

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
COMISSÃO DE GRADUAÇÃO DO CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
TRABALHO DE CONCLUSÃO DE CURSO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Joyce Rejis Baptista

**Modelagem do nicho ecológico de *Chiropsalmus quadrumanus* (Cnidaria, Cubozoa)
no Oceano Atlântico Ocidental**

Porto Alegre

2014

Joyce Rejis Baptista

Modelagem do nicho ecológico de *Chiropsalmus quadrumanus* (Cnidaria, Cubozoa) no Oceano Atlântico Ocidental

Trabalho de Conclusão de Curso submetido à COMGRAD do Curso de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como requisito parcial para a obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Fernando Gertum Becker

Co-orientador: Prof. Dr. Antonio Carlos Marques,
Universidade de São Paulo (USP)

Porto Alegre

2014

RESUMO

A distribuição espacial dos cubozoários é pouco conhecida, especialmente em escalas geográficas mais amplas, como províncias e ecorregiões. *Chiropsalmus quadrumanus* Müller, 1859 é uma espécie distribuída no Atlântico oeste, desde a Carolina do Norte (EUA; 35°N) até Santa Catarina (Brasil; 23°S) e esta pode ser formada por espécies crípticas ao longo de sua distribuição. A modelagem de nicho ecológico e o ENMTools foram utilizados para caracterizar a ocorrência potencial da espécie em relação a evidências de metapopulações ou linhagens crípticas ao longo do oceano Atlântico Ocidental. Os resultados sugerem a existência de três nichos ecológicos diferentes, um na América do Norte (EUA), outro do Caribe até Rio de Janeiro (BR) e, por fim, o de São Paulo até Santa Catarina.

ABSTRACT

The spatial distribution of cubozoan organisms is poorly known, especially in wider geographical scales, such as provinces and ecoregions. *Chiropsalmus quadrumanus* Müller, 1859 is a specie distributed in the western Atlantic, from North Carolina (USA, 35° N) to Santa Catarina (Brazil, 23° S) and it may consist on several cryptic species throughout its distribution. The ecological niche modeling and ENMTools were used to characterize the potential occurrence of the specie in relation to evidence of metapopulation or cryptic lineages along the western Atlantic Ocean. The results suggest the existence of three different ecological niches, one at North America (USA), another from the Caribbean to Rio de Janeiro (BR), and the last from São Paulo to Santa Catarina (BR).

SUMÁRIO

1 Introdução	5
2 Material & Métodos	9
3 Resultados	16
4 Discussão	27
Referências	30
Anexos	34

1 INTRODUÇÃO

O ambiente marinho parece ser homogêneo, contínuo e com poucas barreiras físicas (Floeter *et al.*, 2009). Sua região costeira, ou nerítica, apresenta maior variedade de habitats que a de mar aberto, ou pelágica (Gray, 1997; Watson *et al.*, 2011), o que, evidentemente, influencia na composição faunística. Essas composições faunísticas são a base para estudos de biogeografia marinha e de fatores ecológicos moduladores da diversidade (Bentlage *et al.*, 2009; Miranda & Marques, 2011). Análises integradas desses fatores podem produzir hipóteses de áreas marinhas com uma identidade comum. Províncias marinhas, por exemplo, são unidades que apresentam biotas distintas entre si, definidas por afinidades históricas ou ecológicas que ocorreram (e, eventualmente, ainda ocorrem) na região, incluindo características geomorfológicas, hidrográficas ou geoquímicas (Spalding *et al.*, 2007; Briggs & Bowen, 2012).

Evolutivamente, em teoria, a extensão da distribuição de uma espécie dentro de uma região biogeográfica será derivada de atributos específicos, como sua origem filogenética, ciclo de vida, capacidade de dispersão, tolerância ecofisiológica, disponibilidade de habitat e interações bióticas adequadas (Sale *et al.*, 2006). Dentre os fatores ambientais que podem influenciar na distribuição das espécies marinhas, e que são utilizados na análise de províncias biogeográficas, estão temperatura, salinidade, profundidade e correntes oceânicas (Spalding *et al.*, 2007; Dambach & Rödder, 2010; Bentlage *et al.*, 2013).

No estudo de linhagens específicas crípticas ou em processo incipiente de especiação, inferências sobre as distribuições podem estar baseadas em características morfológicas, moleculares, comportamentais e singularidades ecológicas (De Queiroz, 2007; Raxworthy *et al.*, 2007; Miranda *et al.*, 2011). Algumas espécies previamente consideradas pantropicais são, de fato, complexos de espécies crípticas (Knowlton, 2000), em especial para Cnidaria:Scyphozoa (Dawson & Jacobs, 2001; Holland *et al.*, 2004), embora haja casos de distribuições geográficas amplas (e.g., dados filogeográficos de *Alatina alata* (Cnidaria, Scyphozoa), A.G. Collins, com. pes.).

Embora diversas espécies de medusas (Medusozoa) sejam abundantes em comunidades neríticas, sua distribuição espacial em grandes extensões é pouco conhecida (Doyle *et al.*, 2007). A distribuição dos cubozoários, a classe menos rica de

Cnidaria, é um exemplo dessa documentação insuficiente em escalas geográficas mais amplas, tais como províncias e ecorregiões (cf. Migotto & Marques, 2003; Morandini *et al.*, 2005; Bentlage *et al.*, 2010). Essa carência de informações resulta de uma gama de fatores, tais como biológicos (e.g., como dimensões, ciclos de vida), ecológicos (e.g., distribuições não agregada), técnicas de estudo pouco desenvolvidas (Gómez-Aguirre, 1986; Nogueira & Haddad 2006), insuficiência amostral em escala geográfica ou temporal (como se observa em Miloslavich *et al.*, 2010), e mesmo devido à insuficiência de taxonomistas (Morandini *et al.*, 2005; Marques & Lamas, 2006; Haddad & Marques, 2009).

Cubozoários são caracterizados por umbrelas cúbicas (Mayer, 1910), olhos complexos (Coates, 2003), pedálios e ciclo de vida com metamorfose do pólipó (Marques & Collins, 2004). As medusas possuem tamanhos variados (Kingsford & Mooney, 2014), mas seus pólipos são geralmente pequenos e inconspícuos (Werner, 1975). Espécies do grupo ocorrem principalmente em regiões tropicais e subtropicais (Bentlage *et al.*, 2009), associados a estuários, águas costeiras e recifes de corais (Kingsford & Mooney, 2014).

Dentre os cubozoários, *Chiropsalmus quadrumanus* Müller, 1859 é uma espécie distribuída no Atlântico oeste, desde a Carolina do Norte (EUA; 35°N) até Santa Catarina (Brasil; 23°S) (Mayer, 1910; Vannucci, 1954; Guest, 1959). Ocorrências nos oceanos Pacífico e Índico são duvidosas (Gershwin, 2006; Calder, 2009), evidenciando a necessidade de revisão taxonômica da espécie (Calder, 2009). No Atlântico, amostragens fragmentadas e não sistematizadas demonstram um padrão de ocorrência com variação temporal e espacial da abundância, limitando estudos ecológicos mais focados (Kingsford *et al.*, 2012; Kingsford & Mooney, 2014), embora haja estudos sobre fatores que influenciam a distribuição de medusas em geral (Bentlage *et al.*, 2009, 2013). *Chiropsalmus quadrumanus* pode conter espécies crípticas ao longo de sua distribuição (Gershwin, 2006; Calder, 2009), inclusive com suporte molecular (Bentlage *et al.*, 2009; Mejía, 2011; para marcadores nucleares e ribossomais) e morfológico (Calder & Peters, 1975; Marques *et al.*, 1997; para tamanho e distribuição dos nematocistos). Os padrões sugeridos por esses estudos refletem metapopulações ou, eventualmente, uma especiação incipiente.

Metodologias baseadas na caracterização de nichos ecológicos fundamentais têm sido propostas para inferências da distribuição potencial de espécies com dados escassos (Barreto, 2008; Bentlage *et al.*, 2009, 2013; Dambach & Rödder, 2010). O nicho ecológico (Hutchinson, 1957) de um organismo pode ser compreendido como sua posição no ecossistema, abrangendo tanto a variabilidade de condições ambientais necessárias para a sobrevivência de sua espécie (= nicho fundamental) (Guisan & Thuiller, 2005; Soberón & Peterson, 2005), quanto o seu papel ecológico (associação dos fatores bióticos que caracterizam a sua posição na cadeia trófica) no ambiente (Polechová & Storch, 2008). A modelagem de nicho ecológico utiliza dados da distribuição da espécie (ocorrência ou abundância) aliados a informações ambientais georreferenciadas da região e/ou características espaciais dos locais onde os pontos de ocorrência das espécies são registrados (Guisan & Zimmermann, 2000; Guisan & Thuiller, 2005; Elith & Leathwick, 2009). A correlação desses dados é utilizada para estimar a distribuição espacial de uma espécie e identificar seus possíveis locais de ocorrência, independente de já haver registros coletados para os mesmos. O emprego dessas inferências geralmente não considera interações bióticas (predação, competição, entre outros) (Soberón & Peterson, 2005), embora alguns autores acreditem que essas interações sejam menos importantes em análises para áreas geográficas amplas e que utilizam baixas resoluções das variáveis ambientais (Soberón & Nakamura, 2009; Saupe *et al.*, 2012). Independente dessa questão, a modelagem de nicho ecológico é uma ferramenta que sintetiza uma quantidade significativa de dados ambientais e, por isso, torna-se informativa sobre fenômenos biológicos mais amplos (Dambach & Rödder, 2010; Robinson *et al.*, 2011; Bentlage *et al.*, 2013).

Dessa forma, o objetivo deste trabalho é caracterizar a ocorrência espacial e sazonal de *Chiropsalmus quadrumanus* em relação a evidências de metapopulações ou linhagens crípticas ao longo do oceano Atlântico Ocidental. Para tanto, modelamos a distribuição das unidades populacionais operacionais (OPUs) baseadas em províncias biogeográficas (Spalding *et al.*, 2007), e procedemos uma análise de sobreposição de nicho para verificar se os nichos ecológicos dessas OPUs são similares ou divergentes. Sabendo-se que *C. quadrumanus* está distribuída em regiões distantes e heterogêneas,

nossa hipótese inicial é que existem divergências ecológicas entre essas OPUs, eventualmente relacionadas às diferenças genéticas e morfológicas já evidenciadas.

2 MATERIAL & MÉTODOS

2.1 Descrição da espécie e da área de estudo

O gênero *Chiropsalmus* apresenta uma história taxonômica complexa, incluindo registros duvidosos (Gershwin, 2006; Kingsford & Mooney, 2014). Atualmente, *Chiropsalmus* inclui os Chirodropida com superfície umbrelar coberta por verrugas de nematocistos (Gershwin, 2006), incluindo duas espécies válidas: *Chiropsalmus quadrumanus* Müller, 1859 no Atlântico ocidental e *Chiropsalmus alipes* Gershwin, 2006 no Pacífico mexicano (Gershwin, 2006; Kingsford & Mooney, 2014).

Chiropsalmus quadrumanus inclui medusas com até 10 cm de comprimento, 14 cm de largura (Calder, 2009); superfície umbrelar coberta por verrugas avermelhadas de nematocistos, principalmente próximo ao velário; 2-11 tentáculos amarelados, ocos e flexíveis, dependendo do tamanho e desenvolvimento do animal (Phillips & Burke, 1970; Nogueira Jr & Haddad, 2006; Calder, 2009); cavidade gastrovascular ampla, globular, com 4 bolsas perradiais e 4 pares de gônadas laterais bem desenvolvidas (Mayer, 1910; Vannucci, 1954; Gershwin, 2006). Presume-se que possua o ciclo de vida padrão de Cubozoa, incluindo as fases polipoide assexuada bentônica e medusoide sexuada planctônica (Dunn, 1982; Marques & Collins, 2004). Entretanto, seus pólipos são desconhecidos (Guest, 1959; Phillips & Burke, 1970; Burke, 1975), assim como detalhes de seu ciclo de vida (Guest, 1959). Sua distribuição é restrita à costa americana oriental, mas há ocorrências prévias incorretas para Austrália (Stiasny, 1926), Oceano Índico (Rao, 1931) e África ocidental (Kramp, 1959) (Southcott, 1958; Fernando, 2001; Gershwin, 2006). Nossa análise concentra-se nas águas costeiras das regiões tropical e subtropicais do Atlântico ocidental, entre 50°N e 50°S, uma área que inclui cinco províncias costeiras (Spalding *et al.*, 2007) (Figura 1).

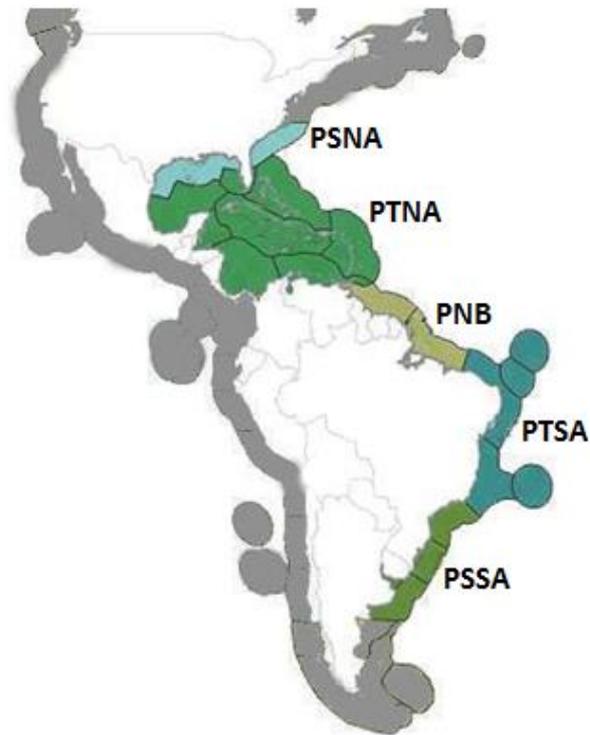


Figura 1. Províncias costeiras do Oceano Atlântico Ocidental, na quais há ocorrências de *Chiropsalmus quadrumanus*. As regiões são Província Subtropical Noroeste do Atlântico (PSNA); Província Tropical Noroeste do Atlântico (PTNA); Província da costa Norte do Brasil (PNB); Província Tropical Sudoeste do Atlântico (PTSA); Província Subtropical Sudoeste do Atlântico (PSSA). Adaptada de Spalding *et al.* (2007).

2.2 Modelagem de Nicho Ecológico

2.2.1 Dados biológicos

Os 90 registros de ocorrência de *C. quadrumanus* foram obtidos a partir de dados publicados na literatura e de coleções depositadas em museus (Tabela 1, Figura 2). A precisão dos dados de ocorrência varia de acordo com a fonte, alguns registros já eram georreferenciados enquanto outros foram determinados com base nas descrições dos locais de coleta com o uso do aplicativo Google Earth (<http://www.google.com/earth>) e de uma calculadora geográfica (<http://www.dpi.inpe.br/calcula/>).

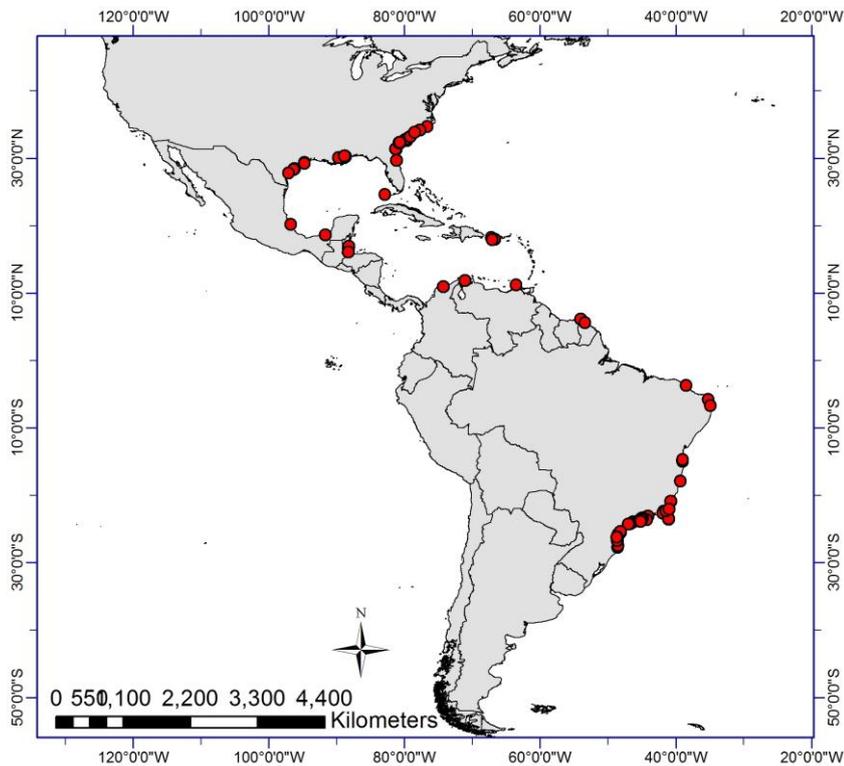


Figura 2. Distribuição dos 90 registros de ocorrência de *Chiropsalmus quadrumanus* utilizados na análise.

As análises foram feitas utilizando os pontos de ocorrência da área avaliada e, os resultados, foram projetados para toda a região de estudo. Dessa forma, para o estudo da costa oeste do Atlântico, empregou-se todos os 90 pontos de ocorrência registrados e para as províncias PSNA, PTNA, PTSA e PSSA foram utilizados 32, 10, 18 e 28, respectivamente. A província PNB não foi utilizada nas análises por região pois apresentava apenas 2 pontos de ocorrência. Wisz (2008) afirma que amostras pequenas diminuem o grau de precisão dos modelos gerados pela MNE e que o software Maxent apresenta uma das melhores taxas de predição com amostras de diferentes tamanhos, incluindo modelos com 10 pontos de ocorrência.

2.2.2 Dados ambientais

As variáveis de nossa análise representam características do ambiente marinho que influenciam na distribuição de organismos costeiros (Tyberghein *et al.*, 2012; Sbrocco & Barber, 2013). Elas correspondem às camadas ambientais do MARSPEC (Sbrocco & Barber, 2013; <http://www.marspec.org/>) e Bio-ORACLE (Tyberghein *et al.*,

2012; <http://www.oracle.ugent.be/>), disponíveis no formato ESRI ascii na resolução de 5 arc-minutos (ou 9,2 km) para análises de nicho ecológico de grande escala.

Uma análise exploratória foi realizada com base nas 16 variáveis ambientais disponíveis no BioOracle e MARSPEC, selecionadas a partir de padrões já discutidos previamente para o grupo e para organismos pelagiais (Bentlage *et al.*, 2009, 2013). Realizamos uma análise de correlação de Pearson de todas as variáveis par-a-par para evitar o uso de variáveis correlacionadas, sendo que utilizamos apenas uma das variáveis na modelagem de distribuição nos casos de alta correlação (valores superiores a 0,75). A análise final contou com 7 variáveis ambientais (Tabela 2) com maior informação biológica e que poderiam apresentar diferentes valores de importância no ecossistema, já que algumas dessas variáveis podem ter influência direta sobre a espécie, como temperatura, enquanto outras apresentam um efeito indireto, como os nutrientes que podem suportar o crescimento do zooplâncton (presa das medusas).

O programa ArcGis 10 foi utilizado para cortar as camadas ambientais para que tivessem as mesmas dimensões espaciais (50N - 120W a 55S - 20W), mesmo tamanho de célula (0,08333333) e mesmo número de linhas (1249) e colunas (1561).

Tabela 2. Lista das variáveis ambientais utilizadas para modelar a distribuição espacial de *C. quadrumanus* no Atlântico Ocidental.

Variável Ambiental	Fonte
Calcita (mol/m ³)	BioOracle
Clorofila média (mg/m ³)	BioOracle
Batimetria (m)	MARSPEC
Temperatura média (°C)	MARSPEC
Intervalo de temperatura (°C)	MARSPEC
Salinidade média	MARSPEC
Intervalo de salinidade	MARSPEC

2.2.3 Maxent

A modelagem de nicho ecológico (MNE) foi realizada utilizando o algoritmo Maxent versão 3.3.3 (<http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/>), o qual apenas recentemente começou a ser aplicado em análise de nicho ecológico de espécies

marinhas (Bentlage *et al.*, 2009, 2013; Magris & Destro, 2010; Friedlaender *et al.*, 2011). Esse algoritmo estima a abrangência de distribuição de uma espécie com base no princípio de máxima entropia (de distribuição uniforme) (Phillips *et al.*, 2006). A área de estudo é modelada como um mapa dividido em quadrantes que são calibrados pelas variáveis ambientais e onde os pontos de ocorrência representam áreas em que as condições ambientais são favoráveis (Marco Jr & Siqueira, 2009). O programa analisa a adequabilidade dos habitats onde a espécie é registrada e extrapola a sua distribuição para regiões que apresentem condições similares (Wiley *et al.*, 2003; Raxworthy *et al.*, 2007).

A validação dos modelos no Maxent é feita com base na separação dos pontos de ocorrência em dois grupos de dados: um para teste e outro para o treino. Os dados de treino são utilizados para criar os modelos de distribuição e os de teste são usados para verificar a precisão dos modelos criados. Para retirar efeitos residuais de autocorrelação entre os pontos de ocorrência, adotamos a função de replicação 'cross-validation', que seleciona ao acaso os pontos de ocorrência utilizados nas amostras de treino, as quais apresentavam mesmo tamanho e, após seu uso, são eliminadas e usadas para avaliar a performance dos modelos de treino (Elith *et al.*, 2011). Utilizou-se 10 réplicas para cada modelagem e o restante das configurações padrão do Maxent.

A modelagem resulta na criação de mapas que apresentam valores de adequabilidade de habitat para a distribuição da espécie ao longo da área de estudo. Os valores variam entre 0 (não adequado) a 1 (altamente adequado). Áreas consideradas como de provável ocorrência da espécie foram selecionadas com base no limiar referente ao teste de máxima sensibilidade e especificidade (cf. Jiménez-Valverde & Lobo, 2007) calculado para cada réplica. A média das 10 réplicas para cada modelagem foi utilizada para produzir o mapa que representa o modelo final de distribuição.

A avaliação dos modelos gerados foi realizada a partir do valor de AUC, que é uma medida do grau em que uma espécie está restrita dentro da faixa de variação dos indicadores modelados, de modo que as presenças podem ser distinguidas das ausências (Lobo *et al.*, 2008). O valor da AUC varia entre 0,5 (desempenho do modelo é igual ao de uma previsão aleatória) e 1 (modelo perfeito). Embora amplamente adotada em

modelagem de nicho ecológico, a AUC deve ser interpretada com cautela por não ser uma medida absoluta, e os modelos que apenas utilizam dados de presença em uma ampla área de estudo facilmente obtêm altos valores de AUC (Lobo *et al.*, 2008).

2.3 Sobreposição de nicho

A similaridade de nicho entre as metapopulações foi calculada utilizando o software ENMtools (Warren *et al.*, 2010), que propõe duas métricas de sobreposição de nicho, o índice “D” de Schoener e o índice “I” modificado a partir da métrica de distância de Hellinger (Warren *et al.*, 2008, 2010). Essas estatísticas quantificam a sobreposição de nicho a partir dos modelos gerados pela MNE, variando de 0 (sem sobreposição) a 1 (sobreposição completa).

Adotamos o teste estatístico “Identity” para determinar se os modelos gerados para dois táxons são idênticos ou apresentam diferenças estatísticas significativas. O teste compara os valores de D e I gerados a partir de um cálculo de sobreposição dos mapas resultantes do Maxent, com os valores obtidos de modelos gerados a partir de pseudoréplicas. A hipótese nula é rejeitada quando os valores obtidos pelos modelos informados são significativamente menores que os obtidos pelas pseudoréplicas. Utilizamos também o teste estatístico “Background” para analisar se os resultados do Maxent são mais semelhantes que o esperado ao acaso, com base nas regiões geográficas em que ocorrem. Nessa análise, os pontos de ocorrência de um táxon são comparados com a distribuição geográfica do outro, e o valor gerado para “D” e “I”, após a repetição do processo para ambos os táxons, é comparado com o gerado a partir dos modelos informados. Se o valor observado de sobreposição for significativamente maior (ou menor) do que o valor gerado pelo teste, a hipótese nula de que os MNE são mais semelhantes que ao acaso é rejeitada. Em todas análises, 100 réplicas foram realizadas para cada teste (Warren *et al.*, 2010).

Nas análises feitas pelo ENMtools, a comparação entre as províncias no ENMtools foi realizada segundo as seguintes estratégias (ver abreviaturas na Figura 1): (1) OPU de PSNA + PTNA **vs** PTSA + PSSA; (2) OPU de PSNA + PTNA + PTSA **vs** PSSA; (3) OPU de PSNA **vs** PTNA + PTSA + PSSA.

2.4 Sazonalidade

As informações biológicas associadas à sazonalidade foram retiradas dos artigos originais (Tabela 1) em que o período de coleta da espécie ocorreu por, no mínimo, um ano, para verificar a existência de padrões sazonais de ocorrência e se estes diferem entre as OPUs.

3 RESULTADOS

3.1 Modelagem de Nicho Ecológico (MNE)

As análises resultaram em vários modelos de distribuição potencial (Figuras 3-7; respectivos valores de AUC e contribuição das variáveis ambientais na Tabela 3). As variáveis batimetria e temperatura média foram as mais representativas para todos os modelos (Tabela 3). As áreas de maior adequabilidade de habitat no Oceano Atlântico Ocidental (Figura 3) estão na costa dos Estados Unidos, México, Cuba (apesar de não possui nenhum registro) e costa sudeste do Brasil. O modelo de distribuição potencial da espécie para a PSNA (Figura 4) apresentou uma grande área contínua com altos valores de adequabilidade de habitat desde a costa do Texas até a Carolina do Norte, nos Estados Unidos. O mapa para a PTNA (Figura 5) apresenta duas regiões com alta adequabilidade de habitat, uma correspondente a área da província modelada (México até a Venezuela) e outra que esta fora dos limites da província (Maranhão até o Rio Grande do Norte (BR)). O modelo para a PTSA (Figura 6) possui uma região com alto potencial de ocorrência no Brasil, que se estende da Bahia até o Espírito Santo. O mapa de distribuição potencial para a PTSA (Figura 7) apresenta uma distribuição conforme os limites da província onde a área de maior adequabilidade de habitat se encontra na costa sudeste-sul do Brasil.

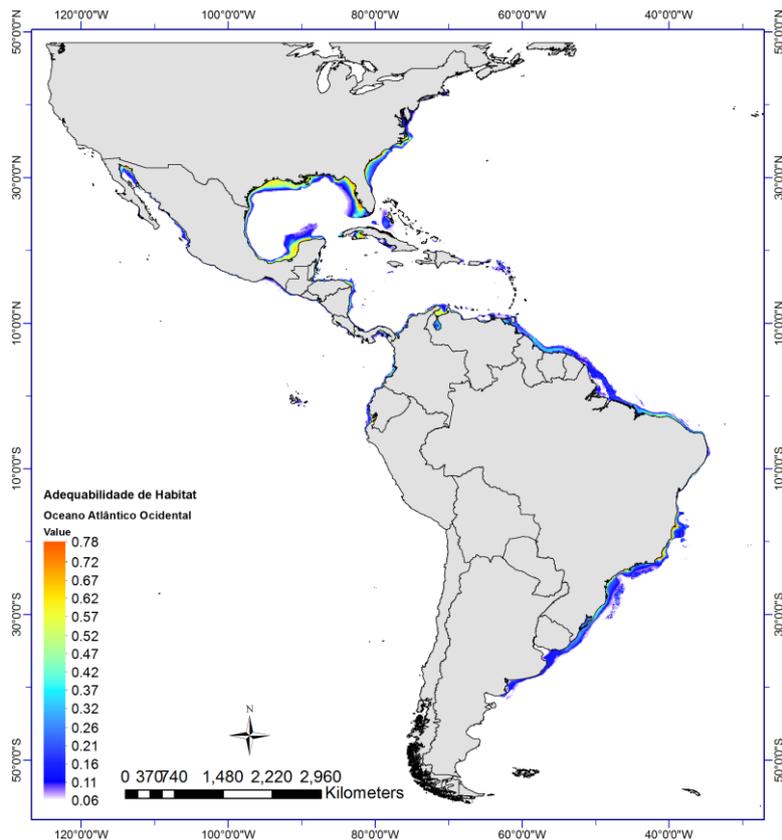


Figura 3. Modelo global de adequabilidade de habitat calculada pelo Maxent para *Chiropsalmus quadrumanus* (90 pontos de ocorrência).

Tabela 3. Resumo dos modelos de adequabilidade de habitat para *C.quadrumanus* em cada província analisada (Província Subtropical Noroeste do Atlântico (PSNA); Província Tropical Noroeste do Atlântico (PTNA); Província Tropical Sudoeste do Atlântico (PTSA); Província Subtropical Sudoeste do Atlântico (PSSA) Os valores em negrito representam as variáveis ambientais que mais contribuíram para cada modelo.

Variáveis Ambientais	% de contribuição nos modelos			
	Províncias Marinhas			
	PSNA	PTNA	PTSA	PSSA
Calcita	0,2	0,0	0,2	0,5
Clorofila Média	0,1	0,2	0,0	0,0
Batimetria	95,5	95,8	77,2	91,6
Temperatura Média	3,1	3,8	0,5	7,4
Salinidade Média	0,1	0,1	10,2	0,3
Intervalo de Salinidade	0,0	0,0	0,0	0,1
Intervalo de Temperatura	0,9	0,0	11,8	0,1
Valor de AUC	0,998	0,993	0,997	0,998

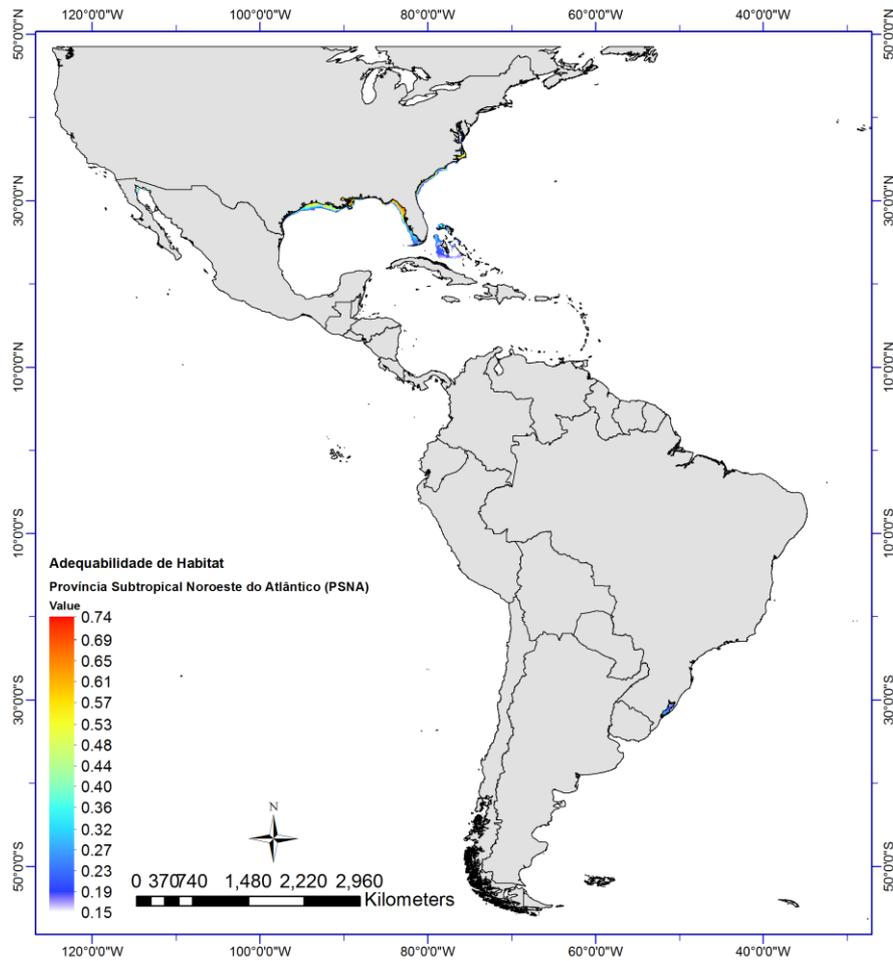


Figura 4. Modelo parcial de adequabilidade de habitat calculada pelo Maxent para *Chiropsalmus quadrumanus* quando se modela os 32 pontos de ocorrência da Província Subtropical Noroeste do Atlântico (PSNA).

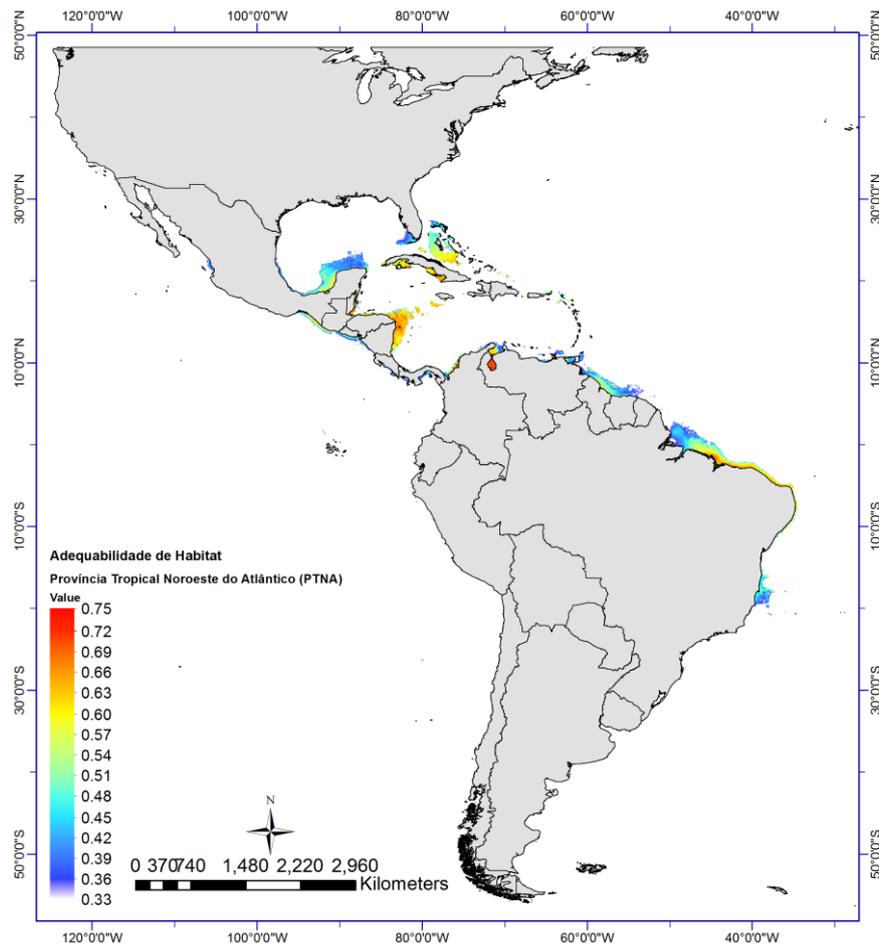


Figura 5. Modelo parcial de adequabilidade de habitat calculada pelo Maxent para *Chiropsalmus quadrumanus* quando se modela os 10 pontos de ocorrência da Província Tropical Noroeste do Atlântico (PTNA).

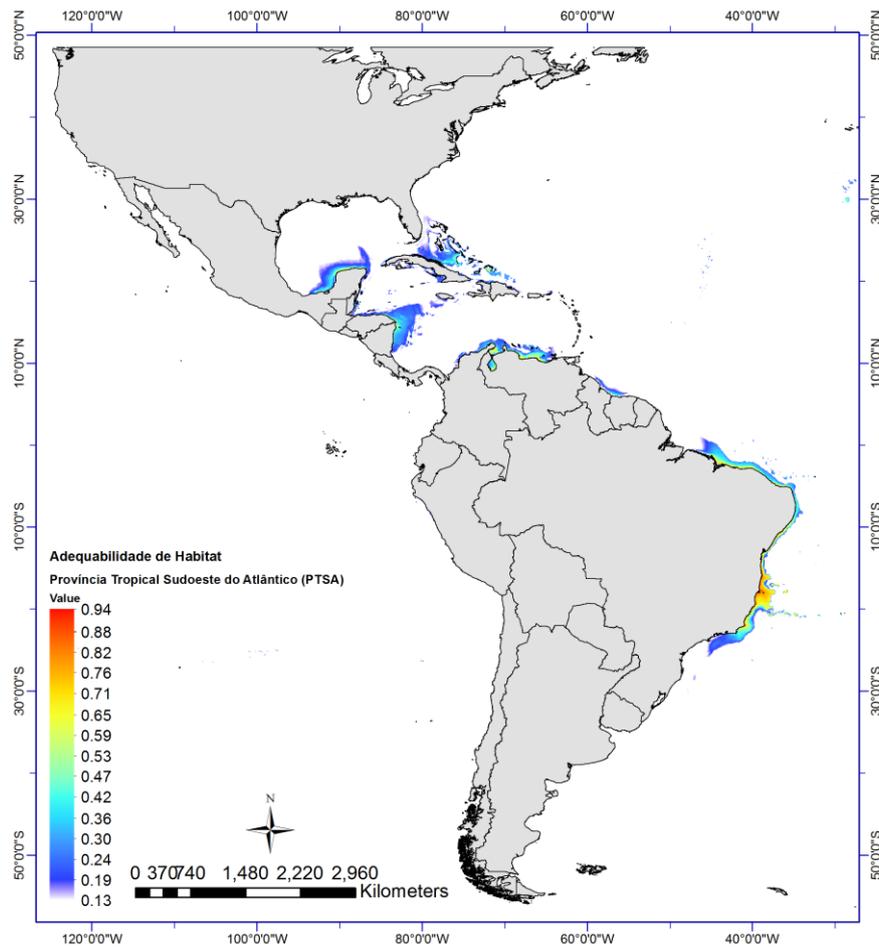


Figura 6. Modelo parcial de adequabilidade de habitat calculada pelo Maxent para *Chiropsalmus quadrumanus* quando se modela os 18 pontos de ocorrência da Província Tropical Sudoeste do Atlântico (PTSA).

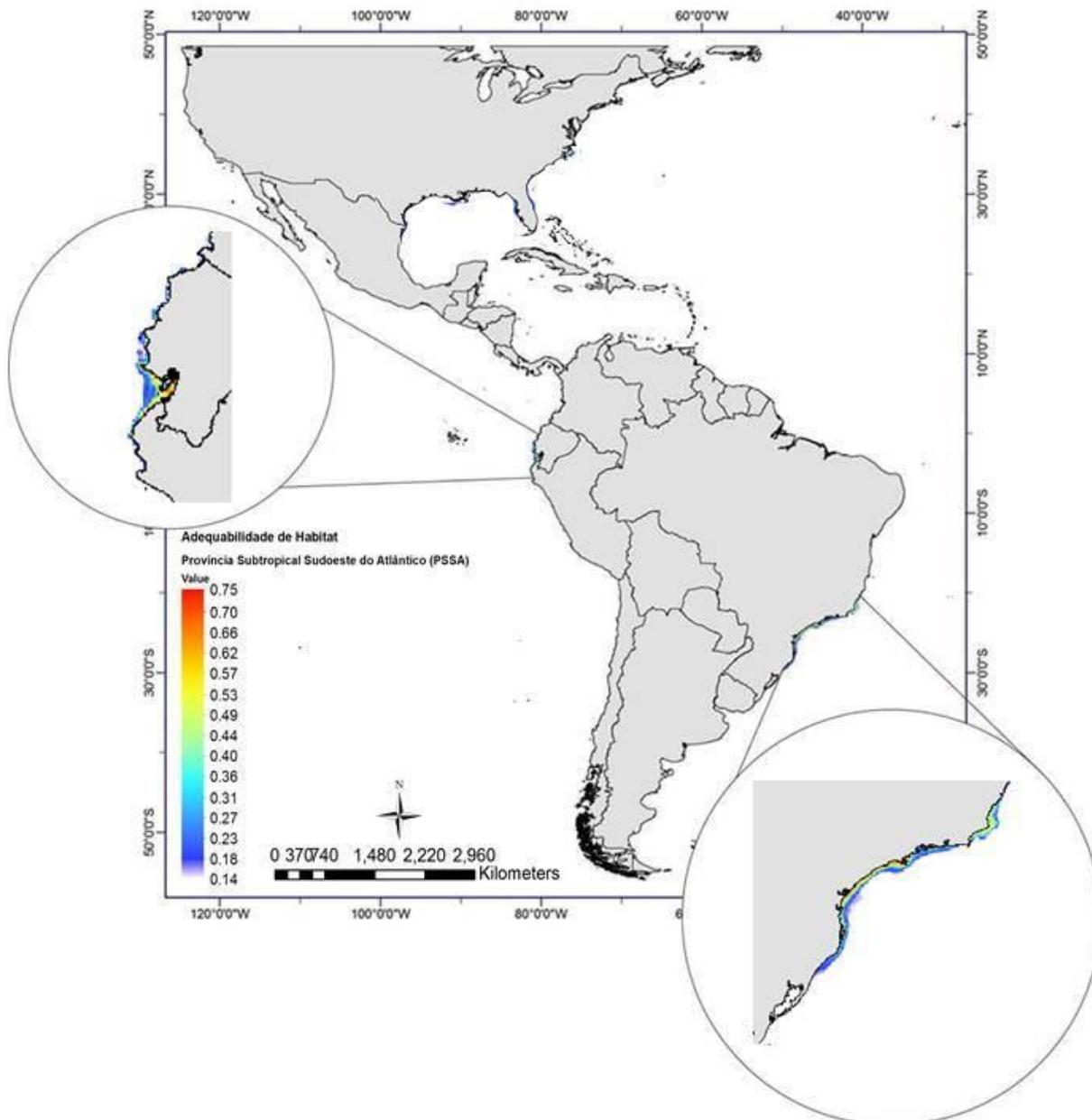


Figura 7. Modelo parcial de adequabilidade de habitat calculada pelo Maxent para *Chiropsalmus quadrumanus* quando se modela os 25 pontos de ocorrência da Província Subtropical Sudoeste do Atlântico (PSSA).

Sobreposição de Nicho

Os valores observados de sobreposição de nicho para as análises foram: I= 0,711 e D= 0,451 (análise 1); I = 0,778 e D= 0,474 (análise 2); I= 0,544 e D= 0,249 (análise 3)(Figura 8). Os valores de D são geralmente mais baixos do que de I. Em todos os testes “Identity” os valores observados de D e I foram significativamente menores do que os gerados pelas réplicas ($P < 0,01$) (Figura 8), de modo que a hipótese nula (H_0 =modelos de nicho ecológico são idênticos) foi rejeitada. Assim, os nichos ecológicos das subpopulações não são similares uns aos outros. No teste “Background”, os

valores de D e I foram significativamente menores do que os das réplicas ($P < 0,01$) (Figura 8) para a análise 1 (Província Subtropical e Tropical Noroeste do Atlântico (PSNA + PTNA) **(população A)** vs Província Tropical e Subtropical Sudoeste do Atlântico (PTSA + PSSA) **(população B)** e 2 (Província Subtropical e Tropical Noroeste do Atlântico + Província Tropical Sudoeste do Atlântico (PSNA + PTNA + PTSA) **(população C)** vs Província Subtropical Sudoeste do Atlântico (PSSA) **(população D)** e, dessa forma, a hipótese nula (H_0 = as diferenças nos nichos ecológicos pode ser explicada por diferenças ambientais nas áreas analisadas) foi rejeitada, indicando que os nichos são mais semelhantes entre si do que o esperado. Entretanto, para a análise 3 (Província Subtropical Noroeste do Atlântico (PSNA) **(população E)** vs Província Tropical Noroeste do Atlântico (PTNA) + Província Tropical Sudoeste do Atlântico (PTSA) + Província Subtropical Sudoeste do Atlântico (PSSA) **(população F)**, os valores não são significativos ($P > 0,01$) e a hipótese nula é aceita. Isto indica que os nichos são tão semelhantes quanto esperado levando em consideração que regiões geográficas distintas apresentam condições ambientais diferentes.

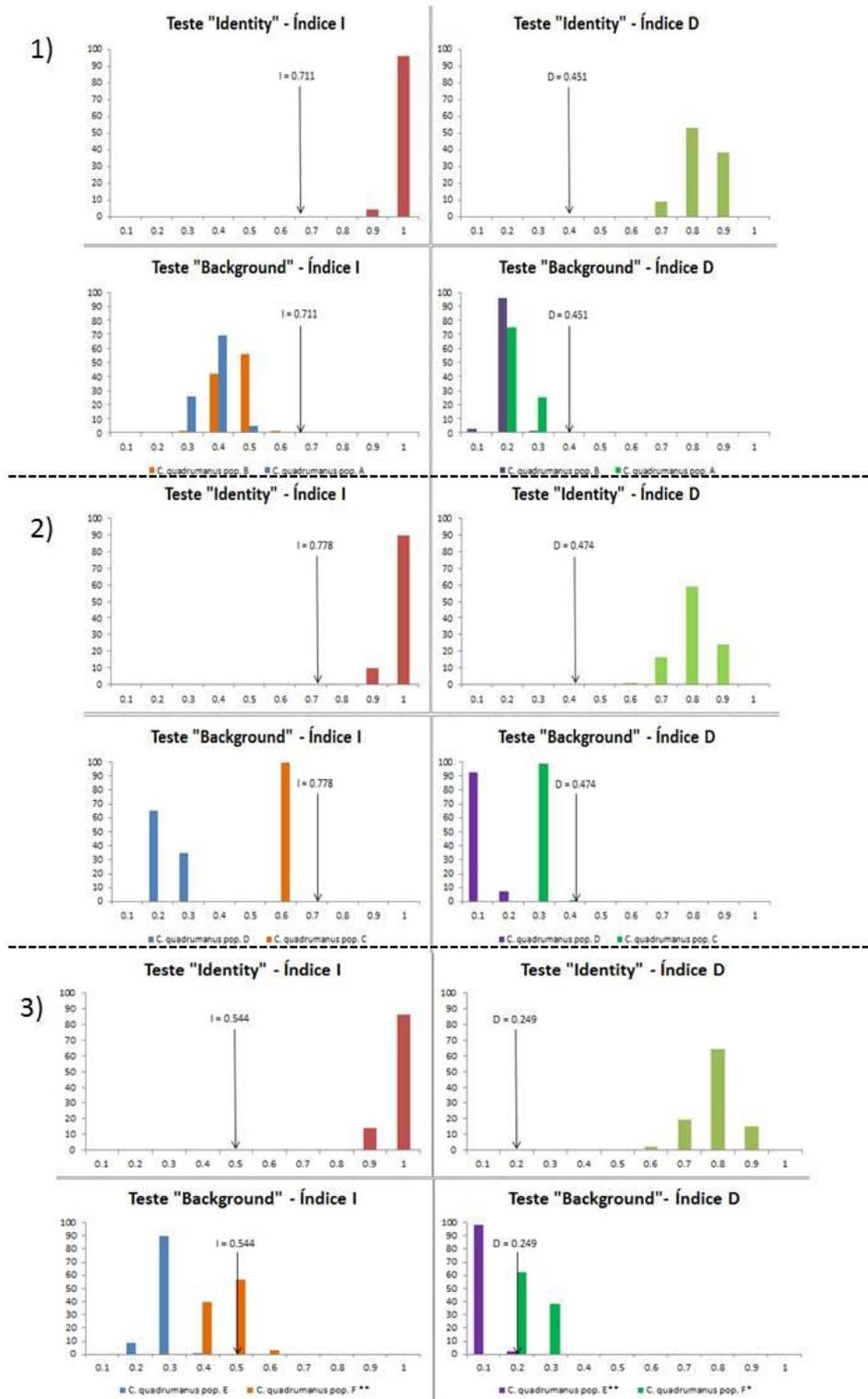


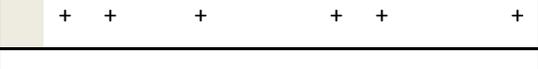
Figura 8. Resultado do Teste "Identity" e "Background". As flechas indicam os valores (Índice D e I) obtidos pelo teste de similaridade de nicho e são os valores observados a partir da amostra original de sobreposição. As colunas representam os valores de sobreposição de nicho gerados a partir de réplicas obtidas por reamostragem dos testes "Identity" e "Background".

Variação da Sazonalidade

A espécie foi registrada com maior frequência na PSNA nos períodos de verão (junho – agosto) e outono (setembro – dezembro) (Tabela 4). Não foram encontrados dados suficientes para a PTNA e as PTSA e PSSA apresentam o mesmo padrão de ocorrência, no qual é registrada em todas as estações do ano, mas é mais encontrada no verão e outono (Tabela 4).

Tabela 4. Variação sazonal de *Chiropsalmus quadrumanus* em diferentes localidades (coloração cinza para períodos em que ela não foi amostrada; “+” = período em que a espécie foi registrada; células vazias = espécie não foi encontrada).

Província	Local	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Fonte
PSNA	Matagorda Bay, TX, EUA (1955) (1956) (1957)	+												Guest, 1959
		+												
		+												
PSNA	Mississippi Sound, Gulf of Mexico (1968) (1970)	+												Phillips & Burke, 1970; Phillips, 1972; Burke, 1975
		+												
PSNA	Georgia, EUA (1971) (1972)	+												Kraeuter & Setzler, 1975
		+												
PTSA	Ilhéus, BA (2003) (2004)	+												Quinto <i>et al.</i> , 2005
		+												
PTSA	Mucuripe, CE (2004)	+												Soares, 2007

PSSA	Ubatuba, SP (2001)	+ + + + + + + +	Migotto <i>et al.</i> , 2011
PSSA	Shangrilá, PR		Nogueira Jr & Haddad, 2006
	(1998)		
	(1999)	+ + + + + +	
	(2000)	+ 	
PSSA	Guaratuba, PR		Nogueira Jr & Haddad, 2006
	(2001)		
	(2002)	+ + + 	
	(2003)		
	(2004)	+ + + + + + + +	

4 DISCUSSÃO

A variável ambiental que mais influenciou a distribuição de *C. quadrumanus* foi a batimetria. Os registros de *C. quadrumanus* indicam que a espécie tem preferência por ambientes rasos (Vanucci, 1954; Guest, 1959) e este dado junto com outros aspectos físicos como a extensão da costa e da plataforma continental são indicadores indiretos do valor biológico das áreas costeiras porque essas feições estão relacionadas com a complexidade espacial necessária para sustentar vários habitats, estágios de vida dos organismos e seus processos biológicos (reprodução, alimentação e crescimento) (Sullivan & Bustamante, 1999). Outros fatores que apresentaram uma maior(?) importância nos modelos foram temperatura e salinidade. As duas variáveis afetam os processos fisiológicos dos organismos e podem alterar os períodos de transições ontogenéticas (Harley *et al.*, 2006). Em cnidários, temperaturas mais quentes geralmente aumentam as taxas de reprodução assexuada dos pólipos bentônicos, o que pode aumentar a produção de medusas (Lucas *et al.*, 2014), aumentam taxas alimentares e de crescimento de medusas (e.g. Arai, 1997).

Os resultados da modelagem de nicho ecológico indicam uma distinção no espaço ambiental das quatro províncias, sendo que PTNA e PTSA apresentaram o mesmo limite de distribuição e, por isso, são mais similares. As duas regiões sugerem uma menor adequabilidade de habitat na região entre a Venezuela e a costa do Brasil (Província Norte do Brasil). Esta região por sofrer influência do rio Orinoco e do rio Amazonas, cujos sedimentos e matéria orgânica afetam as propriedades da superfície do mar (Miloslovich *et al.*, 2010). Esta, é considerada uma região exclusiva e que pode apresentar menor semelhança com a fauna de outras regiões próximas (Sullivan & Bustamante, 1999). De fato, o rio Amazonas é considerado uma barreira para a dispersão de alguns peixes de recife (Floeter *et al.*, 2008). Entretanto, supostas barreiras geográficas ao deslocamento de longa distância podem ser mais permeáveis do que se imaginava (Norris, 2000). As barreiras formadas por água doce e sedimentos são menos eficientes do que barreiras terrestres porque alterações no volume e na distribuição de pluma de água doce do rio Amazonas pode ser alterada pelo aumento do nível do mar ou diminuição das chuvas, e isto facilita o aparecimento ocasional de adultos ou larvas ao longo da barreira amazônica (Floeter *et al.*, 2008).

Outra semelhança entre os modelos de distribuição nestas duas províncias é que os habitats mais favoráveis se concentram em Cuba e Bahamas, Península de Yucatan (México), Honduras e Nicarágua, costa norte da América do Sul (Venezuela e Colômbia) e nordeste do Brasil. Além de características de temperatura e salinidade similares, outro fator que poderia explicar essa distribuição são os aspectos físicos da costa. No Golfo do México, 32% da área é composta pela plataforma continental (0-200 m), ou seja, de pouca profundidade (Fautin *et al.*, 2010).

Dada a natureza da MNE, especialmente o conjunto restrito de variáveis abióticas e a exclusão completa de variáveis bióticas das análises, os resultados devem ser tratados com precaução (Soberon & Peterson 2005). A divergência dos nichos ecológicos pode ser também devido a outros fatores abióticos não incluídos na análise, como diferenças nas estruturas dos micro-habitatou pode ser influenciada por fatores bióticos (Hawlitschek *et al.*, 2011). O fato da espécie apresentar registros em áreas que apresentaram pouca adequabilidade de habitat com em Belize e Porto Rico sugerem que as medusas podem ter ocorrências ocasionais influenciadas pelo efeito das marés ou de ventos (Nogueira Jr *et al.*, 2010) ou que está relacionado à ocasiões especiais em que as condições ambientais são favoráveis para o desenvolvimento de grandes populações (Phillips, 1972).

Os testes de sobreposição avaliaram a existência de diferentes nichos ecológicos entre as linhagens. De acordo com os resultados do teste “Identity”, a diversificação dos nichos entre as três análises deve ser considerado significativo. O teste “Background” sugere que existe uma diferença ecológica quando a linhagem da PSNA é comparada com as outras regiões (Figura 8 – análise 3), o que pode ser visualizado comparando os modelos de distribuição (Figuras 4 – 7), que mostram baixa coincidência quando a distribuição no Atlântico Ocidental é projetada a partir de dados de ocorrência de cada província em separado. Entretanto é preciso ter cautela na interpretação dos resultados porque a definição da área de ocorrência utilizada pode influenciar os testes (Warren *et al.*, 2009).

Estudos sobre conservação de nicho indicam que a especiação ocorre em um nível geográfico e que as diferenças ecológicas surgem posteriormente (Peterson *et al.*, 1999). Cada linhagem pode ter passado por um processo de evolução fisiológico

e/ou de história de vida diferente, já que as tolerâncias de cada uma as condições ambientais pode divergir significativamente fazendo com que elas se adaptem a condições eco-climáticas distintas (Liu *et al.*, 2012). Norris (2000) afirma que o número de espécies marinhas de ambientes rasos e costeiros aumentará quando espécies crípticas forem consideradas, já que morfoespécies podem ser divididas em várias espécies biológicas com base em características ecológicas, morfológicas e diferenças genéticas que tradicionalmente eram consideradas como variações ecofenotípicas. Além disso, apesar das espécies marinhas poderem se deslocar para qualquer lugar dentro do seu potencial de dispersão (Soberón & Peterson, 2005), elas só completam o ciclo de vida em habitats favoráveis (Norris, 2000).

Em relação à sazonalidade, o padrão da PSNA (EUA) é bem definido com a espécie ocorrendo desde o final da primavera/início do verão até o final do verão/início do inverno (Guest, 1959; Burke, 1975; Kraeuter & Setzler, 1975). Na PTSA + PSSA (Brasil), a espécie ocorre em todas as estações do ano e não existe uma sazonalidade bem definida. Apesar da maioria dos gelatinosos apresentar padrões sazonais (Kingsford & Mooney, 2014) resultantes de mudanças fisiológicas em resposta às condições externas ou influenciada por diferenças na disponibilidade de alimento (Miglietta *et al.* 2008), não foi possível inferir a existência de diferenças estruturais entre as subpopulações. O padrão encontrado para os EUA e não para o BR pode ser resultante de diferenças amostrais entre os países ou ao fato de que em oceanos tropicais, a dinâmica sazonal das comunidades são mais difíceis de identificar e menos acentuadas do que as observadas em ecossistemas aquáticos temperados, sendo determinadas principalmente pela influência local das estações seca e chuvosa e pelos fenômenos oceanográficos regionais (Eskinazi-Sant'Anna & Björnberg, 2006).

Com base nos resultados inferimos a existência de três nichos ecológicos diferentes: um na América do Norte (EUA), outro do Caribe até Rio de Janeiro (BR) e, por fim, o de São Paulo até Santa Catarina. Estas evidências ambientais suportam os estudos genéticos (Bentlage, 2009) e morfológicos (Marques *et al.*, 1997) que já foram utilizados para sugerir a hipótese de especiação críptica entre asmetapopulações dos Estados Unidos e do Brasil de *C. quadrumanus* (Gershwin, 2006; Calder, 2009; Mejía, 2011).

REFERÊNCIAS

- Arai, N.A. 1997. A functional biology of Scyphozoa. Chapman & Hall, New York.
- Barreto, F.C.C. 2008. Potential distribution modelling as tool to conservation: algorithms' selection and evaluation and application with *Heliconius nattereri* Felder, 1865 (Nymphalidae: Heliconiinae). Thesis for the degree of Doctor of Philosophy in Entomology, Universidade Federal de Viçosa.
- Bentlage, B., Peterson, A.T., Cartwright, P. 2009. Inferring distributions of chirodroid box-jellyfishes (Cnidaria: Cubozoa) in geographic and ecological space using ecological niche modeling. *Marine Ecology Progress Series* 384: 121–133.
- Bentlage, B., Cartwright, P., Yanagihara, A.A., Lewis, C., Richards, G.S., Collins, A.G. 2010. Evolution of box jellyfish (Cnidaria: Cubozoa), a group of highly toxic invertebrates. *Proceedings of the Royal Society* 277: 493-501.
- Bentlage, B., Peterson, A.T., Barve, N., Cartwright, P. 2013. Plumbing the depths: extending ecological niche modeling and species distribution modeling in three dimensions. *Global Ecology and Biogeography* 22(8): 952-961.
- Boulware, D.R. 2006. A randomized, controlled field trial for the prevention of jellyfish stings with a topical sting inhibitor. *Journal of Travel Medicine* 13 (3): 166–171.
- Branco, J.O. & Verani, J.R. 2006. Pesca do camarão sete-barbas e sua fauna acompanhante, na Armação do Itapocoroy, Penha, SC. In *Bases ecológicas para um desenvolvimento sustentável: estudos de caso em Penha, SC* (J.O. Branco & A.W.C. Marenzi). Editora da UNIVALI, Itajaí, p.153-170.
- Briggs, J.C. & Bowen, B.W. 2012. A realignment of marine biogeographic provinces with particular reference to fish distributions. *Journal of Biogeography* 39: 12-30.
- Burke, W.D. 1975. Pelagic cnidaria of Mississippi Sound and adjacent waters. *Gulf Research Reports* 5: 23–38.
- Calder, D.R. & Hester, B.S. 1978. Phylum Cnidaria. Pages 87–93 in R. G. Zingmark (ed.), *An annotated checklist of the biota of the coastal zone of South Carolina*. Columbia: University of South Carolina Press.
- Calder, D.R. & Peters, E.C. 1975. Nematocysts of *Chiropsalmus quadrumanus* with comments on the systematic status of the Cubomedusae. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* 27: 364-369.
- Calder, D.R. 2009. Cubozoan and scyphozoan jellyfishes of the Carolinian biogeographic province, southeastern USA. Department of Natural History, Royal Ontario Museum, Toronto, ON, Canada.
- Cedeño-Posso, C., Lecompte, O. 2013. Cubomedusas (Cnidaria: Cubozoa) del mar Caribe Colombiano. *Acta biológica Colombiana* 18 (1): 205-210.
- Coates, M.M. 2003. Visual ecology and functional morphology of cubozoa (Cnidaria). *Integrative and Comparative Biology* 43: 542-548.
- Costa, I.D. & Beneditto, A.P.M. 2009. Caracterización preliminar de los invertebrados bentónicos capturados accidentalmente en la pesca de camarones en el norte del estado de Rio de Janeiro, sudeste de Brasil. *Latin American Journal of Aquatic Research* 37(2): 259-264.
- Dambach, J. & Rödder, D. 2010. Applications and future challenges in marine species distribution modeling. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 21(1): 92-100.
- Dawson, M.N. & Jacobs, D.K. 2001. Molecular evidence for cryptic species of *Aurelia aurita* (Cnidaria: Scyphozoa). *The Biological Bulletin* 200: 92-96.
- De Queiroz, K. 2007. Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology* 56(6): 879-886.
- Doyle, T.K., Houghton, J.D.R., Buckley, S.M., Hayes, G.C., Davenport, J. 2007. A broad-scale distribution of five jellyfish species across a temperate coastal environment. *Hydrobiologia* 579: 29-39.
- Dunn, D.F. 1982. *Synopsis and classification of living organisms*. McGraw-Hill Book Company, New York, 1: 669-706.
- Elith, J. & Leathwick, J.R. 2009. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 40: 677-697.
- Elith, J., Phillips, S.J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y.E., Yates, C.J. 2011. A statistical explanation of Maxent for ecologists. *Diversity and Distributions* 17: 43-57.
- Eskinazi-Sant'Anna, E.M. & Björnberg, T.K.S. 2006. Seasonal dynamics of mesozooplankton in Brazilian coastal waters. *Hydrobiologia* 563: 253–268.
- Fautin, D., Dalton, P., Incze, L.S., Leong, J.-A.C., Pautzke, C., Rosenberg, A., Sandifer, P., Sedberry, G., Tunnell Jr, J.W., Abbott, I., Brainard, R.E., Brodeur, M., Eldredge, L.G., Feldman, M., Moretzsohn, F.,

- Vroom, P.S., Wainstein, M., Wolff, N. 2010. An overview of marine biodiversity in United States waters. *PLoS ONE* 5(8): e11914. doi:10.1371/journal.pone.0011914
- Fernando, M. 2001. Hunting jellyfish. *Ceylon Medical Journal* 46: 139–140.
- Floeter, S.R., Rocha, L.A., Robertson, D.R., Joyeux, J.C., Smith-Vaniz, W.F., Wirtz, P., Edwards, A.J., Barreiros, J.P., Ferreira, C.E.L., Gasparini, J.L., Britto, A., Falcón, J.M., Bowen, B.W., Bernardi, G. 2008. Atlantic reef fish biogeography and evolution. *Journal of Biogeography* 35: 22-47.
- Floeter, S.R., Gomes-Soares, A., Hajdu, E. 2009. Biogeografia Marinha. In: Pereira, R.C., Soares-Gomes, A. (eds). *Biologia Marinha*. Ed. Interciência, pp.421-441.
- Friedlaender, A.S., Johnston, D.W., Fraser, W.R., Burns, J., Halpin, P.N., Costa, D.P. 2011. Ecological niche modeling of sympatric krill predators around Marguerite Bay, Western Antarctic Peninsula. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 58 (13-16): 1729-1740.
- Gershwin, L. 2006. Comments on *Chiropsalmus* (Cnidaria: Cubozoa: Chirodropida): a preliminary revision of the Chiropsalmidae, with descriptions of two new species. *Zootaxa* 1231: 1–42.
- Gray, J.S. 1997. Marine biodiversity: patterns, threats and conservation needs. *Biodiversity and Conservation* 6: 153-175.
- Gómez-Aguirre, S. 1986. Ocorrência de *Chiropsalmus quadrumanus* (Scyphozoa: Cubomedusae) em la Laguna de Términos. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 57: 227-234.
- Guest, W.C. 1959. The occurrence of the jellyfish *Chiropsalmus quadrumanus* in Matagorda Bay, Texas. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean* 9(1): 79-83.
- Guisan, A. & Zimmermann, N.E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135: 147-186.
- Guisan, A. & Thuiller, W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8: 993-1009.
- Haddad, M. A., Marques, A. C. 2009. Cnidaria. In: Rocha, R.M.; Boeger, W.A.. (Org.). *Estado da Arte e Perspectivas para a Zoologia no Brasil*. Curitiba: Sociedade Brasileira de Zoologia / Editora UFPR, v. , p. 29-48.
- Harley, C.D.G., Hughes, A.R., Hultgren, K.M., Miner, B.G., Sorte, C.J.B., Thornber, C.S., Rodriguez, L.F., Tomanek, L., Williams, S.L. 2006. The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters* 9: 228 -241.
- Hawlitshchek, O., Porch, N., Hendrich, L., Balke, M. 2011. Ecological niche modelling and nDNA sequencing support a new, morphologically cryptic beetle species unveiled by DNA barcoding. *PLoS ONE* 6(2): e16662. doi:10.1371/journal.pone.0016662.
- Holland, B.S., Dawson, M.N., Crow, G.L., Hofmann, D.K. 2004. Global phylogeographic of *Cassiopea* (Scyphozoa: Rhizostomeae): molecular evidence for cryptic species and multiple invasions of the Hawaiian Islands. *Marine Biology* 145: 1119-1128.
- Jiménez-Valverde, A. & Lobo, J.M. 2007. Threshold criteria for conversion of probability of species presence to either-or presence-absence. *Acta Oecologica* 31: 361-369.
- Larson, R.J. 1982 Medusae (Cnidaria) from Carrie Bow Cay, Belize. pp. 355-380. In K. Rützler and I.G. Macintyre (eds.) *The Atlantic Barrier Reef Ecosystem at Carrie Bow Cay, Belize, I: Structure and Communities*. Smithsonian Contributions to Marine Science 12. 535 p.
- Kayal, E., Roure, B., Philippe, H., Collins, A.G., Lavrov, D.V. 2013. Cnidarian phylogenetic relationships as revealed by mitogenomics. *BMC Evolutionary Biology* 13(5): 1-18.
- Kingsford, M.J., Seymour, J.E., O'Callaghan, M.D. 2012. Abundance patterns of cubozoans on and near the Great Barrier Reef. *Hydrobiologia* 690: 257–268.
- Kingsford, M.J. & Mooney, C.J. 2014. The ecology of box jellyfish (Cubozoa). In: Pitt, K.A., Lucas, C.H. (eds), *Jellyfish Blooms*, Springer Dordrecht Heidelberg New York London 1(12): 267-302.
- Kramp, P.L. 1959. Medusae mainly from the West coast of Africa. *Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique* 3:1–33, text-figs. 1–5.
- Knowlton, N. 2000. Molecular genetic analysis of species boundaries in the sea. *Hydrobiologia* 420 (1): 73-90.
- Liu, H., Wang, W., Song, G., Qu, Y., Li, S-H., et al. 2012. Interpreting the process behind endemism in China by integrating the phylogeography and ecological niche models of the *Stachyridopsis ruficeps*. *PLoS ONE* 7(10): e46761. doi:10.1371/journal.pone.0046761.
- Lobo, J.M., Jiménez-Valverde, A., Real, R. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography* 17: 145-151.

- Lucas, C.H., Jones, D.O.B., Hollyhead, C.J., Condon, R.H., Duarte, C.M., Graham, W.M., Robinson, K.L., Pitt, K.A., Schildhauer, M., Regetz, J. 2014. Gelatinous zooplankton biomass in the global oceans: geographic variation and environmental drivers. *Global Ecology and Biogeography* ???**.
- Magris, R.A. & Destro, G.F.G. 2010. Predictive modeling of suitable habitats for threatened marine invertebrates and implications for conservation assessment in Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography* 58: 57-68.
- Marco Jr, P. & Siqueira, M. 2009. Como determinar a distribuição potencial de espécies sob uma abordagem conservacionista? *Megadiversidade* 5: 65-76.
- Marques, A. C. & Collins, A.G. 2004. Cladistic analysis of Medusozoa and cnidarian evolution. *Invertebrate Biology* 123: 23-42.
- Marques, A.C. & Lamas, C.J.E. 2006. Taxonomia zoológica no Brasil: estado da arte, expectativas e sugestões de ações futuras. *Papéis Avulsos de Zoologia* 46(13): 139-174.
- Marques, A.C., Morandini, A.C., Pinto, M.M. 1997. Cnidome of *Chiropsalmus quadrumanus* (Cnidaria, Cubozoa) from Brazil. *Proceedings VII COLACMAR* 1: 136-138.
- Marques-Pauls, S. 2008. Cnidarios de las áreas de explotación de gas del Proyecto Rafael Urdaneta (PRU) en el Golfo de Venezuela. Resúmenes de las Jornadas de Investigación y Extensión. Escuela de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela.
- Mayer, A.G. 1910. *Medusae of the World*. Publications of the Carnegie Institution 109(3): 449-735.
- Migotto, A.E., Longo, L.L., Pires, D., Castro, C.B., Oliveira, O.M.P., Borges, J.E., Silveira, F.L., Marques, A.C. 2011. Cnidaria. *In: Amaral, A.C.Z. & Nallin, S.A.H. orgs. Biodiversidade e ecossistemas bentônicos marinhos do Litoral Norte de São Paulo, sudeste do Brasil*, Editora UNICAMP, Campinas.
- Migotto, A.E. & Marques, A.C. 2003. Avaliação do estado do conhecimento da diversidade biológica do Brasil, MMA. *Invertebrados marinhos* 3: 147-202.
- Mejía, N.S. 2011. Estudo filogeográfico de *Chiropsalmus cf. quadrumanus* (Cnidaria: Cubozoa) na costa brasileira. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de São Paulo.
- Miloslavich, P., Díaz, J.M., Klein, E., Alvarado, J.J., Díaz, C., Gobin, J., Escobar-Briones, E., Cruz-Motta, J.J., Weil, E., Cortés, J., Bastidas, A.C., Robertson, R., Zapata, F., Martín, A., Castillo, J., Kazandjian, A., Ortiz, M. 2010. Marine biodiversity in the Caribbean: regional estimates and distribution patterns. *PLoS ONE* 5(8): e11916.
- Miloslavich, P., Klein, E., Díaz, J.M., Hernández, C.E., Bigatti, G., Campos, L., Artigas, F., Castillo, J., Penchaszadeh, P.E., Neill, P.E., Carranza, A., Retana, M.V., Díaz de Astarloa, J.M., Lewis, M., Yorio, P., Piriz, M.L., Rodríguez, D., Yoneshigue-Valentin, Y., Gamboa, L., Martín, A. 2011. Marine biodiversity in the Atlantic and Pacific Coasts of South America: knowledge and gaps. *PLoS One* 6:e14631.
- Miranda, T. P. & Marques, A. C. 2011. Abordagens atuais em biogeografia marinha. *Revista da Biologia*, v. 7,:41-48.
- Morandini, A.C., Ascher, D., Stampar, S.N., Ferreira, J.F.V. 2005. Cubozoa e Scyphozoa (Cnidaria: Medusozoa) de águas costeiras do Brasil. *Iheringia, Série Zoologia* 95: 281-294.
- Nogueira Jr, M. & Haddad, M.A. 2006. Macromedusae (Cnidaria) from the Paraná coast Southern Brazil *Journal of Coastal Research* 39(2): 1161-1164.
- Nogueira JR, M. & HADDAD, M.A. 2008. The diet of cubomedusae (Cnidaria, Cubozoa) in southern Brazil. *Brazilian Journal Oceanography* 56 (3): 157-168. doi: 10.1590/S1679-87592008000300001.
- Nogueira Jr, M., Nagata, R.M., Haddad, M.A. 2010. Seasonal variation of macromedusae (Cnidaria) at North Bay, Florianópolis, southern Brazil. *Zoologia* 27 (3): 377-386.
- Nogueira Jr, M. 2012. Gelatinous zooplankton fauna (Cnidaria, Ctenophora and Thaliacea) from Baía da Babitonga (southern Brazil). *Zootaxa* 3398: 1-21.
- Norris, R.D. 2000. Pelagic species diversity, biogeography, and evolution. *Paleobiology* 26: 236-258.
- Polechová, J. & Storch, D. 2008: Ecological niche. In: Jorgensen S.E. & Fath B. (eds.), *Encyclopedia of Ecology*. Elsevier 1088-1097.
- Petersen, K.W. 1979. Development of coloniality in Hydrozoa. *In: Larwood G, Rosen BR. eds. Biology and Systematics of Colonial Organisms*. London: Academic Press, 105-139.
- Phillips, P. J. 1972. The pelagic Cnidaria of the Gulf of Mexico: Zoogeography, ecology and systematics. Unpublished Ph.D. dissertation, Texas A&M University, 212 pp.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P., Schapire, R.E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231-259.

- Ranson, G. 1945. Les scyphomeduses de la collection du Museum National d'Histoire Naturelle Paris. II. Catalogue raisonne; origine des recoltes. Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, Series 2(17): 312–320. [In French].
- Rao, H.S. 1931. Notes on scyphomedusae in the Indian Museum. Records of the Indian Museum 33: 25–62.
- Raxworthy, C., Ingram, C.M., Rabibisoa, N., Pearson, R.G. 2007. Applications of ecological niche modeling for species delimitation: a review and empirical evaluation using day geckos (*Phelsuma*) from Madagascar. Systematic Biology 56(6): 907-923.
- Robinson, L.M., Elith, J., Hobday, A.J., Pearson, R.G., Kendall, B.E., Possingham, H.P., Richardson, A.J. 2011. Pushing the limits in marine species distribution modeling: lessons from the land present challenges and opportunities. Global Ecology and Biogeographic 20: 789-802.
- Sale, P.F., Hanski, I., Kritzer, J.P. 2006. The merging of metapopulation theory and marine ecology: establishing the historical context. In: Kritzer, J.P., Sale, P.F. (eds). Marine Metapopulations. Elsevier Academic Press. 3-30.
- Saupe, E., Barve, V., Myers, C., Soberón, J., Barve, N., Hensz, C., Peterson, A.T., Owens, H.L., Lira-Noriega, A. 2012 Variation in niche and distribution model performance: the need for a priori assessment of key causal factors. Ecological Modelling 237-238, 11–22.
- Sbrocco, E.J. & Barber, P.H. 2013. MARSPEC: ocean climate layers for marine spatial ecology. Ecology 94(4): 979.
- Soares, M.O. 2007. Ecology of jellyfishes (Cnidaria: Scyphozoa, Cubozoa) in Mucuripe Cove, Fortaleza, northeast of Brazil. Master Thesis Instituto de Ciências do Mar, Universidade Federal do Ceará.
- Soberón, J. & Peterson, A.T. 2005. Interpretation of fundamental ecological niches and species' distributional areas. Biodiversity Informatics 2: 1-10.
- Soberón, J. & Nakamura, M. 2009. Niches and distributional areas: concepts, methods and assumptions. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 106: 19644–19650.
- Spalding, M.D., Fox, H.E., Allen, G.R., Davidson, N., Ferdana, Z.A., Finlayson, M., Halpern, B.S., Jorge, M.A., Lombana, A., Lourie, S.A., Martin, K.D., McManus, E., Molnar, J., Recchia, C.A., Robertson, J. 2007. Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. BioScience 57: 573–583.
- Stiasny, G. 1926. Alte und neue Scyphomedusen von Australien. Zoologische Mededeelingen IX: 249–257.
- Sullivan, K. & Bustamante, G. 1999. Setting Geographic Priorities for Marine Conservation in Latin American and the Caribbean. Arlington, United States, The Nature Conservancy.
- 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. Global Ecology and Biogeography 21: 272-281.
- Vannucci, M. 1954. Hydrozoa e Scyphozoa existentes no instituto oceanográfico II. Boletim do Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo 5: 95-148
- Watson, J.R., Siegel, D.A., Kendall, B.E., Mitarai, S., Rassweiler, A., Gaines, S.D. 2011. Identifying critical regions in small-world marine metapopulations. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 108 (43): 907-913.
- Warren, D. L., Glor, R.E., Turelli, M. 2008. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. Evolution 62: 2868-2883.
- Warren, D. L., Glor, R.E., Turelli, M. 2010. ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. Ecography 33: 607-611.
- Werner, B. 1975. Bau und lebensgeschichte despolypen von *Tripedalia cystophora* (Cubozoa, class. nov., Carybdeidae) und seine bedeutung für die evolution der Cnidaria. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* 27(4): 461-504.
- Wiley, E.O., McNyset, K.M., Peterson, A.T., Robins, C.R., Stewart, A.M. 2003. Niche modeling and geographic range predictions in the marine environment using a machine-learning algorithm. Oceanography 16(3): 120-127.
- Wis, M.S., Hijmans, R.J., Li, J., Peterson, A.T., Graham, C.H., Guisan, A. Effects of sample size on the performance of species distribution models. Diversity and Distributions 14: 763-773.

ANEXOS

Tabela 1. Registros de ocorrência da espécie *Chiropsalmus quadrumanus*. A lista dos museus com suas siglas utilizados neste estudo foram: Instituto Smithsonian - Museu Nacional de História Natural, Washington, DC, USA (USNM); Coleção do Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro, Brasil (DZ-UFRJ); Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro, Brasil (MNRJ); Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, Brasil (MZUSP).

Local	Latitude	Longitude	Fonte
Matagorda Bay, TX, EUA	28.5	-96.23	Guest, 1959
Pass Cavallo, TX, EUA	28.374262	-96.401763	Guest, 1959
Aransas Pass, TX, EUA	27.837107	-97.129478	Guest, 1959
Galveston Bay, Galveston, TX, EUA	29.400301	-94.787213	Phillips & Burke, 1970
Front Beach, Galveston, TX, EUA	29.282080	-94.791230	Phillips & Burke, 1970
Chandeleur Island, LA, EUA	30.137839	-88.930672	USNM 42157
Lake Pontchartrain, LA, EUA	30.116666	-89.716666	Phillips, 1972
Mississippi Sound, MS, EUA	30.316666	-88.816666	Burke, 1975
Mississippi Sound, MS, EUA	30.383333	-88.8	Burke, 1975
Dog Keys Pass, Horn Island, MS, EUA	30.216666	-88.783333	Phillips & Burke, 1970
Biloxi, MS, EUA	30.378892	-88.907656	USNM 43044
Daytona Beach – Jacksonville Beach, FL, EUA	29.740605	-81.204431	Calder, 2009
Dry Tortugas National Park, FL, EUA	24.624673	-82.873355	Boulware, 2006
Sapelo Island, GA, EUA	31.366666	-81.283333	Krauter & Setzler, 1975
Dublin River, Doboy Sound, GA, EUA	31.4	-81.3	Krauter & Setzler, 1975
Hudson Creek, Doboy Sound, GA, EUA	31.433333	-81.333333	Krauter & Setzler, 1975
Charleston, SC, EUA	32.753333	-79.898333	Calder, 2009
Charleston, SC, EUA	32.77	79.913333	Calder, 2009
Charleston, SC, EUA	32.721666	-79.901666	Calder, 2009
Charleston, SC, EUA	32.27	-80.72	Calder, 2009
Charleston, SC, EUA	32.7775	-79.819833	Calder, 2009
Charleston, SC, EUA	32.705166	-79.796166	Calder, 2009
Charleston, SC, EUA	32.693833	-79.794666	Calder, 2009

Charleston, SC, EUA	32.642166	-79.664166	Calder, 2009
Charleston, SC, EUA	32.642166	-79.973666	Calder, 2009
Price Creek, Charleston, SC, EUA	32.879263	-79.654942	Calder & Hester, 1978
Winyah Bay, SC, EUA	33.250842	-79.220966	Calder & Hester, 1978
Colleton River, SC, EUA	32.325222	-80.797401	Calder & Hester, 1978
Port Royal, SC, EUA	32.369655	-80.684133	Calder & Hester, 1978
Piver's Island, Beaufort, NC, EUA	34.716666	-76.683333	Pearse <i>et al.</i> , 1942
Wrightsville Beach, Wilmington, NC, EUA	34.211478	77.784202	USNM 1124254
Sunset Beach, NC, EUA	33.861232	-78.510084	USNM 1154106
Laguna de Términos, Campeche, MEX	18.617	-91.683	Gómez-Aguirre, 1986
Barra de Nautla, Veracruz, MEX	20.217	-96.77	Gómez-Aguirre, 1986
Stann Creek Beach, Dangrega, BZ	16.95	-88.216666	Larson, 1982
Sapodilla Cayes, BZ	16.118492	-88.283141	Boulware, 2006
El tuque, Ponce, PR	17.973077	-66.657198	USNM 54417
Mani Beach, Mayaguez, PR	18.240324	-67.177609	USNM 54466
Enrique Reef, PR	17.952875	-67.049129	USNM 54475
Margarita Island, VA	11.216666	-63.55	Kramp, 1959
Gulf of Venezuela, VA	11.883333	-71.133333	Marques-Pauls, 2008
Rosario Island, Santa Marta, Magdalena, CO	10.983333	-74.3	Cedeno & Lecompte, 2013
Suriname	6.15	-54.046666	Gershwin, 2006
Guiana Francesa	5.639614	-53.420359	Ranson, 1945
Mucuripe Beach, Fortaleza, CE, BR	-3.716666	-38.483333	MZUSP 1960
Meireles Beach, Fortaleza, CE, BR	-3.722894	-38.500965	MZUSP 468
Redinha Beach, Natal, RN, BR	-5.749869	-35.203044	Soares <i>et al.</i> , 2009
Baía da Traição, PB, BR	-6.683333	-34.916666	MNRJ 184
Olivença, Ilhéus, BA, BR	-14.931616	-38.992175	Quinto et al., 2005
Aeroporto, Ilhéus, BA, BR	-14.809245	-38.998445	Quinto et al., 2005
São Domingos, Ilhéus, BA, BR	-14.680226	-38.997412	Quinto et al., 2005
Nova Viçosa, BA, BR	-17.8975	-39.3575	MZUSP 767
Itaipava Beach, Itapemirim, ES, BR	-20.9	-40.76666	MNRJ 931

Macaé, RJ, BR	-22.623055	-41.900194	MZUSP 1920-1929
Macaé, RJ, BR	-22.381646	-41.769621	DZ-UFRJ 1-078
Cavaleiros Beach, Macaé, RJ, BR	-22.403050	-41.793455	DZ-UFRJ 1-103, 1-104
Barra de São João, Casimiro de Abreu, RJ, BR	-22.639	-41.903555	DZ-UFRJ 1-110
Gargaú Beach, São Francisco de Itabapoana, RJ, BR	-23.58335	-41.073216	MZUSP 763
Gargaú Beach, São Francisco de Itabapoana, RJ, BR	23.52165	41.0732166	MZUSP 768
Farol de São Tomé Beach, Campos dos Goytacazes, RJ, BR	-22.34	-41.5	Costa & Beneditto, 2009
Farol de São Tomé Beach, Campos dos Goytacazes, RJ, BR	-22.0834	-41	Costa & Beneditto, 2009
Pai Paulo's Beach, Ilha Grande, RJ, BR	-23.134	-44.167	MZUSP 2092
Ubatuba, SP, BR	-23.433333	-45.066666	MZUSP 1930- 1939
Ubatuba, SP, BR	-23.583333	-45.2	MZUSP 1118
Lazaro Beach, Ubatuba, SP, BR	-23.7	-45.133333	MZUSP 765
Ubatuba, SP, BR	-23.633333	-45.35	MZUSP 1231
Ubatuba, SP, BR	-23.383333	-44.85	MZUSP 1238
Santos, SP, BR	-23.933333	-46.3	MZUSP 2002
Caraguatatuba, SP, BR	-23.616666	-45	MZUSP 1184
Praia Grande, SP, BR	-24	-46.383333	MZUSP 2018
São Sebastião, SP, BR	-23.833333	-45.483333	MZUSP 1276
São Sebastião, SP, BR	-23.916666	-45.216666	MZUSP 1269
Itanhaém, SP	-24.216666	-46.75	Vannucci, 1954
Peruíbe, SP	-24,3	-46.983333	Vannucci, 1954
Pontal do Sul, Pontal do Paraná, PR, BR	-25.698916	-48.43175	Mejía, 2011
Shangrilá, Pontal do Paraná, PR, BR	-25.621053	-48.408559	Nogueira Jr & Haddad, 2008
Guaratuba, PR, BR	-25.9	-48.55	MZUSP 928
Barra do Saí Beach, Guaratuba, PR, BR	-25.972242	-48.579515	Nogueira Jr & Haddad, 2006
Itacolombis, PR, BR	-25.766666	-48.5	Nogueira Jr & Haddad, 2006
Currais, PR, BR	-25.733333	-48.416666	Nogueira Jr & Haddad, 2006
Ipanema, PR, BR	-25.683333	-48.383333	Nogueira Jr & Haddad, 2006

Ilha do Mel, PR, BR	-25.633333	-48.266666	Nogueira Jr & Haddad, 2006
Ilha das Peças, PR, BR	-25.5	-48.216666	Nogueira Jr & Haddad, 2006
Ilha de Superagui, PR, BR	-25.4	-48.166666	Nogueira Jr & Haddad, 2006
Praia de Fora, Palhoça, SC, BR	-27.716666	-48.583333	Gershwin, 2006
Baía Norte, SC, BR	-27.5	-48.54	Nogueira Jr <i>et al.</i> , 2010
Armação do Itapocoroy, Penha, SC, BR	-26.717	-48.6	Branco & Verani, 2006
Armação do Itapocoroy, Penha, SC, BR	-26.77	-48.63	Branco & Verani, 2006
Baía da Babitonga, SC, BR	-26.183	-48.63	Nogueira Jr, 2012
Baía da Babitonga, SC, BR	-26.23	-48.73	Nogueira Jr, 2012