



UNIVERSIDADE FEDERAL
DE SANTA CATARINA
Centro de Ciências Biológicas
Departamento de Ecologia e Zoologia
Programa de Pós – Graduação em Ecologia



ANA FLORA SARTI DE OLIVEIRA

**ASPECTOS BIOLÓGICOS E ECOLÓGICOS DE ZOANTÍDEOS
ZOOXANTELADOS EM COSTÕES ROCHOSOS DO SUL E
SUDESTE DO BRASIL**

Florianópolis - SC
2014

Ana Flora Sarti de Oliveira

**ASPECTOS BIOLÓGICOS E ECOLÓGICOS DE ZOANTÍDEOS
ZOOXANTELADOS EM COSTÕES ROCHOSOS DO SUL E
SUDESTE DO BRASIL**

Dissertação submetida ao Programa de Ecologia da Universidade Federal de Santa Catarina para a obtenção do Grau de Mestre em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Alberto Lindner

Florianópolis
2014

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor,
através do Programa de Geração Automática da Biblioteca Universitária da UFSC.

Oliveira, Ana Flora Sarti de

Aspectos biológicos e ecológicos de zoantídeos
zooxantelados em costões rochosos do sul e sudeste do
Brasil / Ana Flora Sarti de Oliveira ; orientador, Alberto
Lindner - Florianópolis, SC, 2014.
79 p.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Santa
Catarina, Centro de Ciências Biológicas. Programa de Pós-
Graduação em Ecologia.

Inclui referências

1. Ecologia. 2. Zoantídeos zooxantelados. 3. Censo
visual. 4. Costões rochosos. I. Lindner, Alberto. II.
Universidade Federal de Santa Catarina. Programa de Pós-
Graduação em Ecologia. III. Título.

Ana Flora Sarti de Oliveira

**Aspectos biológicos e ecológicos de zoantídeos zooxantelados em
costões rochosos do Sul e Sudeste do Brasil**

Esta Dissertação foi julgada adequada para obtenção do Título de Mestre e aprovada em sua forma final pelo Programa de Pós Graduação em Ecologia.

Florianópolis, 24 de abril de 2014.

Prof.^a Dr.^a Natalia Hanazaki
Coordenador do Curso

Banca Examinadora:

Prof.^a Dr.^a Carla Zilberberg (UFRJ)

Prof.^a, Dr.^a Barbara Segal Ramos (UFSC)

Prof., Dr. Nivaldo Peroni (UFSC)

Este trabalho é dedicado ao meu tio
Luís Antônio de Oliveira Júnior e a
meu avô Claudio Cícero Sarti.

AGRADECIMENTOS

Sou muito grata a todos aqueles que doaram um pouco de si para me ajudar. Anderson e Guilherme perderam alguns fios de cabelos me ajudando desde a concepção até análise dos dados. Aliás, o que seria do cap 2 não fosse a ajuda de Eduardo e Gustavo? Agradeço profundamente a disposição e paciência que Eduardo L. Hettwer Giehl mostrou na elaboração e aplicação das análises. Também sou muita grata ao Edson, pelo apoio nos meus trabalhos em campo. Júlia! Obrigada pela força, você sempre me incentivou. Kátia, você nos acolheu quando chegamos em Floripa, isso foi muito importante! Sou imensamente grata aos membros de minha banca, cuja colaboração foi imprescindível para a consolidação desse trabalho.

Sou muito grata por ter podido contar com o apoio e o amor de meu querido André, um homem que deixa minha vida mais feliz. Ugo e Fernanda, sem palavras para agradecer o apoio! Foram roupa de mergulho e mergulhos muito lindos para o piloto do projeto, tudo isso na baía de Ilha Grande, tão linda baía, fui muito feliz mergulhando por lá. Agradeço imensamente à minha família que mesmo longe sempre me inspirou muito, foram horas ao telefone. Mãe, Tia Clau e Bárbara, vocês enchem meu coração de alegria, são meus orgulhos e modelos de pessoa.

Agradeço a agência FAPESC que, financiando o projeto Biodiversidade Marinha do Estado de Santa Catarina (proj. 4302/2010-8), fomentou algumas de minhas saídas de campo. Da mesma forma, agradeço a Agência CNPq (proj. 563276/2010-0) que, em parceria com a agência FAPESC (proj. 6308/2011-8), financiou a consolidação da REDE SISBIOTA. O contato com a REDE me proporcionou a oportunidade de colaborar com uma equipe de pesquisadores ímpar, com imenso comprometimento para o desenvolvimento científico no Brasil.

RESUMO

Zoantídeos zooxantelados são organismos muito abundantes na costa brasileira. Esses organismos habitam recifes rasos e, devido a sua representatividade, desempenham um importante papel na comunidade bentônica. *Palythoa caribaeorum*, *Palythoa variabilis* e o gênero *Zoanthus* são os zoantídeos mais comumente observados. Dados sobre biologia e ecologia destes animais estão geralmente relacionados a *P. caribaeorum*, uma espécie que exibe altas taxas de crescimento e que chega a recobrir dezenas de metros em recifes rasos. *Palythoa caribaeorum*, *Palythoa variabilis* e o gênero *Zoanthus* também habitam costões rochosos na região Sudeste e Sul do Brasil, um local de transição entre ambientes tropicais e temperados e que representa o limite sul de distribuição desses animais. A TSM média é maior na região Sudeste que na região Sul. Essa condição poderia causar uma variação na abundância destes organismos. O ajuste de um modelo polinomial de segunda ordem indicou que temperatura é uma variável importante para determinar cobertura total de zoantídeos zooxantelados nessa escala de observação. Além disso, outros fatores também são importantes como complexidade e inclinação do substrato.

Palavras-chave: Zoantídeos zooxantelados 1. Censo Visual 2. Costões Rochosos 3.

ABSTRACT

Zooxanthellate zoanths are well represented along the Brazilian coast. These organisms inhabit shallow-water reefs and, due to their conspicuous presence in these environments, they play an important role amongst benthic community processes. *Palythoa caribaeorum*, *Palythoa variabilis* and the genus *Zoanthus* are the most conspicuous zoanths in Brazil. Data on biology and ecology about these animals frequently relates to *P. caribaeorum*, a species that exhibits high growth rates and that can reach tens of meters of benthic cover on shallow-water reefs. *Palythoa caribaeorum*, *Palythoa variabilis* and the genus *Zoanthus* also inhabit rocky shores in southeastern and southern Brazil. The region is a transition between tropical and temperate environments and also configures the southern limit of distribution of these animals. The average TSM were higher in southeastern than in southern Brazil. This condition could lead to a variation in the abundance of zoanths. The fit of a second order polynomial model indicated that temperature was an important factor to determine the total coverage of zooxanthellate zoanths on this scale of observation. In addition, other factors were also important, such as substrate complexity and slope.

Keywords. Zooxanthellate zoanths 1. Visual census, 2. Rocky shores 3.

Lista de tabelas

Tabela 1 Número de transecções realizadas nas localidades amostrais onde estimou-se visualmente a porcentagem de cobertura de <i>Palythoa caribaeorum</i> , <i>Palythoa variabilis</i> e <i>Zoanthus</i> spp.	63
Tabela 2 Critérios para avaliação das características físicas do substrato.	64
Tabela 3 Frequência de avistamento e porcentagem de cobertura média de zoantídeos zooxantelados por localidade. Onde: Pc = <i>Palythoa caribaeorum</i> , Pv = <i>Palythoa variabilis</i> , Zspp = <i>Zoanthus</i> spp.....	68
Tabela 4 Análise de variância entre modelo polinomial misto generalizado e modelo nulo, com ajustamento para dados de cobertura de zoantídeos zooxantelados no Sudeste e Sul do Brasil.	71
Tabela 5 Efeitos aleatórios e fixos utilizados para ajuste do modelo polinomial de segunda ordem descritivo da abundância de zoantídeos zooxantelados.	72

Lista de figuras

Capítulo 1

Figura 1 (A) Colônia de *Palythoa caribaeorum* sobre costão rochoso em Santa Catarina, Brasil; (B) detalhes dos pólipos. 24

Figura 2 Número de publicações a respeito de *Palythoa caribaeorum* (Duchassaing & Michelotti, 1860) em décadas subsequentes à sua descrição. 25

Figura 3 Publicações pioneiras e registros de ocorrência acerca de *Palythoa caribaeorum*: 1 Acosta, 2001; 2 Acosta, 2007; 3 Acosta, 2005; 4 Almeida, 2008; 5 Amaral, 2002; 6 Amaral, 2009; 7 Bastidas, 1996; 8 Boscolo, 2005; 9 Bouzon, 2012; 10 Chimetto, 2009; 11 Costa, 2011; 12 Creed, 2007; 13 Duchassaing, 1860; 14 Echeverría, 1997; 15 Edmunds, 2000; 16 Edwards, 1983; 17 Fadlallah, 1984; 18 Francini-Filho, 2010; 19 Haywich, 1997; 20 Hines, 2011; 21 Karlson, 1980; 22 Kemp, 2006; 23 Koehl, 1977; 24 LaJeunesse, 2000; 25 Lesser, 1990; 26 Longo, 2012; 27 Mendonça-Neto, 2008; 28 Oigman-Pszczol, 2004; 29 Pérez, 2005; 30 Pessoa, 2012; 31 Reimer, 2010; 32 Sebens, 1977; 31 Sebens, 1977; 33 Stampar, 2007; 34 Suchanek, 1981; 35 Wirtz, 2008. 31

Figura 4 Quatro variações de fissão, reprodução assexuada, desempenhada por *Palythoa caribaeorum*. (A) Fissão marginal (*Edge fission*); (B) Liberação de agrupamentos de pólipos (*Polyp-cluster release*), (C) Emissão de tecido (*Tissue-outgrowth*), (D) Produção de bolas de pólipos (*Polyp-ball production*). 37

Figura 5 (A) Ouriço *Echinometra lucunter* (B) caranguejo ermitão sob fendas e buracos de colônias de *P. caribaeorum*. (C), Tecido necrosado por ação de patógeno desconhecido (Acosta 2001). Imagens (A) e (B) registradas em costões rochosos no estado de São Paulo e (C) em Santa Catarina (profundidade <10m). 46

Capítulo 2

Figura 6 Localidades amostradas no Sudeste e Sul do Brasil quanto à abundância de zoantídeos zooxantelados sobre costões rochosos. Dados de TSM obtidos pelo portal *GIOVANNI*, disponível em: <http://gdatal.sci.gsfc.nasa.gov>. 61

Figura 7 Zoantídeos zooxantelados. (A) *Palythoa variabilis*; (B) Pólipos verdes são *Zoanthus sociatus* e pólipos alaranjados são *Palythoa caribaeorum*. 62

Figura 8 Temperatura da superfície do mar em localidades no Sudeste e Sul do Brasil, onde estimou-se a cobertura de zoantídeos zooxantelados. Dados adquiridos no portal NASA GIOVANNI..... 66

Figura 9 Dados de TSM disponíveis em

<http://disc.sci.gsfc.nasa.gov/giovanni/>, entre 2003 e 2013 Onde: 1 Ilha do Aleijado, 2 Ilha do Itanhangá, 3 Saco do Urubu – Ilha de Búzios, 4 Saco do Sombrio – Ilhabela, 5 Saco do Diego – Ilhabela, 6 Ilha das Cabras, 7 Praia do Cabelo Gordo, 8 Praia do Itassucê, 9 Arquipélago de Tamboretes, 10 Praia da Sepultura – Bombinhas, 11 Ilha Deserta, 12 Rancho Norte – Ilha do Arvoredo, 13 Saco do Vidal – Ilha do Arvoredo, 14 Ilha do Xavier, 15 Arquipélago de Moleques do Sul, 16 Ilha do Coral
..... 70

Sumário

Introdução Geral	19
Bibliografia	20

CAPÍTULO 1

Biologia e ecologia de <i>Palythoa caribaeorum</i> (Duchassaing e Michelotti 1860)	23
Resumo	23
Introdução	24
Histórico e Sistemática	26
Morfologia - Colônia e Pólipos	27
Distribuição	30
Uso antrópico	32
Dados Biológicos	33
Ecologia e Habitat	39
Considerações Finais	45
Bibliografia	48

CAPÍTULO 2

Abundância de zoantídeos zooxantelados em costões rochosos do Sul e Sudeste do Brasil	57
Resumo	57
Introdução	58
Objetivos específicos	59
Área de Estudo	60
Material e Métodos	62
Análises dos dados	65
Resultados	65
Discussão	72
Conclusão	75
Bibliografia	75

Introdução Geral

A Província Biogeográfica Marinha Brasileira se estende desde a foz do Rio Amazonas até o litoral de Santa Catarina (Briggs e Bowen 2012) e abriga costões rochosos (Oigman-Pszczol et al., 2004), recifes biogênicos e não biogênicos (Leão et al., 2003a). A distribuição desses ambientes ao longo da Província é heterogênea, sendo que recifes biogênicos são observados até o litoral da Bahia (Leão et al., 2003a). A porção sul desta Província (Rio de Janeiro, São Paulo Santa Catarina) é um ambiente marcado pela presença de costões rochosos e representa a transição entre ambientes tropicais e subtropicais, onde a fauna tropical tem sua abundância e riqueza diminuída em direção a latitudes maiores (Floeter et al. 2004, Bouzon et al. 2012).

Palythoa caribaeorum (Duchassaing & Michelotti, 1860), *Palythoa variabilis* (Duerden, 1898) e *Zoanthus* spp. Lamarck, 1801 são zoantídeos zooxantelados (Cnidaria: Hexacorallia) bastante abundantes na costa brasileira. Esses animais são coloniais e habitam ambientes rasos com substrato consolidado (Rohlf e Belem 1993, Oigman-Pszczol et al. 2004, Amaral et al. 2009), desempenhando papéis importantes na comunidade bentônica. De maneira geral, as espécies aqui consideradas são tidas como fortes competidores e desenvolveram formas variadas para sobrepujar outros organismos, como inibição de crescimento e sobreposição (Suchanek e Green 1981, Rabelo et al. 2013), o que não diminui a relevância de interações positivas, como a associação com algas simbiotes que complementa a nutrição heterotrófica (Sebens 1977). Além disso, invertebrados se associam aos zoantídeos durante o desenvolvimento larval, o que caracteriza as colônias como um berçário (Robertson 1967, Pérez et al. 2005).

Por essas e outras características, zoantídeos zooxantelados desempenham um papel bastante representativo na comunidade bentônica da Província Biogeográfica Brasileira. Dessa forma, a compilação e o levantamento de dados a respeito do grupo, ajudam a agregar informação a respeito de ecossistemas marinhos relevantes por toda a costa brasileira.

Bibliografia

- Amaral FMD, Ramos CAC, Leão ZMAN, Kikuchi RKP, M KK, Longo LL, Cordeiro RTS, Lira SMA, Vasconcelos SL. 2009. Checklist and morphometry of benthic cnidarians from the Fernando de Noronha Archipelago, Brazil. *Cahiers de Biologie Marine* 50: 277–290.
- Bouzon J, Brandini F, Rocha R. 2012. Biodiversity of Sessile Fauna on Rocky Shores of Coastal Islands in Santa Catarina, Southern Brazil. *Marine Science* 2: 39–47.
- Floeter SR, Ferreira CEL, Dominici-Arosemena A, Zalmon IR. 2004. Latitudinal gradients in Atlantic reef fish communities: trophic structure and spatial use patterns. *Journal of Fish Biology* 64: 1680–1699.
- Leão Z, Kikuchi RKP, Testa V. 2003. Corals and coral reefs of Brazil. *Latin American Coral Reefs* 9–52.
- Oigman-Pszczol SS, Figueiredo MA de O, Creed JC. 2004. Distribution of Benthic Communities on the Tropical Rocky Subtidal of Armação dos Búzios, Southeastern Brazil. *Marine Ecology* 25: 173–190.
- Pérez CD, Vila-Nova DA, Santos AM. 2005. Associated community with the zoanthid *Palythoa caribaeorum* (Duchassaing & Michelotti, 1860) (Cnidaria, Anthozoa) from littoral of Pernambuco, Brazil. *Hydrobiologia* 548: 207–215.
- Rabelo EF, Soares MDO, Matthews-Cascon H. 2013. Competitive interactions among zoanthids (cnidaria: zoanthidae) in an intertidal zone of northeastern Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography* 61: 35–42.
- Robertson R. 1967. *Heliacus* (Gastropoda: Architectonicidae) Symbiotic with Zoanthinaria (Coelenterata). *Science* 156: 246–248.
- Rohlf C, C Belem MJ. 1993. O Gênero *Zoanthus* no Brasil. 1. tartarugadecouro@gmail.com Caracterização e Revisão Anatômica de *Zoanthus Sociatus* (Cnidaria, Zoanthinaria, Zoanthidae). *Iheringia Serie Zoologia* 77: 135–144.
- Sebens KP. 1977. Autotrophic and heterotrophic nutrition of coral reef zoanthids. *Proceedings of the 3rd International Coral Reef Symposium*.

Suchanek TH, Green DJ. 1981. Interspecific competition between *Palythoa caribaeorum* and sessile invertebrates on ST. Croix Reefs, U.S. Virgin Islands. p. 679–684.

CAPÍTULO 1

Biologia e ecologia de *Palythoa caribaeorum* (Duchassaing e Michelotti 1860)

Resumo

Palythoa caribaeorum é um dos organismos mais abundantes e conspicuos em recifes rasos por quase todo o Oceano Atlântico. Suas colônias recobrem dezenas de metros de substrato consolidado, onde o animal pode atuar como um estruturador da comunidade bentônica local. Apesar disso, o conhecimento a respeito da biologia e ecologia da espécie permaneceu, até o momento, disperso entre os diferentes campos do conhecimento. Nesse contexto, o presente trabalho teve como objetivo reunir essas informações e, ao mesmo tempo, indicar lacunas do conhecimento. A análise de 75 publicações indicou que a maior parte da informação disponível dita sobre processos de reprodução, interações competitivas e a produção e ação da toxina não proteica mais potente do meio marinho, a palitoxina. Poucos trabalhos se dedicaram a investigar interações positivas e a relação que o zoantídeos estabelece com microrganismos associados. O presente trabalho discute os resultados encontrados e também indica possíveis novas frentes de investigação.

Palavras chave: Interação 1, Reprodução 2, Distribuição 3.

Introdução

Palythoa caribaeorum (Duchassaing & Michelotti, 1860) (família Sphenopidae, ordem Zoantharia, classe Anthozoa) é um dos organismos mais conspícuos da comunidade bentônica em ambientes rasos por quase toda a costa oeste atlântica (Kemp et al. 2006, Bouzon et al. 2012), incluindo o Caribe (Acosta et al. 2005) e, provavelmente, em grande parte da costa oeste africana (Reimer et al. 2010; Figura 1).



Figura 1 (A) Colônia de *Palythoa caribaeorum* sobre costão rochoso em Santa Catarina, Brasil; (B) detalhes dos pólipos.

Nessas localidades, o animal habita ambientes rasos em costões rochosos, recifes carbonáticos e areníticos, recobrando, em escala local, dezenas de metros de substrato consolidado (Laborel, 1970, Pérez et al. 2005, Kemp et al. 2006, Almeida et al. 2008). Sua capacidade em dominar o substrato consolidado lhe confere um papel de estruturação da comunidade bentônica (Mendonça-Neto et al. 2008, Castro et al. 2012), o que é particularmente importante considerando sua alta abundância em locais com condições ambientais tão variadas. Por exemplo, nas Ilhas Virgens, *P. caribaeorum* chega a recobrir, junto de *Millepora* sp., mais de 90% do substrato aos cinco metros de profundidade (Edmunds 2000). No Sudeste do Brasil, a porcentagem de substrato recoberta apenas por esta espécie pode atingir quase 60% em até dois metros de profundidade (Oigman-Pszczol et al. 2004). Diante dessas peculiaridades, muitas questões podem ser levantadas acerca da biologia e ecologia da espécie. Quais seriam as adaptações adquiridas pelo organismo que lhe permitiu exercer um papel tão preponderante na comunidade bentônica por uma distribuição geográfica tão ampla? Quais relações *P. caribaeorum* estabelece com a comunidade em seu entorno?

Para responder estas questões foi realizado um levantamento de publicações nas bases de dados Web of Science, Scielo, Scopus e Biogeoinformatics of the Hexacorals. A aquisição dos trabalhos prosseguiu empregando-se as palavras-chave “*Palythoa caribaeorum*”. Trabalhos que apenas mencionavam o organismo, sem apresentação de novos resultados especificamente relacionados ao zoantídeo, foram desconsiderados.

Segundo esses critérios, foram analisadas 75 publicações. A partir disso, constatou-se que o número de publicações que trouxeram resultados inovadores para *Palythoa caribaeorum* aumentou ao longo das últimas décadas. Esse aumento foi mais acentuado na década de 2000. Apenas no início da década de 2010 o número de publicações (20) atinge mais que a metade que o da década anterior (27) (Figura 2).

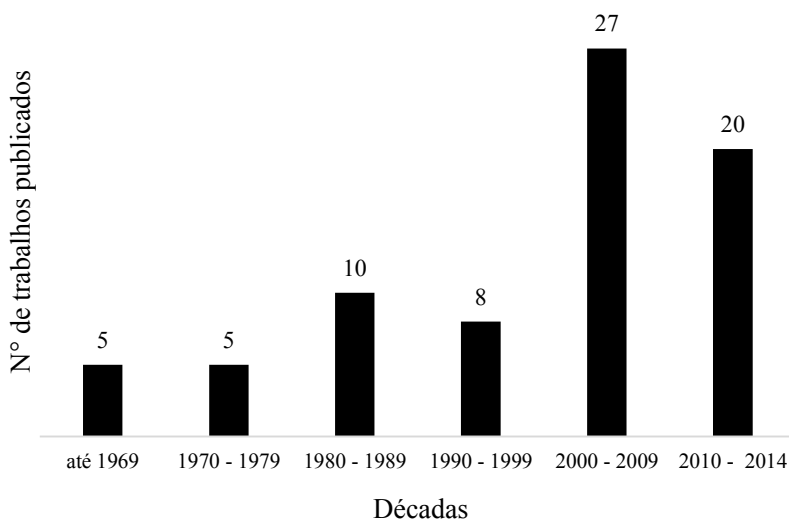


Figura 2 Número de publicações a respeito de *Palythoa caribaeorum* (Duchassaing & Michelotti, 1860) em décadas subsequentes à sua descrição.

Esta revisão demonstra que, apesar de disperso entre os diferentes campos da ciência, muito conhecimento foi gerado a respeito da biologia e ecologia de *P. caribaeorum*. Mais que isso, os dados gerados

ajudam a compreender a dinâmica que rege ambientes recifais de águas rasas considerando a representatividade do zoantídeo nesses ambientes.

Histórico e Sistemática

O gênero *Palythoa* (Lamouroux, 1816) pertence à família Sphenopidae (Hertwig, 1882), uma das nove famílias contidas na ordem Zoantharia (Appeltans et al. 2014). A ordem é cosmopolita e abarca espécies que se desenvolvem em colônias de pólipos clonais desprovidos de esqueleto carbonático (Sinniger et al. 2005).

De acordo com Appeltans et al. (2014), o gênero *Palythoa* (Lamouroux, 1816) abarca 92 espécies, sendo que no Oceano Atlântico a maioria delas é encontrada no Caribe. O levantamento exato da distribuição das espécies é uma tarefa difícil, uma vez que a taxonomia de todo o grupo ainda apresenta muitas questões em aberto (Burnett et al. 1997, Reimer et al. 2012). Entretanto, trabalhos recentes, que combinam análise morfológica e técnicas moleculares, indicam que o número de espécies em toda a ordem Zoantharia é provavelmente menor do que se considera até o momento, e que parte das incongruências taxonômicas se deram pela descrição breve de espécies-tipo, as quais frequentemente se baseiam em caracteres morfológicos plásticos (Reimer et al. 2007, 2010, 2012).

Seguindo este padrão, a descrição de *Palythoa caribaeorum* (Duchassaing e Michelotti 1860) é extremamente concisa e, assim como para outros representantes do grupo, algumas sinonímias são atribuídas à espécie. Ryland e Lancaster (2003) e Reimer (2013) identificam três sinonímias para *Palythoa caribaeorum* (Duchassaing e Michelotti 1860):

Palythoa caribaea Duerden, 1898 - constando também em (Duchassaing e Michelotti 1864), (Duchassaing e Michelotti 1866), (Andres 1883), (Haddon e Shackleton 1891), (Duerden 1898), (Duerden 1898) e (Duerden 1902);
Palythoa caribbaea Goreau, 1959;
Palythoa caridbea Carballeira et al., 1998.

Reimer et al. (2010), por sua vez, sugerem mais três sinonímias, identificadas na costa oeste africana:

Palythoa vicentina Carlgren, 1939;
Palythoa dartevellei Pax, 1952;
Palythoa senegalensis Pax e Muller, 1956.

Mesmo assim, *Palythoa dartevellei* e *Palythoa senegalensis* constam em Appeltans et al. (2014) como espécies válidas. Da mesma forma, *Palythoa brasiliensis* (Heider, 1898), descrita na costa brasileira, é tida como espécie válida em Appeltans et al. (2014). Apesar disso, seu holótipo foi perdido (Pax e Müller 1960) e o local de coleta da espécie tipo situa-se no nordeste do Brasil, onde *P. caribaeorum* abunda, assim, *P. brasiliensis* é considerada neste trabalho como outra sinonímia.

A despeito das várias nomenclaturas atribuídas a *P. caribaeorum*, dados moleculares confirmam seu posicionamento como uma espécie válida (Reimer et al. 2007, 2010) e revelam que *P. caribaeorum* é espécie irmã de *Palythoa tuberculosa* (Esper, 1791), a qual tem distribuição restrita ao oceano Pacífico. Reimer et al. (2012) sugerem que a divergência entre os organismos se deu após o fechamento do Istmo do Panamá.

Morfologia - Colônia e Pólipos

As colônias de *Palythoa caribaeorum* são de cor bronze, marrom ou marrom claro, e por vezes podem adquirir a coloração branca depois de perderem zooxantelas (Kemp et al. 2006, Amaral et al. 2009). A superfície da colônia é coberta por um muco viscoso (Sebens 1977) que, no Brasil, lhe conferiu o nome popular de “Baba-de-boi” (Pérez et al. 2005). Este zoantídeo se desenvolve sobre substratos consolidados, onde uma única colônia pode apresentar uma área que varia desde alguns centímetros até mais de 4 m² (Acosta 2001). Em campo, as colônias frequentemente se dispõem em grandes agregações, como um ‘tapete’, recobrando grandes extensões do substrato (Sebens 1982, Amaral et al. 2009, Melo et al. 2012). Distinguir os limites de uma colônia pode ser

uma tarefa difícil, dada a estreita disposição em que as mesmas podem se encontrar (Observação pessoal).

O zoantídeo tem uma textura rígida, por acumular sedimento em seus tecidos (Amaral et al. 2009). Haywick e Mueller (1997) descreveram a natureza dos grãos encontrados em seus tecidos. Os autores encontraram calcita, calcita de magnésio e clastos siliciclásticos, da mesma forma que fragmentos carbonáticos bioclásticos, como fragmentos de esqueleto de corais e algas coralíneas. Os grãos encontrados possuíam mais frequentemente uma média de comprimento de 125 μm , o que sugere uma seletividade por parte do animal. A radiografia dos pólipos revelou que os grãos de aragonita dispunham-se paralelamente uns aos outros e perpendiculares à superfície dos pólipos. O restante dos grãos, já em camadas mais profundas da mesogleia, arranjavam-se aleatoriamente. Haywick e Mueller (1997) observaram que o sedimento aderido ao muco é transferido à mesogleia via epiderme, a qual é composta por células ciliadas. Particularmente, os grãos de aragonita se precipitam no muco, por um processo reconhecido pelos autores como biomineralização. Infelizmente, nem todos os mecanismos acerca da biomineralização foram completamente entendidos. Contudo, sabe-se que outros zoantídeos desenvolveram estratégias que mantêm as colônias rígidas, como *Savalia* (*Gerardia*) spp. (Sinniger et al. 2005), por exemplo, que secreta um esqueleto proteico sobre colônias de coral bambu parasitadas pelo zoantídeo.

A capacidade de secretar compostos que enrijecem as colônias não pode ser ignorada. De acordo com Cairns (2007: pag 312), a definição de coral é: “*Animals in the cnidarian classes Anthozoa and Hydrozoa that produce either calcium carbonate (aragonitic or calcitic) secretions resulting in a continuous skeleton or as numerous, usually microscopic, individual sclerites, or that have a black, horn-like, proteinaceous axis*”. Confirmado o processo de biomineralização (Mueller e Haywick 1995), *P. caribaeorum* poderia ser encarada como uma espécie de coral (Cairns 2007). Essa característica, no entanto, não confere a *P. caribaeorum* a capacidade de contribuir com a bioconstrução de recifes biogênicos, pois tantos os grãos de origem exógena quanto os grãos biomineralizados são transportados pela ação da água depois da morte das colônias (Mueller e Haywick 1995).

A morfologia dos indivíduos e das colônias abarca caracteres taxonômicos tradicionalmente mensurados. Os pólipos de *P. caribaeorum* estão imersos em um cenênquima espesso (= “immersae”)

(Reimer et al. 2012), do qual emerge o disco oral plano com 5-10 mm de diâmetro (Bastidas e Bone 1996, Soares et al. 2011). *In vivo*, esta estrutura pode atingir até 15 mm de diâmetro (Reimer et al. 2010). O diâmetro dos pólipos varia de 0,55 mm a 4,34 mm em pólipos que foram fixados em formalina 4% (Costa et al. 2011), ou 0,1 mm a 0,53 mm em pólipos fixados em Solução Bouin e posteriormente em etanol 70% (Fadlallah et al. 1984).

Da margem do disco oral emergem entre 28 a 48 tentáculos (Reimer et al. 2012) que se arranjam em duas fileiras (Boscolo e Silveira 2005, Reimer et al. 2010). Essas estruturas são um pouco menores que a metade do diâmetro do disco oral, em média 2,4 mm (Koehl 1977), e sua coloração varia entre marrom, bronze, branca e tons esverdeados (Soares et al. 2011). A altura máxima dos pólipos varia 10 e 12 mm (Bastidas e Bone 1996, Acosta et al. 2005, Costa et al. 2011), e atinge até 60 mm em processos de reprodução assexuada (Acosta, 2005). É importante ressaltar que a densidade, o diâmetro e a altura dos pólipos variam de acordo com as condições ambientais, sendo que pólipos maiores estão relacionados a áreas com maiores taxas de sedimentação, o que pode acarretar variações morfométricas sazonais em uma mesma população (Costa et al. 2011).

O aspecto do animal também varia em colônias doentes. Acosta (2001) menciona que os pólipos tornam-se inchados, irregulares e em seguida a coloração torna-se pálida, branca ou translúcida em colônias doentes. Esta transformação tem início a partir da extremidade superior dos pólipos e seu interior enegrece. A doença se espalha deixando porções brancas e necrosadas sobre as colônias, se desenvolvendo em padrões circulares. O processo acarreta a degeneração do cenênquima, que perde a aderência ao substrato, com mortalidade de até 50% da colônia. Apesar da descrição detalhada dos sintomas da doença, o autor não identificou o patógeno.

Distribuição

Palythoa caribaeorum ocorre por quase toda a costa ocidental atlântica. O limite de distribuição ao Norte do Oceano Atlântico é Bermuda (Lesser et al. 1989, Kemp et al. 2006). Outros registros são reportados novamente para o Sul da Flórida (Kemp et al. 2006) passando pelo Caribe (Reimer et al. 2012) e seguindo até o sul do Brasil, em Santa Catarina (Bouzon 2012). O zoantídeo também ocorre em Ilhas Oceânicas, como no Arquipélago de São Pedro e São Paulo (Amaral et al. 2002, Edwards e Lubbock 2009), Atol das Rocas (Echeverría et al. 1997), Fernando de Noronha (Amaral et al. 2009), e na Ilha Trindade (Gasparini e Floeter 2001, Santos 2013 comunicação pessoal). Na Costa Atlântica Oriental, *P. caribaeorum* foi reportada em Cabo Verde (Almeida et al. 2008, Reimer et al. 2010) e na República Democrática de São Tomé e Príncipe (Wirtz e D’Acoz 2008), entretanto, existem indícios de que sua distribuição seja mais ampla na costa oeste africana, baseando-se na distribuição de organismos provavelmente sinonimizados (Reimer et al. 2010). A Figura 3 ilustra a distribuição do animal segundo publicações com dados pioneiros para a espécie, essas publicações estão classificadas de acordo com sua temática principal.

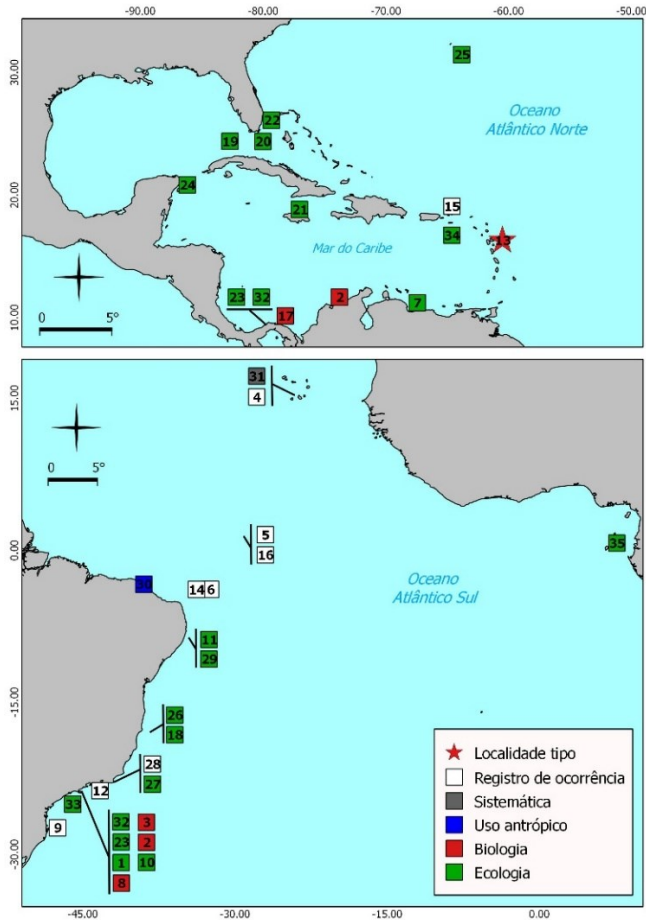


Figura 3 Publicações pioneiras e registros de ocorrência acerca de *Palythoa caribaeorum*: 1 Acosta, 2001; 2 Acosta, 2007; 3 Acosta, 2005; 4 Almeida, 2008; 5 Amaral, 2002; 6 Amaral, 2009; 7 Bastidas, 1996; 8 Boscolo, 2005; 9 Bouzon, 2012; 10 Chimetto, 2009; 11 Costa, 2011; 12 Creed, 2007; 13 Duchassaing, 1860; 14 Echeverría, 1997; 15 Edmunds, 2000; 16 Edwards, 1983; 17 Fadlallah, 1984; 18 Francini-Filho, 2010; 19 Haywich, 1997; 20 Hines, 2011; 21 Karlson, 1980; 22 Kemp, 2006; 23 Koehl, 1977; 24 LaJeunesse, 2000; 25 Lesser, 1990; 26 Longo, 2012; 27 Mendonça-Neto, 2008; 28 Oigman-Pszczol, 2004; 29 Pérez, 2005; 30 Pessoa, 2012; 31 Reimer, 2010; 32 Sebens, 1977; 31 Sebens, 1977; 33 Stampar, 2007; 34 Suchanek, 1981; 35 Wirtz, 2008.

Uso antrópico

As colônias de *P. caribaeorum* são utilizadas para fins desde ornamentais até terapêuticos. A espécie é um cnidário bastante comercializado no mercado de aquarismo (Gasparini et al. 2005) e, em fóruns especializados, é recomendada para cultivo por apresentar crescimento rápido, ser de fácil cultivo e replicação (Reeflex 2012). No nordeste do Brasil, comunidades de pescadores utilizam o muco que recobre as colônias como um agente analgésico e anti-inflamatório no tratamento de contusões e reumatismo (Melo et al. 2012). Entretanto, Soares et al. (2006) verificaram a ausência de atividade anti-inflamatória em lesões cutâneas causadas em ratos. Já os testes para a ação anestésica foram positivos (Soares et al. 2006).

As colônias também são utilizadas na busca por novas substâncias, muitas vezes com aplicabilidade farmacológica (Souza et al. 2008, Munday 2011, Almeida et al. 2012). De fato, uma sorte de compostos podem ser isoladas dos tecidos e muco de *P. caribaeorum* (Pessoa et al. 2012), incluindo palisterois, que são esteróis típicos do gênero *Palythoa* (Kelecom e Solé-Cava, 1982). Carballeira e Reyes (1995), por sua vez, diagnosticaram e descreveram uma variedade de ácidos graxos com cadeias de 16 a 23 carbonos, incluindo o ácido 6-bromo-5,9-icosadienoico, uma molécula que, até então, supunha-se estar presente apenas em esponjas. Recentemente, duas novas famílias lipídicas foram extraídas de *P. caribaerum* (Almeida et al. 2012). Também foram observadas novas moléculas de ceramidas, esteróis (Pessoa et al. 2012) e uma enzima (Souza et al. 2008). Estes resultados são tão importantes para a descoberta de novos compostos quanto para a identificação de novas vias metabólicas (Carballeira e Reyes 1995, Almeida et al. 2012).

Pesquisas dentro da temática bioquímica estiveram sempre presentes nos estudos acerca do zoantídeo. Dentre os trabalhos encontrados, 22 tem abordagem bioquímica e mais de 65% deles discorrem sobre as propriedades da palitoxina (PTX). A substância é tida como a toxina não proteica mais potente do meio marinho (Munday 2011), e pode ser detectada em tecidos humanos tendo em vista sua propriedade bioacumuladora (Hines e Pawlik 2011, Munday 2011). A toxina age danificando a bomba de $\text{Na}^+\text{K}^+\text{ATPase}$ e provoca lise em diversos tipos de celulares (*in vitro*) (Munday 2011). A produção de PTX não é exclusiva de *P. caribaeorum*, sendo que a substância foi primeiramente encontrada em *Palythoa toxica* (Moore e Scheuer 1971) e,

subseqüentemente, em outros organismos como algas vermelhas, no dinoflagelado *Ostreopsis ovate* e em outros zoantídeos (Ramos e Vasconcelos 2010).

PTX, no entanto, não está apenas ligada a efeitos negativos para a saúde humana. Até o momento, foi observado que a toxina tem ação citotóxica acentuada em células tumorais de pescoço e cabeça (Görögh e Bèress 2013). Atualmente, novos estudos vêm se dedicando a identificar atividade farmacológica de outras substâncias extraídas de *P. caribaeorum* (Pessoa et al. 2012) e, com isso, moléculas inéditas para a ciência também vêm sendo encontradas (Almeida et al. 2012, Pessoa et al. 2012).

Dados Biológicos

Reprodução Sexuada

Palythoa caribaeorum é hermafrodita sequencial protogínico (Fadlallah et al. 1984, Ryland 1997, Boscolo e Silveira 2005). Em outras palavras, uma única colônia contém pólipos com gônadas masculinas e femininas. O ciclo se inicia com o desenvolvimento das gônadas femininas, com oócitos em estágios variados de desenvolvimento, que posteriormente são substituídas por vesículas seminais (Boscolo e Silveira 2005). Alguns pólipos podem conter simultaneamente gônadas femininas e vesículas seminais. Entretanto, essa é uma condição menos frequente (Fadlallah et al. 1984, Boscolo e Silveira 2005), a qual sustenta a hipótese de que o estado de hermafroditismo é um estado transitório entre as condições sexuais (Boscolo e Silveira 2005). Até 75% dos pólipos de uma colônia podem apresentar gônadas (Boscolo e Silveira 2005), apesar disso, existe uma grande variação na maturidade sexual entre os indivíduos (Fadlallah et al. 1984). Além disso, indivíduos férteis são mais frequentes no interior do que nas margens das colônias (Boscolo e Silveira 2005).

As células germinativas são de origem gastrodérmica endocélica e se desenvolvem no interior da mesogleia em filamentos mesentéricos completos. Como mencionado, o desenvolvimento dos gametas é assincrônico, o que permite a presença de oócitos em estágios variados de maturação em um mesmo filamento mesentérico (Fadlallah et al. 1984, Boscolo e Silveira 2005), os quais se desenvolvem mantendo o núcleo voltado e próximo da gastroderme (Boscolo e Silveira 2005). As vesículas

seminais também ocupam os mesentérios e são dispostas longitudinalmente, desde a banda ciliada até a região aboral, gerando convoluções na superfície do filamento (Boscolo e Silveira 2005).

Em costões rochosos da costa brasileira, *P. caribaeorum* apresentou gônadas durante todo o ano e vesículas seminais durante seis meses (dezembro - maio), sendo a maioria das vesículas liberadas durante o mês de maio (Boscolo e Silveira 2005). Os oócitos observados por Boscolo e Silveira (2005), no Sudeste do Brasil, foram sempre muito menores que aqueles observados por Fadlallah et al. (1984) no Caribe, e, além disso, estiveram presentes ao longo de um ano de amostragem em diferentes estágios de maturação. Esse contexto levou Boscolo e Silveira (2005) a levantar a hipótese de que a desova (*spawning*) transcorre durante todo o ano.

Até o momento, o desenvolvimento larval não foi documentado, tão pouco consta a observação da larva plânula. Entretanto, sendo *P. caribaeorum* integrante da família Sphenopidae, espera-se que sua larva plânula seja uma zoantela, a qual tem hábitos planctônicos, formato cilíndrico e apresenta uma banda ciliar longitudinal (Ryland 1997), assim como as larvas de *P. tuberculosa* (Esper, 1791), espécie irmã de *P. caribaeorum* (Reimer et al. 2012), que pode sobreviver até 170 dias na coluna d'água (Polak et al. 2011).

Reprodução Assexuada

Palythoa caribaeorum exibe diversas formas de reprodução assexuada que ocorrem por dois processos básicos: fragmentação (Acosta et al. 2001) e fissão (Acosta et al. 2005). Propágulos derivados da fragmentação são gerados por fatores exógenos, que não dependem do emprego de energia da colônia dispersora para sua formação (Acosta et al. 2001). Por outro lado, propágulos formados por fissão são gerados por fatores endógenos, e dependem da energia da colônia para sua produção (Acosta et al. 2001).

Existem dois tipos de fragmentação, fragmentação biológica e fragmentação física. Na fragmentação biológica, partes da colônia mãe são separadas por um agente biológico, como doença (Acosta 2001, Acosta et al. 2001) ou predadores (Acosta et al. 2001, Stampar et al. 2007). Por exemplo, de acordo com Acosta et al. (2001), porções doentes podem circundar porções saudáveis de uma colônia, após a degradação do tecido necrosado pela doença, a porção saudável torna-se independente da colônia mãe e, eventualmente, se desprende do substrato, num

processo que pode levar de 3 a 9 meses. A fragmentação física, por sua vez, é causada por efeito do hidrodinamismo, que acaba deslocando o substrato recoberto colonizado, acarretando a separação das colônias em múltiplas partes (Acosta et al. 2001).

Como mencionado, *P. caribaeorum* também pode se reproduzir assexuadamente por fissão e, neste caso, a ação de fatores endógenos prevalece (Acosta et al. 2001, 2005). Existem dois tipos principais de fissão, que consistem em (I) formação de fendas que cruzam as colônias separando os pólipos em grupos (*clusters*). Durante esse processo o cenênquima se afina em sentido oral – aboral. Subsequentemente, os agrupamentos de pólipos se desconectam completamente da colônia mãe. (II) Crescimento direcionado de tecido e subsequente liberação de propágulos. Cada processo de fissão tem duas variações e, de acordo com Acosta et al. (2005), a fissão em *P. caribaeorum* tem quatro variações básicas (Figura 4)

Fissão marginal (*Edge fission*) (IA) – Deriva do primeiro processo de fissão e, portanto, requer a formação de fendas e afinamento do cenênquima. Esta variação ocorre particularmente nas margens da colônia e forma agrupamentos de 3 a 20 pólipos curtos (0,5mm-1,5cm). Uma única colônia pode produzir dezenas de propágulos sob esta variação de fissão, a qual é mais comum onde existe competição interespecífica por espaço, incluindo outros zoantídeos como *Palythoa variabilis* (Duerden, 1898), *Zoanthus sociatus* (Ellis e Solander, 1786) e *Zoanthus solanderi* (Leseur, 1817). Nesse caso, os propágulos tendem a se manter perto da colônia mãe.

Liberação de agrupamentos de pólipos (*Polyp-cluster release*) (IB) – Os agrupamentos de pólipos são formados no interior da colônia mãe e reúnem mais de 400 pólipos. Essa variação também depende da formação de fendas e acontece mais frequentemente em colônias grandes, onde há limitação por espaço e competição intraespecífica. Os agrupamentos são constituídos de pólipos alongados (2,5-6 cm) e, depois de se desprenderem do substrato, espera-se que sejam transportadas para longe da colônia mãe.

Acosta et al. (2005) nunca observou propágulos gerados por fissão marginal ou por liberação de agrupamento de pólipos voltarem a se conectar a colônia mãe e considerando estas variações de fissão como um processo irreversível.

Emissão de tecido (*Tissue-outgrowth*) (IIA) – Essa variação não depende da formação de fendas, e ocorre nas margens da

colônia em locais onde há limitação por espaço, como o topo de uma rocha. Nesse caso, parte da colônia cresce ao mesmo tempo que se separa da colônia mãe por estrangulamento do cenênquima. Os propágulos podem apresentar um formato de gota, variando entre 1 a 100 cm de comprimento e de 2 a 8 cm de largura. A liberação de propágulos se dá com a quebra do cenênquima já afinado por ação hidrodinâmica. O tecido emitido não resulta sempre na formação do propágulo. Por vezes, esse tecido continua seu crescimento (>1m) e volta a se aderir ao substrato, nesse caso, a colônia mãe é expandida.

Produção de bolas de pólipo (*Polyp-ball production*) (IIB) – Essa variação deixa a colônia com protuberâncias arredondadas, comum de ser observada na porção central das colônias. A formação dos propágulos inicia quando um único pólipo central se torna mais alto que seus vizinhos. Em seguida, os indivíduos circundantes acompanham seu crescimento destoante, e formam um grupo de pólipos de formato arredondado. O propágulo em formação não é aderido ao substrato e se liga ao restante da colônia via cenênquima, e eventualmente, a bola de pólipos se desprende da colônia e é dispersada.

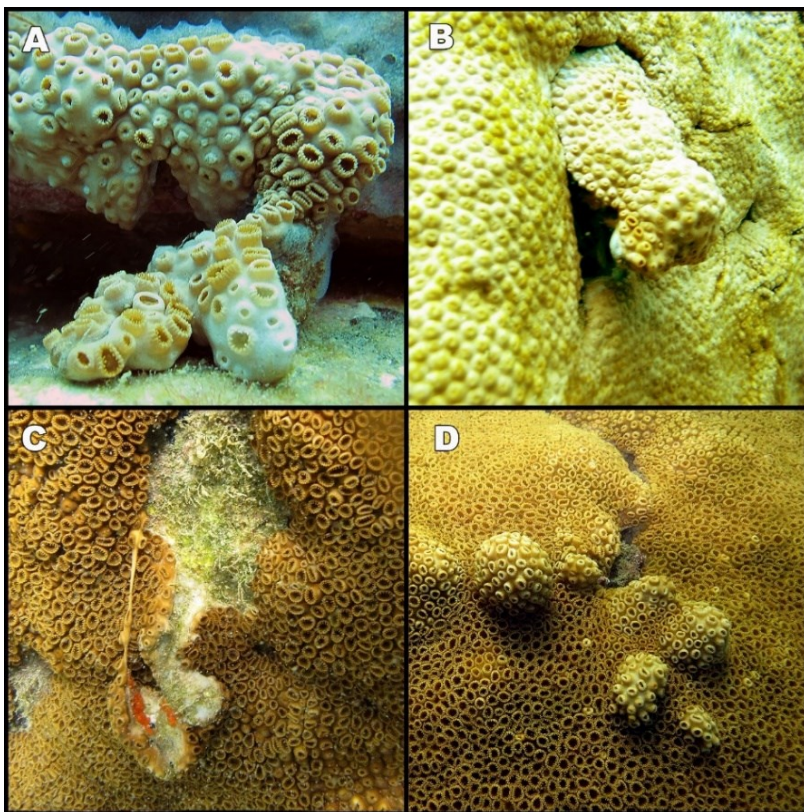


Figura 4 Quatro variações de fissão, reprodução assexuada, desempenhada por *Palythoa caribaeorum*. (A) Fissão marginal (*Edge fission*); (B) Liberação de agrupamentos de pólipos (*Polyp-cluster release*), (C) Emissão de tecido (*Tissue-outgrowth*), (D) Produção de bolas de pólipos (*Polyp-ball production*).

De modo geral, os processos de fissão exercem um papel mais importante para a reprodução assexuada de *P. caribaeorum* que fragmentação (Acosta et al. 2001). Em um ano de observação 6,9% de colônias que habitavam costões rochosos passaram por algum processo de fragmentação (Acosta et al. 2001) em contrapartida, a frequência temporal e espacial de processos de fissão é bastante alta. Por exemplo, todas as variações de fissão foram observadas em pelo menos 55% de colônias no mesmo período de observação (Acosta et al. 2005), mesmo com a produção e liberação de propágulos sendo menos frequente no

inverno (Acosta et al. 2005, Acosta e González 2007). Ao que tudo indica, fissão é uma característica conservativa entre populações de *P. caribaeorum* que habitam a costa oeste Atlântica, com observações no sudeste do Brasil, Colômbia e Flórida (Acosta et al. 2005, Acosta e González 2007).

A viabilidade dos propágulos nunca foi estudada em detalhe. Todavia, *P. caribaeorum* é um organismo comum no mercado de aquarismo (Gasparini et al. 2005). Em meios extra acadêmicos (Reeflex 2012), o zoantídeo é reconhecido como um organismo de fácil cultivo por seu crescimento rápido. Esta característica foi bem descrita por Suchanek e Green (1981), que coletaram fragmentos de colônias em campo e os mantiveram em laboratório o que pode ser um indicador do sucesso reprodutivo via fragmentação.

No contexto apresentado, reprodução sexuada e assexuada mantém similaridades. Pólipos férteis são mais frequentes na porção central das colônias (Boscolo e Silveira 2005), assim como bolas e agrupamentos de pólipos (Acosta et al. 2005). Em geral, os autores discutem que as margens das colônias estão frequentemente em contato com outros organismos bentônicos. Assim, manter áreas reprodutivas no interior das colônias permitiria que indivíduos marginais dirigissem mais energia para a competição (Acosta et al. 2005, Boscolo e Silveira 2005, Polak et al. 2011).

Nutrição e Predação

Palythoa caribaeorum é zooxantelado, ou seja, o zoantídeo se associa a dinoflagelados endossimbiontes que contribuem para sua nutrição (Sebens 1977, Lesser et al. 1989). Estes organismos autótrofos são tipicamente do gênero *Symbiodinium* Freudenthal, 1962, mais especificamente dos tipos C1 e D1a (LaJeunesse 2002, Kemp et al. 2006). Sebens (1977) constatou que as colônias perdem peso quando mantidas no escuro e em experimentos de exclusão de luz. Entretanto, a real contribuição fornecida pelo simbionte ao hospedeiro nunca foi documentada. *Palythoa caribaeorum* também se alimenta de organismos planctônicos (Koehl 1977, Sebens 1977).

Sebens (1977) e Koehl (1977) observaram que a ingestão de presas é mais frequente à noite, em pólipos distendidos. O animal ingere presas de 0,3 a 4 mm, dentre copépodos, anfípodos, moluscos, poliquetas, foraminíferos e fragmentos de matéria orgânica (Sebens 1977). Sebens

(1977) e Koehl (1977) não relataram qualquer espécie fitoplanctônica como parte da dieta. Durante o dia, quando os pólipos permanecem mais frequentemente retraídos, o fluxo de água sobre a superfície do disco oral gera micro vórtices direcionados a boca do animal, os quais arrastam presas e partículas orgânicas que, assim, podem ser ingeridas (Koehl 1977).

Sebens (1977) e Haywick & Mueller (1997) não observaram evidências de que o muco secretado pelas colônias atue na captura de presas, além de material orgânico e partículas minerais. Por outro lado, uma grande variedade de microorganismos está associada ao muco de *P. caribaeorum*. Chimetto et al. (2011b) identificou cepas de *Vibrio alginolyticus*, *V. harveyi* e *V. parahaemolyticus* com ação potencial para fixar nitrogênio. A habilidade de fertilização do muco via associação ao picoplâncton, e a posterior absorção de nutrientes, é um processo bem documentado em corais escleractíneos (Bythell e Wild 2011). Além disso, sabe-se que corais escleractíneos utilizam matéria orgânica ingerida como fonte de energia (Rosenfeld 1999) e, apesar de nenhum experimento ter comprovado a mesma atividade por *P. caribaeorum*, Sebens (1977) reportou a presença de matéria orgânica particulada na cavidade gastrovascular do zoantídeo.

Ecologia e Habitat

Interação com meio físico

Por quase toda a costa oeste atlântica e em alguns pontos da costa oeste africana, *P. caribaeorum* pode ser observada até cerca de 20 m de profundidade (Almeida et al. 2008, Reimer et al. 2010). Entretanto, os maiores adensamentos de colônias são tipicamente encontrados desde o mesolitoral (Sebens 1977, Wirtz e D'Acoz 2008, Reimer et al. 2010, Castro et al. 2012), incluindo poças de maré (Edwards e Lubbock 2009), até cerca de 10 m de profundidade (Sebens 1982, Almeida et al. 2008, Amaral et al. 2009, Castro et al. 2012).

Palythoa caribaeorum é muito abundante nas plataformas rasas de costões rochosos (Almeida et al. 2008), recifes areníticos (Rabelo et al. 2013) e biogênicos. Em costões rochosos do Sudeste do Brasil, o zoantídeo é um dos organismos mais abundantes (Mantelatto et al. 2013), sendo apenas menos dominante que algas, onde chega a recobrir até 50% do substrato (Acosta 2001, Mantelatto et al. 2013).

Em eventos de baixa maré, *P. caribaeorum* pode permanecer por horas exposta sobre as plataformas dos recifes (Bastidas e Bone 1996) e em costões rochosos (Sebens 1977). Entretanto, em eventos extremos com a combinação de maré baixa e alta pluviosidade, Sebens (1977) reportou sua mortalidade, bem como a de corais escleractíneos no infralitoral.

Palythoa caribaeorum habita ambientes de ondulação baixa a modera, e permanece exposto a arrebentação de ondas nas zonas de *surf* (Koehl 1977, Sebens 1982, Oigman-Pszczol et al. 2004). Parte dessa adaptabilidade pode ser atribuída à anatomia da colônia (= *immersae* (Pax 1910)), a qual mantém os pólipos estreitamente unidos, e confere a espécie uma maior resistência ao hidrodinamismo quando comparado a *Palythoa variabilis* (Duerden 1898), outro zoantídeo, cujos os pólipos se sobressaem ao cenênquima (= *liberae* (Pax 1910)) (Koehl 1977).

Sedimentação parece não limitar o desenvolvimento das colônias, que são encontradas em ambientes com altas taxas de sedimentação, bem como em ambientes com taxas próximas a zero. Por exemplo, em Abrolhos, o zoantídeo habita todo o recife (Segal e Castro 2011). Entretanto, em áreas onde as taxas de sedimentação são em média mais acentuadas (médias mensais maiores que 80 mg.cm⁻².dia⁻¹) a espécie atinge mais de 50% do recife (Castro et al. 2012), substituindo a cobertura de corais escleractíneos local (Castro et al. 2012). Em costões rochosos, na Colômbia e no Sudeste do Brasil, *P. caribaeorum* domina o substrato juntamente com algas filamentosas em locais onde as taxas de sedimentação atingem mais de 40 mg.cm⁻².dia⁻¹ (Acosta e González 2007). De fato, de *P. caribaeorum* pode se desenterrar do sedimento acumulando contraindo e distendendo seus pólipos, mas executa esses movimentos mais lentamente que *P. variabilis*, um zoantídeo que sabidamente se desenvolve sobre substrato inconsolidado (Koehl 1977). A despeito de sua tolerância à deposição de sedimento, as colônias se desenvolvem apenas sobre substrato consolidado.

Interações Biológicas

Alguns autores reportaram a maneira como *P. caribaeorum* interage com outros organismos bentônicos. Suchanek e Green (1981) documentaram, por meio de experimentos em laboratório e por observações em campo, três formas básicas de *P. caribaeorum* sobrepujar outros organismos bentônicos na competição por espaço: *agressão lateral*, que gera um halo de necrose na espécie agredida; *recobrimento*;

e *assentamento pontual*. As duas primeiras estratégias podem ocorrer por duas formas básicas, com ou sem contato direto entre os tecidos vivos dos competidores, e a última forma se dá pelo assentamento sobre organismos já aderidos ao substrato. Dentre os organismos recobertos por *P. caribaeorum* estão corais escleractíneos, hidrocorais, esponjas, gorgônias, outros zoantídeos, cirripédios, algas calcárias, bivalves (Karlson 1980, Suchanek e Green 1981, Sebens 1982, Pérez et al. 2005, Mendonça-Neto e Gama 2008). Sua habilidade em recobrir outras espécies é frequentemente atribuída a altas taxas de crescimento (Suchanek e Green 1981) a qual, embora varie (Bastidas e Bone 1996), pode atingir 4mm.dia¹ (Suchanek e Green 1981).

Poucos animais predam este zoantídeo (Longo et al. 2012), o que se relaciona à presença de cnidas em seus tentáculos (Hines e Pawlik 2011) e à produção de metabólitos secundários que aumentam suas propriedades deterrentes (Hines e Pawlik 2011), como a PTX (Béress et al. 1983). Além disso, *P. caribaeorum* é uma fonte de alimento de baixo valor nutricional, pois contém baixas concentrações de proteínas solúveis em relação a corais escleractíneos e esponjas (Hines e Pawlik 2011). Ser uma espécie tóxica, de baixo valor nutricional e possuir nematocistos carregados de toxinas pode explicar as baixas taxas de predação que recaem sobre o animal (Sebens 1982, Longo et al. 2012).

Apesar disso, alguns organismos predam *P. caribaeorum*, como a tartaruga marinha *Eretmochelys imbricata* (Linnaeus, 1766) (Stampar et al. 2007), o poliqueta *Hermodice carunculata* (Pallas, 1766) (Suchanek e Green 1981, Sebens 1982, Gleibs e Mebs 1999), o qual foi avistado se alimentando das colônias preferencialmente no início do entardecer (Suchanek e Green 1981). Peixes recifais predam as colônias quando estas se encontram com manchas que denotam adocimento (Gleibs e Mebs 1998, Acosta 2001) ou quando estão ovadas (Gleibs e Mebs 1998, Francini-Filho e Moura 2010, Longo et al. 2012). Essas observações, por um lado, confirmam os resultados de Sebens (1982), que ressaltam que a predação não é um fator que limita a distribuição de *P. caribaeorum* e, por outro, demonstram o potencial adaptativo de outras espécies diante dos compostos tóxicos e deterrentes do zoantídeo.

Nesse sentido, defesas químicas e a toxicidade dos nematocistos não impediram que alguns organismos se associassem a colônias de *P. caribaeorum*. Uma variedade de invertebrados foi encontrada vivendo sob as colônias e, algumas vezes no interior do cenênquima, entre moluscos, crustáceos, nematóides e poliquetas, com destaque para juvenis

de nudibrânquios que foram encontrados sob as colônias, indicando um microambiente seguro para seu desenvolvimento (Pérez et al. 2005). De fato, outro gastrópode em estágio pós-larval, *Heliacus cylindricus*, permanece em agregações de dois ou três indivíduos aderidos a espaços sob as margens das colônias (Robertson 1967).

Organismos vivendo no interior do cenênquima foram classificados por Pérez et al. (2005) como endobiontes, e aqueles que viviam sob as colônias foram chamados de hipobiontes. As associações foram verificadas quando as colônias se desenvolviam sob recifes areníticos. Em costões rochosos de São Tomé e Príncipe, Wirtz e D’Acoz (2008) observaram que o caranguejo *Platypodiella picta* (Edwards, 1869) vivia em pequenos bolsões nas colônias de *P. caribaeorum*. Gleibs e Mebs (1999) descreveram uma condição similar com caranguejo *Platypodiella spectabilis* (Herbst, 1794) no Caribe. Ao que tudo indica, o ambiente sob ou dentro do cenênquima oferece abrigo de predadores e atua protegendo os organismos contra os efeitos da dessecação durante a maré baixa, e, no caso de indivíduos juvenis, supõe-se que as colônias funcionariam como um berçário. Mendonça-Neto et al. (2008) verificaram que peixes que vivem associados ao substrato, tanto aqueles que se alimentam de organismos bentônicos quanto aqueles de hábitos demersais, apresentam uma maior diversidade em áreas onde *P. caribaeorum* domina o substrato em costões rochosos do sudeste do Brasil.

Pesquisas a respeito das interações entre *P. caribaeorum* e microrganismos associados tiveram início na década de 1970, com investigações voltadas a compreender a interação entre zooxantela e hospedeiro (Sebens 1977). A microbiota associada a *P. caribaeorum*, bem como o seu papel na associação, vem sendo estudada em mais detalhes recentemente. Ao que tudo indica a classe de bactérias gram-negativas Gama-Proteobacteria domina a comunidade microbiana do muco, no entanto, dentro do grupo existe uma variação entre os gêneros associados ao zoantídeo (Carlos et al. 2013). Por exemplo, Chimetto et al. (2009) verificaram a dominância do gênero *Vibrio* no muco retirado de *P. caribaeorum* e de outros antozoários no Sudeste brasileiro como, *Palythoa variabilis*, *Zoanthus sociatus* e *Mussismilia hispida* (Verrill, 1901). Rabelo (2012), por sua vez, detectou os gêneros *Acinetobacter* e *Stenotrophomonas* como microrganismos dominantes em amostras obtidas no nordeste do Brasil. Fica evidenciado que populações de *P. caribaeorum* em diferentes regiões geográficas podem estar associadas a

gêneros bacterianos distintos, mesmo que haja a predominância da classe Gama-Proteobacteria.

A variação entre gêneros indica que a aquisição da microbiota associada se dá horizontalmente, e nesse sentido, Carlos et al. (2013) demonstrou que a comunidade bacteriana encontrada no muco de *P. caribaeorum* é mais similar em relação à comunidade presente no sedimento que aquela presente na coluna d'água, isso seria um indicador de que o ambiente intersticial atuaria como um reservatório de microrganismos (“seed bank”). O fato por si, no entanto, não significa que *P. caribaeorum* deixa de influenciar a presença de microrganismos sobre suas colônias, uma vez que a comunidade de bactérias do muco é menos diversa que a comunidade do sedimento e mais diversa que a comunidade presente em amostras de água do entorno da colônia (Carlos et al. 2013). Ademais, a comunidade do muco é mais estável sazonalmente em relação aos dois ambientes (Carlos et al. 2013). O papel dessas bactérias ainda guarda muitas questões em aberto, algumas das espécies encontradas em associação a *P. caribaeorum* foram recentemente descritas (Chimetto et al. 2011a, 2011b) e, apesar de algumas cepas bacterianas poderem fixar nitrogênio, a taxa de assimilação do nutriente pelo zoantídeo é desconhecida (Chimetto et al. 2008).

Outra questão importante a ser levantada trata da produção de PTX, pois em tese a substância seria produzida por bactérias associadas às colônias (Seemann et al. 2009, Ramos e Vasconcelos 2010). O fato da substância ser encontrada em diferentes táxons como a alga vermelha *Chondria crispera*, o dinoflagelado *Ostreopsis* spp. (Gleibs e Mebs 1999, Ramos 2010) e em alguns zoantídeos embasa esta hipótese. Seria improvável que a mesma via metabólica surgisse independentemente múltiplas vezes em animais superiores, algas e dinoflagelados, ao invés disso, considerar que algumas linhagens bacterianas associadas a hospedeiros diferentes possibilitassem a produção da toxina é uma alternativa menos parcimoniosa (Seemann et al. 2009, Ramos e Vasconcelos 2010). O fato não significa que *P. caribaeorum* não participe ativamente da produção de PTX, isto é, empregando gasto de energia para a produção da toxina, uma vez que 12% de cepas bacterianas perderam a capacidade hemolítica, um sinal de produção de PTX, quando mantidas em cultivo em gel de agar por Seemann et al. (2009). Isso demonstraria interação entre o metabolismo do hospedeiro e do simbiote, similar ao que ocorre entre *P. caribaeorum* e zooxantelas (Lesser 1996).

Independente das vias metabólicas da PTX, sabe-se que os animais que se associam ou se alimentam de *P. caribaeorum* parecem ser tolerantes à toxina (Ramos e Vasconcelos 2010), podendo incorporar a substância nos mesmos níveis observados nos tecidos do zoantídeo (Gleibs e Mebs 1999) mesmo assim, os efeitos da toxina em invertebrados ainda é muito pouco conhecido (Ramos e Vasconcelos 2010).

Como mencionado, *P. caribaeorum* também se associa a zooxantelas, sendo o subclado C1 a linhagem mais comumente identificada. Esse subgrupo foi detectado em todas as localidades onde se buscou investigar a associação: no Atlântico Ocidental, desde a Flórida (Kemp et al. 2006) até o Nordeste do Brasil (Rabelo 2012), incluindo Caribe (LaJeunesse 2002), e também na costa africana, em Cabo Verde (Reimer et al. 2010). Em pontos na costa da Flórida, no entanto, zooxantelas dos subtipos C1 e D1a se associavam simultaneamente ao zoantídeo, sem distinção entre inverno e verão (Kemp et al. 2006). Zooxantelas dos clados C e D são tidas como generalistas (Baker 2003) pois habitam hospedeiros diferentes em ambientes com condições ambientais variáveis (Baker 2003, Thornhill et al. 2014). O fato é particularmente relevante diante da ampla distribuição geográfica de *P. caribaeorum*, isto é, existe a premissa de que animais zooxantelados generalistas podem se associar a linhagens variadas de zooxantela, o que lhes conferiria maior resiliência (Baker 2003). *Palythoa caribaeorum* parece ter estabelecido uma estratégia distinta, associando-se a dois subclados e estes, por sua vez, apresentam pouca especificidade de ambiente e hospedeiro (Baker 2003, LaJeunesse et al. 2003, Thornhill et al. 2014). *Zoanthus sociatus*, por exemplo, outra espécie de zoantídeo, pode se associar aos subclados A4, A3, B1, C1 (LaJeunesse, 2002).

Ainda não está claro se a aquisição de zooxantelas pode se dar por transferência vertical, uma vez que as plânulas ou embriões do zoantídeo nunca foram observadas. Todavia, Hirose et al. (2011) verificaram que embriões de *Palythoa tuberculosa*, espécie irmã de *P. caribaeorum* com associação ao clado C1, não se associam a zooxantelas, além disso, Boscolo e Silveira (2005) observaram que embora o mesentério de *P. caribaeorum* contivesse em abundância o dinoflagelado, o mesmo não foi observado em associação aos oócitos do animal, cenário que sugere que a aquisição de zooxantelas por *P. caribaeorum* seja de forma horizontalmente.

A descrição e compreensão da relação estabelecida entre *P. caribaeorum* e zooxantelas é um fator importante diante do papel de

estruturação da comunidade bentônica desempenhado pelo zoantídeo (Castro e Pires 2001, Mendonça-Neto et al. 2008, Castro et al. 2012) e do cenário de mudanças climáticas globais. Nesse sentido, Kemp et al. (2006) verificaram que ambientes com amplitudes térmicas menores (17,6-32°C) abrigavam colônias mais suscetíveis ao branqueamento quando submetidas a experimentos de aumento da temperatura, a perda de zooxantelas ocorreu independentemente das linhagens do dinoflagelado que, nesse caso, eram C1 e D1a. Além disso, os autores observaram que as colônias submetidas ao experimento durante o inverno também sofreram maiores perdas do endossimbionte em relação à colônias coletadas durante o verão. Essa sazonalidade pode estar relacionada ao fato de que a perda de zooxantelas segue em função não apenas do aumento de temperatura, mas também da variação de outros parâmetros ambientais, como o aumento à exposição de raios UV, os quais sabidamente interferem na manutenção da relação entre zooxantela e *P. caribaeorum* (Lesser et al. 1989).

Considerações Finais

A compilação e análise de 75 trabalhos a respeito de *P. caribaeorum* revelou que muito conhecimento já foi levantado a respeito da biologia e ecologia da espécie, o que se justifica diante da importância que o animal exerce em comunidades de recifes biogênicos e não biogênicos. A espécie se reproduz continuamente ao longo do ano, sexuada e assexuadamente. Além disso, esse organismo é altamente competitivo e exibe altas taxas de crescimento podendo recobrir diversos organismos bentônicos, como corais escleractíneos e macroalgas. O animal é resistente à dessecação, e em ambiente natural *P. caribaeorum* se desenvolve sob altas taxas de sedimentação e moderada ação de ondas, e pode suportar longos períodos de exposição durante marés baixas. A espécie é pouco predada por ser tóxica, deterrente e possuir baixos valores nutricionais. Essas características podem explicar parte das estratégias que possibilitaram *P. caribaeorum* a se distribuir em ambientes rasos (>10m) por quase toda a costa atlântica.

Mesmo assim, muitas questões importantes para a compreensão da ecologia de ambientes habitados pelo zoantídeo ainda não foram

exploradas com profundidade. A literatura que aborda o papel de *P. caribaeorum* na comunidade de ambientes recifais quase sempre destaca seu papel competitivo. Nesse sentido, poucos trabalhos se dedicaram a investigar interações positivas entre o zoantídeo e outros organismos. Por exemplo, Pérez et al. (2005) identificou uma sorte de organismos vivendo dentro e sob o cenênquima de *P. caribaeorum*, sendo alguns deles indivíduos juvenis de nudibrânquios. Parece que *P. caribaeorum*, ao mesmo tempo que diminui a abundância de alguns organismos competindo por espaço, também viabiliza e facilita a presença de outros organismos atuando como refúgio, em períodos de maré baixa, e berçário (Pérez et al. 2005).

Além disso, interações frequentes podem ser observadas em campo sem nunca terem sido investigadas com afinco como, por exemplo, a presença da espécie de ouriço *Echinometra lucunter* e de caranguejos eremitas vivendo sob colônias do zoantídeo (Figura 5 A e B) (observação pessoal). Estariam esses organismos associados às colônias em fases específicas de seu desenvolvimento? Essas associações variam em função de condições ambientais? Questões como estas são exemplo da falta de informações a respeito da biologia e ecologia tanto do zoantídeo quanto de outros organismos recifais.

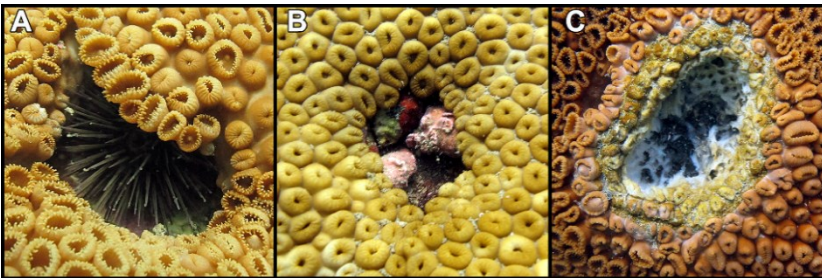


Figura 5 (A) Ouriço *Echinometra lucunter* (B) caranguejo eremita sob fendas e buracos de colônias de *P. caribaeorum*. (C), Tecido necrosado por ação de patógeno desconhecido (Acosta 2001). Imagens (A) e (B) registradas em costões rochosos no estado de São Paulo e (C) em Santa Catarina (profundidade <10m).

A relação que *P. caribaeorum* estabelece com microrganismos associados também está longe de ser bem compreendida, tanto com

relação à produção de metabólitos secundários quanto com relação à fixação de nitrogênio, desempenhada possivelmente para a fertilização do muco. Bactérias também poderiam estar associadas à necrose de tecidos identificadas por Acosta (2001). Entretanto, nenhum agente biológico foi associado à doença até o momento (Figura 5 C). Ao que tudo indica, *P. caribaeorum* é capaz de gerar um ambiente propício para precipitação de aragonita no muco que recobre as colônias, mas os processos de biomineralização não foram completamente descritos, nem mesmo a relação entre zooxantelas e a disposição dos grãos nos tecidos do animal (Haywick e Mueller 1997). Seria a ordenação dos grãos de aragonita favoráveis para a geração de *locus* específicos para o simbiote? (Haywick e Mueller 1997). Essas lacunas do conhecimento demonstram que muito ainda pode ser revelado a respeito da biologia e ecologia de *Palythoa caribaeorum* e, ao mesmo tempo, seu esclarecimento ajudaria a compreender parte das relações biológicas em ambientes recifais rasos em quase todo o oceano Atlântico.

Bibliografia

- Acosta A, González A. 2007. Fission in the Zoantharia *Palythoa caribaeorum* (Duchassaing and Michelotii, 1860) populations: a latitudinal comparison. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* 36: 151–165.
- Acosta A, Sammarco PW, Duarte LF. 2001. Asexual reproduction in a zoanthid by fragmentation: the role of exogenous factors. *Bulletin of Marine Science* 68: 363–381.
- Acosta A, Sammarco PW, Duarte LF. 2005. New fission processes in the zoanthid *Palythoa caribaeorum*: description and quantitative aspects. *Bulletin of Marine Science* 76: 1–26.
- Acosta A. 2001. Disease in Zoanthids: dynamics in space and time. *Hydrobiologia* 460: 113–130.
- Almeida C, Freitas R, Degado A, Porteiro F, Santos RS. 2008. Coral assemblages of Cabo Verde: preliminary assessment and description. p. 1416–1419.
- Almeida JGL, Maia AI V, Wilke D V, Silveira ER, Braz-Filho R, La Clair JJ, Costa-Lotufu L V, Pessoa ODL. 2012. Palyosulfonoceramides A and B: Unique Sulfonylated Ceramides from the Brazilian Zoanthids *Palythoa caribaeorum* and *Protopalythoa variabilis*. *Marine drugs* 10: 2846–60.
- Amaral F, Hudson M, Silveira F. 2002. Cnidarians of Saint Peter and St. Paul Archipelago, Northeast Brazil. p. 23–27.
- Amaral FMD, Ramos CAC, Leão ZMAN, Kikuchi RKP, M KK, Longo LL, Cordeiro RTS, Lira SMA, Vasconcelos SL. 2009. Checklist and morphometry of benthic cnidarians from the Fernando de Noronha Archipelago, Brazil. *Cahiers de Biologie Marine* 50: 277–290.
- Appeltans W, Bouchet P, Boxshall G, De Broyer C, de Voogd N, Gordon D, Hoeksema B, Horton T, Kennedy M, Mees J, Poore G, Read G, Stöhr S, Walter T, Costello M. 2014.
- Attaway D, Ciereszko L. 1974. Isolation and partial characterization of Caribbean palytoxin. Tese de Doutorado. University of Oklahoma. p.53.
- Baker A. 2003. Flexibility and specificity in coral-algal symbiosis: diversity, ecology, and biogeography of *Symbiodinium*. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 661–689.

- Bastidas C, Bone D. 1996. Competitive strategies between *Palythoa caribaeorum* and *Zoanthus sociatus* (Cnidaria: Anthozoa) at a reef flat environment in Venezuela. *Bulletin of Marine Science* 59: 543–555.
- Béress L, Zwick J, Kolkenbrock HJ, Kaul PN, Wassermann O. 1983. A method for the isolation of the caribbean palytoxin (C-PTX) from the coelenterate (zooanthid) *Palythoa caribaeorum*. *Toxicon: official journal of the International Society on Toxinology* 21: 285–90.
- Boscolo HK, Silveira FL. 2005. Reproductive biology of *Palythoa caribaeorum* and *Protopalythoa variabilis* (Cnidaria, Anthozoa, Zoanthidea) from the southeastern coast of Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 65: 29–41.
- Bouzon J, Brandini F, Rocha R. 2012. Biodiversity of Sessile Fauna on Rocky Shores of Coastal Islands in Santa Catarina, Southern Brazil. *Marine Science* 2: 39–47.
- Burnett WJ, Benzie JAH, Beardmore JA, Ryland JS. 1997. Zoanthids (Anthozoa, Hexacorallia) from the Great Barrier Reef and Torres Strait, Australia: systematics, evolution and a key to species. *Coral Reefs* 16: 55–68.
- Bythell JC, Wild C. 2011. Biology and ecology of coral mucus release. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 408: 88–93.
- Cairns SD. 2007. Deep-water corals: an overview with special reference to diversity and distribution of deep-water scleractinian corals. *Bulletin of Marine Science* 81: 311–322.
- Carballeira NM, Reyes M. 1995. Identification of a New 6-Bromo-5,9-eicosadienoic Acid from the Anemone *Condylactis gigantea* and the Zoanthid *Palythoa caribaeorum*. *Journal of Natural Products* 58: 1689–1694.
- Carlos C, Torres TT, Ottoboni LMM. 2013. Bacterial communities and species-specific associations with the mucus of Brazilian coral species. *Scientific reports* 3: 1624.
- Castro CB, Pires DO. 2001. Brazilian Coral Reefs: What we already know and what is still missing. *Bulletin of Marine Science* 69: 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. *Brazilian Journal of Oceanography* 60: 49–63.

- Chimetto L a, Brocchi M, Gondo M, Thompson CC, Gomez-Gil B, Thompson FL. 2009. Genomic diversity of vibrios associated with the Brazilian coral *Mussismilia hispida* and its sympatric zoanthids (*Palythoa caribaeorum*, *Palythoa variabilis* and *Zoanthus solanderi*). *Journal of Applied Microbiology* 106: 1818–26.
- Chimetto L a, Brocchi M, Thompson CC, Martins RCR, Ramos HR, Thompson FL. 2008. Vibrios dominate as culturable nitrogen-fixing bacteria of the Brazilian coral *Mussismilia hispida*. *Systematic and applied microbiology* 31: 312–9.
- Chimetto LA, Cleenwerck I, Alves N, Silva BS, Brocchi M, Willems A, De Vos P, Thompson FL. 2011a. *Vibrio communis* sp. nov., isolated from the marine animals *Mussismilia hispida*, *Phyllogorgia dilatata*, *Palythoa caribaeorum*, *Palythoa variabilis* and *Litopenaeus vannamei*. *International journal of systematic and evolutionary microbiology* 61: 362–8.
- Chimetto LA, Cleenwerck I, Moreira APB, Brocchi M, Willems A, De Vos P, Thompson FL. 2011b. *Vibrio variabilis* sp. nov. and *Vibrio maritimus* sp. nov., isolated from *Palythoa caribaeorum*. *International journal of systematic and evolutionary microbiology* 61: 3009–15.
- Costa DL, Gomes PB, Santos AM, Valença NS, Vieira NA, Pérez CD. 2011. Morphological Plasticity in the Reef Zoanthid *Palythoa caribaeorum* as an Adaptive Strategy. *Annales Zoologici Fennici* 48: 349–358.
- Draijer F, Suvanto P, Tesseraux I, Beress L. 1982. Mechanical studies about the action of Palytoxin (*Palythoa caribaeorum*) on innervated and denervated rat diaphragms. *Toxicon* 20: 65.
- Echeverría CA, Pires DO, Medeiros MS. 1997. Cnidarians of the Atol das rocas, Brazil.
- Edmunds PJ. 2000. Patterns in the distribution of juvenile corals and coral reef community structure in St. John, US Virgin Islands. *Marine Ecology Progress Series* 202: 113–124.
- Edwards A, Lubbock R. 2009. The ecology of Saint Paul's Rocks (Equatorial Atlantic). *Journal of Zoology* 200: 51–69.
- Fadlallah YH, Karlson RH, Sebens KP. 1984. A comparative study of sexual reproduction in three species of Panamanian zoanthids (Coelenterata: Anthozoa). *Bulletin of Marine Science* 35: 80–89.

- Francini-Filho RB, Moura RL De. 2010. Predation on the toxic zoanthid *Palythoa caribaeorum* by reef fishes in the Abrolhos bank, eastern Brazil. *Brazilian Journal of Microbiology* 58: 8–10.
- Gasparini J, Floeter S. 2001. The shore fishes of Trindade Island, western South Atlantic. *Journal of Natural History* 1639–1656.
- Gasparini JL, Floeter SR, Ferreira CEL, Sazima I. 2005. Marine Ornamental Trade in Brazil. *Biodiversity and Conservation* 14: 2883–2899.
- Gleibs S, Mebs D. 1998. Sequestration of a marine toxin. *Coral Reefs* 17: 338–338.
- Gleibs S, Mebs D. 1999. Distribution and sequestration of palytoxin in coral reef animals. *Toxicon : official journal of the International Society on Toxinology* 37: 1521–7.
- Görögh T, Bèress L. 2013. Head and neck cancer cells and xenografts are very sensitive to palytoxin: decrease of c-jun n-terminale kinase-3 expression enhances palytoxin toxicity. *Molecular cancer* 12: 12.
- Haywick D, Mueller EM. 1997. Sediment retention in encrusting *Palythoa spp.*—a biological twist to a geological process. *Coral Reefs* 16: 39–46.
- Hines DE, Pawlik JR. 2011. Assessing the antipredatory defensive strategies of Caribbean non-scleractinian zoantharians (Cnidaria): is the sting the only thing? *Marine Biology* 159: 389–398.
- Hirose M, Obuchi M, Hirose E, Reimer JD. 2011. Timing of spawning and early development of *Palythoa tuberculosa* (Anthozoa, Zoantharia, Sphenopidae) in Okinawa, Japan. *The Biological bulletin* 220: 23–31.
- Humann P, Deloach N. 2002. Reef Creature Identification: Florida caribbean Bahamas. Jacksonville: New Word Publications, Inc.
- Karlson RH. 1980. Alternative competitive strategies in a periodically disturbed habitat. *Bulletin of Marine Science* 30: 894–900.
- Kelecom A, Solé-Cava AM. 1982. Comparative study of zoanthid sterols the genus palythoa (hexacorallia, zoanthidea). *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry* 72: 677–682.
- Kemp DW, Cook CB, LaJeunesse TC, Brooks WR. 2006. A comparison of the thermal bleaching responses of the zoanthid *Palythoa caribaeorum* from three geographically different regions in south Florida. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 335: 266–276.

- Koehl M. 1977. Water flow and the morphology of zoanthid colonies.
- Laborel J. 1970. Les Peuplements de Madréporaires des Cotes Tropicales du Brésil. *Annales de L'université D'abijan* 266.
- LaJeunesse TC, Loh WKW, van Woesik R, Hoegh-Guldberg O, Schmidt GW, Fitt WK. 2003. Low symbiont diversity in southern Great Barrier Reef corals relative to those of the Caribbean. *Limnology and Oceanography* 48: 2046–2054.
- LaJeunesse TC. 2002. Diversity and community structure of symbiotic dinoflagellates from Caribbean coral reefs. *Marine Biology* 141: 387–400.
- Lau C, Tan C, Khoo H, Yuen R. 1995. Lophozozymus pictor toxin: A fluorescent structural isomer of palytoxin. *Toxicon* 33: 1373–1377.
- Lesser MP, Stochaj WR, Tapley DW, Shick JM. 1989. Coral Reefs effects of irradiance, ultraviolet radiation, and temperature. *Coral Reefs* 8: 225–232.
- Lesser MP. 1996. Elevated temperatures and ultraviolet radiation cause oxidative stress and inhibit photosynthesis in symbiotic dinoflagellates. *Limnology and Oceanography* 41: 271–283.
- Longo GO, Krajewski JP, Segal B, Floeter SR. 2012. First record of predation on reproductive *Palythoa caribaeorum* (Anthozoa: Sphenopidae): insights on the trade-off between chemical defences and nutritional value. *Marine Biodiversity Records* 5: 1–3.
- Mantelatto MC, Fleury BG, Menegola C, Creed JC. 2013. Cost–benefit of different methods for monitoring invasive corals on tropical rocky reefs in the southwest Atlantic. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 449: 129–134.
- Melo LFA, Camara CAG, Oliveira LLDS, Modesto JC, Albuquerque, Pérez CD. 2012. Toxicity against *Artemia salina* of the zoanthid *Palythoa caribaeorum* (Cnidaria: Anthozoa) used in folk medicine on the coast of Pernambuco, Brazil. *Biotemas* 25: 145–151.
- Mendonça-Neto JP, Ferreira CEL, Chaves LCT, Pereira RC. 2008. Influence of *Palythoa caribaeorum* (Anthozoa, Cnidaria) zonation on site-attached reef fishes. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 80: 495–513.
- Mendonça-Neto JP, Gama BAP. 2008. The native *Palythoa caribaeorum* overgrows on invasive species in the intertidal zone. *Coral Reefs* 28: 497–497.

- Moore RE, Scheuer PJ. 1971. Palytoxin: A New Marine Toxin from a Coelenterate. *Science* 172: 495–498.
- Munday R. 2011. Palytoxin toxicology: animal studies. *Toxicon : official journal of the International Society on Toxinology* 57: 470–7.
- Oigman-Pszczol SS, Figueiredo MA de O, Creed JC. 2004. Distribution of Benthic Communities on the Tropical Rocky Subtidal of Armação dos Búzios, Southeastern Brazil. *Marine Ecology* 25: 173–190.
- Pax F, Müller I. 1960. Zoantharia aus Vietnam. *Mémoires du Museum National d’Histoire Naturelle*. p. 1–40.
- Pax F. 1910. Studien an westindischen Actinien. 330: 157–330.
- Pérez CD, Vila-Nova DA, Santos AM. 2005. Associated community with the zoanthid *Palythoa caribaeorum* (Duchassaing & Michelotti, 1860) (Cnidaria, Anthozoa) from littoral of Pernambuco, Brazil. *Hydrobiologia* 548: 207–215.
- Pessoa O, Almeida J, Maia I, Silveira E, Wilke D, Costa-Lotuflo L. 2012. Ceramides and steroids of the zoanthides *Palythoa caribaeorum* and *Protopalythoa variabilis*. *Planta Medica* 78
- Polak O, Loya Y, Brickner I, Kramarski-Winter E, Benayahu Y. 2011. The Widely-Distributed Indo-Pacific Zoanthid *Palythoa tuberculosa*: A Sexually Conservative Strategist. *Bulletin of Marine Science* 87: 605–621.
- Rabelo EF, Soares MDO, Matthews-Cascon H. 2013. Competitive interactions among zoanthids (cnidaria: zoanthidae) in an intertidal zone of northeastern Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography* 61: 35–42.
- Rabelo EF. 2012. Diversidade de micro-organismos associados a zoantídeos (CNIDARIA, ZOANTHIDAE). UFCE. p.182.
- Ramos V, Vasconcelos V. 2010. Palytoxin and analogs: biological and ecological effects. *Marine drugs* 8: 2021–37.
- Reeflex. 2012. [Internet]. Available from: http://www.reeflex.net/tiere/1844_Palythoa_caribaeorum.htm
- Reimer J, Hirose M, Wirtz P. 2010. Zoanthids of the Cape Verde Islands and their symbionts: previously unexamined diversity in the Northeastern Atlantic. *Contributions to Zoology* 79: 147–163.
- Reimer J. 2013. [Internet]. Available from: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=288456>

- Reimer JD, Foord C, Irei Y. 2012. Species Diversity of Shallow Water Zoanths (Cnidaria: Anthozoa: Hexacorallia) in Florida. *Journal of Marine Biology* 2012: 1–14.
- Reimer JD, Takishita K, Ono S, Maruyama T. 2007. Diversity and evolution in the zoanthid genus *Palythoa* (Cnidaria: Hexacorallia) based on nuclear ITS-rDNA. *Coral Reefs* 26: 399–410.
- Robertson R. 1967. *Heliacus* (Gastropoda: Architectonicidae) Symbiotic with Zoanthinaria (Coelenterata). *Science* 156: 246–248.
- Rosenfeld M. 1999. Sediment as a possible source of food for corals. *Ecology Letters* 2: 345–348.
- Ryland JS. 1997. Reproduction in Zoanthidea (Anthozoa: Hexacorallia). *Invertebrate Reproduction & Development* 31: 177–188.
- Sebens KP. 1977. Autotrophic and heterotrophic nutrition of coral reef zoanths.
- Sebens KP. 1982. Intertidal distribution of zoanths on the Caribbean coast of Panama: effects of predation and desiccation. *Bulletin of Marine Science* 32: 316–335.
- Seemann P, Gernert C, Schmitt S, Mebs D, Hentschel U. 2009. Detection of hemolytic bacteria from *Palythoa caribaeorum* (Cnidaria, Zoantharia) using a novel palytoxin-screening assay. *Antonie van Leeuwenhoek* 96: 405–11.
- Segal B, Castro CB. 2011. Coral community structure and sedimentation at different distances. *Brazilian Journal of Oceanography* 59: 119–129.
- Sinniger F, Montoya-Burgos JI, Chevalloné P, Pawlowski J. 2005. Phylogeny of the order Zoantharia (Anthozoa, Hexacorallia) based on the mitochondrial ribosomal genes. *Marine Biology* 147: 1121–1128.
- Soares CLS, Pérez CD, Maia MBS, Silva RS, Melo LFA. 2006. Avaliação da atividade antiinflamatória e analgésica do extrato bruto hidroalcoólico do zoantídeo *Palythoa caribaeorum* (Duchassaing & Michelotti, 1860). *Revista Brasileira de Farmacognosia* 16: 463–468.
- Soares MO, Rabelo EF, Mathews-Cascon H. 2011. Intertidal Anthozoans from the coast of Ceará, Brazil. *Revista Brasileira de Biociências* 9: 437–443.
- Souza DSL, Grossi-de-Sa MF, Silva LP, Franco OL, Gomes-Junior JE, Oliveira GR, Rocha TL, Magalhães CP, Marra BM, Grossi-de-Sa M, Romano E, de Sá CM, Kombrink E, Jiménez A V, Abreu LRD.

2008. Identification of a novel beta-N-acetylhexosaminidase (Pcb-NAHA1) from marine Zoanthid *Palythoa caribaeorum* (Cnidaria, Anthozoa, Zoanthidea). *Protein Expression and Purification* 58: 61–9.
- Stampar SN, Silva FP, Luiz Jr OJ. 2007. Predation on the Zoanthid *Palythoa caribaeorum* (Anthozoa, Cnidaria) by a Hawksbill Turtle (*Eretmochelys imbricata*) in Southeastern Brazil. *Marine Turtle Newsletter* 14–16.
- Suchanek TH, Green DJ. 1981. Interspecific competition between *Palythoa caribaeorum* and sessile invertebrates on ST. Croix Reefs, U.S. Virgin Islands. p. 679–684.
- Thornhill DJ, Lewis AM, Wham DC, Lajeunesse TC. 2014. Host-specialist lineages dominate the adaptive radiation of reef coral endosymbionts. *Evolution; international journal of organic evolution* 68: 352–67.
- Varela C, Guitart V, Ortiz M, Lalana R. 2002. Los zoantídeos (cnidaria, anthozoa, zoanthiaria), de la región occidental de Cuba. *Revista de Investigaciones Marinas* 23: 179–184.
- Wirtz P, D'Acóz CU. 2008. Crustaceans associated with Cnidaria, Bivalvia, Echinoidea and Pisces at São Tomé and Príncipe islands. *Life and Marine Sciences* 25: 63–69.

CAPÍTULO 2

Abundância de zoantídeos zooxantelados em costões rochosos do Sul e Sudeste do Brasil

Resumo

Zoantídeos zooxantelados são organismos muito abundantes na comunidade bentônica em costões rochosos brasileiros e, por conseguinte, participam de uma série de interações ecológicas importantes. Sabemos que a distribuição de organismos zooxantelados é influenciada por variáveis físicas, como intensidade luminosa e temperatura. Assim, o presente trabalho teve como objetivo comparar a abundância desses organismos no Sudeste e Sul do Brasil, onde, sabidamente, as médias de temperaturas diferem. Para isso, a cobertura de zoantídeos zooxantelados foi estimada visualmente em 16 localidades, oito no Sudeste e oito no Sul do Brasil. A aquisição de dados ambientais foi feita *in situ*, também visualmente, quanto a complexidade e inclinação do substrato. Dados de TSM foram adquiridos pelo portal GIOVANNI. Para análise dos dados foram comparados os ajustes de modelos lineares simples e modelos polinomiais mistos. Os resultados indicam que temperatura mínima de inverno, complexidade e inclinação do substrato são variáveis importantes para determinar a abundância de zoantídeos zooxantelados. Entretanto, estas variáveis sozinhas não explicam toda a variação dos dados. O efeito de outras variáveis, biológicas e físicas, são discutidos ao longo do texto.

Palavras Chave: Método não destrutivo 1, Limite de distribuição 2.

Introdução

A Província Biogeográfica Marinha Brasileira se estende desde a foz do Rio Amazonas até o estado de Santa Catarina (Briggs e Bowen 2012). Nela, a distribuição de organismos não é homogênea. Por exemplo, a espécie de coral escleractíneo azooxantelado *Astrangia rathbuni* Vaughan, 1906 ocorre apenas entre o litoral do Rio de Janeiro e Santa Catarina, enquanto a fauna de corais escleractíneos zooxantelados é mais diversa, no Brasil, próxima a Abrolhos, na Bahia (p. ex. Leão et al. 2003).

A heterogeneidade de organismos ao longo da costa brasileira levou Palacio (1982) a considerar a plataforma continental compreendida entre os estados do Espírito Santo e do Rio Grande do Sul como uma província distinta da Província Brasileira, denominada Província Paulista. Mesmo assim, seu reconhecimento não é uma unanimidade entre os autores (Benkendorfer e Soares-Gomes 2009, Bouzon et al. 2012, Briggs e Bowen 2012, 2013). A despeito de tal discordância, sabe-se que a riqueza e a abundância da fauna tropical no Brasil diminuem latitudinalmente em direção ao limite sul da Província Brasileira (Leão et al. 2003b; Floeter et al. 2005), padrão este observado também em outras regiões do mundo (Floeter et al. 2004, 2005, Benkendorfer e Soares-Gomes 2009).

É importante ressaltar que a latitude em si não é uma variável ambiental que influencia a distribuição de organismos, e sim outros fatores subjacentes à variação do gradiente latitudinal, como produtividade (Sarnthein et al. 1988) e temperatura (Rayner 2003). Este último fator tem sido foco das discussões a respeito da distribuição de organismos (Gaylord e Gaines 2000, Coles e Riegl 2012), uma vez que a temperatura influencia processos metabólicos (Lesser et al. 1990, Lesser 1996) e, por conseguinte, o modo como as espécies interagem (Kemp et al. 2006).

No Mar do Japão, por exemplo, os gêneros de zoantídeos zooxantelados (Cnidaria: Anthozoa) *Palythoa*, *Isaurus* e *Zoanthus* ocorrem em ambientes em que a média das temperaturas de superfície do mar (TSM) mínimas estão acima de 16°C (Reimer et al. 2008). Na Província Biogeográfica Brasileira, zoantídeos zooxantelados são muito abundantes não apenas em recifes tropicais (Villaza e Pitombo 1997, Amaral et al. 2009, Segal e Castro 2011, Longo et al. 2012) mas também ocorrem em costões rochosos subtropicais (Longo et al. 2000, Boscolo e Silveira 2005, Oigman-Pszczol e Creed 2006, Bouzon et al. 2012) que

margeiam a linha de costa no sul da Província até o estado de Santa Catarina (Castro e Pires 2001). Nesse estado, existem apenas registros para o gênero *Palythoa*, o qual foi detectado até a Reserva Biológica Marinha do Arvoredo (Bouzon et al. 2012), a única Reserva Biológica da costa sul brasileira. Entretanto, o esforço amostral empregado para a avaliação da cobertura bentônica no limite sul da Província Biogeográfica Brasileira ainda é incipiente, e a abundância de zoantídeos zooxantelados nunca foi devidamente estimada.

Determinar as variáveis que controlam a distribuição de espécies é uma tarefa desafiadora (Kubisch et al. 2014), todavia, existe uma série de fatores evolutivos e ecológicos que agregam informações relevantes a esse respeito (Wernberg et al. 2013, Kubisch et al. 2014). No contexto apresentado, temperaturas maiores do que 16°C, e a presença de substrato consolidado, são variáveis ambientais importantes para inferir a distribuição de zoantídeos zooxantelados. Tendo em vista a carência de informações sobre a distribuição de zoantídeos zooxantelados no limite sul da Província Biogeográfica Brasileira, o objetivo principal deste trabalho foi comparar a abundância de zoantídeos zooxantelados em ambientes com TSM mínimas médias acima de 16°C.

Objetivos específicos

I - Adquirir dados de temperatura da superfície do mar e identificar a média das temperaturas de inverno entre os anos de 2003 a 2013 para 16 localidades, oito na região Sudeste e oito na região Sul do Brasil.

II – Estimar a cobertura de *Palythoa caribaeorum*, *Palythoa variabilis* e *Zoanthus* spp., em 16 localidades, oito na região Sudeste e oito na região Sul do Brasil

III - Comparar a cobertura total de zoantídeos zooxantelados entre as regiões Sudeste e Sul do Brasil.

Área de Estudo

A área de estudo está inserida no litoral dos estados do Rio de Janeiro, São Paulo e Santa Catarina, onde não ocorrem recifes areníticos ou biogênicos. Nesse caso, ambientes de substrato consolidado são representados por formações de costões rochosos. A região é um ambiente de transição entre zonas tropicais e temperadas. Em termos climatológicos, isso implica na chegada de frentes frias entre os meses de junho e setembro que atingem o estado de Santa Catarina e chegam ao estado do Rio de Janeiro, com periodicidade de oito dias (Guimar e Franco 2004, Möller et al. 2008). Em relação à dinâmica de massas d'água, a região costeira do estado de Santa Catarina é fortemente influenciada pela descarga do *Río de la Plata*, a qual diminui a salinidade e a temperatura da água, principalmente nos meses de inverno, quando o volume de descarga é maior (Möller et al. 2008, de Macedo-Soares et al. 2014). Esse fenômeno contribui para as médias mínimas de temperatura da superfície do mar serem menores no litoral catarinense do que nos estados do sudeste brasileiro (Möller et al. 2008, de Macedo-Soares et al. 2014).

Nesse contexto, foram amostrados dezesseis costões rochosos, oito nos estados do Rio de Janeiro e de São Paulo, com TSM média anual de 24,0°C e 25,5°C, e oito em Santa Catarina, com TSM média anual de 20,85°C e 22,53°C. Todos os costões amostrados encontravam-se em ambientes livres da influência direta da descarga continental. A profundidade máxima observada foi em torno de 20 m, na Ilha do Itanhangá – RJ, e a mínima foi em torno de 0,5 m, na Ilha das Cabras – SP. As localidades foram definidas de acordo com as possibilidades de acesso e por estarem abrigadas dos ventos predominantes (Figura 6).

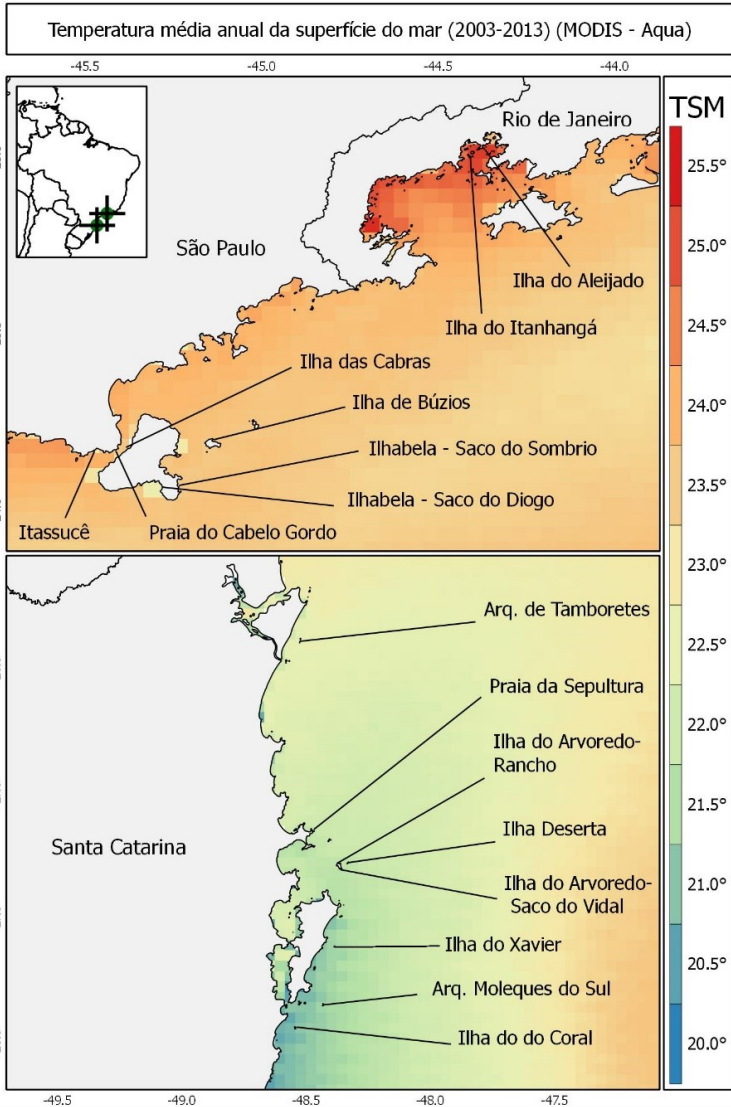


Figura 6 Localidades amostradas no Sudeste e Sul do Brasil quanto à abundância de zoantídeos zooxantelados sobre costões rochosos. Dados de TSM obtidos pelo portal *GIOVANNI*, disponível em: <http://gdata1.sci.gsfc.nasa.gov>.

Material e Métodos

Manipulação, aquisição e apresentação de dados remotos

A aquisição dos dados de TSM mínima média de inverno foi feita a partir do portal GIOVANNI (*GES DISC Interactive Online Visualization ANd aNalysis Infrastructure*) (Acker e Leptoukh 2007), desenvolvido e mantido pelo *NASA Goddard Earth Sciences (GES) Data and Information Services Center (DISC)*. A resolução espacial dos dados foi de 4km², para os meses de junho a setembro de 2003 a 2013, segundo o satélite Aqua e o sensor MODIS (*Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer*). Cada inverno dispõe de duas medições, uma diurna e outra noturna. A temperatura mínima média das localidades amostrais foi gerada a partir da média entre os dois valores (diurno e noturno). Assim, foram obtidas dez medições de temperaturas correspondentes aos invernos dos últimos dez anos para cada localidade. O Programa de uso livre Quantum GIS Lisboa 2.0.1 (Equipe Desenvolvedora 2012) foi utilizado para a extração e manipulação dos dados, assim como para a elaboração dos mapas.

Censo visual

A porcentagem de cobertura de *Palythoa caribaeorum*, *Palythoa variabilis* e *Zoanthus* spp. foi estimada visualmente durante o verão (Wilson et al. 2007, Richards et al. 2008). Indivíduos do gênero *Zoanthus* spp. não foram quantificados no nível de espécie por serem de difícil identificação em campo (Figura 7).

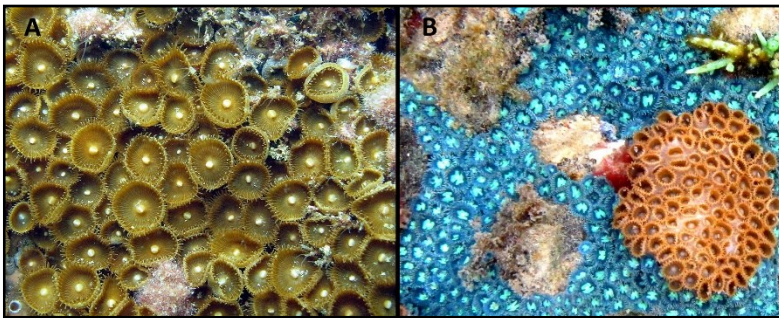


Figura 7 Zoantídeos zooxantelados. (A) *Palythoa variabilis*; (B) Pólipos verdes são *Zoanthus sociatus* e pólipos alaranjados são *Palythoa caribaeorum*.

As observações foram feitas por meio de mergulhos livres em profundidades de 0 a 3m durante um minuto nadando-se paralelamente ao costão rochoso. Foram realizadas de oito a 20 transecções por localidade, de acordo com a extensão do costão rochoso (Tabela 1). A distância percorrida em um minuto de observação foi em torno de 25 a 30m.

Tabela 1. Número de transecções realizadas nas localidades amostrais onde estimou-se visualmente a porcentagem de cobertura de *Palythoa caribaeorum*, *Palythoa variabilis* e *Zoanthus* spp.

REGIÃO	LAT	LONG	Nº DE transecções	DATA
SUDESTE			127	
Ilha do Aleijado	-22,96	-44,36	10	FEV/2013
Ilha do Itanhangá	-22,99	-44,40	20	FEV/2013
Ilha de Búzios	-23,79	-45,13	20	MAR/2013
Praia do Cabelo Gordo	-23,82	-45,42	17	MAR/2013
Ilha das Cabras	-23,82	-45,39	17	MAR/2013
Itassucê	-23,82	-45,46	12	MAR/2013
Saco do Sombrio	-23,89	-45,24	20	MAR/2013
Saco do Diogo	-23,92	-45,28	20	MAR/2013
SUL			125	
Arquipélago de Tamboretas	-26,38	-48,52	11	ABR/2013
Praia da Sepultura – Município de Bombinhas	-27,14	-48,47	20	ABR/2013
Ilha Deserta	-27,19	-48,29	17	ABR/2013
Ilha do Arvoredo - Rancho Norte	-27,27	-48,37	20	ABR/2013
Ilha do Arvoredo - Saco do Vidal	-27,29	-48,3	20	ABR/2013
Ilha do Xavier	-27,6	-48,38	8	DEZ/2012
Arquipélago de Moleques do Sul	-27,84	-48,43	20	DEZ/2012
Ilha do Coral	-27,93	-48,54	9	MAR/2013
Total			252	

Caracterização do ambiente in situ

Para a caracterização do ambiente em escala local, a inclinação e a complexidade do substrato foram estimadas visualmente durante o percurso das transecções (Silveira 2010). As medidas foram inferidas para cada transecção, os valores atribuídos às observações são referentes às características predominantes da paisagem observada. A Tabela 2 resume os critérios de classificação utilizados.

Tabela 2 Critérios para avaliação das características físicas do substrato.

CRITÉRIO	CARACTERÍSTICA	PONTUAÇÃO
INCLINAÇÃO*	0-30°	1
	30-60°	2
	60-90°	3
COMPLEXIDADE Adaptado de Silveira (2010).	Rochas \leq 0,5m de diâmetro sobre fundo arenoso; rochas longas e planas; poucos ou nenhum buraco.	1
	Rochas \leq 1m de diâmetro; pouco substrato arenoso à vista; buracos e fendas presentes.	2
	Rochas $>$ 1m de diâmetro; bastante declives entre as rochas; buracos e fendas bastante frequentes.	3

*Intensidade de inclinação inferida visualmente de acordo com a feição predominante na paisagem observada.

Análises dos dados

A porcentagem de cobertura total de zoantídeos zooxantelados (Y) de cada transecção foi transformada em função logística (logit). Esse método é indicado para dados de proporção que não se ajustam a uma distribuição binomial, e confere mais poder de ajuste para aplicação de modelos descritivos quando comparado a transformação por arco-seno (Warton e Hui 2011). Nesse caso, a constante de 0,5, equivalente ao menor valor de porcentagem de cobertura observada em uma transecção, foi adicionada ao divisor e ao dividendo da expressão a fim de se evitar valores infinitos (∞) de Y, de acordo com a seguinte expressão:

$$\text{Logit Y: } \log (Y + 0,5 / [1 - Y + 0,5])$$

Em seguida, as variáveis (1) *média das temperaturas superficiais de inverno* (TSM), (2) *complexidade* do substrato, (3) *inclinação* do substrato, (4) *localidade* e (5) *região* (Sudeste e Sul) foram avaliadas como potenciais preditoras. Para tal, foi verificado o ajuste de modelos lineares e polinomiais mistos à variável resposta (*cobertura total de zoantídeos zooxantelados*). Os valores de cobertura total por transecção foram definidos como medidas repetidas. Após definido o modelo de melhor ajuste estimou-se novos coeficientes para as variáveis ambientais, desta vez empregando-se no modelo dados ambientais transformados por escalonamento. Todos os procedimentos para a construção do modelo foram realizados no Software R, utilizando - se o pacote *lme4* para ajustar os modelos.

Resultados

Dados de TSM

Considerando todas as localidades amostrais, a temperatura da superfície do mar média durante o inverno foi de 18,1°C a 23,2°C. Na região Sudeste, a menor média de TSM de inverno foi igual a 21.9°C, no Saco do Diogo, Ilhabela (Figura 8). Dois pares de localidades (Ilha do Aleijado & Ilha do Itanhangá e Praia do Cabelo Gordo & Ilha das Cabras), por distarem menos de 4km uns dos outros e compartilharem a mesma célula amostral, apresentaram os mesmos valores de temperatura. Nesse

contexto, as mínimas de inverno são, em média, mais altas na região Sudeste ($\mu = 22.2^{\circ}\text{C}$) que na região Sul ($\mu = 18,7^{\circ}\text{C}$) (teste-t, $p=0,01$).

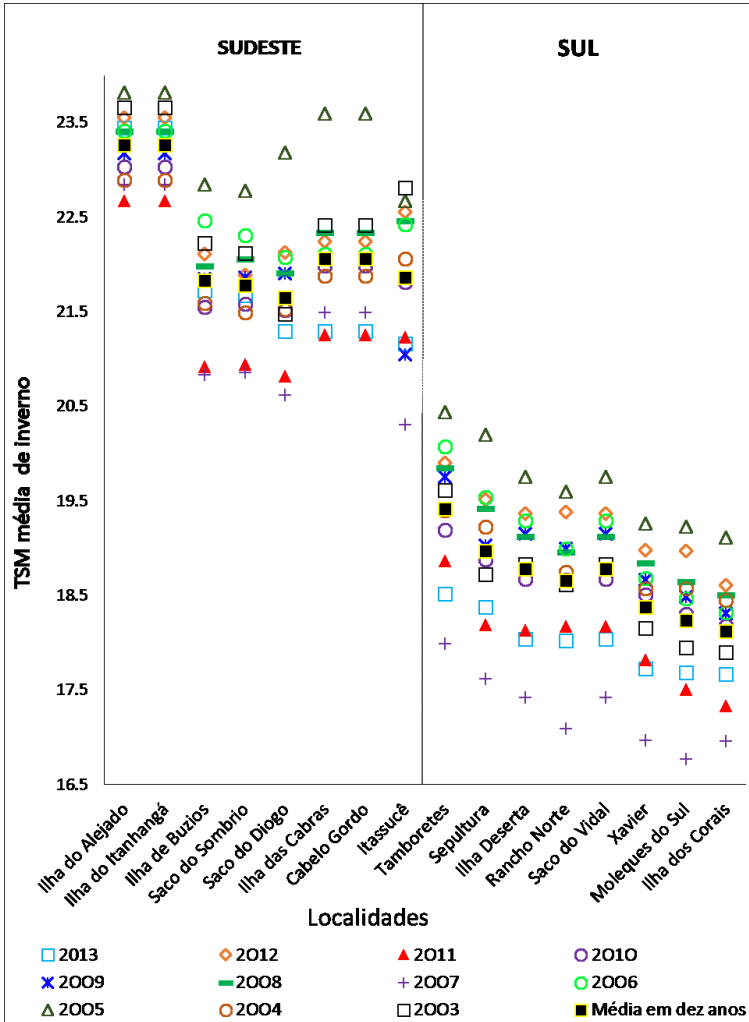


Figura 8 Temperatura da superfície do mar em localidades no Sudeste e Sul do Brasil, onde estimou-se a cobertura de zoantídeos zooxantelados. Dados adquiridos no portal NASA GIOVANNI

Cobertura de zoantídeos

O gênero *Zoanthus* ocorreu apenas na região Sudeste. Quanto às espécies *P. caribaeorum* e *P. variabilis*, encontradas em ambas as regiões, a localidade mais ao sul onde se avistou essas espécies, neste estudo, foi o Saco do Vidal, na região Sul (Tabela 3). Apesar disso, em expedições de reconhecimento de campo, feitas em mergulhos autônomos (5 a 10 m), uma única colônia de *P. caribaeorum* foi também identificada na Ilha do Xavier (Faria–Junior, 2013; comunicação pessoal), o que representa o limite sul de distribuição geográfica conhecido para essa espécie.

Nesse contexto, *Palythoa caribaeorum* foi a única espécie presente em 14 das 16 localidades visitadas, na região Sudeste. Por exemplo, o organismo ocorreu em mais de 80% das transecções entre seis localidades. *Palythoa variabilis*, por sua vez, foi avistada em quatro localidades, duas na região Sudeste e duas na região Sul, sendo frequente em mais de 80% das transecções apenas em Tamboretetes, onde recobriu, em média, 32% do substrato. O gênero *Zoanthus* spp. foi observado em 75% das transecções somente na Praia do Cabelo Gordo, onde sua cobertura média foi de 1,2% (Tabela 3).

Tabela 3 Frequência de avistamento e porcentagem de cobertura média de zoantídeos zooxantelados por localidade. Onde: Pc = *Palythoa caribaeorum*, Pv = *Palythoa variabilis*, Zspp = *Zoanthus* spp.

REGIÃO	Frequência (%)			Cobertura média (%)				Nº de transecção
	Pc	Pv	Zspp	Pc	Pv	Zsp p	Total	
SUDESTE								
Ilha do Aleijado	30	0	0	5,8	0	0	5,8	10
Ilha do Itanhangá	90	0	70	19,7	0	1,3	21	20
Ilha de Búzios	5	0	5	0,05	0	0,0 3	0,07	20
Ilhabela - Saco do Sombrio	90	0	5	56	0	0,4	56,4	20
Ilhabela - Saco do Diego	85	0	0	24	0	0	24	20
Ilha das Cabras	82	24	6	16,6	8,6	0,5	25,7	17
Praia do Cabelo Gordo	100	38	75	37,8	2	1,2	41	8
Itassucê	92	0	25	36,3	0	1,4	37,7	12
SUL								
Tamboretetes	100	82	0	22,4	32	0	54,4	11
Sepultura	80	0	0	24,4	0	0	24,4	20
Ilha Deserta	35	0	0	1,23	0	0	1,23	17
Arvoredo - Rancho Norte	90	0	0	23,2	0	0	23,2	20
Arvoredo - Saco do Vidal	20	20	0	0,2	5	0	5,2	20
Ilha do Xavier	0	0	0	0	0	0	0	8
Moleques do Sul	0	0	0	0	0	0	0	20
Ilha dos Corais	0	0	0	0	0	0	0	9

As três localidades mais austrais amostradas foram Ilha do Xavier, Arquipélago de Moleques do Sul e Ilha dos Corais, as quais tem as menores temperaturas de inverno: 18,4°C, 18,2°C e 18,1°C, respectivamente. Nessas localidades, nenhum zoantídeo zooxantelado foi observado entre 0 e 3m de profundidade. Duas localidades apresentaram cobertura média maior que 50%: Saco do Sombrio (SE) e Tamboretetes (S). Mesmo assim, a maior parte

das localidades com mais de 20% de cobertura total média situa-se no SE (Figura 9).

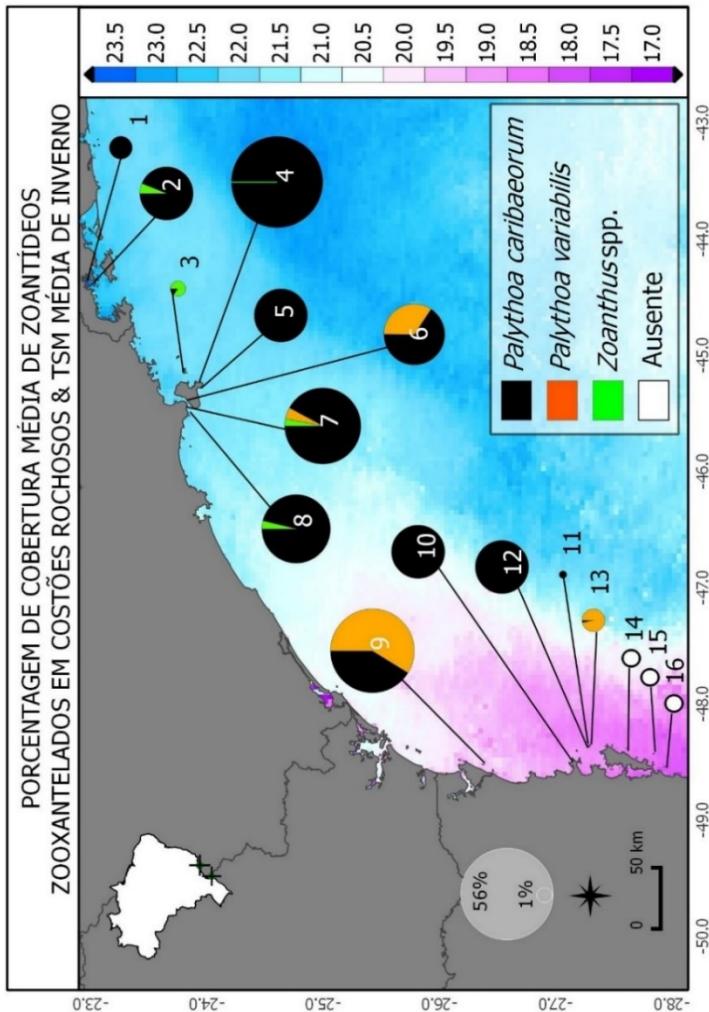


Figura 9 Dados de TSM disponíveis em <http://disc.sci.gsfc.nasa.gov/giovanni/>, entre 2003 e 2013 Onde: 1 Ilha do Aleijado, 2 Ilha do Itanhangá, 3 Saco do Urubu – Ilha de Búzios, 4 Saco do Sombrio – Ilhabela, 5 Saco do Diego – Ilhabela, 6 Ilha das Cabras, 7 Praia do Cabelo Gordo, 8 Praia do Itassucê, 9 Arquipélago de Tamboretas, 10 Praia da Sepultura – Bombinhas, 11 Ilha Deserta, 12 Rancho Norte – Ilha do Arvoredo, 13 Saco do Vidal – Ilha do Arvoredo, 14 Ilha do Xavier, 15 Arquipélago de Moleques do Sul, 16 Ilha do Coral

nteração de dados bióticos e abióticos

Para investigar a influência de variáveis ambientais sobre a cobertura total de zoantídeos zooxantelados foram comparados os ajustes de um modelo linear simples e modelos polinomiais mistos. O modelo linear simples foi descartado por não apresentar normalidade para a distribuição dos resíduos, mesmo depois da transformação dos dados.

Em um segundo momento, foram investigados modelos incluindo efeitos aleatórios e efeitos fixos das variáveis preditoras previamente indicadas, com a inclusão do quadrado da TSM média de inverno. A inclusão dessa variável foi necessária uma vez que as localidades nas extremidades boreais e austrais da área de estudo obtiveram as menores porcentagens de cobertura em relação às localidades centrais, onde os valores médios de TSM de inverno são intermediários (Figura 9). As variáveis *região* e *localidade* foram inicialmente consideradas variáveis aleatórias, considerando-se medidas repetidas em cada localidade, e *localidade* aninhada em *região*. Entretanto, *região* explicou uma variação muito baixa dos dados ($R^2 < 0,001$) e foi retirada dos efeitos aleatórios do modelo final. Em comparação com o modelo nulo, contendo apenas a interceptação e os efeitos aleatórios, o modelo alternativo (modelo 1) reduziu a variação não explicada na cobertura de zoantídeos ($p < 0,001$, $\Delta AIC = -12,78$) (Tabela 4).

Tabela 4 Análise de variância entre modelo polinomial misto generalizado e modelo nulo, com ajustamento para dados de cobertura de zoantídeos zooxantelados no Sudeste e Sul do Brasil.

	AIC	Variância	χ^2	Gl	P
Modelo nulo	1011,2	1005,57			
Modelo 1	1023,5	984,79	20,785	4	$p < 0,001$

AIC = Critério Informativo de Akaike (pelo qual, entre dois modelos deve-se escolher aquele com menor índice AIC); Gl= grau de liberdade.

Nesse modelo apenas a variável *localidade* foi mantida como variável aleatória, explicando 50,8% da variação total dos dados. As variáveis fixas *TSM²*, *TSM*, *complexidade* e *inclinação* também foram significativas para o ajuste do modelo. Estando *TSM* (0,9), *inclinação* (0,41) e *complexidade* (0,25) em ordem decrescente de influência para a abundância total de zoantídeos (Tabela 5). Essa relação, entretanto, não é

direta tendo em vista que o modelo ajustado é polinomial de segunda ordem e não linear, TSM^2 (-0,44).

Tabela 5 Efeitos aleatórios e fixos utilizados para ajuste do modelo polinomial de segunda ordem descritivo da abundância de zoantídeos zooxantelados.

Efeitos		Descritores		
Aleatórios	Variância	Desvio	Variância acumulada	
Localidade	2,582	1,607	50,8%	
Resíduo	2,493	1,579	49,1%	
Fixos	Coefficientes	GI	t	p
Intercepto	-12,82 (-2.63)	232	-2,781	0,006
TSM^2	-0,44 (-0,89)	232	-2,162	0,032
TSM	0,49 (0,9)	232	2,158	0,032
Complexidade	0,30 (0,25)	232	2,132	0,034
Inclinação	0,4811 (0,41)	232	3,102	0,002

() Indicam o valor de intercepto e de coeficientes para o modelo ajustado por variáveis ambientais transformadas por escalonamento.

Discussão

Abundância e Distribuição

Zoantídeos zooxantelados são organismos bastante abundantes em costões rochosos do Sudeste e Sul do Brasil. Por exemplo, em ilhas na baía de Ilha Grande (SE) *Palythoa caribaeorum* é o organismo mais abundante, depois de macroalgas, chegando a recobrir mais de 25% do substrato (Mantelatto et al. 2013). No presente estudo, duas das 16 localidades visitadas obtiveram coberturas médias maiores que 50%, Saco do Sombrio e Tamboretetes, sendo a primeira localizada no Sudeste e a segunda no Sul. Partindo do princípio de que temperaturas de inverno menores inibiriam o desenvolvimento desses organismos, altos valores, de 50% de cobertura, em uma localidade na costa sul brasileira, onde a média das temperaturas de inverno é de 19,4 °C, foi uma observação inesperada. Entretanto, esse local, Tamboretetes, é a localidade com

temperaturas de inverno mais brandas entre todas as localidades visitadas na região Sul. Além disso, seis localidades no Sudeste e três no Sul apresentaram coberturas médias maiores que 20% (Tabela 3; Figura 9). Esse resultado pode explicar a baixa correlação ($R^2 < 0,001$) entre a variável *região* para ajuste do modelo e, ao mesmo tempo, sustentar o fato da variável *TSM* ter sido importante para o ajuste do mesmo modelo. Ou seja, a variável temperatura média de inverno é uma condição ambiental importante para determinar a abundância de zoantídeos zooxantelados. Entretanto, essa variável sozinha não explica a variação da abundância de zoantídeos na escala de observação deste trabalho (Tabela 5).

Ao que tudo indica, outras características ambientais também podem ser determinantes para a presença destes organismos. De acordo com o modelo as variáveis *inclinação* e *complexidade* também atuam nesse sentido. A primeira atua com maior intensidade que a segunda (1,5 vezes), e ambas de forma positiva (Tabela 5). É importante salientar que não existe relação direta entre as variáveis repostas e explicativas, tendo em vista que o modelo melhor ajustado é polinomial de segunda ordem e não linear. No modelo, *localidade* obteve, como variável aleatória, 50,8% de variância (Tabela 5); esse resultado significa que mais de 50% da variação da porcentagem de cobertura observada pode ser explicada por características de cada *localidade*.

Sabemos que em escala local existem variáveis físicas e biológicas que influenciam a abundância das espécies (Kubisch et al. 2014). Sedimentação, por exemplo, é uma variável ambiental importante, uma vez que as espécies em questão possuem adaptações morfológicas para evitar o soterramento (Koehl 1977). Em Abrolhos, pontos com altas taxas de sedimentação são dominados por *Palythoa caribaeorum*, que se desenvolve substituindo a fauna de corais escleractíneos local (Castro et al. 2012). *Palythoa variabilis*, por sua vez, pode se desenvolver na interface entre substrato consolidado e inconsolidado, e se desenterra até dez vezes mais rápido que *P. caribaeorum* (Koehl 1977). Talvez essa seja uma adaptação chave que permitiu o estabelecimento de uma cobertura média maior que 50% em Tamboretas, considerando a proximidade do Arquipélago em relação ao complexo estuarino da Baía da Babitonga (Mazzer 2012).

Em relação às interações biológicas, não existem indícios de que a abundância desses organismos seja controlada por predação, dada a produção de toxinas e ao baixo teor nutricional de seus tecidos (Hines e Pawlik 2011). Por outro lado, a associação com dinoflagelados

fitossintetizantes pode ser um fator explicativo. As espécies de zoantídeos aqui estudadas tem associação com diversos subclados de zooxantelas, por exemplo, *Zoanthus sociatus* associa-se aos subclados A4, A3, B1 e C1 (LaJeunesse 2002), *Palythoa caribaeorum*, por sua vez, associa-se aos subclados C1a e D1 (Kemp et al. 2006), grupos abundantes em ambientes tropicais (LaJeunesse 2002, Baker 2003, LaJeunesse et al. 2003). É importante ressaltar que os clados A, B, C e D também estão associados a hospedeiros em áreas temperadas (Baker 2003, Thornhill et al. 2008). Além disso, um único clado abarca muitas linhagens do dinoflagelado (LaJeunesse 2002, Baker 2003), as quais apresentam adaptações ambientais distintas. Por exemplo, Thornhill et al. (2014) relata que o subclado C3 normalmente ocorre em águas mais frias e profundas (>10m) enquanto que o subclado C1 ocorre em águas mais quentes e rasas (~5m). Dessa forma, a não detecção de zoantídeos zooxantelados nas três localidades mais austrais amostradas pode ser decorrente de médias mínimas de ~18°C. Outros organismos zooxantelados também são limitados por esse limiar termal, como corais escleractíneos bioconstrutores (Johannes e Wiebe 1983).

Apesar de *região* não ter sido um fator importante para determinar a cobertura total de zoantídeos, o gênero *Zoanthus* foi detectado apenas no Sudeste. A taxonomia do grupo ainda guarda muitas questões em aberto (Reimer et al. 2010, 2012). Entretanto, sabe-se que as espécies *Zoanthus sociatus*, *Z. solanderi* e *Z. pulchellus* tem registro nesse local (Santos 2013), indicando que médias de temperatura mínimas de 18.7°C (Sul) podem não limitar a cobertura total de zoantídeos zooxantelados mas, provavelmente, influenciam a riqueza de espécies observadas.

No limite sul de sua distribuição, em São Paulo (Sudeste), *Zoanthus* spp. recobriu no máximo uma média de 1,5% do substrato. *Palythoa caribaeorum* e *P. variabilis* obtiveram coberturas médias de mais de 20% de cobertura até a região Sul, no Arquipélago de Tamboretes, com pouquíssima ou inexistente cobertura ao sul da Ilha do Xavier. Tamanhas porcentagens de cobertura são comparáveis a outras localidades situadas em latitudes menores como, por exemplo, Abrolhos (Castro et al. 2012), ou mesmo na costa do Ceará (Rabelo et al. 2013). Esse fato sugere que as distribuições de *P. variabilis* e de *P. caribaeorum* são interrompidas de maneira mais abrupta, em termos de abundância, que espécies do gênero *Zoanthus*, as quais também recobrem grandes extensões do substrato em ambientes tropicais (Karlson 1983, Castro et

al. 1995, Bastidas e Bone 1996). A rápida substituição de espécies em ambientes marinhos pode estar associada ao regime de correntes locais, que podem causar gradientes ambientais acentuados (Wernberg e Connel, 2013). Esse resultado condiz com a o regime de correntes extremamente dinâmico na costa de Santa Catarina, onde a plataforma continental, no verão, receber influência da Água Central do Atlântico Sul e, no inverno, o aporte continental do *Río de la Plata* (Möller et al. 2008, de Macedo-Soares et al. 2014).

Conclusão

As regiões Sudeste e Sul do Brasil não podem ser consideradas distintas quanto à cobertura total de zoantídeos zooxantelados, entretanto, TSM de inverno maiores, substratos complexos e inclinados podem viabilizar maiores porcentagens de cobertura desses organismos. Essas variáveis, no entanto, não explicam por completo a variação na distribuição e abundância dos zoantídeos para esta escala de observação.

Enquanto espécies do gênero *Zoanthus* recobriram até 1,5% de costões rochosos próximos ao limite sul de sua distribuição (SE), *Palythoa caribaeorum* e *Palythoa variabilis* recobriram mais que 20% de substrato rochoso em localidades da região Sul do Brasil. Isso indica que a ocorrência e abundância do gênero *Palythoa* é interrompida mais abruptamente que o gênero *Zoanthus* na costa sul oeste atlântica.

Bibliografia

- Acker JG, Leptoukh G. 2007. Online Analysis Enhances Use of NASA Earth Science Data. *Eos, Transactions American Geophysical Union* 88: 14.
- Amaral FMD, Ramos CAC, Leão ZMAN, Kikuchi RKP, M KK, Longo LL, Cordeiro RTS, Lira SMA, Vasconcelos SL. 2009. Checklist and morphometry of benthic cnidarians from the Fernando de Noronha Archipelago, Brazil. *Cahiers de Biologie Marine* 50: 277–290.
- Baker A. 2003. Flexibility and specificity in coral-algal symbiosis: diversity, ecology, and biogeography of *Symbiodinium*. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 661–689.

- Bastidas C, Bone D. 1996. Competitive strategies between *Palythoa caribaeorum* and *Zoanthus sociatus* (Cnidaria: Anthozoa) at a reef flat environment in Venezuela. *Bulletin of Marine Science* 59: 543–555.
- Benkendorfer G, Soares-Gomes A. 2009. Biogeography and biodiversity of gastropod molluscs from the eastern Brazilian continental shelf and slope. *Latin American Journal of Aquatic Research* 37: 143–159.
- Boscolo HK, Silveira FL. 2005. Reproductive biology of *Palythoa caribaeorum* and *Protopalythoa variabilis* (Cnidaria, Anthozoa, Zoanthidea) from the southeastern coast of Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 65: 29–41.
- Bouzon J, Brandini F, Rocha R. 2012. Biodiversity of sessile fauna on rocky shores of coastal islands in Santa Catarina , Southern Brazil. *Marine Science* 2: 39–47.
- Briggs JC, Bowen BW. 2012. A realignment of marine biogeographic provinces with particular reference to fish distributions. *Journal of Biogeography* 39: 12–30.
- Briggs JC, Bowen BW. 2013. Marine shelf habitat: biogeography and evolution. *Journal of Biogeography* 40: 1023–1035.
- 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. *Brazilian Journal of Oceanography* 60: 49–63.
- Castro CB, Pires DO. 2001. Brazilian Coral Reefs: What we already know and what is still missing. *Bulletin of Marine Science* 69: 357–371.
- Castro CB, Echeverria CA, Pires DO, Mascarenhas BJA, Freitas SG. 1995. Infralittoral hard bottom distribution of Cnidaria and Echinodermata in Arraial do Cabo, Rio de Janeiro, Brazil. *Revista Brasileira De Biologia* 55: 471–480.
- Coles SL, Riegl BM. 2012. Thermal tolerances of reef corals in the Gulf: A review of the potential for increasing coral survival and adaptation to climate change through assisted translocation. *Marine pollution bulletin* 72: 323–332.
- Equipe Desenvolvedora. 2012. Quantum GIS. Sistema de Informação Geográfica. Projeto Geoespacial de Veiculação Livre, Fonte: <http://www.qgis.org/en/site/> .

- Floeter SR, Behrens MD, Ferreira CEL, Paddock MJ, Horn MH. 2005. Geographical gradients of marine herbivorous fishes: patterns and processes. *Marine Biology* 147: 1435–1447.
- Floeter SR, Ferreira CEL, Dominici-Arosemena A, Zalmon IR. 2004. Latitudinal gradients in Atlantic reef fish communities: trophic structure and spatial use patterns. *Journal of Fish Biology* 64: 1680–1699.
- Gaylord B, Gaines S. 2000. Temperature or Transport? Range Limits in Marine Species Mediated Solely by Flow. *The American naturalist* 155: 769–789.
- Guimar ML, Franco D. 2004. Climatologia de frentes frias no litoral de Santa Catarina. *Revista Brasileira de Geofísica* 22: 135–151.
- Hill J, Wilkinson C. 2004. Methods for ecological monitoring of coral reefs: a resource for managers. Australian Institute of Marine Science.
- Hines DE, Pawlik JR. 2011. Assessing the antipredatory defensive strategies of Caribbean non-scleractinian zoantharians (Cnidaria): is the sting the only thing? *Marine Biology* 159: 389–398.
- Johannes R, Wiebe W. 1983. Latitudinal limits of coral reef growth. *Marine Ecology Progress Series* 11: 105–11.
- Karlson RH. 1983. Disturbance and monopolization of a spatial resource by *Zoanthus sociatus*. *Bulletin of Marine Science* 13: 118–131.
- Kemp DW, Cook CB, LaJeunesse TC, Brooks WR. 2006. A comparison of the thermal bleaching responses of the zoanthid *Palythoa caribaeorum* from three geographically different regions in south Florida. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 335: 266–276.
- Koehl M. 1977. Water flow and the morphology of zoanthid colonies. *Proc 3rd int Coral Reef Symposium*.
- Kubisch A, Holt RD, Poethke H-J, Fronhofer E a. 2014. Where am I and why? Synthesizing range biology and the eco-evolutionary dynamics of dispersal. *Oikos* 123: 5–22.
- LaJeunesse TC. 2002. Diversity and community structure of symbiotic dinoflagellates from Caribbean coral reefs. *Marine Biology* 141: 387–400.
- LaJeunesse TC, Loh WKW, van Woesik R, Hoegh-Guldberg O, Schmidt GW, Fitt WK. 2003. Low symbiont diversity in southern Great Barrier

- Reef corals relative to those of the Caribbean. *Limnology and Oceanography* 48: 2046–2054.
- Leão Z, Kikuchi RKP, Testa V. 2003. Corals and coral reefs of Brazil. *Latin American Coral Reefs* 9–52.
- Lesser MP, Stochaj WR, Tapley DW, Shick JM. 1990. Bleaching in coral reef anthozoans: effects of irradiance, ultraviolet radiation, and temperature on the activities of protective enzymes against active oxygen. *Coral Reefs* 8: 225–232.
- Lesser MP. 1996. Elevated temperatures and ultraviolet radiation cause oxidative stress and inhibit photosynthesis in symbiotic dinoflagellates. *Limnology and Oceanography* 41: 271–283.
- Longo GO, Krajewski JP, Segal B, Floeter SR. 2012. First record of predation on reproductive *Palythoa caribaeorum* (Anthozoa: Sphenopidae): insights on the trade-off between chemical defences and nutritional value. *Marine Biodiversity Records* 5: 1–3.
- Longo LL, Arias MC, Schlenz E. 2000. PCR amplification of the 16S mitochondria) gene of *Zoanthus sociatus* (Zoanthidea , Anthozoa) using heterologous primers. 121–123.
- De Macedo-Soares LCP, Garcia CAE, Freire AS, Muelbert JH. 2014. Large-Scale Ichthyoplankton and Water Mass Distribution along the South Brazil Shelf. *PLoS ONE* 9: e91241.
- Mantelatto MC, Fleury BG, Menegola C, Creed JC. 2013. Cost–benefit of different methods for monitoring invasive corals on tropical rocky reefs in the southwest Atlantic. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 449: 129–134.
- Mazzer AM. 2012. Aspectos da ecologia da paisagem da Ilha do Campeche (Florianópolis-SC). *Revista Brasileira de Geomorfologia* 3: 115-120.
- Möller OO, Piola AR, Freitas AC, Campos EJD. 2008. The effects of river discharge and seasonal winds on the shelf off southeastern South America. *Continental Shelf Research* 28: 1607–1624.
- Oigman-Pszczol SS, Creed JC. 2006. Distribution and Abundance of Fauna on Living Tissues of Two Brazilian Hermatypic Corals (*Mussismilia hispida* (Verril 1902) and *Siderastrea stellata* Verril, 1868). *Hydrobiologia* 563: 143–154.

- Rabelo EF, Soares MDO, Matthews-Cascon H. 2013. Competitive interactions among zoanths (cnidaria: zoanthidae) in an intertidal zone of northeastern Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography* 61: 35–42.
- Rayner NA. 2003. Global analyses of sea surface temperature, sea ice, and night marine air temperature since the late nineteenth century. *Journal of Geophysical Research* 108: 4407.
- Reimer JD, Foord C, Irei Y. 2012. Species diversity of shallow water Zoanths (Cnidaria: Anthozoa: Hexacorallia) in Florida. *Journal of Marine Biology* 2012: 1–14.
- Reimer J, Hirose M, Wirtz P. 2010. Zoanths of the Cape Verde Islands and their symbionts: previously unexamined diversity in the Northeastern Atlantic. *Contributions to Zoology* 79: 147–163.
- Reimer JD, Ono S, Sinniger F, Tsukahara J. 2008. Distribution of zooxanthellate zoanthid species (Zoantharia: Anthozoa: Hexacorallia) in southern Japan limited by cold temperatures. *Galaxea, Journal of Coral Reef Studies* 10: 57–67.
- Richards ZT, Beger M, Pinca S, Wallace CC. 2008. Bikini Atoll coral biodiversity resilience five decades after nuclear testing. *Marine Pollution Bulletin* 56: 503–15.
- Santos MEA. 2013. Biodiversidade e Evolução da Ordem Zoanthidea (Cnidaria: Anthozoa) na costa brasileira. Universidade Federal de Santa Catarina. Trabalho de Conclusão de curso, p.61.
- Sarnthein M, Winn K, Duplessy J-C, Fontugne MR. 1988. Global variations of surface ocean productivity in low and mid latitudes: Influence on CO₂ reservoirs of the deep ocean and atmosphere during the last 21,000 years. *Paleoceanography* 3: 361–399.
- Segal B, Castro CB. 2011. Coral community structure and sedimentation at different distances. *Brazilian Journal of Oceanography* 59: 119–129.
- Silveira M. 2010. Relações entre complexidade de habitat e comunidade de peixes de costão rochoso. Universidade Federal de Santa Catarina. Dissertação de Mestrado, p.86.

- Thornhill DJ, Lewis AM, Wham DC, Lajeunesse TC. 2014. Host-specialist lineages dominate the adaptive radiation of reef coral endosymbionts. *Evolution; international journal of organic evolution* 68: 352–67.
- Thornhill DJ, Kemp DW, Bruns BU, Fitt WK, Schmidt GW. 2008. Correspondence Between Cold Tolerance and Temperate Biogeography in a Western Atlantic Symbiodinium (Dinophyta) Lineage 1. *Journal of Phycology* 44: 1126–1135.
- 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.
- Villaça R, Pitombo F. 1997. Benthic communities of shallow-water reefs of Abrolhos, Brazil. *Revista Brasileira de Oceanografia* 45: 35–43.
- Warton D, Hui F. 2011. The arcsine is asinine: the analysis of proportions in ecology. *Ecology* 92: 3–10.
- Wernberg T, Thomsen MS, Connell SD, Russell BD, Waters JM, Zuccarello GC, Kraft GT, Sanderson C, West J a, Gurgel CFD. 2013. The footprint of continental-scale ocean currents on the biogeography of seaweeds. *PloS one* 8: e80168.
- Wilson SK, Graham NAJ, Polunin NVC. 2007. Appraisal of visual assessments of habitat complexity and benthic composition on coral reefs. *Marine Biology* 151: 1069–1076.