,5$  m) e outro composto por duas comunidades localizadas em ambientes mais rasos ( $< 12,5$  m) (Fig. 4). As comunidades fundas apresentaram maiores abundâncias de corais fotofóbicos, algas calcárias incrustantes (CCA) e esponjas. Apesar de as macroalgas terem sido dominantes em todas as profundidades, provavelmente devido a elevada disponibilidade de luz em águas oligotróficas oceânicas, elas dominaram os recifes rasos, principalmente àqueles mais próximos das costas das ilhas (Fig. 4).

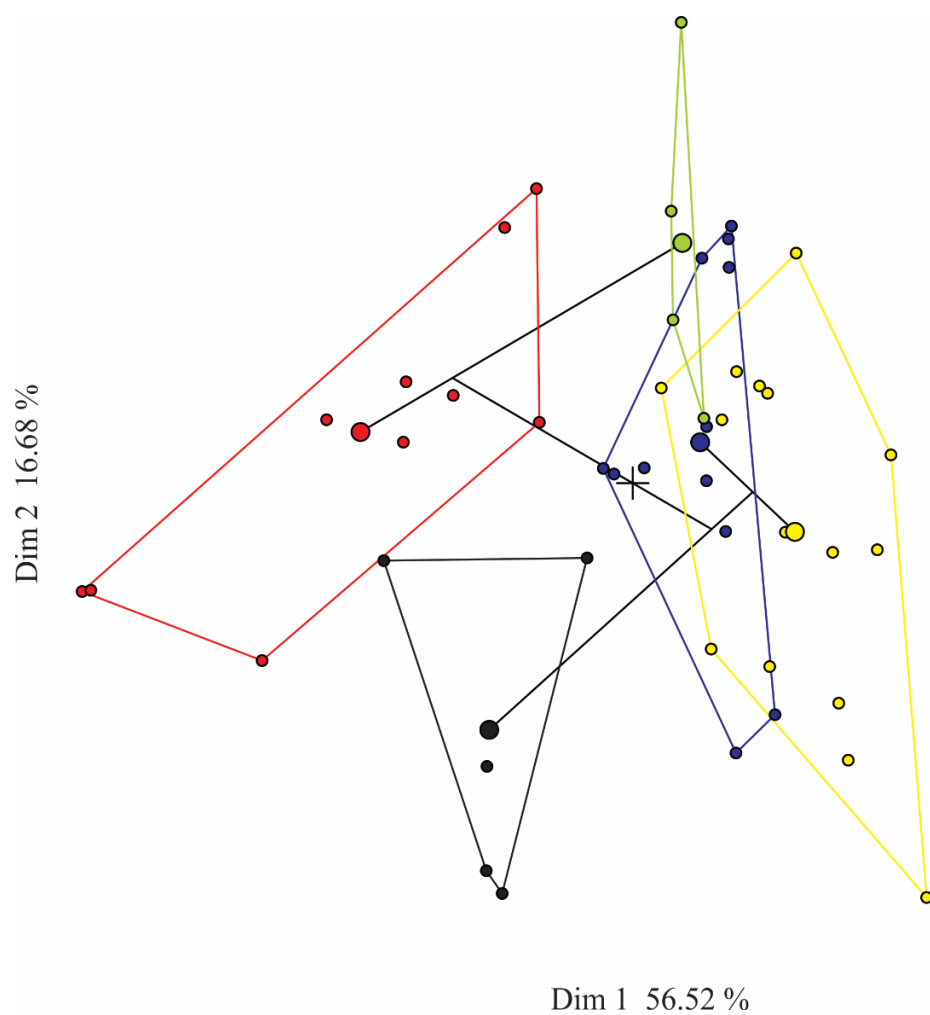
As cinco comunidades distintas são: 1) grupo azul: composto por elevada abundância de macroalgas frondosas, areia e CCA, moderada abundância de corais fotofóbicos e esponjas e baixos valores de abundância para corais fotofílicos. Essa comunidade bentônica distinta foi localizada em recifes profundos (15 – 35 m; min- max e média de 19,8 m de profundidade), distantes da quebra da plataforma insular e próximo da costa do AFN e do CITM; 2) grupo amarelo: caracterizado pela elevada abundância de macroalgas frondosas, esponjas e moderada abundância de corais fotofóbicos, *Millepora* spp. e CCA. As algas epilíticas apresentaram baixa cobertura. Esta comunidade foi encontrada exclusivamente no AFN, em recifes mais profundos (15- 45 m e média de 25 m de profundidade), distantes da quebra da plataforma insular e distantes da costa desse arquipélago; 3) grupo preto: caracterizado pela elevada cobertura de algas epilíticas, macroalgas frondosas, CCA e

briozoários, além de moderada abundância de corais fotofóbicos, esponjas e *Palythoa* spp. e ausência de grupos como corais fotofílicos. Esta comunidade foi localizada exclusivamente nos recifes do ASPSP e foi distinguida por estar localizada em áreas mais profundas (15- 55 m e média de 35m de profundidade) e próximas da quebra da plataforma insular; 4) grupo verde: localizado em ambientes recifais rasos (5 - 10 m, com média de 6,5 m de profundidade) e distantes da costa do AFN e CITM ( $\geq 0,18$  km). Este grupo foi dominado por macroalgas frondosas e apresentou baixa cobertura de algas epilíticas, e 5) grupo vermelho: caracterizado pela dominância de algas epilíticas e macroalgas frondosas. Esta comunidade foi encontrada em recifes mais rasos próximos da costa do AFN, ASPSP e CITM (Fig. 4 e 6).

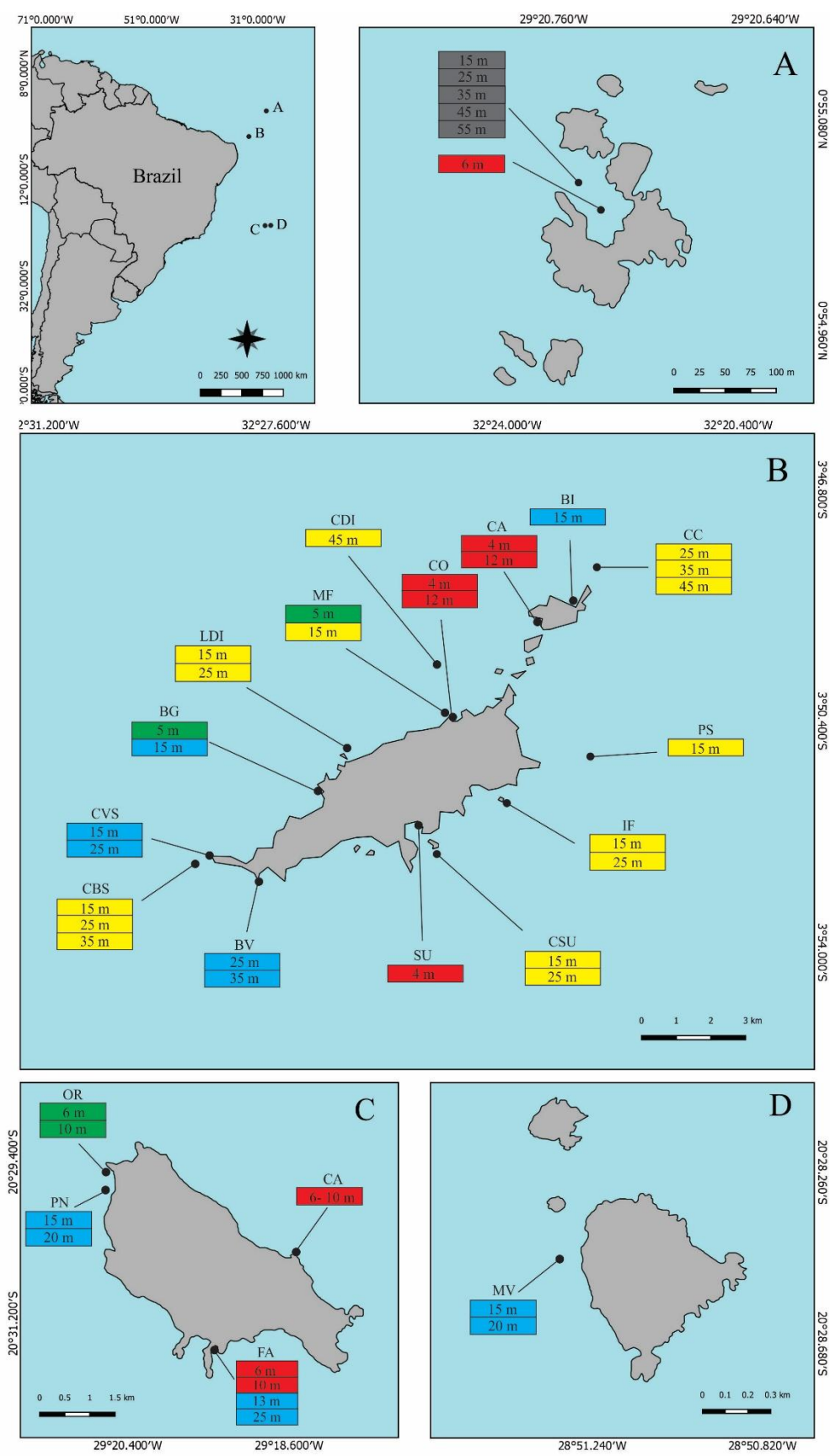
O AFN apresentou o maior número de comunidades bentônicas distintas (4) (Fig. 6), contendo nos recifes rasos ( $< 12,5$  m) as comunidades representadas pelos grupos verde e vermelho, as quais estão localizadas em recife distantes da costa e próximos da costa, respectivamente. Duas comunidades distintas foram identificadas nos recifes mais profundos do AFN: uma situada em recifes próximo da costa (azul) e outra em recifes distantes da costa (amarela; Fig. 6). Foram identificadas três comunidades na ilha de Trindade, duas em recifes rasos (verde e vermelha) e uma em áreas mais profundas (azul), enquanto que apenas a comunidade azul foi registrada em Martin Vaz. Por fim, o ASPSP exibiu a comunidade bentônica vermelha nos recifes rasos e a comunidade preta nos recifes profundos (Fig. 6).



**Fig. 4.** Comunidades bentônicas únicas ao longo de gradientes de profundidade em recifes oceânicos do Brasil. Resultado da árvore de regressão (*Multivariate Regression Tree*; MRT) e abundância relativa (média  $\pm$  SE) de diferentes organismos bentônicos em cada comunidade única identificada pela MRT.



**Fig. 5.** Análise dos Componentes Principais (PCA) mostrando a separação das cinco comunidades bentônicas distintas das ilhas oceânicas brasileiras identificadas pelo MRT.

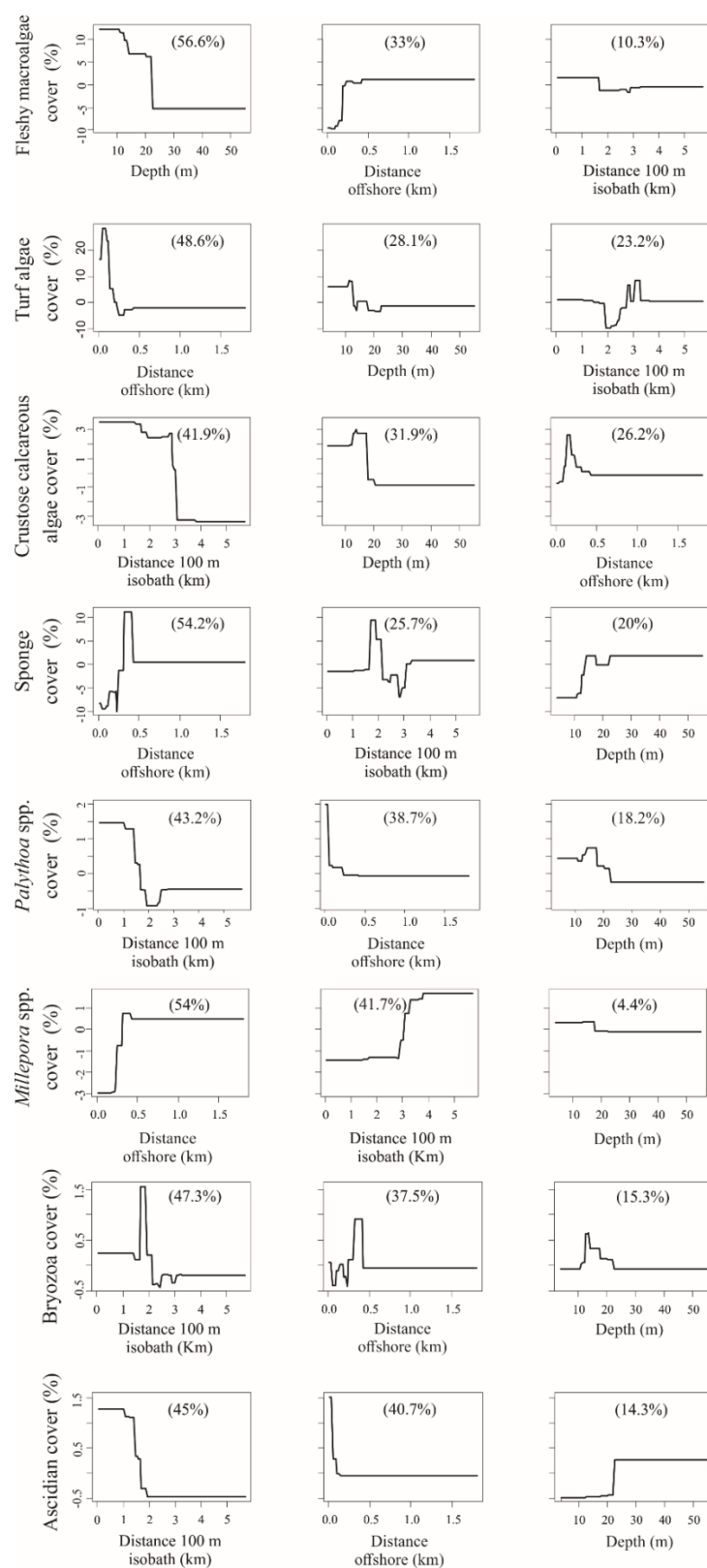


**Fig. 6.** Distribuição espacial das cinco comunidades bentônicas únicas identificadas nos recifes oceânicos do Brasil. A- Arquipélago de São Pedro e São Paulo; B- Arquipélago de Fernando de Noronha (AFN); C- Ilha de Trindade; D- Ilha Martin Vaz. Sítios amostrados no AFN: Cabeço da Sapata (CBS), Caverna da Sapata (CVS), Baía dos Golfinhos (BG), Laje Dois Irmãos (LDI), Morro de Fora (MF), Cabeço Dois Irmãos (CDI), Conceição (CO), Cagarras (CA), Buraco do Inferno (BI), Cabeço das Cordas (CC), Pedras Secas (PS), Ilha do Frade (IF), Cabço do Submarino (CSU), Sueste (SU) e Barro Vermelho (BV). Sítios amostrados em Trindade: Enseada dos Farrilhões (FA), Ponta do Noroeste (PN), Orelha (OR) e Calheta (CA).

Os padrões observados pelo MRT foram suportados pelos modelos BRT univariados, os quais adicionaram mais detalhes sobre como as variáveis preditoras influenciaram a abundância dos diferentes grupos bentônicos (Fig. 7). A distância dos recifes profundos (isóbata 100 m) foi a variável mais importante para a maioria dos grupos bentônicos. As macroalgas frondosas foram dominantes em recifes com  $< 20$  m de profundidade e com  $< 2,5$  km de distância das ilhas (Fig. 7). A maior interação foi registrada entre distância da ilha e distância de recifes fundos (tamanho da interação = 110,77), com maior abundância de macroalgas em áreas  $> 0,25$  km de distância das ilhas e relativamente próximas dos recifes profundos (Tabela 2, fig. 9). As algas epilíticas foram dominantes em recifes com  $< 10$  m de profundidade e com  $< 0,4$  km de distância da costa. A maior interação foi registrada entre a profundidade e distância para os recifes profundos (tamanho da interação = 1719,92), com maiores abundâncias registradas em recifes rasos situados em distâncias intermediárias aos recifes profundos (Tabela 2, fig. 9).

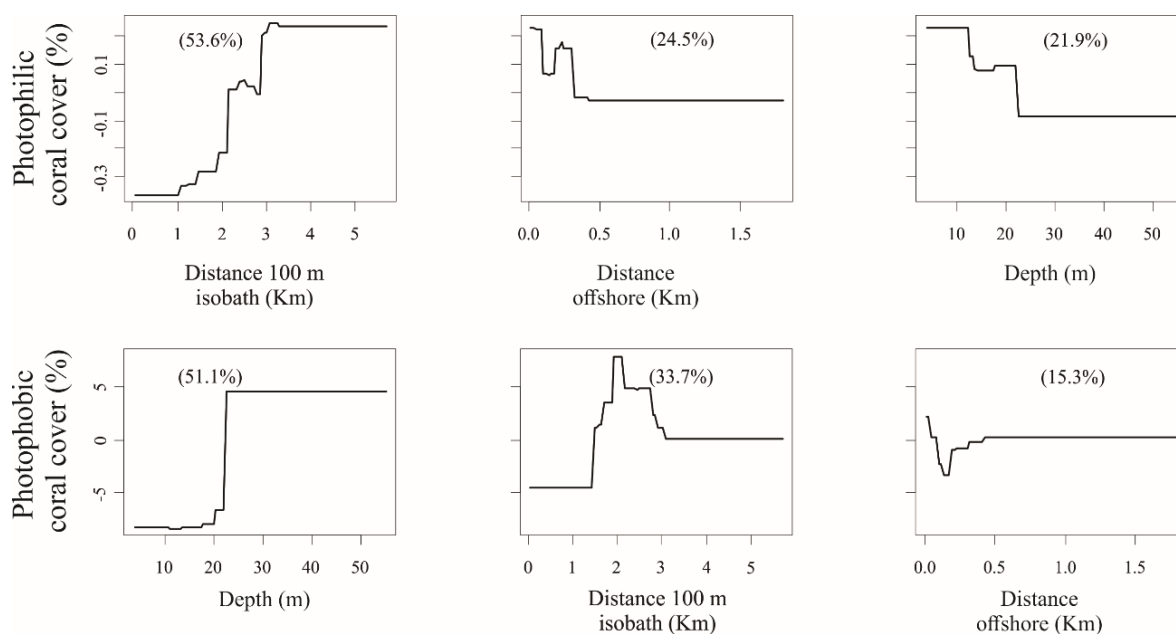
Algas calcárias incrustantes, *Palythoa* spp. e ascídias foram mais abundantes em recifes mais próximos dos recifes profundos, enquanto que os briozoários foram mais abundantes em distâncias intermediárias (Fig. 6). Algas calcárias incrustantes e *Palythoa* spp. foram mais abundantes em recifes entre 12-15 m, enquanto que as ascídias dominaram os recifes com > 30 m de profundidade. As esponjas foram mais abundantes em recifes > 0,4 km da costa, com distâncias entre 1,5 - 2 km aos recifes profundos e com profundidades > 15 m. *Millepora* spp. foram mais abundantes em áreas > 0,4 km de distância da costa e > 3 km de distância dos recifes profundos, enquanto que os briozoários apresentaram maiores abundâncias entre 1,8 e 2 km de distância dos recifes profundos (Fig. 7).

A abundância dos corais fotofílicos foi maior em recifes rasos, próximos à costa e distantes de recifes profundos (Fig. 8). A maior interação foi registrada entre a distância da ilha e a distância de recifes fundos (tamanho da interação = 2,55) (Tabela 2, Fig. 9). Os corais fotofóbicos apresentaram elevadas abundâncias em áreas profundas (>20 m) e em distâncias intermediárias aos recifes profundos (Fig. 7), não tendo sido registradas interações.



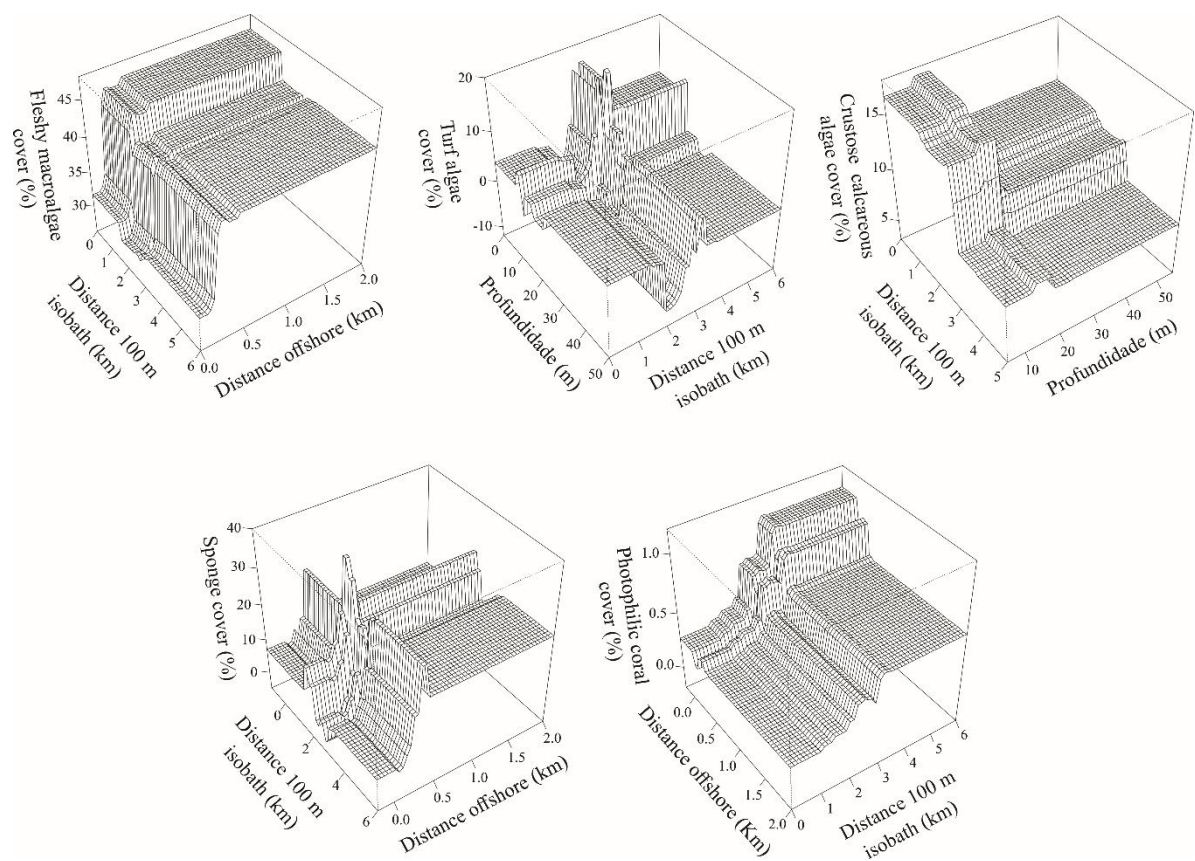
**Figure 7.** Contribuições relativas (%) de variáveis espaciais na abundância dos principais

grupos bentônicos de ilhas oceânicas do Brasil, obtidos com a análise *Boosted Regression Tree*.



**Fig. 8.** Contribuições relativas (%) de variáveis espaciais na abundância de corais

fotofílicos e fotofóbicos de ilhas oceânicas do Brasil, obtidos com a análise *Boosted Regression Tree*.



**Fig. 9.** Interação mais forte entre as variáveis preditoras utilizadas nos modelos de abundância de grupos bentônicos, obtidas pelos modelos *Boosted Regression Tree*.

**Tabela 2.** Parâmetros requeridos e performance preditiva dos modelos da análise de *Boosted Regression Tree* ajustados. Siglas: bf – *bag-fraction*; lr – taxa de aprendizagem; tc – complexidade da árvore; cv – validação cruzada; se – erro padrão.

| Modelos              | Parâmetros ideais |      |    | Número  | cv deviance         | Principais interações                    |  |  |
|----------------------|-------------------|------|----|---------|---------------------|------------------------------------------|--|--|
| BRT                  |                   |      |    | de      | (±se)               |                                          |  |  |
|                      | bf                | lr   | tc |         |                     |                                          |  |  |
|                      |                   |      |    | árvores |                     |                                          |  |  |
| Macroalgas frondosas | 0.75              | 0.01 | 3  | 300     | 237.442<br>(41.105) | Distância para a<br>quebra da plataforma |  |  |

---

|                          |      |        |   |      |                    |                                                                                       |
|--------------------------|------|--------|---|------|--------------------|---------------------------------------------------------------------------------------|
|                          |      |        |   |      |                    | insular X Distância da<br>costa (110.77)                                              |
| Algas<br>epilíticas      | 0.75 | 0.005  | 2 | 3900 | 129.48<br>(31.379) | Profundidade X<br>Distância para a<br>quebra da plataforma<br>insular (1719.92)       |
| CCA                      | 0.75 | 0.005  | 2 | 400  | 96.544<br>(21.05)  | Distância para a<br>quebra da plataforma<br>insular X<br>Profundidade<br>(733.53)     |
| Esponjas                 | 0.75 | 0.01   | 2 | 3350 | 52.717<br>(13.409) | Distância para a<br>quebra da plataforma<br>insular X Distância da<br>costa (1909.39) |
| <i>Palythoa</i><br>spp.  | 0.75 | 0.005  | 1 | 1250 | 8.825 (5.014)      | Nenhuma                                                                               |
| <i>Millepora</i><br>spp. | 0.75 | 0.0005 | 1 | 3950 | 61.463<br>(50.495) | Nenhuma                                                                               |
| Corais<br>fotofílicos    | 0.75 | 0.01   | 3 | 300  | 0.609 (0.25)       | Distância para a<br>quebra da plataforma<br>insular X Distância da<br>costa (2.55)    |

---

|             |      |       |   |      |          |         |
|-------------|------|-------|---|------|----------|---------|
| Corais      | 0.75 | 0.005 | 1 | 2200 | 79.026   | Nenhuma |
| fotofóbicos |      |       |   |      | (22.193) |         |

## Discussão

A profundidade foi o principal fator de diferenciação de comunidades bentônicas recifais em ilhas oceânicas no Atlântico Sul Ocidental. No entanto, a quebra entre as comunidades rasas e fundas ocorreu aos 12,5 m, não tendo sido registrada mudanças significativas aos 30 m, que é o limite classicamente utilizado para reconhecimento da transição entre comunidades eufóticas e mesofóticas [2, 4, 64]. Um estudo recente, no qual foram avaliadas comunidades bentônicas recifais em gradientes de profundidade em escala global, registrou uma transição entre comunidades rasas e fundas aos 60 m [7]. Os autores explicaram os resultados com base na diminuição da intensidade luminosa e aumento na disponibilidade de alimento (matéria orgânica dissolvida e particulada), os quais acarretariam na substituição de organismos autotróficos por organismos heterotróficos [7]. No entanto, Lesser et al. [7] utilizaram dados inferidos para presença e ausência de diferentes espécies (i.e. limites batimétricos) ao invés de dados de abundância, limitando assim comparações mais detalhadas com o presente estudo.

Além da diminuição na intensidade luminosa, a qual limita a ocorrência de organismos fotossinteticamente ativo, uma possível explicação para os padrões encontrados aqui seria a influência de variações na temperatura sobre a estrutura das comunidades bentônicas [65]. Fenômenos de ressurgência de águas frias devido ao “efeito de massas” são prevalentes em ilhas oceânicas [66]. No Brasil, o mesmo fenômeno foi registrado para ilhas e montanhas submarinas oceânicas na região nordeste, onde águas mais frias são

trazidas para as camadas mais superficiais da água do mar e, conseqüentemente, faz com que a termoclina inicie em profundidades mais rasas [67] e, mais recentemente, para o ASPSP [68]. Neste último caso, a termoclina foi registrada aos 18 m [68]. A ocorrência de águas relativamente frias e enriquecidas em nutrientes e zooplâncton entre 10-20 m de profundidade no entorno das ilhas [68, 69] poderia explicar o aumento na abundância de organismos heterotróficos (e.g. esponjas) com aumento da profundidade e explicar a quebra na estrutura das comunidades bentônicas registrada aqui aos 12,5 m. A temperatura é um dos principais fatores na estruturação de comunidades no Atlântico Sul Ocidental (Capítulo 1) e um fator determinante na estruturação biogeográfica de comunidades bentônicas rasas em escala global [70]. Estudos mais detalhados sobre a dinâmica de ressurgências e estratificação de massas de água, assim como sobre a fisiologia térmica de diferentes organismos, são necessários para entender os processos envolvidos na diferenciação de comunidades bentônicas de acordo com a temperatura.

Apesar de mais abundante nos recifes rasos, as macroalgas frondosas foram um grupo dominante nas cinco comunidades bentônicas distintas identificadas pelo MRT, incluindo recifes rasos e fundos. As águas oligotróficas e bem iluminadas das ilhas oceânicas brasileiras são uma das explicações mais plausíveis para a ocorrência das macroalgas frondosas em regiões profundas [42, 71]. Apesar disso, a composição das algas nas ilhas é diferente. Macroalgas como *Canistrocarpus cervicornis*, *Dictyopteris jamaicensis* e *Caulerpa* spp. são as espécies/grupo dominantes no FNA [22], enquanto *Caulerpa racemosa* domina no ASPSP [39]. Por fim, *Caulerpa verticillata*, *Dictyota mertensii* e *C. cervicornis* são as espécies dominantes no CITM. Apesar da elevada abundância dessas algas nas ilhas, no AFN, por exemplo, também há elevada biomassa de peixes herbívoros [72]. Entretanto, variável influência da herbivoria e potencial controle *top down* não foi

avaliada aqui pela ausência de dados comparáveis para todos sítios/ilhas amostrados. Outra possibilidade para a elevada abundância de macroalgas, particularmente nos recifes rasos das ilhas, seria a elevada concentração de nutrientes de origem terrestre [73]. De fato, os recifes da Ilha de Trindade apresentaram elevada concentração de fosfato e nitrato (ver Fig. 2). Estudos mais detalhados sobre a influência de nutrientes naturais de origem terrestre (e.g. guano) sobre comunidades marinhas podem ajudar a entender a elevada abundância de macroalgas nas ilhas oceânicas brasileiras [74, 75].

Três comunidades bentônicas distintas foram registradas em recifes mais profundos (15 a 55 m de profundidade) das ilhas oceânicas. Corais fotofóbicos, esponjas, briozoários e CCA foram mais abundantes nesses recifes profundos, como previsto. O resultado obtido pela MRT foi suportado pelo BRT, no qual a abundância de corais fotofóbicos e de esponjas aumentou com o aumento da profundidade dos recifes, enquanto que CCA foram mais abundantes em recifes com profundidades intermediárias. Algas calcárias incrustantes são adaptadas para realizar fotossíntese sob baixos níveis de luminosidade [76]. O aumento na abundância de esponjas com o aumento da profundidade registrado aqui era esperado, já que este padrão é bem documentado na literatura [27, 77, 78]. Uma explicação para este padrão é que as comunidades de esponjas são estruturadas por processos *bottom-up*, uma vez que são organismos filtradores e dependentes do picoplancton disponível em maiores concentrações em águas frias e profundas [27, 28]. As esponjas ainda são importantes no ciclo do carbono nos ambientes recifais. Elas podem consumir a matéria orgânica dissolvida (DOM) (liberada pelos produtores primários, como algas e corais) e liberam parte em detritos particulados disponíveis (carbono orgânico particulado) para organismos suspensívoros que é repassado para níveis tróficos mais altos através da predação (*sponge-loop hypothesis*) [79]. Logo, elas podem exercer forte influência sobre as comunidades

fundas ( $> 12,5$  m) das ilhas no Brasil. A elevada cobertura de esponjas também levou a discriminação e ocorrência exclusiva de uma comunidade em recifes fundos (15-45 m) do AFN, destacando a importância deste grupo na distinção de comunidades bentônicas recifais rasas e fundas.

O ASPSP exibiu duas comunidades bentônicas distintas representadas pelo grupo vermelho e pelo grupo preto, localizadas nos recifes rasos e profundos do arquipélago, respectivamente. A comunidade representada pelo grupo preto está situada exclusivamente no ASPSP e é composta por grupos característicos de recifes profundos (i.e. CCA, briozoários, corais fotofóbicos e esponjas). *Palythoa* spp. e CCA apresentaram relações positivas com a distância aos recifes profundos. A ocorrência dessa comunidade funda apenas no ASPSP pode ser explicada pelo gradiente de profundidade abrupto por conta dos paredões quase verticais em torno dos 30 m de profundidade no entorno da ilha.

O resultado obtido pela MRT foi corroborado pelos modelos BRT. A posição dos recifes ao longo das plataformas insulares desempenhou um papel importante na composição de comunidades bentônicas [21, 22, 80]. O padrão encontrado aqui não foi o típico padrão *cross-shelf* encontrado em outros recifes [21, 22]. No geral, as algas epilíticas e macroalgas são encontradas em recifes rasos, próximos da costa e distantes dos recifes mais profundos, enquanto que grupos construtores de recifes, como corais e algas calcárias incrustantes (CCA), são mais abundantes em recifes mais afastados da costa e próximos da quebra da plataforma [21]. As comunidades bentônicas dos recifes oceânicos brasileiros foram dominadas por macroalgas frondosas, com abundâncias particularmente altas em recifes rasos e próximos aos recifes profundos. Algas calcárias incrustantes apresentaram elevadas abundâncias em recifes com profundidades intermediárias e fundas (i.e.  $> 12,5$  m). Essa maior abundância nessas profundidades também foi registrada em recifes pouco

impactados do arquipélago do Havaí [80] e regiões oceânicas do Pacífico [81]. A abundância de CCA é maior em ambientes com menor taxa de sedimentação [81] o que pode explicar a maior abundância desse grupo em recifes oceânicos mais próximos da quebra da plataforma insular registrada aqui.

De maneira geral, os corais fotofílicos apresentaram baixas abundâncias nas comunidades bentônicas dos recifes oceânicos. Esses corais, particularmente *Siderastrea* spp., foram mais abundantes em recifes rasos, próximos da costa das ilhas e mais distantes aos recifes profundos. Ou seja, esse grupo apresentou dominância em águas mais claras, como esperado. Corais do gênero *Siderastrea* são reconhecidos por apresentar elevada resistência a elevadas temperaturas e a incidência direta de luminosidade [82] e, aparentemente, convivem melhor com as macroalgas, as quais apresentam elevada capacidade competitiva [83]. As colônias de outras espécies de corais fotofílicos, como *Favia gravida* e *Agaricia humilis*, são relativamente pequenas, o que pode ter contribuído para a baixa abundância deste grupo nas ilhas.

Os corais fotofóbicos foram mais abundantes em recifes fundos (> 20 m) e em distâncias intermediárias aos recifes profundos das ilhas. Particularmente, no ASPSP esses corais não ocorrem no raso, pois só há duas espécies de corais fotofóbicos nessa localidade, *Scolymia wellsi* e *Madracis decactis*. Essas espécies são corais tipicamente de zonas mesofóticas [37, 39,84], com *M. decactis* tendo sido registrada até os 70 m de profundidade nos recifes da Foz do rio Amazonas [84]. *Mussismilia hispida* e *M. cavernosa* apresentaram baixa abundância em regiões rasas, aumentando a cobertura em recifes profundos do CITM e do FNA. Em regiões rasas continentais com águas turvas, *M. hispida* e *M. cavernosa* são abundantes nas paredes dos recifes, onde a intensidade luminosa é baixa [44], o que corrobora a ideia de que estas espécies preferem regimes de baixa intensidade luminosa.

Estudos sobre a preferência e tolerância de diferentes espécies de corais à intensidade e qualidade da luz ainda são escassos [85], mas podem ajudar a entender os padrões de distribuição e abundância de corais no Brasil.

No presente estudo, demonstramos que o limite de profundidade amplamente aceito para separação entre comunidades recifais rasas e mesofóticas (30 m) não é universal e pode não refletir a realidade ecológica local. Além disso, destacamos o papel potencial da temperatura na estratificação de comunidades bentônicas recifais. Estudos com bancos de dados mais abrangentes, incluindo diferentes províncias geográficas, com maior resolução taxonômicas e com a incorporação de variáveis ambientais, como intensidade luminosa e temperatura, em conjunto com informações sobre a fisiologia, particularmente tolerância térmica e regimes ótimos de luz, certamente ajudarão a desvendar os processos responsáveis pela distinção de comunidades recifais ao longo de gradientes de profundidade.

## Referências

1. Pyle RL, Copus JM (2019) Mesophotic coral ecosystems: introduction and overview. In *Mesophotic Coral Ecosystems*. Springer, Cham:3-27.
2. Puglise KA, Hinderstein LM, Marr JC, Dowgiallo MJ, Martinez FA (2009). Mesophotic coral ecosystem research strategy International Workshop to Prioritize Research and Management Needs for Mesophotic Coral Ecosystems. Jupiter, Florida: 12-15.
3. Loya Y, Puglise K, Bridge T (eds) (2019) *Mesophotic Coral Ecosystems*. Coral Reefs of the World 12. Springer, Cham.
4. Kahng SE, Garcia-Sais JR, Spalding HL, Brokovich E, Wagner D, Weil E, et al. (2010) Community ecology of mesophotic coral reef ecosystems. *Coral Reefs*. 29(2):255–275.
5. Laverick JH, Tamir R, Eyal G, Loya Y (2020) A generalized light-driven model of community transitions along coral reef depth gradients. *Glob Ecol Biogeogr*. 29(9), 1554-1564.
6. Laverick JH, Andradi-Brown DA, Rogers AD (2017) Using light-dependent scleractinia to define the upper boundary of mesophotic coral ecosystems on the reefs of Utila, Honduras. *PLoS One*. 12(8):e0183075.
7. Lesser MP, Slattery M (2018) Sponge density increases with depth throughout the Caribbean. *Ecosphere*. 9(12): e02525.

8. Hoegh-Guldberg O (1999) Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Mar Freshw Res.* 50:839-866.
9. Berkelmans R, De'ath G, Kininmonth S, Skirving WJ (2004) A comparison of the 1998 and 2002 coral bleaching events on the Great Barrier Reef: spatial correlation, patterns, and predictions. *Coral Reefs.* 23:74-83.
10. Francini-Filho RB, Moura RL, Thompson FL, Reis RD, Kaufman L, Kikuchi RKP, Leão ZMAN (2008) Diseases leading to accelerated decline of reef corals in the largest South Atlantic reef complex (Abrolhos Bank, eastern Brazil). *Mar Pollut Bull.* 56(5):1008-1014.
11. Oliveira UDR, Gomes PB, Cordeiro RT, 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.
12. Bongaerts P, Ridgway T, Sampayo EM, Hoegh-Guldberg O (2010) Assessing the “deep reef refugia” hypothesis: focus on Caribbean reefs. *Coral Reefs.* 29:309–327.
13. Pinheiro HT, Martins AS, Gasparini JL (2010) Impact of commercial fishing on Trindade Island and Martin Vaz Archipelago, Brazil: characteristics, conservation status of the species involved and prospects for preservation. *Braz Arch Biol Technol.* 53:1417–1423.
14. Rocha LA, Pinheiro HT, Shepherd B, Papastamatiou YP, Luiz OJ, Pyle RL, Bongaerts P (2018) Mesophotic coral ecosystems are threatened and ecologically distinct from shallow water reefs. *Science.* 361:281–284
15. Morais J, Santos BA (2018) Limited potential of deep reefs to serve as refuges for tropical Southwestern Atlantic corals. *Ecosphere.* 9(7):1-9.
16. Bongaerts P, Riginos C, Brunner R, Englebert N, Smith SR, Hoegh-Guldberg O (2017) Deep reefs are not universal refuges: Reseeding potential varies among coral species. *Sci Adv.* 3(2):e1602373.
17. Stefanoudis PV, Rivers M, Smith SR, Schneider CW, Wagner D, Ford H, Rogers AD, Woodall LC (2019) Low connectivity between shallow, mesophotic and rariphotic zone benthos. *R Soc Open Sci.* 6(9):190958.
18. Thomson DP, Bearham D, Graham F, Eagle JV (2011) High latitude, deeper water coral bleaching at Rottneest Island, Western Australia. *Coral Reefs.* 30:1107.
19. Frade PR, Bongaerts P, Englebert N, Rogers A, Gonzalez-Rivero M, Hoegh-Guldberg O (2018) Deep reefs of the Great Barrier Reef offer limited thermal refuge during mass coral bleaching. *Nat Commun.* 9:3447
20. Soberon J (2007) Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecol Lett.* 10:1115–23.
21. Wismer S, Hoey AS, Bellwood DR (2009) Cross-shelf benthic community structure on the Great Barrier Reef: relationships between macroalgal cover and herbivore biomass. *Mar Ecol Progr Ser.* 376: 45–54
22. Matheus Z, Francini-Filho RB, Pereira-Filho GH, Moraes FC, Moura RL, Brasileiro PS, Amado-Filho GM (2019) Benthic reef assemblages of the Fernando de Noronha Archipelago, tropical South-west Atlantic: Effects of depth, wave exposure and cross-shelf positioning. *PLoS One.* 14(1):e0210664.
23. Mumby PJ, Steneck, RS (2008) Coral reef management and conservation in light of rapidly evolving ecological paradigms. *Trends Ecol Evol.* 23:555–563
24. Tamir R, Eyal G, Kramer N, Laverick JH, Loya Y (2019) Light environment drives the shallow-to-mesophotic coral community transition. *Ecosphere.* 10:e02839.

25. Venn AA, Loram JE, Douglas AE (2008) Photosynthetic symbioses in animals. *J Exp Bot.* 59:1069-1080.
26. Yellowlees D, Rees TAV, Leggat W (2008) Metabolic interactions between algal symbionts and invertebrate hosts. *Plant Cell Environ.* 31:679-694.
27. Lesser MP (2006) Benthic-pelagic coupling on coral reefs: Feeding and growth of Caribbean sponges. *J Exp Mar Biol Ecol.* 328:277–288.
28. Trussell GC, Lesser MP, Patterson MR, Genovese SJ (2006) Depth-specific differences in growth of the reef sponge *Callyspongia vaginalis*: role of bottom-up effects. *Mar Ecol Prog Ser.* 323:149–158.
29. Palardy JE, Grottoli AG, Matthews KA (2005) Effects of upwelling, depth, morphology and polyp size on feeding in three species of Panamanian corals. *Mar Ecol Prog Ser.* 300:79–89.
30. Lesser MP, Slattery M, Stat M, Ojimi M, Gates RD, Grottoli A (2010) Photoacclimatization by the coral *Montastraea cavernosa* in the mesophotic zone: light, food, and genetics. *Ecology.* 914:990–1003.
31. Leão Z, Kikuchi R, Testa V (2003) Corals and coral reefs of Brazil. In: Cortez J, editor. *Latin American coral reefs.* Amsterdam: Elsevier:9–52.
32. Floeter SR, Rocha LA, Robertson DR, Joyeux JC, Smith-Vaniz WF, Wirtz P et al (2008) Atlantic reef fish biogeography and evolution. *J Biogeogr.* 35:22–47
33. Francini-Filho RB, Velásquez VM, Silva MB, Rosa MR, Sumida PYG, Pinheiro HTP, Rocha LA, Ferreira CEL, Francini CLB, Rosa RS (2019). Brazil. In: Loya Y, Puglise K, Bridge T. (eds). *Mesophotic Coral Ecosystems. Coral Reefs of the World*, vol 12. Springer, Cham.
34. Cordeiro RTS, Neves BM, Rosa-Filho JS, Pérez CD (2015) Mesophotic coral ecosystems occur offshore and north of the Amazon River. *Bull Mar Sci.* 91:491–510.
35. Moura RL, Amado-Filho GM, Moraes FC, Brasileiro OS, Salomon OS, Mahiques MM, et al. (2016) An extensive reef system at the Amazon River mouth. *Sci Adv.* 2(4):e1501252.
36. Soares MO, Marcus D, Paiva CC, Carneiro PBM (2016) Mesophotic ecosystems: coral and fish assemblages in a tropical marginal reef (northeastern Brazil). *Mar Biodivers.* 48:1631–1636.
37. Pereira-Filho G, Amado-Filho G, Guimarães S, Moura RL, Sumida P, Abrantes DP, et al. (2011) Reef fish and benthic assemblages of the Trindade and Martin Vaz island group, Southwestern Atlantic. *Braz J Oceanogr.* 59:201–212.
38. Meirelles PM, Amado-Filho GM, Pereira-Filho GH, Pinheiro HT, Moura RL, Joyeux J-C, et al. (2015) Baseline assessment of mesophotic reefs of the Vitória-Trindade seamount chain based on water quality, microbial diversity, benthic cover and fish biomass data. *PLoS One* 10:e0130084.
39. Magalhães GM, Amado-Filho GM, Rosa MR, Moura RL, Brasileiro PS, Moraes FC, Francini-Filho RB, Pereira-Filho GH (2015) Changes in benthic communities along a 0–60 m depth gradient in the remote St. Peter and St. Paul Archipelago (Mid-Atlantic Ridge, Brazil). *Bull Mar Sci.* 91(3):000–000.
40. Rosa MR, Alves AC, Medeiros DV, Coni EOC, Ferreira CM, Ferreira BP, et al. (2016) Mesophotic reef fish assemblages of the remote St. Peter and St. Paul's Archipelago, Mid-Atlantic Ridge, Brazil. *Coral Reefs.* 35(1):113-123.
41. Amado-Filho GM, Moura RL, Bastos AC, Francini-Filho RB, Pereira Filho GH, Bahia RG, et al. (2016) Mesophotic ecosystems of the unique South Atlantic atoll are

- composed by rhodolith beds and scattered consolidated reefs. *Mar Biodivers.* 46(4):933–936.
42. Bruno JF, Precht WF, Vroom PS, Aronson RB (2014) Coral reef baselines: how much macroalgae is natural? *Mar Pull Bull.* 80:24–29
  43. McCook LJ, Jompa J, Diaz-Pulido G (2001) Competition between corals and algae on coral reefs: a review of evidence and mechanisms. *Coral Reefs.* 19:400–417.
  44. Francini-Filho RB, Coni ECO, Meirelles PM, Amado-Filho GM, Thompson FL, Pereira-Filho GH, et al. (2013) Dynamics of coral reef benthic assemblages of the Abrolhos Bank, Eastern Brazil: inferences on natural and anthropogenic drivers. *PLoS One.* 8:e54260.
  45. Coni EOC, Ferreira CM, Meirelles PM, Menezes R, Santana EFC, Moreira ANP, et al. (2017) Modeling abundance, growth and health of the solitary coral *Scolymia wellsi* (Mussidae) in turbid SW Atlantic coral reefs. *Mar Biol.* 66:164.
  46. Amaral FD (1994) Morphological variation in the reef coral *Montastraea cavernosa* in Brazil. *Coral Reefs.* 13(2):113–117.
  47. Longo GO, Morais RA, Martins CDL, Mendes TC, Aued AW, Cândido D, et al. (2015) Between-habitat variation of benthic cover, reef fish assemblage and feeding pressure on the benthos at the only atoll in South Atlantic: Rocas Atoll, NE Brazil. *PLoS One.* 10:e0127176.
  48. Aued AW, Smith F, Quimbayo JP, Candido DV, Longo GO, Ferreira CEL et al (2018) Large-scale patterns of benthic marine communities in the Brazilian Province. *PLoS One.* 13(6):e0198452.
  49. Edwards A, Lubbock R (1983) The ecology of Saint Paul's Rocks (Equatorial Atlantic). *J. Zoology.* 200: 51–56.
  50. Campos TFC, Bezerra FHR, Srivastava NK, Vieira MM, Vita-Finzi C (2010) Holocene tectonic uplift of the St. Peter and St. Paul Rocks (Equatorial Atlantic) consistent with emplacement by extrusion. *Mar Geol.* 271:177–181.
  51. Maida M, Ferreira BP (1997) Coral reefs of Brazil: An overview. *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp, Panamá.* 1:263–274.
  52. Amado-Filho GM, Pereira-Filho GH, Bahia RG, Abrantes DP, Veras PC, Matheus Z (2012) Occurrence and distribution of rhodolith beds on the Fernando de Noronha Archipelago of Brazil. *Aquat Bot.* 101:41–45
  53. Linsker R (2003) Arquipélago Fernando de Noronha: o paraíso do vulcão. Terra virgem, São Paulo, 167 pp.
  54. Marques LS, Ulbrich MNC, Ruberti E, Tassinari CG (1999) Petrology, geochemistry and Sr-Nd isotopes of the Trindade and Martin Vaz volcanic rocks (Southern Atlantic Ocean). *J Volcanol Geotherm Res.* 93:191–216.
  55. Kohler KE, Gill SM (2006) Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): A Visual Basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. *Comput and Geosci.* 32(9):1259–1269.
  56. Trygonis V, Sini M (2012) photoQuad: a dedicated seabed image processing software, and a comparative error analysis of four photoquadrat methods. *J Exp Mar Biol Ecol.* 424–425:99–108.
  57. Madin, J, Anderson, K, Andreasen, M, et al (2016) The Coral Trait Database, a curated database of trait information for coral species from the global oceans. *Sci Data.* 3:160017.

58. Mies M, Francini-Filho RB, Zilberberg C, Garrido AG, Longo GO, Laurentino E, et al. (2020) South Atlantic Coral Reefs Are Major Global Warming Refugia and Less Susceptible to Bleaching. *Front Mar Sci.* 7:514.
59. De'Ath G (2002) Multivariate regression trees: a new technique for modeling species environment relationships. *Ecology.* 83:1105-1117.
60. De'Ath G (2007) Boosted trees for ecological modeling and prediction. *Ecology.* 88:243-251.
61. Elith J, Leathwick JR, Hastie T A (2008) Working guide to boosted regression trees. *J Anim Ecol.* 77:802–813
62. Breiman L, Friedman JH, Olshen RA, Stone CJ (1984) *Classification and Regression Trees.* Wadsworth International Group, Belmont, CA, USA.
63. Gordon AL, Giulivi CF, Busecke J, Bingham FM (2015) Differences among subtropical surface salinity patterns. *Oceanography.* 28:32–39.
64. Kahng SE, Copus JM, Wagner D (2014) Recent advances in the ecology of mesophotic coral ecosystems (MCEs). *Curr Opin Environ Sustain.* 7:72-81.
65. Mazzuco ACdA, Stelzer PS, Bernardino AF (2020) Substrate rugosity and temperature matters: patterns of benthic diversity at tropical intertidal reefs in the SW Atlantic. *PeerJ.* 8:e8289
66. Gove JM, McManus MA, Neuheimer AB, Polovina JJ, Drazen JC, Smith CR, et al. (2016) Near-island biological hotspots in barren ocean basins. *Nat Commun.* 7:10581. 914
67. Travassos P, Hazin FHV, Zagaglia JR, Advíncula R, Schober J (1999) Thermohaline structure around seamounts and islands off North-Eastern Brazil. *Arch Fish Mar Res.* 47:211-222.
68. Costa AESF, Santana JR, Sigrid Neumann-Leitão S (2018) Changes in microplanktonic protists assemblages promoted by the thermocline induced stratification around an oceanic archipelago. *An Acad Bras Cienc.* 90(2):2249-2266.
69. Santana-Campelo RP, Bonou FK, de Melo Júnior M, Diaz XFG, Bezerra LEA, Neumann-Leitão S (2019) Zooplankton biomass around marine protected islands in the tropical Atlantic Ocean. *J Sea Res.* 154:101810.
70. Belanger CL, Jablonskia D, Royb K, Berkea SK, Kruga AZ, et al. (2012) Global environmental predictors of benthic marine biogeographic structure. *Proc Natl Acad Sci USA.* 35(109):14046-14051.
71. Longhurst AR, Pauly D (1987) *Ecology of Tropical Oceans.* San Diego: Academic Press. 407 pp
72. Krajewski JP, Floeter SR (2011) Reef fish community structure of the Fernando de Noronha Archipelago (Equatorial Western Atlantic): the influence of exposure and benthic composition. *Env Biol Fishes.* 92:25
73. McClanahan TR, Sala E, Stickels PA, Cokos BA, Baker AC, Starger CJ, Jones IV SH (2003) Interaction between nutrients and herbivory in controlling algal communities and coral condition on Glover's Reef, Belize. *Mar Ecol Prog Ser.* 261:135-147.
74. Graham NA, Wilson SK, Carr P, Hoey AS, Jennings S, MacNeil MA (2018) Seabirds enhance coral reef productivity and functioning in the absence of invasive rats. *Nature.* 559(7713):250-253.

75. Benkwitt CE, Wilson SK, Graham NA (2019) Seabird nutrient subsidies alter patterns of algal abundance and fish biomass on coral reefs following a bleaching event. *Glob Chang Biol.* 25(8):2619-2632.
76. Vásquez-Elizondo RM, Enríquez S (2017) Light Absorption in Coralline Algae (Rhodophyta): A Morphological and Functional Approach to Understanding Species Distribution in a Coral Reef Lagoon. *Front Mar Sci.* 4:297.
77. Lesser MP, Slattery M, Mobley CD (2018) Biodiversity and functional ecology of mesophotic coral reefs. *Annu Rev Ecol Evol Syst.* 49:49–71.
78. Slattery M, Gochfeld DJ, Diaz MC, Thacker RW, Lesser MP (2016) Variability in chemical defense across a shallow to mesophotic depth gradient in the Caribbean sponge *Plakortis angulospiculatus*. *Coral Reefs.* 35:1–22.
79. de Goeij JM, van Oevelen D, Vermeij MJA, Osinga R, Middelburg JJ, de Goeij AFP M, Admiraal W (2013) Surviving in a Marine Desert: The Sponge Loop Retains Resources Within Coral Reefs. *Science.* 342:108–110.
80. Jouffray J-B, Nystrom M, Norstrom AV, Williams ID, Wedding LM, Kittinger JN, Williams GJ (2015) Identifying multiple coral reef regimes and their drivers across the Hawaiian archipelago. *Phil Trans R Soc B.* 370:20130268.
81. Williams GJ, Smith JE, Conklin EJ, Gove JM, Sala E, Sandin SA (2013) Benthic communities at two remote Pacific coral reefs: effects of reef habitat, depth, and wave energy gradients on spatial patterns. *PeerJ.* 1:e81.
82. Suggett DJ, Kikuchi RKP, Oliveira MDM, Spanó S, Rafael Carvalho C, Smith DJ (2012) Photobiology of corals from Brazil's near-shore marginal reefs of Abrolhos. *Mar Biol.* 159:1461-1473.
83. Tanner JE (1995) Competition between scleractinian corals and macroalgae: an experimental investigation of coral growth, survival and reproduction. *J Exp Mar Biol Ecol.* 190(2):151-168.
84. Francini-Filho RB, Siegle E, Hocevar J, Lowyck K, D'Avila N, Vasconcelos AA, et al. (2018) Perspectives on the Great Amazon Reef: Extension, Biodiversity, and Threats. *Front Mar Sci.* 5:142.
85. Winter APM, Chaloub RM, Duarte GAS (2016) Photosynthetic responses of corals *Mussismilia harttii* (Verrill, 1867) from turbid waters to changes in temperature and presence/absence of light. *Braz J Oceanogr.* 64(3):203-216.

## CAPÍTULO 03: PADRÕES EM LARGA ESCALA NA SAÚDE DE CORAIS NO ATLÂNTICO SUL OCIDENTAL

Erika F. C. Santana<sup>1</sup>, Juliana Mondine<sup>3</sup>, Douglas S. Rodrigues<sup>3</sup>, Ronaldo B. Francini-Filho<sup>2</sup>

1 - Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), Universidade Federal da Paraíba, Cidade Universitária, 58059-900, João Pessoa, Paraíba, Brasil.

2 - Centro de Biologia Marinha, Universidade de São Paulo, 11612-109, São Sebastião, São Paulo, Brasil.

3- Departamento de Engenharia e Meio Ambiente, Universidade Federal da Paraíba, Rio Tinto, Paraíba, Brasil.

### RESUMO

Os recifes de corais têm apresentado um declínio progressivo nas últimas décadas principalmente devido aos impactos ligados ao aquecimento global, os quais desencadeiam o branqueamento dos corais. Neste trabalho, objetivamos determinar a vitalidade dos corais *Siderastrea* spp., *Mussismilia hispida* e *Montastraea cavernosa*, importantes e abundantes corais construtores de recifes, em áreas costeiras e oceânicas no Atlântico Sul Ocidental. Foram obtidos dados sobre a abundância de organismos bentônicos, a vitalidade dos corais (i.e. proporção de tecido saudável, doente, morto, branqueado e contato com diferentes organismos bentônicos) e variáveis ambientais (utilizando o sensoriamento remoto). Esse estudo é o primeiro diagnóstico abrangente dos níveis basais de branqueamento de corais (i.e. fora de períodos de anomalia térmica) brasileiros. Níveis de turbidez ( $Kd_{490}$ ), concentração de nitrato e área da colônia foram as variáveis que mais importantes para o branqueamento dos três corais estudados. A maior incidência de branqueamento ocorreu em recifes oceânicos rasos e bem iluminados, revelando que recifes fundos oceânicos e costeiros continentais turvos são potenciais refúgios para corais. Nossos dados indicam que espécies especialistas de zonas mesofóticas e/ou adaptadas para viver em águas sombreadas e turvas poderiam sobreviver aos impactos do aquecimento global nos refúgios do Atlântico Sul Ocidental.

**Palavras-chave:** Branqueamento, recifes turvos, Scleractinia, ilhas oceânicas

## INTRODUÇÃO

Em ambientes recifais, corais e zooxantelas (i.e. dinoflagelados do gênero *Symbiodinium*) possuem relação mutualística que proporciona importante fonte de energia para sobrevivência dos corais hospedeiros através dos produtos gerados pela fotossíntese (oxigênio e carbono fixado fotossinteticamente), reciclagem de nutrientes e calcificação do seu esqueleto calcário. Em contrapartida, as zooxantelas obtêm elementos essenciais para a fotossíntese e proteção dentro do tecido dos corais (Venn et al., 2008; Yellowlees et al., 2008; Weis, 2008; Douglas, 2003). Entretanto, em todo o mundo, recifes de corais têm apresentado um declínio progressivo nas últimas décadas (Bellwood et al., 2004, Hughes et al., 2017) decorrentes principalmente por impactos ligados ao aquecimento global gerados por atividades antrópicas (Hoegh-Guldberg et al., 2007; Hughes et al., 2017). Esses impactos muitas vezes fazem com que essa relação seja rompida, ocasionando perda das zooxantelas anteriormente presentes no tecido do hospedeiro e/ou a perda de seus pigmentos fotossintetizantes. Como as zooxantelas dão a cor aos corais, essa quebra da relação deixa o tecido do coral translúcido e com o esqueleto calcário visível, processo conhecido como branqueamento dos corais (Glynn, 1993; Brown, 1997; Leão, 2008).

Diversos fatores desencadeiam o branqueamento, como distúrbios ambientais, sedimentação, poluição, infecção por patógenos, redução da salinidade, variações de temperatura da água do mar, luminosidade e radiação solar excessiva e, muitas vezes, a combinação de dois ou mais desses fatores (Kuhlmann, 1988; Birkelan, 1997; Brown, 1997; Glynn et al., 2001; Hoegh-Guldberg et al., 2007; Wild et al., 2010). Porém, esse fenômeno está mais relacionado na literatura com eventos de anomalia da temperatura superficial da água do mar (Leão et al., 2008; Dias & Gondim et al., 2015; Banha et al., 2019; Quimpo et al., 2020). O branqueamento de corais, em conjunto com as doenças, configura uma importante causa de mortalidade em massa dos corais, perda da biodiversidade, mudanças na complexidade topográfica do recife e diminuição da resiliência e modificação do funcionamento dos recifes de todo o mundo (Harvell et al., 1999, Harvell et al., 2002; Bellwood et al., 2004; Francini-Filho et al., 2008; Wild et al., 2010; Hughes et al., 2017; Hughes et al., 2018). O aumento do branqueamento em massa e surtos de doenças pode acarretar o fenômeno conhecido por "mudança de fase", com passagem da dominância de

corais para dominância de algas e outros organismos de crescimento rápido (Cruz et al., 2014; Graham et al., 2015).

Estressores ambientais (como elevação da temperatura e incidência raios ultravioletas) podem acelerar a transmissão das doenças por aumentar a susceptibilidade dos corais (Bruno et al., 2007). Por exemplo, em escala global, o aumento da temperatura superficial da água do mar é o principal fator responsável pela proliferação de doenças e branqueamento em corais. Identificar quais são os principais fatores ambientais e bióticos causadores de estresse entre os corais é de crucial importância para garantir a saúde dos recifes. A vitalidade dos corais pode variar de acordo com a matriz na qual as colônias estão inseridas (substrato do entorno). Por exemplo, já foi comprovado que o contato direto com macroalgas e algas epilíticas pode aumentar a atividade microbiana e facilitar o surgimento de doenças em corais (Smith et al., 2006). Além disso, o contato com cianobactérias pode inibir o crescimento de corais (Coni et al., 2017, Ribeiro et al., 2018). Portanto, áreas com elevada cobertura de algas podem apresentar maior prevalência de doenças em corais (Hughes, 1994; Williams et al., 2010). Estudos recentes indicam que o branqueamento aumenta a susceptibilidade dos corais às doenças, gerando assim preocupações sobre a possibilidade da atuação em sinergia destas duas fontes na deterioração da saúde dos corais (Muller et al., 2008; Brandt & McManus, 2009).

Os recifes brasileiros são os maiores e mais importantes recifes do Atlântico Sul Ocidental (Paulay, 1997) e apresentam uma baixa diversidade de corais construtores de recifes (23 espécies de corais escleractíneos e cinco espécies de hidrocorais) e poucas espécies de corais ramificadas quando comparados aos recifes do Caribe e Indo-Pacífico (Leão et al., 2016). Apesar da baixa diversidade, esses recifes possuem um elevado nível de endemismo de peixes (10%) e corais escleractíneos (30%) (Castro & Pires 2001, Leão et al., 2003; Floeter et al., 2008), com cinco espécies de corais endêmicas (Nunes et al., 2008). Grande parte dos recifes brasileiros é composta por recifes costeiros continentais. Outra pequena parte está em regiões oceânicas situadas em três ilhas oceânicas e um atol (Leão et al., 2003). Esses recifes sofrem diferentes influências de fatores ambientais. Recifes mais próximos da costa continental são mais afetados por intensas fontes de descarga de nutrientes, devido às atividades humanas, e sedimentos costeiros através de rios (Leão et al., 2003; Wismer et al., 2009), o que poderia prejudicar os corais (Nordemar et al., 2003; Wiedenmann

et al., 2012). Entretanto, uma elevada proporção de corais se beneficia com regimes de elevada turbidez (Morgan et al., 2016, Mies et al., 2020).

Os corais dos recifes do Atlântico Sul Ocidental apresentam características que os tornam menos susceptíveis ao branqueamento que os corais da região do Caribe e do Indo-Pacífico (Mies et al., 2020). Dentre os atributos que tornam estes corais mais resistentes, destacam-se a ampla distribuição batimétrica de algumas espécies, a elevada tolerância à turbidez e ao enriquecimento de nutrientes e a forma massiva das colônias (Mies et al., 2020). No entanto, apesar de relativamente mais resistentes do que as espécies em outras províncias geográficas, os corais no Atlântico Sul estão cada vez mais sofrendo com a intensificação de ondas de calor (Duarte et al., 2020). Episódios de branqueamento foram documentados para os recifes brasileiros, porém a maioria dos estudos foi realizado após um evento de anomalia térmica (Castro & Pires, 1999; Dias & Gondim, 2015, Banha et al., 2019). Além disso, as doenças em corais permanecem ainda pouco estudadas (Francini-Filho et al., 2008; Francini-Filho et al., 2010). Apesar dos recifes brasileiros possuírem características que fazem com que os corais sejam menos susceptíveis ao branqueamento de suas colônias, existem poucos diagnósticos abrangentes sobre a abundância e vitalidade da maioria dos corais dessa região em anos sem anomalias térmicas (Menezes, 2014; Coni et al., 2017), dificultando o estabelecimento de linhas de base.

Diante disso, o presente estudo possui o objetivo de estimar a vitalidade de corais escleractíneos em áreas costeiras e oceânicas no Atlântico Sul Ocidental. Foram selecionados três corais (*Siderastrea* spp., *Montastraea cavernosa* e *Mussismilia hispida*) amplamente distribuídos em recifes costeiros e oceânicos do Brasil e que apresentam diferentes exigências ecológicas (Capítulo 1). Espera-se que os corais *Montastraea cavernosa* e *Mussismilia hispida*, mais adaptados a ambientes sombreados (menos tolerantes à luminosidade apresentem maior vitalidade (i.e. menor incidência de branqueamento e doenças) em regiões costeiras sedimentadas e/ou recifes mais profundos. Em contrapartida, espera-se que o coral *Siderastrea* spp., mais adaptados a águas rasas e bem iluminadas, esteja mais saudável em recifes costeiros rasos e em gradientes batimétricos amplos, em recifes oceânicos com águas oligotróficas (águas claras). Foi avaliada ainda a contribuição de fatores bióticos, ambientais e espaciais na vitalidade desses corais. Finalmente, os resultados apresentados incluem as

primeiras informações sobre branqueamento de corais em recifes mesofóticos para o Atlântico Sul Ocidental.

## **MATERIAIS E MÉTODOS**

### **Área de estudo**

O Brasil contém os recifes mais diversos do Atlântico Sul Ocidental e constitui uma província geográfica única bem definida (Castro & Pires 2001; Floeter et al., 2008). Ela é limitada pelo filtro biogeográfico estabelecido pelo escoamento dos rios Amazonas e Orinoco, que a separam dos recifes do Caribe e isolada do continente africano pela vasta extensão do oceano Atlântico (Castro & Pires 2001; Floeter et al., 2008). Na costa brasileira, os corais distribuem-se desde a Foz do Rio Amazonas, na região Norte, até Santa Catarina (Maida & Ferreira 1997; Capel et al., 2012; Francini-Filho et al., 2019), com maior extensão de recifes e diversidade de espécies de corais registradas no Banco dos Abrolhos, sul da Bahia (Leão & Kikuchi, 2001).

Foram utilizados aqui dados obtidos na Paraíba, Banco dos Abrolhos, Espírito Santo, Ilha Grande –RJ, Arquipélago de Fernando de Noronha (AFN) e no Complexo Insular de Trindade e Martin Vaz (Figura 1). Os ambientes recifais naturais do Estado da Paraíba são, em geral, alongados e paralelos a linha da praia. A plataforma continental é relativamente curta (35 km de largura) com a quebra ocorrendo aos 75 m de profundidade (Moraes & Santos, 2018). O Banco dos Abrolhos compreende uma grande porção da plataforma continental (46.000 km<sup>2</sup>) e está localizado no extremo sul da Bahia (Figura 1). Sua origem consiste em um alargamento da plataforma continental do Brasil devido ao seu soerguimento (Leão & Kikuchi, 2001). A ilha de Ilha Grande está localizada na costa sul do estado do Rio de Janeiro, sudeste do Brasil. As áreas recifais localizadas no sudeste do país, em contraste, apresentam ambientes recifais formados por costões rochosos e com menor diversidade de corais hermatípicos (Leão et al., 2003).

O Arquipélago de Fernando de Noronha (AFN) está situado a 345 km da costa do Estado do Rio Grande do Norte, Brasil (Maida & Ferreira, 1997). AFN é de origem vulcânica e está localizado no topo da cadeia montanhosa de Fernando de Noronha. Os recifes rasos

são dominados por algas epilíticas e macroalgas (Aued et al., 2018, Matheus et al., 2019), enquanto que recifes profundos (20-50 m) são dominados pelo coral *M. cavernosa* (Matheus et al., 2019). A plataforma insular se estende até cerca de 80 m com extensas áreas relativamente planas entre 10-100 m de profundidade dominadas por rodolitos (Amado-Filho et al., 2012). O Complexo Insular de Trindade e Martin Vaz (CITM) está localizado a 1120 km da costa brasileira e possui plataforma insular estendendo-se até cerca de 3 km da ilha no caso de Trindade (Marques et al., 1999).



**Figura 1.** Mapa mostrando as áreas recifais costeiras e oceânicas amostradas no Brasil.

### Amostragem da abundância dos corais

Dados sobre a abundância dos corais (*Siderastrea* spp., *Montastraea cavernosa* e *Mussismilia hispida*) foram obtidos em recifes costeiros e oceânicos brasileiros através da metodologia de foto-quadrados (Francini-Filho et al., 2008). Alguns dados utilizados aqui foram obtidos por um dos autores e publicados em estudos pontuais anteriores (Francini-Filho et al., 2013; Pereira-Filho et al., 2011; Matheus et al., 2019) e o restante (Paraíba, Espírito Santo e parte dos dados do Banco dos Abrolhos) é inédito. As amostragens foram realizadas nos anos de 2012, 2016 e 2018 e não incluíram períodos de fortes anomalias térmicas e ondas de calor. Cada foto-quadrado (75 x 66 cm) é constituído por um mosaico de 15 pequenos retângulos (22 x 15 cm) dos quais foi registrado uma imagem digital de alta resolução. Cada quadrado foi utilizado como uma amostra. Ao todo, foram obtidos 862 foto-quadrados ao longo do gradiente de profundidade (0 a 30 m) das localidades continentais e oceânicas do Brasil. As imagens digitais foram analisadas utilizando-se o programa *Coral Point Count with Excel extensions* CPCe (Kohler & Gill, 2006). Foram sorteados 20 pontos aleatórios em cada imagem (i.e. 300 pontos por foto-quadrado) e os organismos abaixo de cada ponto foram identificados.

Nos recifes do Atlântico Sul Ocidental há três espécies do gênero *Siderastrea*: *Siderastrea stellata*, *S. radians* e *S. siderea* (Menezes et al., 2013). Devido a semelhança morfológica entre elas e a dificuldade de identificação por fotos, optamos por utilizar *Siderastrea* spp. no presente trabalho.

### Amostragem da saúde dos corais

Foram obtidos dados sobre a vitalidade de três espécies de corais que são abundantes, amplamente distribuídas e importantes construtoras de recifes (Aued et al., 2018, Capítulo 1): *Siderastrea* spp., *Mussismilia hispida* e *Montastraea cavernosa*. Para as estimativas de saúde (i.e. proporção de tecido saudável, doente, morto ou branqueado) também foram utilizadas as imagens obtidas nos foto-quadrados (Francini-Filho et al., 2008). Ao todo, foram amostradas 336 colônias de *Siderastrea* spp. e 148 de *M. hispida*. Para *M. cavernosa* foi utilizada a área do foto-quadrado para delimitar a área do coral (n = 628 foto-quadrados),

pois as colônias dessa espécie possuem áreas extensas e não foi possível amostrar colônias inteiras. As análises da área dos corais foram realizadas utilizando o programa *Image J* (National Institute of Health, USA). Foram obtidas as seguintes estimativas: 1) área superficial da colônia (cm<sup>2</sup>), 2) área do tecido afetado por branqueamento, 3) área do tecido afetado por branqueamento parcial, 4) área do tecido afetado por doenças, 5) área de tecido morto (esqueleto exposto e recobrimento por outros organismos), 6) Área de tecido saudável (i.e. pigmentado) e 7) perímetro relativo do coral em contato com diferentes organismos bentônicos (cf. Ortiz et al. 2009, Coni et al., 2017). A identificação das doenças em corais foi baseada na aparência das lesões (as variáveis registradas incluem a cor do tecido afetado e/ou o padrão da perda de tecido) (Borger & Steiner, 2005; Voss & Richardson, 2006; Work & Aeby, 2006). As doenças foram incluídas na categoria mortalidade recente (e.g. praga-branca, que deixa o esqueleto do coral exposto; Francini-Filho et al., 2008), exceto para *Siderastrea* spp., para as quais foi identificada uma doença caracterizada pela ocorrência de manchas escuras (*dark-spot disease*; Francini-Filho et al., 2008).

### **Determinação de variáveis biológicas e ambientais**

Os dados ambientais foram obtidos para cada local através de sensoriamento remoto (*Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer*, MODIS) (disponível em <http://oceandata.sci.gsfc.nasa.gov>) com dados com resolução de 4 km<sup>2</sup>. As variáveis obtidas foram: temperatura superficial da água do mar à noite (NSST), concentração de clorofila a (CLO), concentração de carbono orgânico particulado (POC), coeficiente de atenuação difusa (Kd490, um representante para os níveis de turbidez) e radiação fotossinteticamente ativa (PAR, uma irradiância entre 400 e 700 nm; Gove et al., 2013). A média dos dados de 2002 a 2016 das cinco variáveis ambientais obtidas pelo MODIS foi utilizada. As variáveis concentração de nitrato, concentração de fosfato e salinidade foram obtidas no banco de dados Bio-oracle, tendo sido utilizadas médias para o período entre 2002 e 2009 (Tyberghein et al., 2012). Foram utilizadas também as variáveis espaciais de profundidade, distância da linha de costa das ilhas e a distância para a quebra da plataforma insular (i.e. isóbata e 100 m). As duas últimas variáveis foram obtidas utilizando-se cartas náuticas digitais. As variáveis selecionadas podem exercer forte influência na dinâmica e saúde dos corais (e.g.

McClanahan et al., 2002; Berkelmans et al., 2004; Rowan, 2004; Kline et al., 2006; Zepp et al., 2008; Wismer et al., 2009; Wiedenmann et al., 2012; Matheus et al., 2019; Tamir et al., 2019).

### **Análises estatísticas**

Foram utilizadas Análises de Variância (ANOVA) de dois fatores para avaliar diferenças na abundância (i.e. cobertura relativa) e vitalidade (i.e. proporção de tecido saudável, branqueado, parcialmente branqueado e morto) entre recifes costeiros e oceânicos e entre os três corais. Comparações com o teste *a posteriori* Student-Newman-Keuls (SNK) foram utilizadas (Zar, 2010). O teste t de *Student* foi utilizado para comparar possíveis diferenças na proporção de doenças das colônias de *Siderastrea* spp. entre recifes costeiros e oceânicos. A normalidade (Kolmogorov-Smirnov) e homocedasticidade dos dados foram testadas e os dados transformados para logaritmo quando necessário. Nas análises usou-se o nível de significância  $\alpha = 0,05$ . Além disso, uma PCoA (Bray Curtis) foi usada para resumir similaridades espaciais entre os recifes de acordo com o contato dos corais com diferentes organismos bentônicos. O coeficiente de correlação não paramétrico de *Spearman* (baseado em *ranks*) foi usado para investigar a relação entre as variáveis e os eixos PCoA, com resultados ilustrados como vetores sobrepostos nos gráficos (apenas correlações  $> 0,3$  foram incluídas).

Para modelar a influência de diferentes fatores (bióticos, ambientais e espaciais) na vitalidade dos corais foram usadas árvores de regressão univariadas (*Boosted Regression Trees*, BRT). Antes da execução dos modelos BRT verificou-se a existência de multicolinearidade das variáveis ambientais e espaciais por meio do teste de *Variance Inflation Factor* (VIF), tendo sido excluídas as variáveis com VIF acima de 5 (ter Braak & Smilauer, 2002). As variáveis removidas foram: concentração de clorofila a (CLO), concentração de carbono orgânico particulado (POC), temperatura superficial da água do mar à noite (NSST), concentração de fosfato, salinidade e distância para a quebra da plataforma insular.

O BRT é um método que procura descobrir a relação entre variáveis preditoras e a variável resposta através de tentativa e erro (*Machine Learning*) (Elith et al., 2008). A técnica BRT combina modelos de árvores de regressão com o procedimento *boosting*. Há várias vantagens no uso de modelos BRT: abrange diferentes tipos de distribuição das variáveis de

resposta, a variável preditora poder ser de qualquer tipo (numérica, categórica binária, etc.), os resultados do modelo não são afetados por transformações realizadas nas variáveis predictoras (i.e. não é necessário transformá-las), as variáveis predictoras irrelevantes são raramente selecionadas e o modelo é insensível aos outliers (Breiman et al., 1984). Sendo assim, BRT são consideradas ideais para análises de dados ecológicos complexos (Elith et al., 2008).

Três parâmetros foram utilizados para otimizar a performance preditiva dos modelos BRT: a taxa de aprendizagem (*learning rate*), a complexidade da árvore (*tree complexity*) e a proporção de dados selecionados ao acaso em cada passo (*bag-fraction*). O primeiro parâmetro determina a contribuição de cada árvore para a explicação do modelo; o segundo determina o número de divisões (nós) presente em cada árvore e o último determina a proporção de dados que serão tomados ao acaso em cada etapa para construção de árvores individuais (Elith et al., 2008). As análises do BRT foram realizadas com valores de *learning rate* de 0.0001, 0.0005, 0.001, 0.005, 0.01, 0.05; valores de 1-5 de *tree complexity* e valores de 0.5 e 0.75 para *bag-fraction*. Todas as combinações possíveis foram testadas, tendo sido selecionado o modelo com maior valor e menor desvio de validação cruzada (Elith et al., 2008). As variáveis explicativas incluídas em cada modelo são apresentadas na Tabela 1.

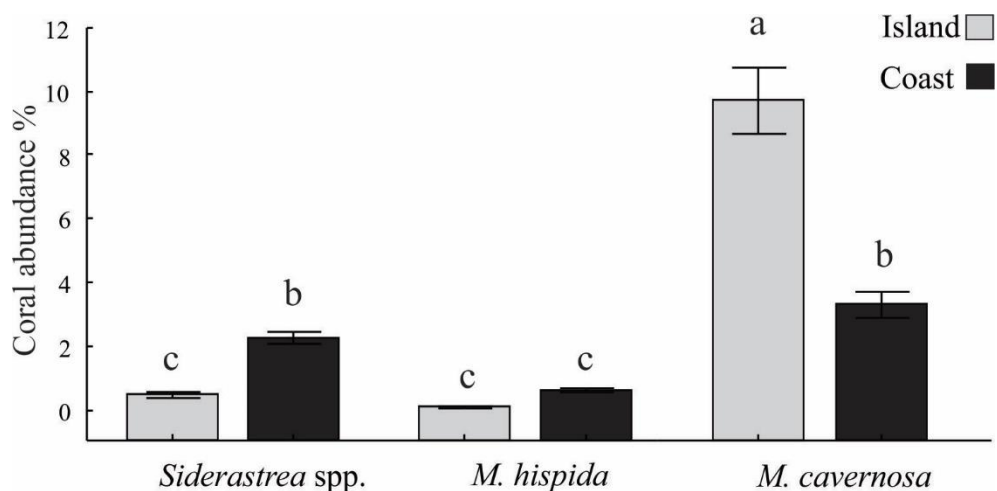
**Tabela 1.** Variáveis explicativas incluídas nas árvores de regressão (*Boosted Regression Tree* – BRT) utilizadas para avaliar a influência de fatores ambientais e bióticos na proporção de tecido branqueado de corais em ambientes recifais costeiros e oceânicos do Brasil.

| Variáveis Predictoras                   | Intervalo (mínimo –máximo) |                   |                         |
|-----------------------------------------|----------------------------|-------------------|-------------------------|
|                                         | <i>M. cavernosa</i>        | <i>M. hispida</i> | <i>Siderastrea</i> spp. |
| <b>Variáveis espaciais e ambientais</b> |                            |                   |                         |
| Profundidade (m)                        | 4,4 – 45                   | 2,74–25           | 0,65–35                 |
| Distância da costa (km)                 | 0,04 – 61,7                | 0,15 – 61,4       | 0,04–61,7               |

|                                                                      |                |                |                |
|----------------------------------------------------------------------|----------------|----------------|----------------|
| Radiação fotossinteticamente ativa (mol.m <sup>-2</sup> )            | 42.63–48.44    | 36.16–48.44    | 43.11- 48.27   |
| Coeficiente de atenuação difusa Kd <sub>490</sub> (m <sup>-1</sup> ) | 0.024 – 0.127  | 0.024–0.189    | 0.024–0.133    |
| Nitrato (mol.m <sup>-3</sup> )                                       | 0.000017–0.038 | 0.000017–0.102 | 0.000017–0.038 |
| Tamanho da colônia (cm <sup>2</sup> )                                | 0,87–571,49    | 0,1 – 159,04   | 4,58– 146,77   |
| <b>Variáveis bióticas</b>                                            |                |                |                |
| Contato com algas calcárias incrustantes (%)                         | 0,0 –100,0     | 0,0 –68,42     | 0,0 – 33,32    |
| Contato com cianobactérias (%)                                       | 0,0– 77,39     | 0,0–69,41      | 0,0– 92,1      |
| Contato com macroalgas frondosas (%)                                 | 0,0– 87,69     | 0,0–71,99      | 0,0–78,87      |
| Contato com esponjas (%)                                             | 0,0– 66,87     | 0,0–84,96      | 0,0–39,68      |
| Contato com corais heteroespecíficos (%)                             | 0,0– 56,55     | 0,0–24,98      | 0,0–39,55      |
| Contato com algas epilíticas (%)                                     | 0,0– 100,0     | 0,0–100,0      | 0,0–100,0      |
| Contato com zoantídeos (%)                                           | 0,0– 66,87     | 0,0–100,0      | 0,0–93,7       |
| Contato com areia (%)                                                | 0,0– 100,0     | 0,0–100,0      | 0,0–84,1       |

## RESULTADOS

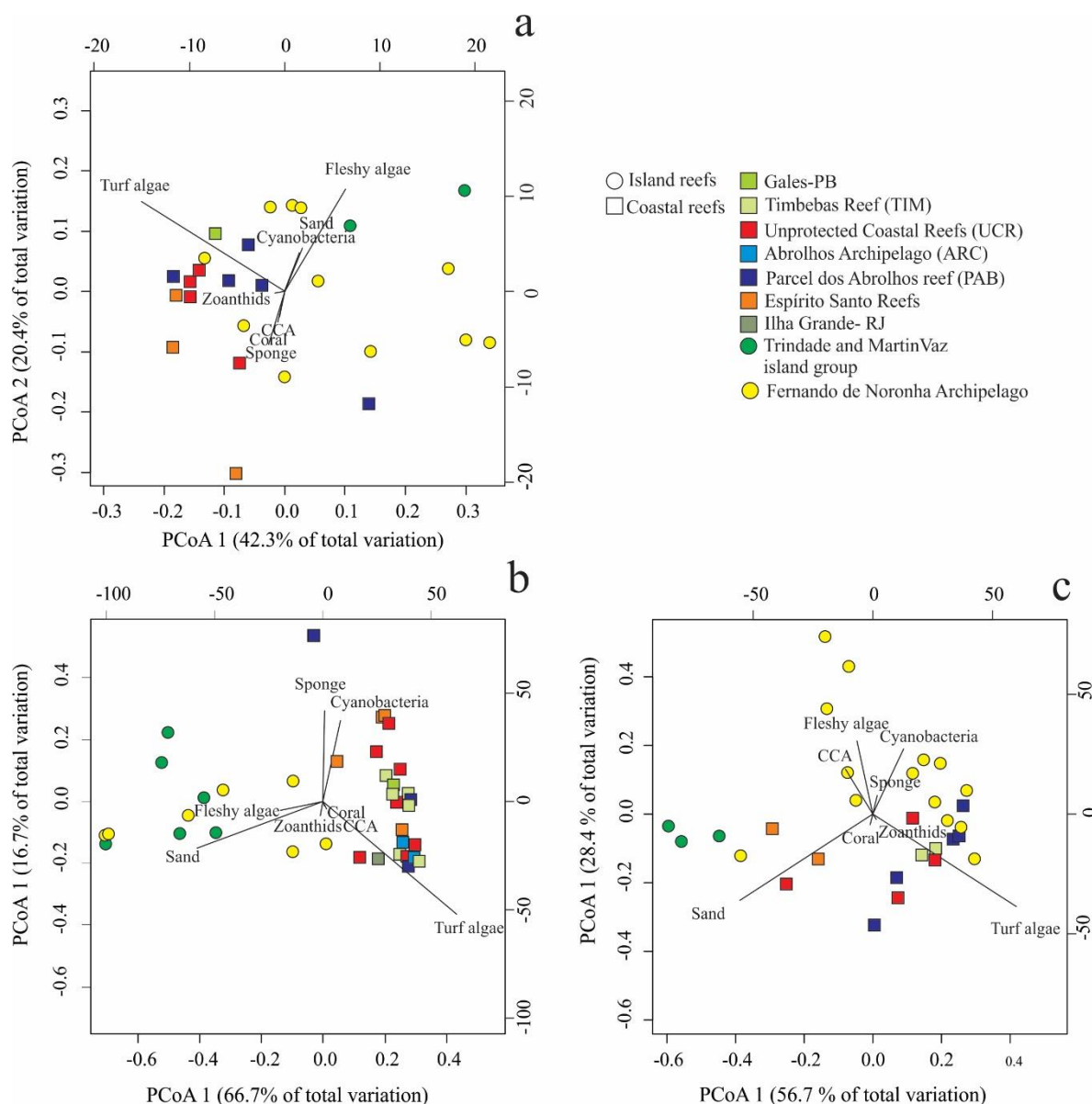
A abundância de corais variou entre recifes costeiros continentais e oceânicos (ANOVA de dois fatores:  $F_{(2, 2577)}=17.47$ ;  $p< 0,0001$ ) e entre espécies (ANOVA de dois fatores:  $F_{(2, 2577)} = 136.48$ ;  $p< 0,0001$ ). De maneira geral, a abundância dos corais foi maior nos recifes oceânicos devido a elevada abundância de *M. cavernosa*. Entretanto, *Siderastrea* spp. apresentou maior abundância nos recifes costeiros enquanto que *Mussismilia hispida* não apresentou diferenças significativas em sua abundância entre recifes costeiros e oceânicos (Figura 2).



**Figura 2.** Abundância (média  $\pm$  SE) dos corais *Siderastrea* spp., *Mussismilia hispida* e *Montastraea cavernosa* em recifes costeiros e oceânicos do Brasil.

Os dois primeiros eixos da PCoA explicaram cerca de 63% da variação total dos substratos em contato com colônias de *Siderastrea* spp. nos recifes costeiros continentais e oceânicos (Figura 3a). As colônias de *Siderastrea* spp. situadas nos recifes do arquipélago de Fernando de Noronha não apresentaram um padrão claro em relação aos principais organismos em contato com as colônias desse coral, apresentando contato com diversos substratos/organismos bentônicos, mas com leve tendência de maior contato com algas frondosas. Contudo, as colônias de *Siderastrea* spp. localizadas em Trindade e Martin Vaz apresentaram maior contato com macroalgas frondosas, areia e cianobactérias, enquanto que o contato com algas epilíticas, esponjas, outros corais, CCA e zoantídeos foi maior em recifes costeiros (Paraíba, Parcel dos Abrolhos, recifes costeiros desprotegidos no Bancos dos Abrolhos e Espírito Santo) (Figura 3a). Os eixos 1 e 2 da PCoA para *M. hispida* explicaram 66,7% e 16,7%, respectivamente, do total da variação dos principais substratos em contato com as colônias (Figura 5b). Foi possível observar uma distinção entre os recifes costeiros e os oceânicos, com macroalgas frondosas e areia os principais substratos em contato com colônias de *M. hispida* nos recifes oceânicos de Trindade, Martin Vaz e arquipélago de Fernando de Noronha. Em contrapartida, as esponjas e cianobactérias foram os organismos mais comuns em contato com *M. hispida* nos recifes costeiros do Espírito Santo e em alguns dos recifes costeiros desprotegidos de Abrolhos. As algas epilíticas foram os organismos mais frequentes nos demais recifes costeiros continentais (Figura 3b). Para *M. cavernosa*, os

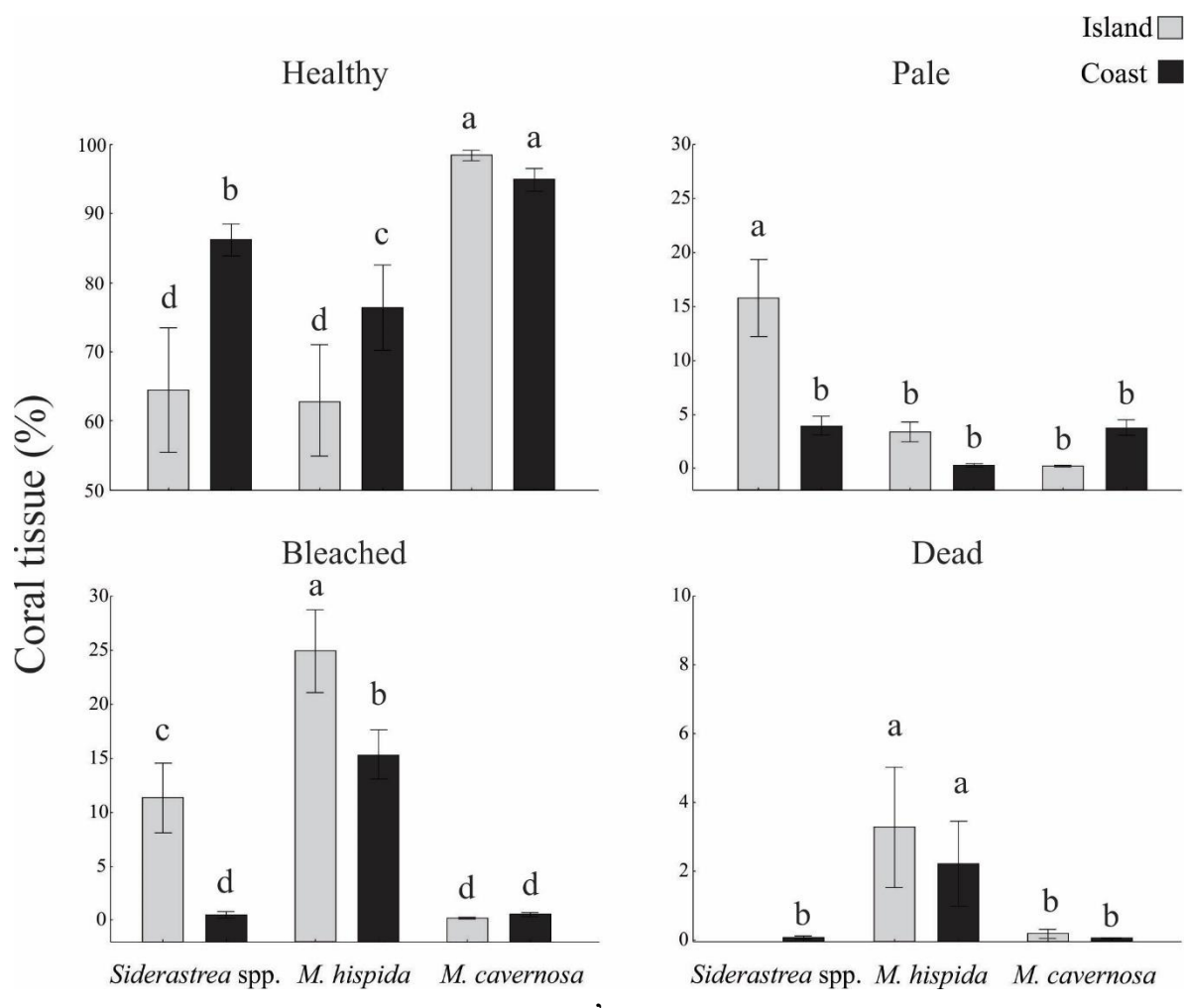
dois primeiros eixos da PCoA explicaram cerca de 85% do total da variação dos dados (Figura 3c). Macroalgas frondosas, cianobactérias e CCA foram os organismos mais importantes em contato com as colônias desse coral nos recifes de Fernando de Noronha. A areia, mais uma vez, dominou o substrato de entorno em Trindade e Martin Vaz, ao passo que as algas epiliticas foram os organismos mais frequentes no entorno de *M. cavernosa* nos recifes costeiros de Abrolhos e Espírito Santo (Figura 3c).



**Figura 3.** Análise de Coordenadas Principais (PCoA) demonstrando diferenças espaciais entre recifes (costeiros continentais e oceânicos) de acordo com os substratos ao redor dos

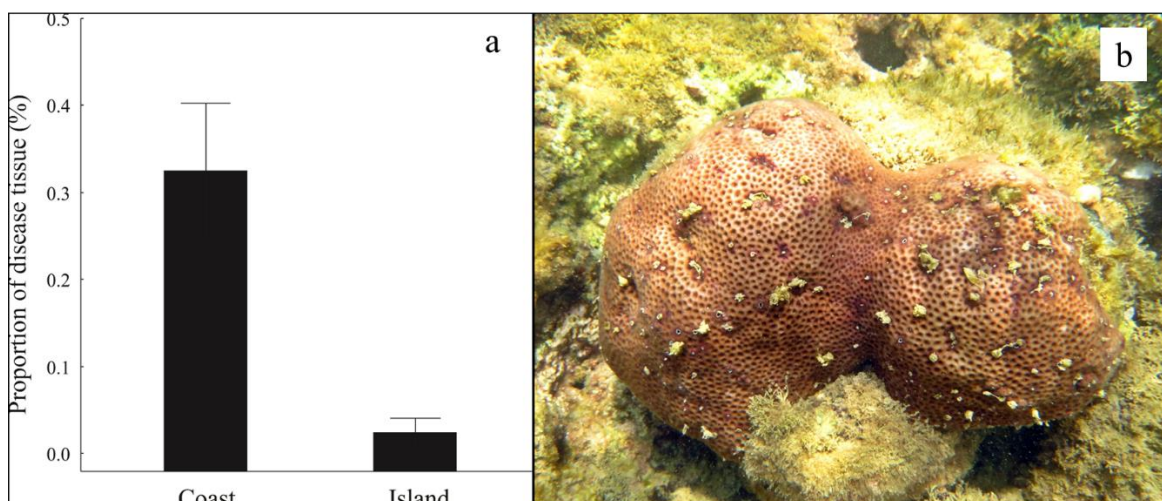
corais a- *Siderastrea* spp., b- *Mussismilia hispida* e c- *Montastraea cavernosa*. Variáveis com correlação de *Spearman*  $> 0,3$  com um determinado eixo PCoA são ilustradas como vetores sobrepostos.

A proporção de tecido saudável variou significativamente entre espécies (ANOVA de dois fatores:  $F_{(2, 1103)} = 164.44$ ;  $p < 0,0001$ ) e entre a região costeira continental e oceânica (ANOVA de dois fatores:  $F_{(2, 1103)} = 49.33$ ;  $p < 0,0001$ ). A maior proporção de tecido saudável foi apresentada por *M. cavernosa*, entretanto não houve diferença entre as regiões para esta espécie. Os corais *M. hispida* e *Siderastrea* spp. foram mais saudáveis em recifes costeiros continentais (Figura 6). A proporção de tecido branqueado também diferiu significativamente entre os táxons (two-way ANOVA:  $F_{(2, 1103)} = 137,6$ ;  $p < 0,0001$ ) e entre as duas regiões (ANOVA de dois fatores:  $F_{(1, 1103)} = 48,7$ ;  $p < 0,0001$ ). De maneira geral, *M. hispida* e *M. cavernosa* apresentaram a maior e a menor proporção de branqueamento, respectivamente. A proporção de branqueamento dos corais foi maior nas ilhas oceânicas que nos recifes costeiros continentais, exceto para *M. cavernosa* na qual não houve diferenças significativas para o branqueamento entre as duas regiões (Figura 4). A proporção de tecido morto recente variou significativamente entre espécies (ANOVA de dois fatores:  $F_{(2, 1103)} = 20.05$ ;  $p < 0,0001$ ), mas não entre as regiões costeiras e oceânicas (ANOVA de dois fatores:  $F_{(2, 1103)} = 1.22$ ;  $p = 0.269$ ). A maior proporção de tecido morto foi registrada para colônias costeiras e oceânicas de *M. hispida*. Não houve registros de tecido morto recente para as colônias de *Siderastrea* spp.



**Figura 4.** Proporção (média  $\pm$  SE) de tecido saudável, branqueado, parcialmente branqueado (pálido) e com morte recente de colônias dos corais *Mussismilia hispida*, *Montastraea cavernosa* e *Siderastrea* spp.

Apenas as colônias de *Siderastrea* spp. apresentaram doenças que se caracterizaram por regiões rosadas irregulares nos tecidos das colônias. As colônias de *Siderastrea* spp. localizadas em recifes costeiros continentais apresentaram maior proporção de doenças que colônias situadas em áreas oceânicas (Figura 7a, *Student's t-test*,  $t=2.32$ ,  $df=333$ ,  $p=0.021$ ). Foi observado também alguns buracos construídos por bioerodidores nas colônias situadas nos recifes costeiros (Tabela 2), os quais comumente continham ao seu redor anomalias de crescimento referidas como "tumores", com ou sem presença de pigmentação rosada (caracterizada como doença) ao redor delas (Figura 5b).



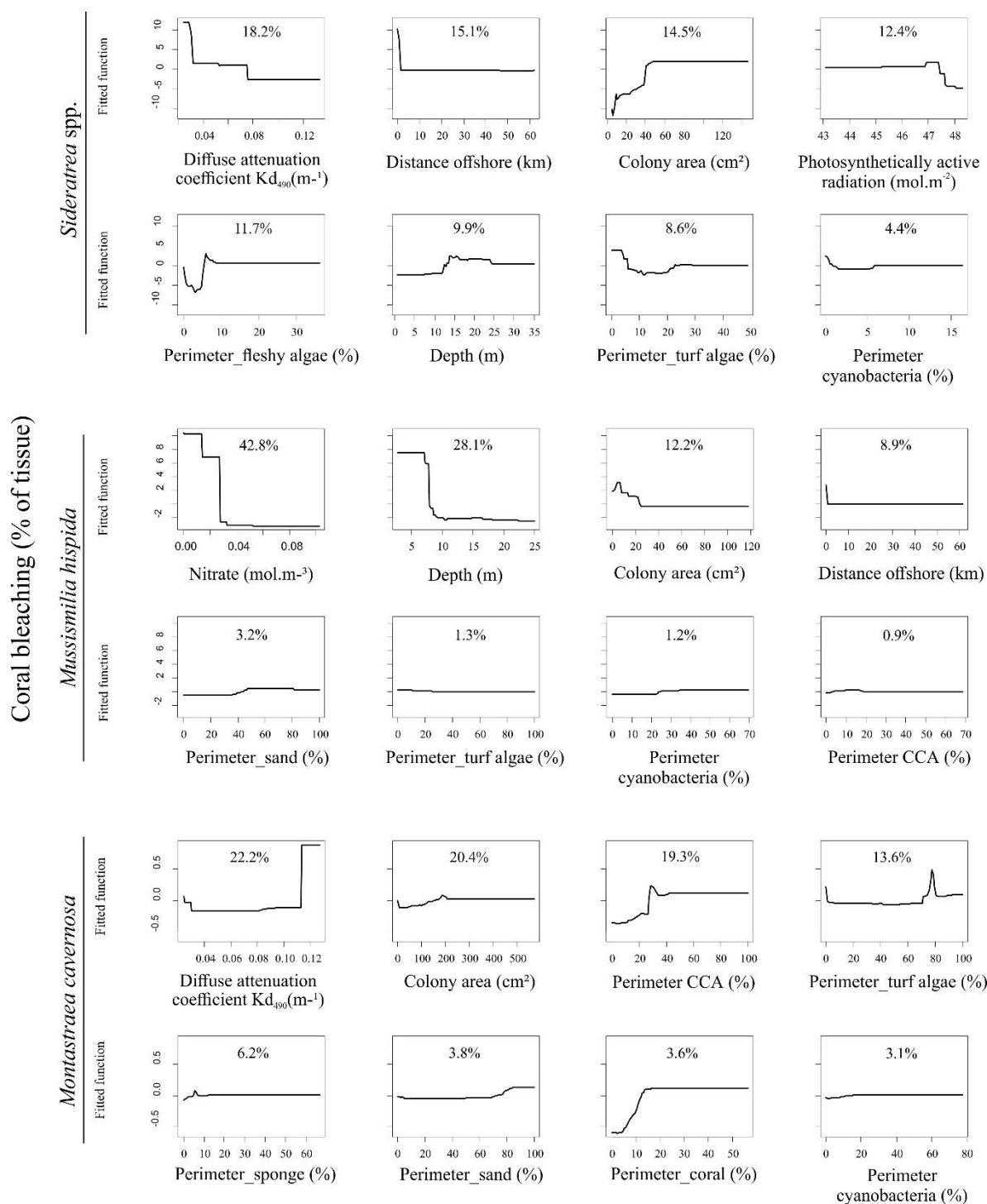
**Figura 5.** Proporção (média  $\pm$  SE) de tecido doente do coral *Siderastrea* spp. em recifes costeiros continentais e oceânicos do Brasil (a) b- Bioerodidores, tumores e doenças em *Siderastrea* spp. em um recife costeiro do Brasil (b).

**Tabela 2.** Número de colônias do coral *Siderastrea* spp. e número de buracos causados por bioerodidores em recifes costeiros e oceânicos do Brasil.

|                                               | Recifes costeiros |          | Recifes oceânicos |          |         |
|-----------------------------------------------|-------------------|----------|-------------------|----------|---------|
|                                               | Paraíba           | Abrolhos | Espírito Santo    | Trindade | Noronha |
| Número de colônias de <i>Siderastrea</i> spp. | 47                | 194      | 6                 | 8        | 88      |
| Colônias com buracos                          | 14                | 138      | 5                 | 0        | 0       |
| Número de buracos                             | 210               | 929      | 80                | 0        | 0       |

Os modelos BRT mostraram mais detalhes sobre os fatores ambientais, bióticos e espaciais que influenciaram na proporção de branqueamento dos três corais (Figura 6). A proporção de branqueamento em *Siderastrea* spp. foi negativamente relacionada com o coeficiente de atenuação difusa ( $KD_{490}$ , proxy para níveis de turbidez) e distância da costa, tendo sido ainda particularmente maior em recifes com pouco mais de 1 km de distância, e positivamente relacionada a área da colônia. A maior interação foi registrada entre o coeficiente de atenuação difusa e PAR (tamanho da interação = 618.83), com maior

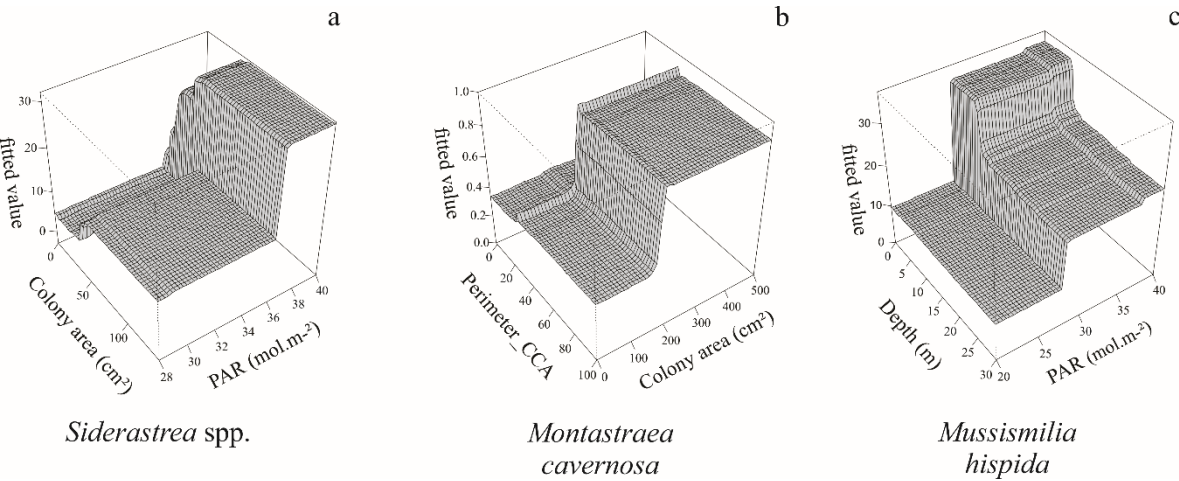
proporção de branqueamento em recifes com  $KD_{490} < 0,06 \text{ mol.m}^{-2}$  e PAR entre 47 e 48  $\text{mol.m}^{-2}$  (Tabela 3, Figura 7a). A proporção de branqueamento em *M. hispida* foi maior em recifes com menores concentrações de nitrato,  $< 0,02 \text{ mol.m}^{-3}$ , áreas relativamente rasas ( $< 9 \text{ m}$  de profundidade) e para colônias com menor área (Figura 6). A maior interação foi encontrada entre concentração de nitrato e profundidade (tamanho da interação = 9283,29) (Tabela 3, Figura 7b). Por fim, a proporção de tecido branqueado em *M. cavernosa* foi maior em colônias situadas em recifes com níveis de turbidez menores que 0,04 e maiores que 0,1  $\text{mol.m}^{-2}$ , em colônias com mais de 200  $\text{cm}^2$  e contato com CCA acima de 30 % (Figura 6). A maior interação foi registrada entre os dois primeiros fatores (tamanho da interação = 21,80) (Tabela 3, Figura 7c).



**Figura 6.** Contribuições relativas (%) de variáveis bióticas, abióticas e espaciais no branqueamento dos corais *Montastraea cavernosa*, *Mussismilia hispida* e *Siderastrea* spp. em recifes costeiros e oceânicos do Brasil, obtidos com árvores de regressão (*Boosted Regression Trees*).

**Tabela 3.** Parâmetros ótimos utilizados nas árvores de regressão (*Boosted Regression Trees*) para explicar o branqueamento dos corais *Montastraea cavernosa*, *Mussismilia hispida* e *Siderastrea* spp. em recifes costeiros e oceânicos do Brasil. Siglas: Bf, *bag-fraction*; lr, *learning rate*; tc, *tree complexity* e CV, *cross validation*.

| Modelos BRT                  | Parâmetros ideais |        |    | Número de árvores | CV <i>deviance</i> (±SE) | Principal interação                         |
|------------------------------|-------------------|--------|----|-------------------|--------------------------|---------------------------------------------|
|                              | bf                | lr     | tc |                   |                          |                                             |
| <i>Siderastrea</i> spp.      | 0,5               | 0,005  | 3  | 700               | 577.43± 62.71            | KD <sub>490</sub> x PAR (618.83)            |
| <i>Mussismilia hispida</i>   | 0,75              | 0,0005 | 4  | 200               | 562.80± 79,80            | Nitrato x Profundidade (9283.29)            |
| <i>Montastraea cavernosa</i> | 0,5               | 0,001  | 5  | 1450              | 7.21± 4.64               | Área da colônia x KD <sub>490</sub> (21.80) |



**Figura 7.** Interação mais forte entre as variáveis preditoras utilizadas nos modelos de branqueamento dos corais *Mussismilia hispida*, *Montastraea cavernosa* e *Siderastrea* spp. em recifes costeiros e oceânicos do Brasil.

## DISCUSSÃO

Este estudo traz informações sobre níveis basais de saúde de *Montastraea cavernosa*, *Mussismilia hispida* e *Siderastrea* spp., três dos mais importantes e abundantes corais construtores dos recifes brasileiros (Francini-Filho et al., 2013; Aued et al., 2018). Nenhuma anomalia térmica importante foi registrada durante o período de estudo. A maioria dos estudos sobre saúde de corais brasileiros enfocou no branqueamento durante ou logo após um período de anomalia térmica (Migoto, 1997; Castro & Pires, 1999; Leão et al., 2003; Leão et al., 2008; Miranda et al., 2013; Banha et al., 2019), diferentemente do presente estudo. Os recifes costeiros continentais exibiram menor proporção de branqueamento que os recifes oceânicos e, conseqüentemente, maior proporção de tecido saudável para *Siderastrea* spp. e *M. hispida*, enquanto que *M. cavernosa* não apresentou diferenças entre essas regiões para as estimativas de vitalidade. Os resultados obtidos pelos modelos do BRT revelaram que, em geral, níveis de turbidez ( $Kd_{490}$ ), concentração de nitrato e área da colônia foram as variáveis que mais importantes para o branqueamento dos três corais estudados.

A maior incidência de branqueamento ocorreu, como esperado, em recifes oceânicos rasos e bem iluminados (com baixos níveis de turbidez). Esse padrão é explicado pela elevada proporção de espécies adaptadas à baixos níveis de intensidade luminosa no Atlântico Sul Ocidental (Mies et al., 2020), e confirma a hipótese de que recifes rasos em ilhas oceânicas apresentam condições subótimas e recifes fundos oceânicos e recifes turvos são refúgios para importantes espécies de corais do Atlântico Sul Ocidental.

### **Abundância dos corais *Siderastrea* spp., *Mussismilia hispida* e *Montastraea cavernosa***

*Montastraea cavernosa* foi a espécie de coral mais abundante no presente trabalho, apresentando maior abundância nos recifes oceânicos, confirmando assim o padrão obtido para estudos em diferentes localidades no Brasil (e.g. Francini-Filho et al., 2013; Grillo et al., 2018; Matheus et al., 2019). Esta espécie possui ampla plasticidade batimétrica, ocorrendo em paredes sombreadas de recifes rasos e em recifes profundos (Fitt & Warner, 1995; Francini-Filho et al., 2013; Morais et al., 2018; Francini-Filho et al., 2019). No arquipélago de Fernando de Noronha os recifes profundos são dominados por *M. cavernosa*

(Matheus et al., 2019). Além disso, ela é encontrada em elevada abundância nos recifes profundos do Atol das Rocas (Amado-Filho et al., 2016) e também está presente nos recifes profundos do conjunto insular de Trindade e Martin Vaz (Pereira-Filho et al., 2011). Espécies pertencentes ao gênero *Montastraea* também são importantes construtores de recifes tropicais do mundo (Knowlton et al., 1992; Jackson, 1992; Maia et al., 2018), compondo um grupo importante por contribuir com processos e serviços ecossistêmicos (Mumby et al., 2008).

*Mussismilia hispida* não apresentou diferenças na abundância entre os recifes costeiros e oceânicos, apesar de apresentar registro de preferência por recifes com pouca incidência luminosa, como microhabitats sombreados de paredes recifais e recifes mais profundos (Correia, 2010; Pereira-Filho et al., 2011; Francini-Filho et al., 2013; Menezes, 2014). *Siderastrea* spp. apresentou maior cobertura nos recifes costeiros continentais. *Siderastrea stellata* é um coral construtor abundante e comumente encontrado em poças e no topo de recifes rasos do Brasil (Castro & Pires, 2001; Costa et al., 2001; Correia, 2010; Francini-Filho et al., 2013; Francini-Filho et al., 2019), porém também possui uma ampla plasticidade batimétrica nesses ambientes, apresentando registros em recifes profundos (Meirelles et al., 2015; Amado-Filho et al., 2016; Morais & Santos, 2018; Francini-Filho et al., 2019). Este coral é conhecido por resistir a estresses ambientais (Leão et al., 2003), como a capacidade de tolerar ambientes recifais com elevada sedimentação e turbidez (Souza & Amaral, 2002; Leão et al., 2003; Castro et al., 2012), como recifes costeiros continentais. Estes recifes possuem maior aporte de sedimentos provenientes de rios (Segal & Casto, 2011) quando comparado às águas oligotróficas das ilhas oceânicas (Longhurst & Pauly, 1987). Tais fatores podem explicar essa maior abundância desse coral nessas áreas costeiras mais turvas.

### **Vitalidade dos corais *Siderastrea* spp., *Mussismilia hispida* e *Montastraea cavernosa***

Em geral, as colônias de *Siderastrea* spp., *M. hispida* e *M. cavernosa* apresentaram maior contato com macroalgas frondosas nos recifes oceânicos, enquanto que o contato com algas epilíticas foi mais frequente em recifes costeiros continentais. Nos recifes oceânicos há uma elevada cobertura de macroalgas (Pereira et al., 2011; Matheus et al., 2019) quando

comparados aos recifes costeiros, os quais apresentam, em contrapartida, maior cobertura de algas epilíticas (Bruce et al., 2012; Francini-Filho et al., 2013; Aued et al., 2018; Capítulo 1). Em um estudo realizado em recifes costeiros brasileiros foi verificado que os corais apresentaram mais interações de contato físico com as algas epilíticas, pois foi o grupo bentônico mais abundante em todas as áreas (Grillo et al., 2018). Logo, os resultados apresentados aqui corroboram o que foi apresentado por Grillo et al. (2018), onde as interações entre as espécies de corais e os organismos bentônicos nos recifes brasileiros são diretamente influenciados pela abundância dos diversos organismos. No entanto, para algumas áreas, como o arquipélago de Fernando de Noronha, foi verificada uma grande diversidade de substratos de entorno, mesmo com a dominância de macroalgas frondosas. Portanto, estudos adicionais sobre o arranjo espacial de diferentes organismos e sua influência na saúde de corais são bem-vindos.

*Siderastrea* spp. e *Mussismilia hispida* apresentaram maior proporção de tecido saudável nos recifes costeiros continentais e, conseqüentemente, maior proporção de colônias branqueadas nos recifes das ilhas oceânicas. Em geral, corais brasileiros estão adaptados à elevada turbidez (Mies et al., 2020). *Siderastrea* spp. e *Mussismilia hispida* possuem a capacidade de tolerar ambientes recifais com elevada sedimentação e turbidez (Leão et al., 2003; Castro et al., 2012). Além disso, *Siderastrea siderea* possui taxas de crescimento superiores quando em condições de maior sedimentação e enriquecimento de nutrientes (Lirman et al., 2008). Espécies de corais pertencentes a família Mussidae são resistentes a elevados níveis de turbidez por possuírem adaptações morfológicas, como forma massiva das colônias e pólipos grandes com capacidade de inflar, dificultando o depósito de sedimento em suas colônias (Schuhmacher, 1977; Loiola et al., 2013). Menezes (2014) também evidenciou que colônias de *M. hispida* apresentaram-se mais saudáveis em recifes costeiros e com elevada sedimentação.

O branqueamento é mais comum e elevado em recifes rasos, apesar de também ocorrer em recifes profundos (Lang et al., 1988; Rocha et al., 2018; Teixeira et al., 2018). Os recifes oceânicos por possuírem águas oligotróficas apresentam maior penetrabilidade da luz através da água (Gattuso et al., 2006; Kirk, 2011), facilitando assim o branqueamento dos corais (Dunne & Brown 1996). Banha et al. (2019) registraram, durante um evento extremo de anomalia térmica, cerca de 80% de branqueamento das colônias de *M. hispida* em recifes

costeiros do sudeste do Brasil. Entretanto, houve menos de 2% de mortalidade dessas colônias, o que reforça a ideia de tolerância dessa espécie a estresses ambientais em recifes costeiros continentais. A maior vitalidade em recifes costeiros e o maior branqueamento em recifes oceânicos dos corais *Siderastrea* spp. e *M. hispida* pode ser explicada pelas adaptações biológicas de cada coral aliada às características do ambiente que as colônias estavam situadas, como as elevadas taxa de sedimentação e turbidez dos recifes costeiros continentais (Leão et al., 2003; Castro et al., 2012). Esta situação evita a elevada irradiação e temperatura diretamente nos corais (van Woesik et al., 2012). Logo, faz com que esses recifes costeiros continentais turvos apresentem características equivalentes a recifes mesofóticos de águas mais profundas (Morgan et al., 2016), o que garante menor susceptibilidade ao branqueamento e mortalidade aos corais brasileiros (Mies et al., 2020).

O modelo de proporção de tecido branqueado em *Siderastrea* spp. revelou que coeficiente de atenuação difusa ( $K_{d490}$ , um representante para os níveis de turbidez) foi a variável explicativa mais importante. O branqueamento desse coral aumenta com a diminuição dos níveis de turbidez nos recifes, em recifes muito próximos da costa, em colônias com maior área e diminui em recifes com elevada PAR. Esse resultado reforça a turbidez como um importante fator estruturador de corais (Leão et al. 2003), bem como para comunidades bentônicas (Capítulo 1).

O maior branqueamento em colônias com maior área corrobora trabalhos que apontam a maior susceptibilidade ao branqueamento em colônias de maiores tamanhos (Baird & Marshall 2002; Shenkar et al., 2005; Coni et al., 2017), o que poderia estar relacionado a processos naturais, como a senescência dos corais (Coni et al., 2017). A luminosidade é um fator importante para a fisiologia e produtividade dos corais (Gattuso et al., 2006, Frade et al., 2008, Ben-Zvi et al., 2015), sendo também principal fonte de energia de produção primária marinha. Entretanto, cada espécie de coral responde de maneira distinta a intensidade da luminosidade, principalmente no que diz respeito a radiação fotossinteticamente ativa (PAR) e radiação ultravioleta (UVR), uma vez que algumas espécies apresentam maiores resistências que outras (Tamir et al., 2019). Por exemplo, *Siderastrea stellata* é uma espécie de coral conhecida por possuir resistência a elevadas temperaturas e incidência direta de luminosidade (Leão et al., 2003; Suggett et al., 2012). No presente trabalho, *Siderastrea* spp. apresentou diminuição da proporção de tecido

branqueado com a PAR maior que  $47 \text{ mol.m}^{-2}$ . Logo, estudos experimentais futuros que avaliem a intensidade e a qualidade de luz na saúde de corais poderiam ajudar a elucidar os processos responsáveis pelos padrões espaciais na abundância e saúde de corais no Brasil.

A proporção de branqueamento de *Mussismilia hispida* diminuiu com o aumento dos níveis de concentração de nitrato, aumento da profundidade, maior área das colônias e com o aumento da PAR. É conhecido na literatura que a elevada concentração de nitrato pode ser prejudicial aos corais (Bruno et al., 2003; Dunn et al., 2012) por modificarem as taxas de crescimento e a densidade de seu esqueleto, por exemplo (Renegar & Riegl, 2005). Além disso, ainda estimulam a proliferação de algas epilíticas, tornando-as mais competitivas contra os corais (Done, 1992; Vermeij et al., 2010). Entretanto, esse nutriente pode aumentar a densidade populacional das zoanxantelas de um coral (Marubini & Davies, 1996). Os corais brasileiros são considerados tolerantes ao enriquecimento por nutrientes, apresentando concentrações de nitrato 2,5 vezes maior quando comparados aos recifes do Indo-Pacífico e Caribe (Mies et al., 2020). Contudo, a relação negativa encontrada entre a proporção de branqueamento de *M. hispida* e a concentração de nitrato parece beneficiar *M. hispida* e precisa ser melhor investigada com estudos experimentais futuros. O excesso de luz pode impactar negativamente os corais, causando-lhes branqueamento (Dunne & Brown, 1996). Portanto, alguns corais brasileiros demonstram preferência por ambientes mais profundos e/ou turvos devido à baixa luminosidade (Mies et al., 2020). Estes corais, principalmente corais da família Mussidae apresentam estratégia morfológicas, fisiológicas e alimentares para conseguirem habitar recifes com pouca luminosidade (Logan, 1988; Pisapia et al., 2012; Loiola et al., 2013). Algumas espécies fazem simbiose com zooxantelas mais eficientes na captação luz nesses ambientes com baixa luminosidade (Iglesias-Pietro et al., 2004). Além disso, há espécies que podem aumentar sua capacidade heterotrófica, obtendo nutrientes oriundos de partículas de sedimentos, como mecanismo compensatório da redução da nutrição pela autotrofia das zooxantelas (Anthony & Fabricius, 2000; Anthony, 2006; Mies et al., 2018). Estudos com corais brasileiros evidenciaram maior vitalidade em recifes mais profundos, corroborando o nosso resultado. Menezes (2014) registrou colônias de *M. hispida* situadas no Banco dos Abrolhos estavam mais saudáveis em recifes com maior profundidade, bem como a prevalência de branqueamento dessa espécie também declinou em recifes mais profundos do sudeste brasileiro (Banha et al., 2019). Coni et al. (2017) também evidenciaram

menor proporção de branqueamento de indivíduos de *Scolymia wellsi* em recifes profundos do Banco dos Abrolhos.

A proporção de tecido saudável e branqueado do coral *M. cavernosa* não diferiu entre recifes costeiros e oceânicos. Além disso, *M. cavernosa* exibiu a menor proporção de tecido branqueado dentre os corais avaliados. Este padrão pode ser explicado pela baixa abundância de *M. cavernosa* em recifes oceânicos rasos e bem iluminados (onde a intensidade de branqueamento é maior) em comparação a *Siderastrea* spp. e *M. hispida* (Capítulo 02). Ademais, sabe-se que esta espécie é conhecida por tolerar elevada temperatura (Fitt & Warmer, 1995), o que pode explicar o menor branqueamento de suas colônias quando comparada aos outros corais.

O coeficiente de atenuação difusa (níveis de turbidez) foi a variável mais importante que afetou a proporção de branqueamento das colônias de *M. cavernosa*, onde apresentou maior branqueamento em níveis muito baixos de turbidez e em níveis elevados, reforçando a importância desse fator para a manutenção da vitalidade dos corais brasileiros. Uma leve relação positiva foi verificada entre o branqueamento de *M. cavernosa* e a área da colônia, corroborando estudos que apontam maior susceptibilidade ao branqueamento para corais maiores (Baird & Marshall, 2002; Shenkar et al., 2005). O branqueamento também foi maior em colônias com maior perímetro em contato com CCA e em colônias com contato de cerca de 80% com algas epilíticas. Embora algumas espécies de CCA possam induzir a metamorfose e servir de assentamento de larvas de corais (Heyward & Negri, 1999; Harrington et al., 2004), outras espécies podem apresentar efeitos negativos aos corais (Keats et al., 1997; Harrington et al., 2004), como uma espécie considerada “coral killer” (*Pneophyllum conicum*) que domina os recifes dos Abrolhos (Amado-Filho et al., 2018). As algas epilíticas são mais comuns em recifes costeiros continentais (Grillo et al., 2018; Aued et al., 2018). Efeitos negativos que as algas epilíticas trazem aos corais são conhecidos na literatura (Birrell et al., 2005; Vermeij et al., 2010), onde elas podem causar mortalidade parcial na área em contato físico com o coral (Alvarado & Acosta, 2009), tornando-as um dos principais competidores dos corais nos recifes (Gómez-Cubillos et al., 2019).

Somente colônias de *Siderastrea* spp. foram registradas com sinais de doenças no presente trabalho. No Brasil, doenças em corais foram registradas pela primeira vez em 2005 com poucos registros de colônias dos corais *Siderastrea* spp., *M. braziliensis* e *M. hispida*

afetadas no Banco dos Abrolhos (Francini-Filho et al., 2008; Francini-Filho et al., 2010) e *M. hispida* no sudeste do Brasil (Banha et al., 2019). Os sinais de doenças encontradas em *Siderastrea* spp. se caracterizaram por regiões rosadas irregulares nos tecidos das colônias (*dark-spot disease*; Francini-Filho et al., 2008). A proporção de tecido do coral afetado por doenças foi maior em colônias situadas em recifes costeiros continentais que oceânicos. Os recifes costeiros são influenciados diretamente pela descarga de rios (Leão et al., 2003) que podem levar poluentes em excesso para estes recifes e aumentar a quantidade de nutrientes. Sabe-se também que há uma elevada cobertura de algas epilíticas (Francini-Filho et al., 2013; Aued et al., 2018) que competem por espaço com os corais (McCook et al., 2001; Birrell et al., 2005; Vermeij et al., 2010; Bulleri et al., 2013). Esse efeito negativo das algas aumenta principalmente quando há enriquecimento de nutrientes nesses recifes, pois dá para elas uma vantagem competitiva sobre os corais (Vermeij et al., 2010). Poluição aliada a proliferação de algas são fatores responsável pela proliferação de doenças em escala local, uma vez que algas funcionam como reservatório de patógenos, facilitando a propagação de doenças (Harvell et al., 1999, 2002; Selig et al., 2006). Estes fatores podem esclarecer o motivo da maior proporção de doenças em colônias de recifes costeiros continentais. Também foi observado a presença de buracos construídos por organismos bioerodidores e de possíveis tumores ao redor desses buracos nas colônias de *Siderastrea* spp. situadas em recifes costeiros continentais. Esses organismos, como poliquetas e bivalves, podem remover a estrutura carbonática do interior do esqueleto do coral (Hutchings, 2008, Rice et al., 2020), enfraquecendo seu esqueleto. De acordo com Rice et al. (2020), a disponibilidade de nutrientes pode estimular a presença desses organismos dentro das colônias de corais, o que explicaria a presença desses registros de bioerodidores apenas colônias costeiras. Tanto a pigmentação rosada quanto a formação dos tumores ao redor dos buracos podem ser resultantes de uma possível resposta inflamatória a invasão desses organismos (Palmer et al., 2008; Hoeksema et al., 2018). Entretanto, a relação entre nutrientes na água, infestação por bioerodidores, tumores e saúde das colônias de *Siderastrea* spp. precisa ser melhor investigada.

Os resultados alcançados pelo presente estudo indicam a adaptação da maioria dos corais avaliados por habitats costeiros continentais sombreados (sedimentados e turvos) e/ou profundos. Apesar de *Montastraea cavernosa* ter apresentado maior abundância nas ilhas,

essa maior abundância pode ser encontrada nos recifes mais profundos (ver Capítulo 2). O branqueamento afetou em maior proporção os corais *Siderastrea* spp. e *M. hispida* situados em recifes rasos e bem iluminados em ilhas oceânicas. Além disso, como era esperado, *M. hispida* apresentou maior vitalidade em ambientes sombreados, como recifes costeiros e em ambientes mais profundos, corroborando nossa hipótese inicial. Nossos resultados representam um importante *baseline* para saúde de corais no Brasil e indicam que espécies especialistas de zonas mesofóticas (e.g. *M. cavernosa*) e/ou adaptadas para viver em águas sombreadas e turvas (e.g. *M. hispida*) podem sobreviver aos impactos do aquecimento global nos refúgios do Atlântico Sul Ocidental (Banha et al., 2019; Mies et al., 2020).

## REFERÊNCIAS

- Alvarado EM, Acosta A (2009) Lesiones naturales y regeneración de tejido en ramets del coral *Montastraea annularis* (Scleractinia: Faviidae) en un arrecife degradado del Caribe Colombiano. *Rev Biol Trop* 57(4):939-954
- Amado-Filho GM, Bahia RG, Mariath R, Jesioneck MB, Moura RL, Bastos AC, Pereira-Filho GH, Francini-Filho RB (2018) Spatial and temporal dynamics of the abundance of crustose calcareous algae on the southernmost coral reefs of the western Atlantic (Abrolhos Bank, Brazil). *Algae* 33:85–99
- Amado-Filho GM, Moura RL, Bastos AC, Francini-Filho RB, Pereira-Filho GH, Bahia RG, et al. (2016) Mesophotic ecosystems of the unique South Atlantic atoll are composed by rhodolith beds and scattered consolidated reefs. *Mar Biodivers* 46:933–936
- Amado-Filho GM, Pereira-Filho GH, Bahia RG, Abrantes DP, Veras PC, Matheus Z (2012) Occurrence and distribution of rhodolith beds on the Fernando de Noronha Archipelago of Brazil. *Aquat Bot* 101: 41–45
- Anthony KRN, Fabricius KE (2000) Shifting roles of heterotrophy and autotrophy in corals energetics under varying turbidity. *J Exp Mar Biol Ecol* 252:221-253
- Anthony KRN (2006) Enhanced energy status of corals on coastal, high-turbidity reefs. *Mar Ecol Prog Ser* 319:111-116

- Aued AW, Smith F, Quimbayo JP, Candido DV, Longo GO, Ferreira CEL et al. (2018) Large-scale patterns of benthic marine communities in the Brazilian Province. PLoS ONE 13(6):e0198452
- Baird AH, Marshall PA (2002) Mortality, growth and reproduction in scleractinian corals following bleaching on the Great Barrier Reef. Mar Ecol Prog Ser 237:133–141 doi:10.3354/meps237133
- Banha TNS, Capel KCC, Kitahara MV, Francini-Filho RB, Francini CLB, Sumida PYG et al. (2019) Low coral mortality during the most intense bleaching event ever recorded in subtropical Southwestern Atlantic reefs. Coral Reefs. doi: 10.1007/s00338-019-01856-y
- Bellwood DR, Hughes TP, Folke C, Nyström M (2004) Confronting the coral reef crisis. Nature 429:827–833
- Ben-Zvi O, Eyal G, Loya Y (2015) Light-dependent fluorescence in the coral *Galaxea fascicularis*. Hydrobiologia 759:15–26 <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2063-6>
- Berkelmans R, De'ath G, Kininmonth S, Skirving WJ (2004) A comparison of the 1998 and 2002 coral bleaching events on the Great Barrier Reef: spatial correlation, patterns, and predictions. Coral Reefs 23:74-83
- Birkeland C (1997) Life and death of coral reefs. Chapman & Hall, New York.
- Birrell CL, McCook LJ, Willis BL (2005) Effects of algal turfs and sediment on coral settlement. Mar Pollut Bull 51:408–414
- Borger JL, Steiner SCC (2005) The spatial and temporal dynamics of coral diseases in Dominica, West Indies. Bull Mar Sci 77(1):137–154
- Brandt ME, McManus JW (2009) Disease incidence is related to bleaching extent in reef-building corals. Ecology 90(10):2859-2867
- Breiman L, Friedman JH, Olshen RA, Stone CJ (1984) Classification and Regression Trees. Wadsworth International Group, Belmont, CA, USA.
- Bruce T, Meireles PM, Garcia G, Paranhos R, Rezende C, Moura RL, Francini-Filho RB, Coni EOC, Vasconcelos AT, Amado-Filho G, Hatay M, Schmieder R, Edwards R, Dinsdale E, Thompson FL (2012) Abrolhos Bank reef health evaluated by means of

- water quality, microbial diversity, benthic cover, and fish biomass data. PLoS ONE 7: e36687
- Brown BE (1997) Coral bleaching: causes and consequences. Coral Reefs 16(2):129-138
- Bruno JF, Petes LE, Harvell CD, Hettinger A (2003) Nutrient enrichment can increase the severity of coral diseases. Ecol Lett 6:1056–1061
- Bruno JF, Selig ER, Casey KS, Page CA, Willis BL, et al. (2007) Thermal stress and coral cover as drivers of coral disease outbreaks. PLoS Biology 5:e124
- Buenau KE, Price NN, Nisbet RM (2011) Local interactions drive size dependent space competition between coral and crustose coralline algae. Oikos 120(6):941–949. doi:10.1111/j.1600-0706.2010.18972.x
- Bulleri F, Couraudon-Re´ale M, Lison de Loma T, Claudet J (2013) Variability in the Effects of Macroalgae on the Survival and Growth of Corals: The Consumer Connection. PLoS ONE 8(11): e79712. doi:10.1371/journal.pone.0079712
- Castro CB, Pires DO (1999) A bleaching event on a Brazilian coral reef. Rev Bras Oceanogr 47(1):87-90
- Castro CB, Pires DO (2001) Brazilian coral reefs: what we already know and what is still missing. Bull Mar Sci 69 (2):357-371
- Castro CB, Segal B, Negrão F, Calderon EN (2012) Four-year monthly sediment deposition on turbid southwestern Atlantic coral reefs, with a comparison of benthic assemblages. Braz J Oceanogr 60:49–63
- Chollett I, Mumby PJ (2012) Predicting the distribution of *Montastraea* reefs using wave exposure. Coral Reefs 31:493–503. <https://doi.org/10.1007/s00338-011-0867-7>
- Coni EOC, Ferreira CM, Meirelles PM, Menezes R, Santana EFC, Moreira ANP, Amado-Filho GM, Ferreira BP, Pereira-Filho GH, Thompson FL, Moura RL, Francini-Filho RB (2017) Modeling abundance, growth and health of the solitary coral *Scolymia wellsi* (Mussidae) in turbid SW Atlantic coral reefs. Mar Biol 164(66)
- Coni EOC, Ferreira CM, Moura RL, Meirelles PM, Kaufman L, Francini-Fillho RB (2012) An evaluation of the use of branching fire-corals (*Millepora* spp.) as refuge by reef fish in the Abrolhos Bank, eastern Brazil. Environ Biol Fishes DOI 10.1007/s10641-012-0021-6

- Correia MD (2010) Scleractinian corals (Cnidaria: Anthozoa) from reef ecosystems on the Alagoas coast, Brazil. *J Mar Biolog Assoc UK* 91:659-668
- Costa CF, Amaral FMD, Sassi R (2001) Branqueamento em *Siderastrea stellata* (Cnidaria, Scleractinia) da praia de Gaibu, Pernambuco, Brasil. *Rev Nordestina Biol* 15(1):15-22
- Cruz ICS, Kikuchi RKP, Longo LL, Creed JC (2014) 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* 1–8
- Dias TLP, Gondim AI (2015) Bleaching in scleractinians, hydrocorals, and octocorals during thermal stress in a northeastern Brazilian reef. *Mar Biodivers* Doi: 10.1007/s12526-015-0342-8
- Done TJ (1992) Phase shifts in coral reef communities and their ecological significance. *Hydrobiol* 247:121–132
- Douglas AE (2003) Coral bleaching-how and why? *Mar Pollut Bull* 46:385-392
- Duarte GAS, Villela HDM, Deocleciano M, Silva D, Barno A et al. (2020) Heat Waves Are a Major Threat to Turbid Coral Reefs in Brazil. *Front Mar Sci* 7. doi:10.3389/fmars.2020.00179
- Dunn JG, Sammarco PW, LaFleur G (2012) Effects of phosphate on growth and skeletal density in the scleractinian coral *Acropora muricata*: A controlled experimental approach. *J Exp Mar Biol Ecol* 411:34-44
- Elith J, Leathwick JR, Hastie T (2008) A working guide to boosted regression trees. *J Anim Ecol* 77:802–813
- Ferreira BP, Maida M (2006) Monitoramento dos recifes de coral do Brasil: situação atual e perspectivas. MMA, Série Biodiversidade, 18:250
- Fitt WK, Warner ME (1995) Bleaching patterns of four species of Caribbean reef corals. *Biol Bull* 189:298–307
- Frade PRP, Bongaerts N, Englebert A, Rogers M, Gonzalez-Rivero M, Hoegh-Guldberg O (2018) Deep reefs of the Great Barrier Reef offer limited thermal refuge during mass coral bleaching. *Nat Commun* 9:3447

- Francini-Filho RB, Moura RL, Thompson FL, Reis RD, Kaufman L, Kikuchi RKP, Leão Z  
MAN (2008) Diseases leading to accelerated decline of reef corals in the largest South  
Atlantic reef complex (Abrolhos Bank, eastern Brazil). *Mar Pollut Bull* 56(5):1008-  
1014
- Francini-Filho RB, Coni ECO, Meirelles PM, Amado-Filho GM, Thompson FL, Pereira-  
Filho GH, Bastos AC, Abrantes DP, Ferreira CM, Gibran FZ, Guth AZ, Sumida PYG,  
Oliveira NL, Kaufman L, Minte-Vera CM, Moura RL (2013) Dynamics of coral reef  
benthic assemblages of the Abrolhos Bank, Eastern Brazil: inferences on natural and  
anthropogenic drivers. *PLoS ONE* 8- e54260
- Francini-Filho RB, Márquez-Velásquez V, Silva MB, Rosa MR, Sumida PYG, Pinheiro  
HTP, Rocha LA, Ferreira CEL, Francini CLB, Rosa RS (2019) Brazil. In: Loya, Y.;  
Puglise, K. Bridge, T. (eds). *Mesophotic Coral Ecosystems. Coral Reefs os the  
World*, vol 12. Springer, Cham
- Francini-Filho RB, Reis RM, Meirelles PM, Moura RL, Thompson FL, Kikuchi RKP,  
Kaufman L (2010) Seasonal prevalence of white-plague like disease on the Brazilian  
endemic reef coral *Mussismilia braziliensis*. *Lat Am J Aquat Res* 38:292-296
- Gattuso JP, Gentili B, Duarte CM, Kleypas JA, Middelburg JJ Antoine D (2006) Light  
availability in the coastal ocean: impact on the distribution of benthic photosynthetic  
organisms and contribution to primary production. *Biogeosciences Discuss* 3:895–  
959
- Glynn PW (1993) Coral-reef bleaching – ecological perspectives. *Coral Reefs* 12:1-17
- Gómez-Cubillos C, Gómez-Cubillos C, Sanjuan-Muñoz A, Zea S (2019 ) Interacciones de  
corales masivos con céspedes algales y otros organismos en arrecifes del Parque  
Nacional Natural Tayrona. *Bol Invest Mar Cost* 48 (2):143-171
- Gove JM, Williams GJ, McManus MA, Heron SF, Sandin SA, Vetter OJ, Foley DG (2013)  
Quantifying climatological ranges and anomalies for Pacific coral reef ecosystems.  
*PloS ONE* 8(4):e61974
- Grillo AC, Bonaldo RM, Segal B. 2018. Physical contact interactions with scleractinian  
corals in hard substrate communities. *Mar Ecol* 39:e12482  
<https://doi.org/10.1111/maec.12482>

- Harrington L, Fabricius K, De'ath G, Negri A (2004) Recognition and selection of settlement substrata determine postsettlement survival in corals. *Ecology* 85(12):3428–3437 doi:10.1890/04-0298
- Harvell CD, Kim K, Burkholder JM, Colwell RR, Epstein PR, Grimes DJ, Hofmann EE, Lipp EK, Osterhaus ADME, Overstreet RM, Porter JW, Smith GW, Vasta GR (1999) Emerging marine diseases: climate links and anthropogenic factors. *Science* 285:1505–1510
- Harvell CD, Mitchell CE, Ward JR, Altizer S, Dobson AP, Ostfeld RS, Samuel MD (2002) Climate warming and disease risk for terrestrial and marine biota. *Science* 296:2158–2162
- Heyward AJ, Negri AP (1999) Natural inducers for coral larval metamorphosis. *Coral Reefs* 18:273–279 <https://doi.org/10.1007/s003380050193>
- Hoegh-Guldberg O (1999) Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Mar Freshwater Res* 50:839–866
- Hoegh-Guldberg O, Mumby PJ, Hooten AJ, Steneck RD, Greenfield P, Gomez ED et al. (2007). Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science* 318:1737–1742.
- Hoeksema BW; Ten Hove HA; Berumen ML (2018) A three-way association causing coral injuries in the Red Sea. *Bulletin of Marine Science* 94(4):1525-1526(2)
- Hughes TP (1994) Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* 265:1547-1551
- Hughes TP, Kerry JT, Álvarez-Noriega M, Álvarez-Romero JG, Anderson KD et al. (2017) Global warming and recurrent mass bleaching of corals. *Nature* 543(7645):373–377. doi:10.1038/nature21707
- Hughes TP, Kerry JT, Baird AH, Connolly SR, Dietzel A, et al. (2018b). Global warming transforms coral reef assemblages. *Nature* 556:492–96. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0041-2>
- Hutchings P (2008) Role of polychaetes in bioerosion of coral substrates. Springer-Verlag, Berlin.

- Iglesias-Prieto R, Beltrán VH, LaJeunesse TC, Reyes-Bonilla H, Thomé PE (2004) Different algal symbionts explain the vertical distribution of dominant reef corals in the eastern Pacific. *Proc R Soc Lond* 271:1757–1763
- Jackson JBC (1992) Pleistocene perspectives on coral reef community structure. *Am Zool* 32:719–731
- Keats DW, Knight MA, Pueschel CM (1997) Antifouling effects of epithallial shedding in three crustose coralline algae (Rhodophyta, Corallinales) on a coral reef. *J Exp Mar Biol Ecol* 213:281–293
- Kline DI, Kuntz NM, Breitbart M, Knowlton N, Rohwer F (2006) Role of elevated carbon levels and microbial activity in coral mortality. *Mar Ecol Prog Ser* 314:119–125
- Knowlton N, Weil E, Weigt LA, Guzman HM (1992) Sibling species in *Montastraea annularis*, coral bleaching, and the coral climate record. *Science* 255:330–333
- Kohler KE, Gill SM (2006) Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): A Visual Basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. *Comput and Geosci* 32(9):1259–1269.
- Kühlmann DHH (1988) The sensitivity of coral reefs to environmental pollution. *Ambio* 17(1):13–21
- Lang JC, Wicklund RI, Dill RF (1988) Depth-and habitat-related bleaching of zooxanthellate reef organisms near Lee Stocking Island, Exuma Cays, Bahamas. *Proc 6th Int Coral Reef Symp* 3:269–274
- Lapointe BE, Langton R, Bedford BJ, Potts AC, Day O, Hu C (2010) Land-based nutrient enrichment of the Buccoo Reef Complex and fringing coral reefs of Tobago, West Indies. *Mar Pollut Bull* 60(3):334–343
- Leão ZMAN, Kikuchi RKP (2001) “The Abrolhos reefs of Brazil,” in *Coastal Marine Ecosystems of Latin America*, eds U. Seeliger and B. Kjerfve (Berlin: Springer-Verlag), 83–96. doi: 10.1007/978-3-662-04482-7\_7
- Leão ZMNA, Kikuchi R, Testa V (2003) Corals and coral reefs of Brazil. In: Cortez Jorge, editor. *Latin American coral reefs*. Amsterdam: Elsevier. pp. 9–52
- Leão ZMAN, Kikuchi RKP, Oliveira MDM (2008) Branqueamento de corais nos recifes da Bahia e sua relação com eventos de anomalias térmicas nas águas superficiais do oceano. *Biota Neotropica* 8(3):69–82

- Logan A (1988) Sediment-shifting capability in the recent solitary coral *Scolymia cubensis* (Milne-Edwards and Haime) from Bermuda. *Bull Mar Sci* 43(2):241-248
- Loiola M, Oliveira MDM, Kikuchi RKP (2013) Tolerance of Brazilian brain coral *Mussismilia braziliensis* to sediment and organic matter inputs. *Mar Pollut Bull* 77:55-62
- Longhurst AR, Pauly D (1987) *Ecology of Tropical Oceans*. San Diego: Academic Press. 407 pp
- Maia HÁ, Moraes RA, Quimbayo JP, Dias MS, Sampaio CLS, Ferreira et al. (2018) Spatial patterns and drivers of fish and benthic reef communities at São Tomé Island, Tropical Eastern Atlantic. *Mare Ecol* 39(6):e12520
- Maida M, Ferreira BP (1997) Coral reefs of Brazil: An overview. *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp.*, Panamá 1:263-274
- Marques LS, Ulbrich MNC, Ruberti E, Tassinari CG (1999) Petrology, geochemistry and Sr-Nd isotopes of the Trindade and Martin Vaz volcanic rocks (Southern Atlantic Ocean). *J Volcanol Geotherm* 93:191-216
- Matheus Z, Francini-Filho RB, Pereira-Filho GH, Moraes FC, Moura RL, Brasileiro PS, Amado-Filho GM (2019) Benthic reef assemblages of the Fernando de Noronha Archipelago, tropical South-west Atlantic: Effects of depth, wave exposure and cross-shelf positioning. *PLoS ONE*, 14(1):e0210664. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0210664>
- McClanahan T, Polunin N, Done T (2002) Ecological states and the resilience of coral reefs. *Conserv Ecol* 6(2):18
- McCook LJ, Jompa J, Diaz-Pulido G (2001) Competition between corals and algae on coral reefs: a review of evidence and mechanisms. *Coral Reefs* 19:400-417
- Meirelles PM et al. (2015) Baseline assessment of mesophotic reefs of the Vitória-Trindade Seamount Chain based on water quality, microbial diversity, benthic cover and fish biomass data. *PLoS ONE* 10:1–22
- Menezes R (2014) Dinâmica espaço-temporal da abundância, crescimento e saúde do coral endêmico do Brasil *Mussismilia hispida* (Scleractinia) no Banco dos Abrolhos, BA. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas, Zoologia), Universidade Federal da Paraíba. João Pessoa, p. 85.

- Menezes NM, Neves EG, Barros F, Kikuchi RKP, Johnsson R (2013) Intracolony variation in *Siderastrea* de Blainville, 1830 (Anthozoa, Scleractinia): taxonomy under challenging morphological constraints. *Biota Neotropica* 13:108-116
- Mies M, Francini-Filho RB, Zilberberg C, Garrido AG, Longo GO, Laurentino E, Güth AZ, Sumida PYG, Banha TNS (2020) South Atlantic Coral Reefs Are Major Global Warming Refugia and Less Susceptible to Bleaching. *Front Mar Sci* 7:514. doi: 10.3389/fmars.2020.00514
- Mies M, Güth AZ, Tenório AA, Banha TNS, Waters LG, Polito PS, Taniguchi S, Bícago MC, Sumida PYG (2018) In situ shifts of predominance between autotrophic and heterotrophic feeding in the reef-building coral *Mussismilia hispida*: an approach using fatty acid trophic markers. *Coral Reefs* 37:677. doi:10.1007/s00338-018-1692-z
- Migotto AE (1997) Anthozoan bleaching on the southeastern coast of Brazil in the summer of 1994. In Proc. Intern. Conference on Coelenterate Biology, 6, 1995. ICCB, Leeuwenhorst, p.329-335
- Miranda RJ, Cruz ICS, Leão ZMAN (2013) Coral bleaching in the Caramuanas reef (Todos os Santos bay, Brazil) during the 2010 El Niño event. *Lat Amer J Aquat Res* 41(2):351-360
- Morais J, Santos BA (2018) Limited potential of deep reefs to serve as refuges for tropical Southwestern Atlantic corals. *Ecosphere* 9(7)
- Morgan KM, Perry CT, Smithers SG, Johnson JA, Daniell JJ (2016) Evidence of extensive reef development and high coral cover in nearshore environments: implications for understanding coral adaptation in turbid settings. *Sci Rep* 6:29616
- Muller EM, Rogers CS, Spitzack AS, van Woesik R (2008) Bleaching increases likelihood of disease on *Acropora palmata* (Lamarck) in Hawksnest Bay, St John, US Virgin Islands. *Coral Reefs* 27(1):191-195
- Mumby PJ, Broad K, Brumbaugh DR, Dahlgren CP, Harborne AR, Hastings A, Holmes KE, Kappel CV, Micheli F, Sanchirico JN (2008) Coral reef habitats as surrogates of species, ecological functions, and ecosystem services. *Conserv Biol* 22:941–95

- Nordemar I, Nyström M, Dizon R (2003) Effects of elevated seawater temperature and nitrate enrichment on the branching coral *Porites cylindrical* in the absence of particulate food. *Mar Biol* 142:669–677
- Ortiz JC, Gomez-Cabrera MDC, Hoegh-Guldberg O (2009) Effect of colony size and surrounding substrate on corals experiencing a mild bleaching event on Heron Island reef flat (southern Great Barrier Reef, Australia). *Coral Reefs* 28:999–1003
- Palmer CV, Mydlarz LD, Willis BL (2008) Evidence of an inflammatory-like response in non-normally pigmented tissues of two scleractinian corals. *Proc. R. Soc. B-Biol Sci* 275:2687–2693
- Paulay G (1997) Diversity and distribution of reef organisms. Pages 298–353 in C. Birkeland. *Life and death of coral reefs*. Chapman and Hall, New York
- Pereira-Filho G, Amado-Filho G, Guimarães S, Moura RL, Sumida P, Abrantes DP et al. (2011) Reef fish and benthic assemblages of the Trindade and Martin Vaz island group, Southwestern Atlantic. *Braz J Oceanogr* 59:201–212
- Pisapia C, Hennige SJ, Haapkylä J, Matteucci R & Smith DJ (2012) Morphological changes in polyp structure of massive coral species in clear and turbid waters. *Bulletin of Marine Science*, 88(1): 183-191.
- Pittman WC III, Cande S, LaBrecque J, Pindell J (1993) Fragmentation of Gondwana: the separation of Africa from South America. *Biological relationships between Africa and South America* (ed. by P. Goldblatt), pp. 15–34. Yale University Press, New Haven.
- Quimpo TJR, Requilme JNC, Gomez EJ, Sayco SLG, Tolentino MPS, Cabaita PC (2020) Low coral bleaching prevalence at the Bolinao-Anda Reef Complex, northwestern Philippines during the 2016 thermal stress event. *Mar Pollut Bull* 160:111567. doi:10.1016/j.marpolbul.2020.111567
- Renegar DA, Riegl BM (2005) Effect of nutrient enrichment and elevated CO<sub>2</sub> partial pressure on growth rate of Atlantic scleractinian coral *Acropora cervicornis*. *Mar Ecol Prog Ser* 293:69–76
- Ribeiro FV, Sá JA, Fistarol GO, Salomon PS, Pereira RC, Souza MLAM, Neves LM, Amado-Filho GM, Francini-Filho RB, Salgado LT, Bastos AC, Pereira-Filho GH, Moraes FC, Moura RL (2018) Long-term effects of competition and environmental

- drivers on the growth of the endangered coral *Mussismilia braziliensis* (Verril, 1867) PeerJ 6:e5419
- Rice MM, Maher RL, Correa AMS et al. (2020) Macroborer presence on corals increases with nutrient input and promotes parrotfish bioerosion. Coral Reefs 39:409–418. <https://doi.org/10.1007/s00338-020-01904-y>
- Rocha LA, Rosa IL, Rosa RS (1998) Peixes recifais da costa da Paraíba, Brasil. Rev Bras Zool 15:553–566
- Rowan R (2004) Thermal adaptation in reef coral symbionts. Nature 430:742
- Schuhmacher H (1977) Ability in fungiid corals to overcome sedimentation. Proc 3th Int Coral Reef Sym 1:503-509.
- Segal B, Castro CB (2011) Coral community structure and sedimentation at different distances from the coast of the Abrolhos Bank, Brazil. Brazil J Oceanogr 59(2):119–129
- Selig ER, Casey KS, Bruno JF (2010) New insights into global patterns of ocean temperature anomalies: implications for coral reef health and management. Global Ecol Biogeogr 19(3):397–411. doi:10.1111/j.1466-8238.2009.00522.x
- Shenkar N, Fine M, Loya Y (2005) Size matters: bleaching dynamics of the coral *Oculina patagonica*. Mar Ecol Prog Ser 294:181–188. doi:10.3354/meps294181
- Smith JE, Shaw M, Edwards RA, Obura D, Pantos O, Sala E, Sandin SA, Smriga S, Hatay M, Rohwer FL (2006) Indirect effects of algae on coral: algae-mediated, microbe-induced coral mortality. Ecology Letters 9(7):835-845
- Souza CA, Amaral FD (2002) Variação morfométrica de algumas espécies de corais Mussidae (Cnidaria, Anthozoa) do Brasil. Trop Oceanogr 30:23–36
- Suggett DJ, Kikuchi RKP, Oliveira MDM, Spanó S, Carvalho R, Smith DJ (2012) Photobiology of corals from Brazil's near-shore marginal reefs of Abrolhos. Mar Biol 159:1461-1473
- Tamir R, Eyal G, Kramer N, Laverick JH, Loya Y (2019) Light environment drives the shallow-to-mesophotic coral community transition. Ecosphere 10:e02839
- Teixeira CD, Leitão RLL, Ribeiro FV, Moraes FC, Neves LM, Bastos AC, Pereira-Filho GH, Kampel M, Salomon PS, Sa´ JA, Falsarella LN, Amario M, Abieri ML, Pereira RC, Amado-Filho GA, Moura RL (2019). Sustained mass coral bleaching (2016–2017) in

- Brazilian turbid-zone reefs: taxonomic, cross-shelf and habitat-related trends. *Coral Reefs* doi:10.1007/s00338-019-01789-6
- ter Braak CJF, Smilauer P (2002) CANOCO. Reference manual and CanoDraw for Windows User's guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Microcomputer Power (Ithaca, NY, USA), 500 pp.
- Tyberghein L, Verbruggen H, Pauly K, Troupin C, Mineur F De, Clerck O (2012) Bio-ORACLE: a global environmental dataset for marine species distribution modelling. *Glob Ecol Biogeogr* 21:272–281
- Venn AA, Loram JE, Douglas AE (2008) Photosynthetic symbioses in animals. *Journal of Experimental Botany* 59:1069-1080
- Vermeij MJA, Moorselaar IV, Engelhard S, Hörnlein C, Vonk SM, Visser PM (2010) The effects of nutrient enrichment and herbivore abundance on the ability of turf algae overgrow coral in the Caribbean. *PLoS ONE* 5(12):e14312. doi:10.1371/journal.pone.0014312
- Voss JD, Richardson LL (2006) Coral diseases near Lee Stocking Island, Bahamas: patterns and potential drivers. *Diseases of Aquatic Organisms* 69:33–40
- Yellowlees D, Rees TAV, Leggat W (2008) Metabolic interactions between algal symbionts and invertebrate hosts. *Plant Cell Environ* 31:679-694
- WeisVM (2008) Cellular mechanisms of Cnidarian bleaching: stress causes the collapse of symbiosis. *J Exp Biol* 211:3059-3066
- Wiedenmann J, D'Angelo C, Smith EG, Hunt AN, Legiret FE, Postle AD, Achterberg EP, (2012) Nutrient enrichment can increase the susceptibility of reef corals to bleaching. *Nat Clim, Chang*, doi: 10.1038/nclimate1661
- Wild C, Hoegh-Guldberg O, Naumann MS, Colombo-Pallotta MF, Ateweberhan M, Fitt WK, Iglesias-Preto R, Palmer C, Bythell JC, Ortiz JC, Loya Y, van Woesik R (2010) Climate change impedes scleractinian corals as primary reef ecosystem engineers. *Mar Freshw Res* 62:205–215
- Williams GJ, Aeby GS, Cowie ROM, Davy SK (2010) Predictive modeling of coral disease distribution within a reef system. *PloS one* 5(2):e9264

- Wismer S, Hoey AS, Bellwood DR (2009) Cross-shelf benthic community structure on the Great Barrier Reef: relationships between macroalgal cover and herbivore biomass. *Mar Ecol Progr Ser* 376:45–54
- Work TM, Aeby GS (2006) Systematically describing gross lesions in corals. *Dis Aquat Org* 70:155-160
- Zar JH (2010) *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, New Jersey
- Zepp RG, Shank GC, Stabenau E, Patterson KW, Cyterski M, Fisher W, Bartels E, Anderson SL (2008) Spatial and temporal variability of solar ultraviolet exposure of coral assemblages in the Florida Keys: Importance of colored dissolved organic matter. *Limnol Oceanogr* 53(5):1909-1922

## 8. CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente trabalho disponibilizou dados integrativos sobre a composição e distribuição espacial de diferentes comunidades bentônicas recifais costeiras e oceânicas rasas (0-30 m) e fundas (30-60 m) do Atlântico Sul Ocidental por meio de técnicas de classificação de comunidades e dados de sensoriamento remoto. Além disso, demonstrou a influência de variáveis ambientais na distinção destas comunidades e na abundância de diferentes grupos bentônicos. Foram identificadas dez comunidades bentônicas distintas em recifes rasos costeiros e oceânicos do Brasil, as quais são, de forma geral, dominadas por algas epilíticas e macroalgas frondosas.

A turbidez (coeficiente de atenuação difusa) foi o principal fator estruturador das comunidades de recifes bentônicos, com a ocorrência de dois grupos principais: um com águas claras (dominado por macroalgas frondosas) e outro com águas turvas (dominado por algas epilítica).

A profundidade separou as comunidades encontradas em recifes de águas claras as quais foram constituídos por três comunidades situadas em recifes mais profundos que 4,5 m e duas em recifes mais rasos que 4,5 m. Em relação aos organismos que compõe as comunidades únicas, nossa hipótese inicial era que as algas epilíticas e macroalgas frondosas seriam mais abundantes em áreas rasas e iluminadas. Entretanto, esse resultado foi corroborado apenas para as macroalgas. As algas epilíticas foram mais abundantes em recifes costeiros rasos e turvos. Como esperado, a abundância de esponjas exibiu relações positivas com a profundidade, possivelmente devido à maior disponibilidade de alimento (picoplâncton) em regiões mais profundas e frias, tendo sido, portanto, mais abundantes também em recifes costeiros subtropicais.

Seis das 14 espécies de corais escleractineoss (*Agaricia humilis*, *Favia grvida*, *M. braziliensis*, *Mussismilia harttii*, *Mussismilia hispida* e *Porites astreoides*) foram relativamente mais abundantes nos recifes de águas turvas que nos de águas claras, com o restante espécies não apresentando diferenças entre esses recifes. A falta de diferença para algumas espécies (por exemplo, *M. cavernosa*) foi devido a sua abundância semelhante em ambos os recifes rasos eturvos rasos e recifes de águas claras mais profundos. Estes resultados corroboram a natureza fotofóbica de alguns corais brasileiros.

Foi registrado o padrão oposto ao esperado com relação a distância dos recifes da costa e aos recifes profundos (próximos da quebra da plataforma) presumivelmente devido a variações nos micro-habitats amostrados apenas no Banco dos Abrolhos (topo vs parede). Essa variável deveria ser incluída nos nossos modelos de abundância dos organismos bentônicos, especialmente para os corais, uma vez que o hábitat de parede possui características (inclinação e sombreamento) que favorecem o estabelecimento de corais fotofóbicos e de outros organismos bentônicos que preferem locais com menor incidência de luz direta. Além do micro-habitats, a inserção de outras variáveis bióticas (e.g. níveis de herbivoria) e abiótica (e.g. hidrodinamismo) também é importante em estudos futuros.

A profundidade e temperatura também tiveram influência significativa na estratificação de comunidades bentônicas recifais rasas e mesofóticas de ilhas oceânicas (0-60 m), tendo sido identificadas cinco comunidades únicas nesses recifes. Além disso, revelou-se um ponto de quebra entre as comunidades rasas e fundas aos 12,5 m, não tendo sido registrada mudanças significativas aos 30 m de profundidade como apontado em estudos anteriores. Como esperado, as comunidades fundas apresentaram maiores abundâncias de corais fotofóbicos, algas calcárias incrustantes (CCA) e esponjas. As macroalgas frondosas foram abundantes em todas as profundidades, mas dominaram os recifes rasos, provavelmente devido a elevada disponibilidade de luz em águas oligotróficas oceânicas. O conceito estabelecido dos recifes mesofóticos deve ser empregado com base ecológica e não com base na classificação atualmente estabelecida pela literatura e/ou com base no alcance do mergulho recreacional. Além de variar junto com a profundidade, a temperatura está diretamente relacionada com a dinâmica da termoclina e ressurgência encontradas nas ilhas estudadas. Portanto, o limite de profundidade amplamente aceito para separação entre comunidades recifais rasas e mesofóticas (30 m) não é universal, uma vez que pode não refletir a realidade ecológica e dinâmica ambiental de cada localidade.

Por fim, níveis de turbidez ( $K_{d490}$ ), concentração de nitrato e área da colônia foram as variáveis que mais influenciaram na proporção de tecido afetado por branqueamento dos corais construtores *Siderastrea* spp., *M. hispida* e *M. cavernosa*, com as duas primeiras tendo sido mais afetadas. A maior incidência de branqueamento ocorreu, como esperado, em recifes oceânicos rasos e bem iluminados, confirmando a hipótese de que recifes rasos em

ilhas oceânicas apresentam condições subótimas e recifes fundos oceânicos são potenciais refúgios para corais fotofóbicos, como *M. cavernosa* e *M. hispida*. Nossos dados indicam que espécies especialistas de zonas mesofóticas (e.g. *M. cavernosa*) e/ou adaptadas para viver em águas sombreadas e turvas (e.g. *M. hispida*) poderiam sobreviver aos impactos do aquecimento global nos refúgios do Atlântico Sul Ocidental.

Este trabalho demonstra que a aplicação de ferramentas de classificação é útil em estudos sobre comunidades bentônicas em largas escalas espaciais e no entendimento das variáveis ambientais que discriminam comunidades únicas. Nossos resultados fornecem também um importante *baseline* sobre a saúde de corais no Brasil em anos sem anomalias térmicas (*background bleaching levels*), o qual ajudará a estimar a magnitude e extensão de eventos futuros de branqueamento em massa. Em conjunto, os dados desta tese fornecem uma importante linha de base sobre a estrutura de diferentes comunidades bentônicas e saúde de corais no Brasil, os quais poderão subsidiar avaliações futuras mais robustas sobre o papel potencial dos recifes brasileiros como refúgios para espécies especialistas de zonas mesofóticas e/ou adaptadas para viver em águas sombreadas e turvas frente aos impactos futuros do aquecimento global.