

## OS MECANISMOS DE SOBREVIVÊNCIA DOS CORAIS DIANTE DO IMPACTO DAS MUDANÇAS CLIMÁTICAS SOBRE O ECOSISTEMA DE RECIFES

Lourianne Manguiera FREITAS<sup>1</sup>  
Marília de Dirceu Machado de OLIVEIRA<sup>2</sup>  
Ruy Kenji Papa KIKUCHI<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Mestre em Ecologia e Biomonitoramento; Laboratório de Recifes de Corais e Mudanças Globais – RECOR, Instituto de Geociências, Universidade Federal da Bahia – IGEO/UFBA; Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Biomonitoramento, Instituto de Biologia – IB/UFBA. E-mail: lourianne.freitas@gmail.com

<sup>2</sup> Doutora em Geologia; Bolsista PNPd-CNPq; RECOR/IGEO/UFBA. E-mail: mariliad@ufba.br

<sup>3</sup> Doutor em Geologia; Professor Associado do Depto. Oceanografia; RECOR/IGEO/UFBA. E-mail: kikuchi@pq.cnpq.br

**RESUMO.** O aumento das emissões de CO<sub>2</sub> tem promovido o aumento da temperatura média da superfície dos oceanos, elevação do nível do mar e a redução do pH da água oceânica. Um dos principais efeitos é a crescente incidência de branqueamento dos corais, que perdem os seus simbiontes e/ou seus pigmentos fotossintetizantes, resultando na queda da taxa de calcificação. Os corais são animais politróficos, pois obtêm metabólitos via ingestão de bactérias e plancton e via simbiose com algas dinoflageladas (zooxantelas). Esta simbiose tem a fotossíntese como processo fundamental. Assim, a forma e a intensidade como os corais adquirem metabólitos para manterem sua fisiologia, produzindo seu tecido orgânico e seu esqueleto carbonático, são determinantes na superação das adversidades advindas das mudanças globais. Nesta revisão, apresentamos os principais aspectos dessa nutrição e sua importância diante dos efeitos que o aquecimento global pode provocar nos corais e, conseqüentemente, nos recifes da costa brasileira.

**Palavras-chaves:** branqueamento dos corais; heterotrofia, autotrofia, calcificação, crescimento dos corais

**ABSTRACT.** *Survival mechanisms of corals to climate changes impacts on reef ecosystem. The increase in CO<sub>2</sub> emissions is provoking the increase of ocean mean surface temperature, sea level elevation and the reduction of ocean water pH. One of the main effects is an increase in the occurrence of bleaching in corals, that loose their symbionts and/or photosynthesizing pigments, what results in the reduction of its calcification rate. Corals are polytrophic animals because they obtain metabolites through the ingestion of bacteria and plankton and via symbiosis with dynoflagellate algae (zooxanthellae). This symbiosis has photosynthesis as a fundamental process. The mode and intensity that corals obtain metabolites to maintain their physiology producing organic tissue and carbonate skeleton determine their capacity to overcome problems produced by global changes. In this review, we present the main aspects of this nutrition and its importance due to the effects that global warming can produce in corals and, consequently, in coral reefs of the Brazilian coast.*

**Keywords:** coral bleaching; heterotrophy, autotrophy, calcification, coral growth

### INTRODUÇÃO

Os recifes na região tropical ocidental do Atlântico Sul são ecossistemas marginais, no sentido de que ocorrem sob condições aquém das consideradas ótimas, ou seja, vivem sob condições limítrofes ao seu desenvolvimento (LEÃO; KIKUCHI, 2005; LEÃO et al., 2008b; LEÃO et al., 2010; SUGGETT et al. 2012). A redução na qualidade ambiental para crescimento do recife é causada tanto pela elevada turbidez, que limita a quantidade de luz disponível para o holobionte coral-zooxantela, e pela a alta taxa de sedimentação, que provoca um elevado consumo de energia do coral para limpar-se. Essas duas características são controladas principalmente pela proximidade com a linha de costa, o que estabelece diferenças no estado vital dos recifes em distintas posições na plataforma continental.

Os recifes mais próximos da costa têm os piores indicadores de cobertura e na sanidade dos corais, e os mais distantes da costa são os que apresentam menor sinal de degradação (KIKUCHI et al. 2010). Nos recifes mais próximos da costa, há maior incidência de mortalidade parcial recente, maior cobertura de algas frondosas em detrimento da cobertura por corais construtores dos recifes, menor densidade de recrutas e de colônias maiores de corais. Nessas condições, as anomalias térmicas da água do mar associadas às mudanças climáticas têm induzido um branqueamento dos corais mais severo nos recifes mais próximos da costa (LEÃO et al. 2008). Mesmo assim, os episódios de branqueamento apresentam severidade inferior ao ocorrido no restante do globo, uma vez que ainda não foi relatada mortalidade de corais em grande escala no Atlântico Sul. Contudo, caso

esses eventos se tornem mais frequentes, como se preconiza, esta situação certamente se tornará mais crítica. O branqueamento é um fenômeno que afeta gravemente os corais, pois, a despeito de seu comportamento heterótrofo (carnívoro planctívoro), sem as zooxantelas, os corais são privados dos nutrientes advindos da sua fotossíntese (FERRIER-PAGÈS et al., 1998).

A nutrição dos corais regula tanto o crescimento do tecido quanto o crescimento do seu esqueleto (FERRIER-PAGÈS et al., 2003; HOULBREQUÈ; FERRIER-PAGÈS, 2009). Assim, o hábito alimentar dos corais poderá determinar a conservação dos recifes, vez que esses animais são importantes contribuintes para o crescimento dos edifícios carbonáticos e, portanto, responsáveis pela complexidade estrutural do ecossistema. É a irregularidade da superfície do recife que caracteriza sua complexidade estrutural e permite abrigar um infindável número de espécies (TAMBUETTÈ et al., 1996; ALLEMAND et al., 2004; DE'ATH et al., 2009; WEIS; ALLEMAND, 2009; WILD et al., 2011). Devido ao risco cada vez maior de aumento dos episódios de branqueamento diante das mudanças climáticas, à elevação do nível do mar, que interferirá na disponibilidade de luz fotossinteticamente ativa e à importância que a heterotrofia adquire quando a capacidade fotossintética do holobionte (coral+azooxantela) é afetada, apresentaremos um panorama da situação dos recifes de corais, em especial os recifes brasileiros, destacando o importante papel da heterotrofia para a sobrevivência e para o crescimento dos corais e resiliência dos recifes.

## IMPACTOS DAS MUDANÇAS CLIMÁTICAS GLOBAIS

Define-se como Mudança Climática qualquer alteração no clima num período longo de tempo, que sejam mudanças de ordem natural ou resultado da atividade humana, ou da ação combinada desses dois vetores (STOCKER et al., 2010).

O início da Revolução Industrial, em meados do século XVIII, marcou profundamente um novo conceito de urbanização e desenvolvimento. Um conjunto de mudanças nos meios de produção, agricultura e ocupação das cidades, produziu uma corrida na busca de espaços, que foram tomados às florestas, para serem ocupados pelas indústrias e pela exploração agropecuária. Como ônus a esta revolução tecnológica, tivemos o avanço gradual do desmatamento, destruição das matas ciliares, erosão do solo e a queima de combustíveis fósseis.

O resultado deste conjunto de atividades humanas foi o aumento das emissões dos gases

do efeito estufa, conhecidos como *greenhouse gas* ou *long-lived-GHGs*. Desde meados do século XVIII até o início deste século, o aumento da concentração destes gases vem elevando a temperatura média da terra, provocando o aquecimento dos corpos d'água, desertificação, derretimento das calotas polares e, conseqüentemente, o aumento do nível do mar, bem como o aumento de eventos extremos, como os furacões (HUGHES et al., 2003; SOLOMON et al., 2007; HOEGH-GULDBERG, 2011).

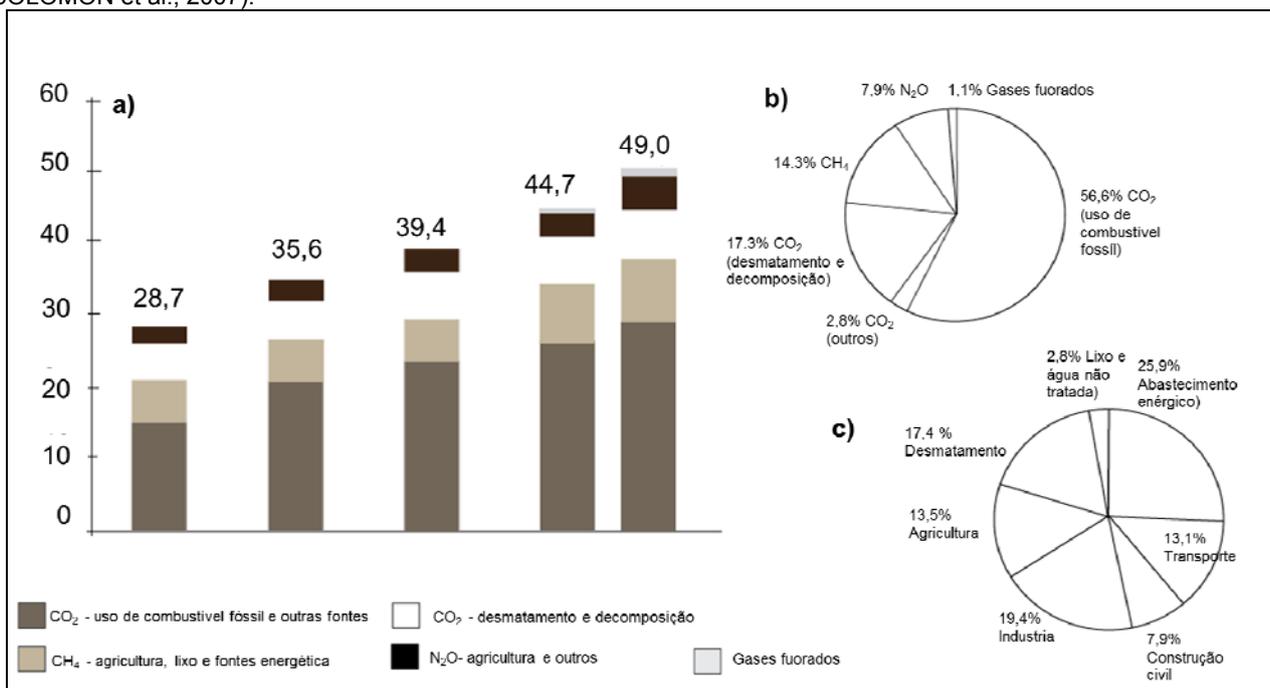
Desde 1750, as concentrações destes gases, que incluem o metano (CH<sub>4</sub>), óxido nitroso (N<sub>2</sub>O), holocarbonos (gases que contêm flúor, cloro e bromo) e o dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>) aumentaram vertiginosamente, ocorrendo um aumento de 21 para 38 gigatoneladas na atmosfera, no período entre 1970-2004 (SOLOMON et al., 2007; HOEGH-GULDBERG, 2011) (Figura 1).

O aumento das emissões dos gases do efeito estufa, principalmente do CO<sub>2</sub>, eleva a média da temperatura da terra. Tal efeito reflete sobre o ambiente marinho com o aumento da média da temperatura dos oceanos, no qual, observações feitas desde 1961, demonstram que este aquecimento já alcançou até as regiões mais profundas dos oceanos, além dos 1000 m (SOLOMON et al., 2007).

Isto é consequência da retenção, pelos oceanos, de 80% do calor produzido na terra, que resulta na expansão térmica dos mesmos. Este processo, somado à redução das calotas polares, contribuiu com 57% e 28% respectivamente, para o aumento do nível do mar, que no período entre 1961-2003, aumentou cerca de 1,8mm por ano (SOLOMON et al., 2007). Desse modo, estima-se que nos próximos 50 anos o nível do mar global suba cerca de 1 metro. Essa subida do nível do mar, a despeito de aumentar a lâmina d'água para crescimento dos recifes, provoca erosão costeira e aumento na quantidade de material em suspensão nas imediações da linha de costa, reduzindo a penetração de luz na água e aumentando a possibilidade de afetar os organismos com a carga sedimentar assentada sobre eles. Esse retrabalhamento do sedimento também contribuirá com o aumento de matéria orgânica na água. Tais alterações interferirão na disponibilidade de luz e tornarão o ambiente mais hostil aos organismos construtores dos recifes, agravando a qualidade das águas denominadas "inimigas" por Ginsburg e Shinn (1964).

Além destes efeitos, a acidificação, provocada pelo desequilíbrio na reação de tamponamento do bicarbonato, devido ao aumento de 25% na absorção de CO<sub>2</sub> pelos oceanos, provavelmente reduziu 0,1 unidades de pH, desde 1750 (SOLOMON et al., 2007; HOEGH-GULDBERG et al., 2007; HOEGH-GULDBERG, 2011).

**Figura 1.** (a) Emissão global dos gases do efeito estufa entre 1970 a 2004. (b) Proporção das emissões totais dos gases do efeito estufa em 2004 em termos de CO<sub>2</sub> –eq (Dióxido de carbono equivalente). (c) Proporção das emissões totais dos gases do efeito estufa entre os diferentes setores, em 2004, em termos de CO<sub>2</sub> –eq. (Adaptado de SOLOMON et al., 2007).



Segundo Weis e Allemand (2009) para o próximo século é esperada uma redução de 0,2 unidades no pH dos oceanos, provocando um desequilíbrio no balanço homeostático dos organismos e podendo provocar a dissolução do carbonato de cálcio constituinte das conchas dos moluscos, das placas e ossículos dos equinodermos, dos ovos dos peixes e dos esqueletos dos corais.

Além dos efeitos da acidificação, a expectativa de aumento de 2°C na temperatura média da terra, até 2100, leva-nos a acreditar que os corais reduzirão a sua capacidade de tolerar o estresse térmico, resultando no aumento da frequência e da intensidade dos eventos de branqueamento (HOEGH-GULDBERG, 1999; HUGHES et al., 2003). Tais eventos ocorrem devido à ruptura da relação simbiótica entre os corais e as zooxantelas, algas do gênero *Symbiodinium*, que são expulsas das células do tecido do coral (HOEGH-GULDBERG, 1999; BAKER, 2001; HUGHES et al., 2003; RODRIGUES; GROTTOLI, 2006; WEIS; ALLEMAND, 2009), e/ou perda ou degradação de parte dos seus pigmentos fotossintetizantes (IGLESIAS-PRIETO et al., 1992; VENN et al., 2006; WARNER et al., 1999), deixando o tecido com cor pálida e em evidência o branco do seu esqueleto.

Os corais são considerados um dos maiores bioconstrutores dos recifes (TAMBUÈ et al., 1996; ALLEMAND et al., 2004) e os recifes, um dos ecossistemas mais produtivos do planeta, devido à relação dos corais com as zooxantelas

(FERRIER-PAGÈS et al., 1998; HOEGH-GULDBERG, 1999; MOBERG; FOLKE, 1999; TOLLER et al., 2001; HUGHES et al., 2003; ALLEMAND et al., 2004; HOULBRÈQUE et al., 2004; BORELL; BISCHOF, 2008; LEÃO et al., 2008a; LEÃO et al., 2008b; WEIS; ALLEMAND, 2009; WILD et al., 2011). A alta produtividade resulta da absorção de luz, e transformação desta energia luminosa em energia química. No entanto, apesar de a luz ser um dos recursos mais abundantes nos ambientes oligotróficos, a qualidade da mesma, ou seja, a qualidade do espectro e a intensidade total da luz fotossinteticamente ativa incidente, assim como as alterações na temperatura da água interferem na produção dos fotoassimilados pelas zooxantelas (GATTUSO et al., 2006; HENNIGE et al., 2009; LESSER et al., 2010; MASS et al., 2010).

Sob as atuais mudanças climáticas a alteração na qualidade da irradiância, o aquecimento global (que está estritamente relacionado com o aumento da temperatura superficial do mar), o aumento das emissões do CO<sub>2</sub> e a acidificação, têm provocado significativas mudanças na produtividade dos ambientes oligotróficos (HOEGH-GULDBERG, 1999; HOOGENBOOM et al., 2012).

Segundo Edwards e Richardson (2004), a resposta às mudanças climáticas pode variar entre os grupos funcionais (diferentes organismos que desempenham uma mesma função dentro do ecossistema; autótrofos, p. ex.) e as multilpas

cadeias tróficas. Os autores sugerem que as relações tróficas no ambiente marinho já foram radicalmente alteradas, tendo efeitos visíveis sobre a produtividade nos níveis mais altos da cadeia trófica, tal como na produção de peixes comerciais. Um exemplo disso é a queda na produção da espécie *Gadus morhua* Linnaeus, 1758, conhecida como Bacalhau do Norte, cujo declínio é uma resposta à sobrepesca, assim como à redução na abundância de plancton, fonte de alimento desta espécie.

Em virtude disso, estudos que se concentrem em elucidar as questões envolvidas nos processos de mitigação destes efeitos para o ambiente marinho e para todos que dele sobrevivem tornam-se cada vez mais urgentes. Os esforços de pesquisas mais prementes devem ser direcionados para compreender melhor a fotoaclimatação dos corais e de seus simbiotes (GATTUSO et al., 2006; ROBSON; WANER, 2006; MASS et al., 2007; HENNIGE et al., 2008; LESSER et al., 2010; RAGNI et al., 2010; HENNIGE et al., 2011; SUGGETT et al., 2012), bem como o desenvolvimento, fotoaclimatação e produtividade do plâncton (EDWARDS; RICHARDSON, 2004; SUGGETT et al., 2006). Com isso, pode-se avaliar a relação entre o aumento da temperatura da Terra e a regulação fisiológica ao longo de toda a cadeia trófica.

Além da alta produtividade, os recifes de corais são também reconhecidos por sua beleza cênica, e conseqüentemente pelos bens e serviços prestados à população humana. Estima-se que mais de 450 milhões de pessoas vivam próximas aos recifes, usufruindo dos seus respectivos bens e serviços, como o turismo, a pesca e a proteção da linha de costa (MOBERG; FOLKE, 1999; HUGHES et al., 2003; HOEGH-GULDBERG, et al., 2007; DE'ATH et al., 2009; PANDOLFI et al., 2011).

Entretanto, este crescente adensamento populacional próximo aos recifes tem provocado o aumento da poluição, da superexploração dos seus recursos, além do avanço das mudanças climáticas, em uma velocidade que excede as mudanças ocorridas há milhões de anos atrás. Todas estas mudanças afetam a capacidade de calcificação dos corais (KLEYPAS et al., 1999; HUGHES et al., 2003; ALLEMAND et al., 2004; HOEGH-GULDBERG et al., 2007; DE'ATH et al., 2009; WEIS; ALLEMAND, 2009; HOEGH-GULDBERG; BRUNO, 2010; WILD et al., 2011), processo central de sua fisiologia, e que indica quão saudável está o recife ou o quanto ele está se desenvolvendo (HOEGH-GULDBERG, 1999; DE'ATH et al., 2009; WEIS; ALLEMAND, 2009). Segundo Hoegh-Guldberg et al. (2007) a consequência desta iminente ameaça é a perda da complexidade estrutural dos recifes, associada à redução da extensão linear e densidade dos esqueletos dos corais, resultado do declínio da

concentração do íon carbonato dissolvido na água do mar, reduzindo o potencial de formação da aragonita. Com esqueletos menos densos, os corais ficarão mais susceptíveis à erosão promovida pela ação das ondas e pela raspagem de peixes que deles se alimentam.

O resultado desta degradação dos recifes de corais acarretará a perda da capacidade de proteção da linha de costa; redução da biodiversidade, da produtividade primária, das taxas de fecundidade, do assentamento larval, das taxas de crescimento. Conseqüentemente, ocorrerá o aumento nas taxas de mortalidade dos corais (HUGHES et al., 2003; LEÃO et al., 2003; HOEGH-GULDBERG et al., 2007; DE'ATH et al., 2009; PANDOLFI et al., 2011; HOEGH-GULDBERG; BRUNO, 2010; HOEGH-GULDBERG et al., 2011; WILD et al., 2011). Diante de todas as mudanças que o ambiente marinho vem sofrendo, o declínio do ecossistema recifal é um risco palpável. Estima-se que 30% dos recifes já estejam sob sérios danos, e que aproximadamente 60% deles sejam perdidos até 2030 (WEIS; ALLAMAND, 2009).

De maneira sistêmica, o desequilíbrio causado pelas mudanças climáticas alterará os níveis de oxigênio e nutrientes, a salinidade e o movimento das correntes, resultando em mudanças na composição e abundância das algas, plâncton e peixes (MOREIRA, 1976; SOLOMON et al., 2007; PRIMMO et al., 2009; STOCKER et al., 2010; HOEGH-GULDBERG, 2011). O impacto das mudanças climáticas sobre a comunidade planctônica afetará dramaticamente todo o ecossistema recifal, vez que eles formam a base da cadeia alimentar no ambiente marinho.

A temperatura influencia a distribuição do plâncton, por estar relacionada à estratificação dos nutrientes na coluna d'água (GODHANTARAMAN, 2009; ISHIZAKA, 2010). Segundo Ishizaka (2010), o aquecimento da superfície do mar tem levado a uma forte estratificação da coluna d'água, reduzindo o fluxo de nutrientes para a superfície, como também tem alterado a abundância e a composição do plâncton. Isto porque, sob elevada temperatura há o domínio de pequenos grupos de plâncton, levando à redução do transporte vertical do carbono orgânico para as regiões mais profundas.

Independente de sua distribuição vertical, os recifes de corais sofrerão com a redução do subsídio nutricional, conseqüência do desequilíbrio na distribuição dos nutrientes e do plâncton. É sabido que plâncton realiza diariamente a migração vertical (MOREIRA, 1976), deslocando-se das áreas mais profundas para a superfície durante a noite. No entanto, sob os efeitos das mudanças climáticas, que torna os corais mais susceptíveis à perda das zooxantelas, e que como conseqüência, perdem a sua fonte

autotrófica de carbono, a capacidade heterotrófica dos corais também está ameaçada.

Segundo Hoogenboom et al. (2012), a heterotrofia reduz os efeitos do aumento da temperatura sobre o conteúdo de clorofila (pigmento fotossintetizante), por possibilitar aos corais o armazenamento de grande volume energético, sob a forma de lipídios e proteínas em seus tecidos (GROTTOLI et al., 2006; HOULBRÈQUE; FERRIER-PAGÈS, 2009; RODRIGUES; GROTTOLI, 2007; TOLOSA et al., 2011). Por seu turno, as zooxantelas, ao usufrir destas reservas, são capazes de restabelecer o seu aparato fotossintético, reestabelecendo o seu conteúdo protéico e pigmentar. Com o auxílio da heterotrofia, os corais conseguem restabelecer o seu metabolismo, calcificação e reprodução, mesmo que ainda não tenham restabelecido por completo a densidade de seus simbioses.

### NUTRIÇÃO E CRESCIMENTO DOS CORAIS: AUTOTROFIA E HETEROTROFIA DURANTE O BRANQUEAMENTO

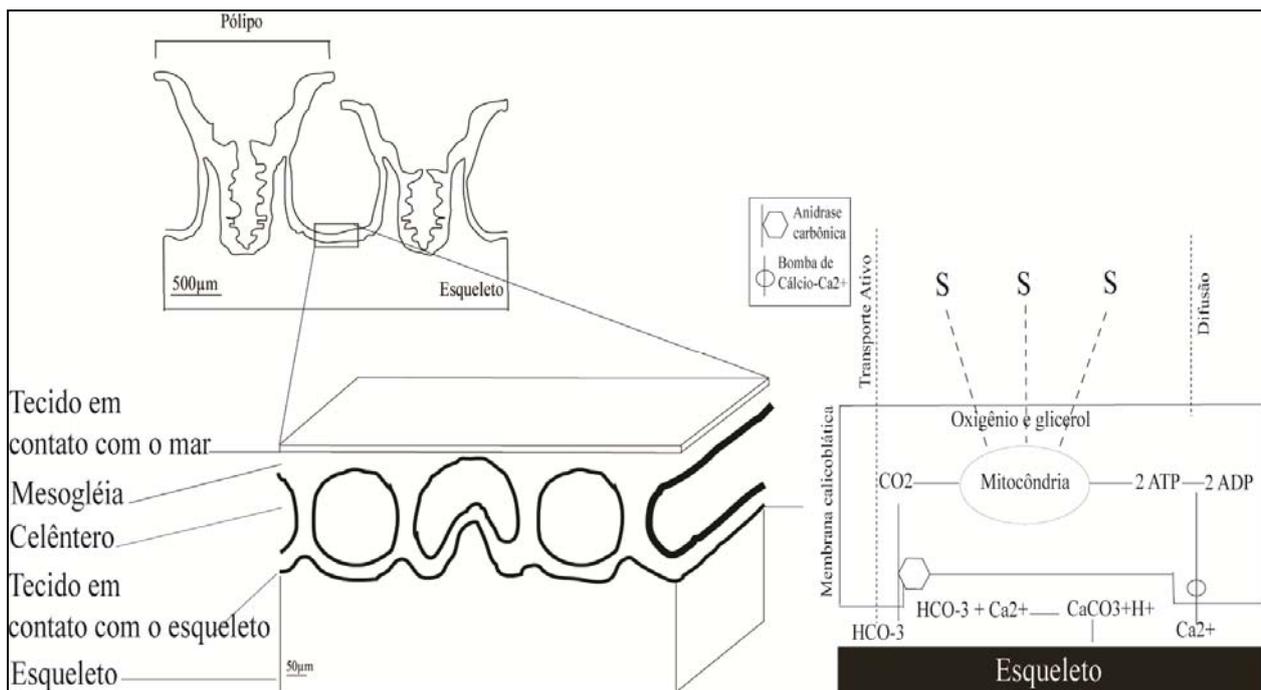
A calcificação dos corais resulta na formação da aragonita, um polimorfo do  $\text{CaCO}_2$ . Esta biomineralização ocorre no interior do esqueleto, com a formação de uma matriz orgânica, centro de nucleação dos cristais de carbonato de cálcio ( $\text{CaCO}_2$ ). Estes cristais formam-se com a obtenção de cálcio e do carbono inorgânico (sob

a forma de bicarbonato,  $\text{HCO}_3^-$ ) através da difusão destes, da água do mar para o epitélio calicoblástico (tecido em contato com o esqueleto) do coral. No epitélio calicoblástico forma-se a aragonita, na interface entre o tecido orgânico e o esqueleto mineral (Figura 2) (ALLEMAND et al., 2004; HOULBRÈQUE; FERRIER-PAGÈS, 2009; WEIS; ALLEMAND, 2009; COLOMBO-PALLOTTA et al., 2010; WILLD et al., 2011).

Os corais são animais politróficos, pois obtêm energia tanto a partir da autotrofia como da heterotrofia (COLOMBO-PALLOTTA et al., 2010; GOREAU et al., 1971; HIL et al., 2009; HOULBRÈQUE et al., 2004; HOULBRÈQUE; FERRIER-PAGÈS, 2009; PALARDY et al., 2005). Esta característica os beneficia, principalmente sob as atuais condições ambientais a que estão sendo submetidos.

A heterotrofia consiste na ingestão de matéria orgânica viva, que inclui bactérias, fitoplâncton e o zooplâncton, de matéria orgânica dissolvida e de material particulado em suspensão (SEBENS et al., 1998; PALARDY et al., 2005; HOULBRÈQUE; FERRIER-PAGÈS, 2009; FERRIER-PAGÈS et al., 2011). No entanto, a ingesta heterotrófica mais eficiente quanto à aquisição de energia é o zooplâncton (FERRIER-PAGÈS et al., 2011; WIJGERDE et al., 2011), que contribui com 46% do requerimento de carbono metabólico nos corais saudáveis e com 147% nos corais branqueados, (PALARDY et al., 2008).

**Figura 2.** Esquema do pólipo do coral, como destaque para o cenossarco e a membrana calicoblástica (Adaptado de ALLEMAND et al., 2004 e COLOMBO-PALLOTTA et al., 2010)



A captura do alimento pelos corais envolve a adesão da presa aos tentáculos, local onde há elevada concentração de nematocistos, que tem por função, cessar os movimentos da presa. Combinado a isto, há a carreação do alimento em direção à boca, a partir de filamentos de muco (FERRIER-PAGÈS et al., 2011; WIJGERDE et al., 2011).

É sabido que o consumo do alimento eleva-se quando há o aumento da disponibilidade do mesmo (SEBENS et al., 1998; FERRIER-PAGÈS et al., 2003; PALARDY et al., 2005; HIL et al., 2009; WIJGERDE et al., 2011). No entanto, o tamanho do pólipo e a razão superfície:volume, que depende da forma da colônia, influenciarão na taxa de captura que cada espécie de coral possui (SEBENS et al., 1998; HIL et al., 2009).

A digestão do alimento ocorre dentro (FERRIER-PAGÈS et al., 2003; PALARDY et al., 2005; PALARDY et al., 2008; HIL et al., 2009) e/ou fora da cavidade gastrovascular (WIJGERDE et al., 2011). É sabido que a heterotrofia desempenha importante papel na absorção, pelos corais, de nitrogênio e fósforo, dentre outros elementos não sintetizados pelas zooxantelas (PALARDY et al., 2005; HIL et al., 2009; HOUBRÈQUE; FERRIER-PAGÈS, 2009; FERRIER-PAGÈS et al., 2011). Hii et al. (2009), alimentaram colônias do coral *Galaxea fasciculares* com náuplios de *Artemia salina* (Linnaeus, 1758) e observaram que após 180 min houve a completa digestão no interior da cavidade gastrovascular, com a absorção, após 1 hora, de  $106 \mu\text{g C pólipo}^{-1}$  e  $23 \mu\text{g N pólipo}^{-1}$ . Em outro experimento utilizando a mesma espécie de coral e náuplios de *Artemia salina* Wijgerde et al. (2011), observaram a digestão fora da cavidade gastrovascular. Para realizar isto, o coral expande os seus tentáculos, aumentando a área de captura, inicia a excreção de muco, e a extensão de filamentos do mesentério, cuja função acredita-se que seja a de digerir o alimento. A completa digestão fora da cavidade gastrovascular, ocorreu após 360 min, com absorção de  $76,5 \mu\text{g C pólipo}^{-1}$  e  $15,2 \mu\text{g N pólipo}^{-1}$ .

Independente da região onde ocorra a digestão, a heterotrofia contribui, não apenas como subsídio energético para os corais, principalmente sob condições limitrofes de necessidade alimentar desses animais, mas também é uma importante fonte de ácido aspártico, um dos principais componentes da matriz orgânica, centro de nucleação dos cristais de carbonato de cálcio ( $\text{CaCO}_2$ ) (HOUBRÈQUE; FERRIER-PAGÈS, 2009).

Já a alimentação autotrófica resulta da relação simbiótica entre os corais e as algas dinoflageladas, conhecidas como zooxantelas, do gênero *Symbiodinium*. As zooxantelas são classificadas, a partir de análises filogenéticas,

em oito linhagens ou clados de A-H, e destes clados, as linhagens A-D, F e G, ocorrem em simbiose com os corais (STAMBLER, 2011). A presença destes clados no tecido dos corais varia entre as diferentes espécies de corais, e também dentro de uma mesma espécie. Sua ocorrência é influenciada pela intensidade luminosa, temperatura e distribuição geográfica (ROWAN et al., 1997; LAJEUNESSE, 2002; STAMBLER, 2011; WICKS et al., 2011).

A fotossíntese realizada pelas algas fornece, além do oxigênio, metabólitos (glicerol), que são utilizados na obtenção de energia, com a produção de moléculas de ATP (Adenosina Trifosfato), e na síntese das proteínas e lipídios, uma vez que o carbono advindo destes metabólitos é incorporado aos aminoácidos e aos ácidos graxos, respectivamente (MUSCATINE; CERNICHIARE, 1969; COLOMBO-PALLOTTA et al., 2010). É devido a esta relação simbiótica, que os corais se tornaram os principais construtores dos recifes (ALLEMAND et al., 2004), pois na presença da luz, a calcificação é em média três vezes maior do que na sua ausência (*light-enhanced calcification*) (GATTUSO et al. 1999).

A ruptura da relação simbiótica entre os corais e as zooxantelas culmina na redução das taxas de calcificação e do desenvolvimento do tecido. Isso porque, na ausência das zooxantelas, os corais perdem a sua capacidade de sintetizar lipídios (BACHOK et al., 2006; TEECE et al., 2011) e reduzem a produção de proteínas. Além disso, os corais perdem a capacidade de reabsorver o nitrogênio, uma vez que as zooxantelas reciclam a amônia, produzida pelo catabolismo do coral (BORELL; BISCHOF, 2008), disponibilizando o nitrogênio, elemento importante para a formação do grupamento amino, logo, elemento indispensável na construção das proteínas, estruturas necessárias para o crescimento de ambos, corais e zooxantelas.

Embora não haja uma explicação única para o branqueamento dos corais, a mais provável e frequente é que o branqueamento seja causado pela combinação entre excesso da luz visível (ou da radiação fotossinteticamente ativa) e elevação da temperatura da água do mar. Ou, então, por qualquer alteração que leve ao bloqueio das reações no escuro da fotossíntese, além da existência de corais e clados (genótipos) de zooxantelas que possuam resistências distintas ao estresse térmico (HOEGH-GULDBERG, 1999; TOLLER et al., 2001; HUGHES et al., 2003; OLIVER; PALUMBI, 2009; OLIVER; PALUMBI, 2011). As ações antrópicas têm aumentado a intensidade e a frequência dos eventos de branqueamento, devido ao aumento da poluição, que leva à eutrofização das águas, resultando na redução da luminosidade, necessária para a fotossíntese das zooxantelas (ALLEMAND et al., 2004).

O grau de susceptibilidade ao branqueamento é resultado de uma variação genética, suportada pela conectividade entre as populações. Os corais podem adquirir os simbiontes a partir da transmissão vertical, onde as larvas abrigam os mesmos clados existentes na colônia parental, como também, através da transmissão horizontal, no qual as larvas adquirem os clados de zooxantelas da coluna d'água (van OPPEN, 2004; STAMBLER, 2011). Este último modo de transmissão é comum em espécies cuja reprodução seja do tipo *broadcast spawner*, onde os gametas são liberados na coluna d'água, como o da espécie gonocórica *Montastraea cavernosa*, espécie construtora de recifes, comum em todo o Atlântico (LEÃO et al., 2003; NUNES et al., 2009; GOODBODY-GRINGLEY et al., 2011), e a principal estrutura dos recifes da Baía de Todos-os Santos (CRUZ et al., 2009).

Na transmissão horizontal, aumentam as chances das larvas serem colonizadas por diferentes clados de zooxantelas, conferindo-lhes uma maior capacidade de adaptação às condições ambientais encontradas no momento do assentamento (HUGHES et al., 2003; van OPPEN, 2004; GOODBODY-GRINGLEY et al., 2011; STAMBLER, 2011). Por seu turno, há vantagens no modo de transmissão vertical porque, a colônia parental que já possua uma linhagem de zooxantelas tolerante às variações do meio, pode garantir à sua prole o máximo de toda a sua variabilidade genética (STAMBLER, 2011).

No processo de branqueamento, as zooxantelas são expulsas do tecido do coral e liberadas na coluna d'água (GATES et al., 1992; WEIS; ALLEMAND, 2009). Sem a fonte autotrófica de carbono, a heterotrofia desempenha um importante papel durante o período de estresse térmico e na recuperação dos corais branqueados (GROTTOLI et al., 2006; RODRIGUES; GROTTOLI, 2007; HOULBRÈQUE; FERRIER-PAGÈS, 2009; TOLOSA et al., 2011; CONNOLLY et al., 2012). Quando branqueados, os corais extraem de suas reservas energéticas (lipídios e proteínas) presentes em seus tecidos, a energia necessária para a calcificação e para outras funções fisiológicas (FERRIER-PAGÈS et al., 2003; HOULBRÈQUE; FERRIER-PAGÈS, 2009). O consumo destas reservas é vital para a sobrevivência dos corais branqueados, pois a queima dos lipídios, através da  $\beta$ -oxidação, fornece duas vezes mais energia do que a oxidação dos carboidratos (glicerol).

É provável que ao longo da evolução da simbiose coral-zooxantela, os corais tenham desenvolvido mecanismos que gerem respostas químicas de sinalização para a sobrevivência do holobionte. Durante o processo de branqueamento há a formação de espécies reativas de oxigênio, que causam sérios danos às

células tanto do coral quanto das zooxantelas (HENNIGE et al., 2011; STAMBLER, 2011). Nas zooxantelas, estas espécies reativas de oxigênio causam a inibição dos centros de reação da fotossíntese, complexo sistema de proteínas e pigmentos (SUGGETT et al., 2010; HENNIGE et al., 2011), o que resulta na incapacidade das mesmas em produzirem os fotoassimilados.

Tais respostas químicas, conduziram os corais a aumentarem sua taxa de alimentação durante o processo de branqueamento, uma vez que este ocorre de modo gradual. A partir do consumo de zooplâncton presente no meio (van OPPEN, 2004), os corais são capazes de resguardar e reconstituir suas reservas energéticas (GROTTOLI et al., 2006; HOULBRÈQUE; FERRIER-PAGÈS, 2009; RODRIGUES; GROTTOLI, 2007; TOLOSA et al., 2011), consumidas durante o período pelo qual se manteve branqueado, reestabelecendo assim, o volume ou a espessura tecidual.

Importante não apenas para o reestabelecimento de suas reservas energéticas, a heterotrofia confere aos corais branqueados, sob condições ambientais mais favoráveis, a reconstituição da densidade de zooxantelas em seus tecidos, propiciando a recuperação da sua cor e das taxas de calcificação. Segundo Stambler (2011) corais branqueados podem reduzir a densidade de zooxantelas a um volume quase indetectável, tornando o tecido do coral um ambiente propício ao repovoamento.

É a partir da inserção de novas populações de zooxantelas que o coral pode adquirir clados mais tolerantes à variação térmica, como o clado *A*, que sintetiza aminoácidos do tipo micosporinas (MAAs), composto responsável pela fotoproteção à radiação ultravioleta (LAJEUNESSE, 2002), e o clado *D*, presente em espécies de corais que habitam recifes marginais, em ambientes em condições limítrofes (WICKS et al., 2011).

O conhecimento sobre o comportamento das espécies de corais dos recifes do Brasil, assim como seus respectivos simbiontes, diante as mudanças climáticas, torna-se ainda mais prioritário, uma vez que esses recifes já apresentam características singulares como habitarem ambientes marginais, apresentarem baixa diversidade de espécies e alta taxa de endemismo. Com o avanço das mudanças climáticas, as consequências para estes recifes poderá ser ainda mais dramática.

Não apenas para os corais branqueados, a heterotrofia, também desempenha importante papel na fisiologia dos corais não branqueados. Isto porque a heterotrofia garante a aquisição de fósforo (HOULBRÈQUE et al., 2003; HOULBRÈQUE et al., 2004; PALARDY et al., 2008; HOULBRÈQUE; FERRIER-PAGÈS, 2009) e nitrogênio (BORELL; BISCHOF, 2008; BORELL et al., 2008), além de permitir que haja um

aumento tanto da concentração de clorofila por zooxantelas, quanto da densidade das zooxantelas por célula tecidual (MUSCATINE et al., 1989; HOULBRÈQUE et al., 2003; HOULBRÈQUE; FERRIER-PAGÈS, 2009).

É esperado que as espécies de corais que tenham a capacidade de articular a aquisição energética autotrófica e a heterotrófica tenham mais sucesso em sobreviver às condições ainda mais limítrofes, esperadas para um futuro próximo. Com isso, diante das atuais alterações climáticas, a heterotrofia ganha papel de destaque entre as questões relacionadas à recuperação dos recifes de corais. No entanto, esta fonte alternativa de manutenção dos corais está ameaçada pelas próprias mudanças climáticas. O desequilíbrio na distribuição dos nutrientes e do plâncton, a eutrofização das águas, que leva ao aumento das populações dos planctívoros, reduzirá a densidade do alimento para os corais, como também, poderá levar à redução da densidade das zooxantelas disponíveis para a colonização dos mesmos.

### RECIFES NO BRASIL: AS MUDANÇAS GLOBAIS E AS AMEAÇAS LOCAIS

Os recifes brasileiros correspondem a menos de 1% dos recifes de corais do mundo (LEÃO, 1996) e são ecossistemas marginais, no sentido de que crescem em condições aquém das ideais para a extensa acumulação de carbonato de cálcio (SUGGETT et al., 2012). A principal característica do ambiente que promove essa condição sub-ótima é a elevada turbidez da água causada pela abundância de sedimento fino (lamoso) carbonático misturado a sedimento terrígeno/siliciclástico (LEÃO; GINSBURG, 1997).

A fauna de corais dos recifes brasileiros restringe-se a apenas 23 espécies, o que é considerado uma diversidade baixa (LEÃO et al., 2003; LEÃO; KIKUCHI, 2005; NEVES et al., 2006; NEVES et al. 2008; LEÃO et al., 2008a; NEVES, JOHNSON, 2009; LEÃO et al., 2010), quando comparado aos recifes do Caribe, com 918 espécies (MILOSLAVICH et al., 2010). Outra característica dos recifes brasileiros é a fauna representada por espécies remanescentes da fauna do período Terciário (LEÃO et al., 2003; LEÃO; KIKUCHI, 2005), pela predominância de formas maciças das espécies que neles ocorrem, como também do seu alto percentual (30-50%) de endemismo (LEÃO et al., 2003; LEÃO et al., 2010).

A forma do substrato, a alta turbidez e taxa de sedimentação, e a forma maciça dos principais corais construtores são os responsáveis pela morfologia distintiva dos recifes. Eles ocorrem geralmente como unidades básicas de crescimento na forma de colunas (chapeirões)

que se aglutinam formando construções mais extensas (bancos), podendo ocorrer também como bancos alongados e paralelos à linha de costa (LEÃO et al., 2003).

A crescente ameaça que os recifes na costa brasileira vêm sofrendo ao longo do tempo, consequência do adensamento populacional próximo à costa, tem como resultado a depauperação dos recursos naturais, comprometendo a disponibilidade dos bens e serviços a estas comunidades. Dentre os bens oferecidos pelos recifes estão produtos alimentícios como peixes e moluscos e extração de produtos minerais como o calcário, utilizado na produção da cal (óxido de cálcio), e quanto aos serviços, a exemplo da proteção da linha de costa, manutenção dos serviços biogeoquímicos (fixação do nitrogênio e controle do CO<sub>2</sub> e Ca<sup>+2</sup>) e o turismo (MOBERG; FOLKE, 1999; HUGHES et al., 2003; HOEGH-GULDBERG, et al., 2007; LEÃO et al., 2008a).

As ações antropogênicas que reconhecidamente agem diretamente sobre os recifes do Brasil são: poluição; aumento da entrada de sedimento terrígeno no mar, devido à destruição das matas ciliares; o enriquecimento de nutrientes na água ou eutrofização, que favorece a redução da luz disponível e do aumento dos animais planctívoros; a sobreexploração dos recursos pesqueiros; destruição dos recifes através das pescas com bomba; redução dos predadores naturais, com a redução drástica dos peixes herbívoros (isto leva ao desequilíbrio das relações de competição dentro do recife, resultando em uma possível mudança de fase, no qual os corais perdem espaço para as algas), doenças e introdução de espécies exóticas, através das águas de lastro e de incrustações em cascos de navios, que geralmente são competidoras mais eficientes que as espécies nativas. Essas ameaças têm agravado ainda mais a degradação dos recifes brasileiros (LEÃO et al., 2003; LEÃO; KIKUCHI, 2005; CREED, 2006; FRANCINI-FILHO et al., 2008; LEÃO et al., 2010).

Os efeitos das mudanças climáticas sobre estes recifes são vistos, entre outros, através do processo de branqueamento dos corais (MIGOTTO, 1997; CASTRO; PIRES, 1999; CASTRO; PIRES, 2001; LEÃO et al., 2003; LEÃO et al., 2008b; LEÃO et al., 2010; KRUG et al., 2011; MIRANDA et al., no prelo). Os primeiros registros, no Brasil, de branqueamento associado às alterações climáticas foram entre 1993-1994, no qual foi observado branqueamento das espécies *Mussismilia hispida* e *Madracis decactis* na costa do estado de São Paulo (MIGOTTO, 1997) e branqueamento de 70% dos corais, na região de Abrolhos (CASTRO; PIRES, 1999).

Resultado de um intenso ENOS (El Niño-Oscilação Sul) entre 1997-1998, que resultou em

um agressivo evento de branqueamento, culminando na morte de aproximadamente 16% dos corais do mundo (HOEGH-GULDBERG, 1999; HUGHES et al., 2003; KRUG et al., 2011), atingiu também a costa do estado da Bahia. Para a costa norte do estado e na região de Abrolhos foi registrado um aumento de 1°C na temperatura média mensal (28,5°C), alcançando temperaturas entre 29,5-30,5°C. Entretanto, não foi observada mortalidade em massa nestes recifes, como foi registrado em outras regiões recifais (LEÃO et al., 2003; LEÃO et al., 2008b; LEÃO et al., 2010).

A proximidade da linha de costa confere a parte dos recifes da costa brasileira características vitais distintas do grupo de recifes que ocupam regiões mais afastadas na plataforma continental, tipicamente a mais de 5 km da linha de costa (KIKUCHI et al. 2010). Em virtude destas características, os recifes brasileiros apresentam uma fauna adaptada às condições estressantes a que são submetidas. No entanto, as mudanças ambientais, em escala exponencial, que os recifes vêm sofrendo em escala global, não estão permitindo que os corais sejam aclimatados às novas condições do ambiente (HUGHES et al., 2003) e o mesmo pode ocorrer no Atlântico Sul.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os recifes de corais já demonstraram, ao longo da história geológica, capacidade de recuperação às mudanças climáticas. Durante o Pleistoceno (iniciado há cerca de 2,5 milhões de anos atrás) houve nove episódios de elevação do nível do mar a posições próximas ou superiores à atual, das quais, as três delas estão bem representadas na costa brasileira (SUGUIO et al. 1985). O exemplo mais próximo, que pode ser considerado uma recorrência dos episódios mais antigos, ocorreu na transição do Pleistoceno para Holoceno, a partir de cerca de 16 mil anos antes do presente (AP), conhecida como Última Transgressão na costa da Bahia (MARTIN et al. 1980). Durante essa transgressão marinha, ainda em progressão no hemisfério norte, mas que no hemisfério sul, o nível do mar atingiu sua posição mais elevada há cerca de 5 mil anos AP, à medida que as plataformas continentais foram inundadas os recifes começaram a crescer e avançar sobre as áreas mais rasas e mais recentemente inundadas. Essa dinâmica esteve associada, provavelmente, a condições originariamente de muita turbidez nas águas sobre as plataformas continentais, situação que explicaria a baixa taxa de crescimento inicial dos recifes nessa época (DAVIES; MONTAGGIONI, 1985; KIKUCHI; LEÃO, 1998). Os recifes, após essa fase inicial, passaram a crescer mais rapidamente, impulsionados pela alta capacidade

de síntese de carbonato de cálcio pelos organismos construtores. A ocupação de novos substratos foi condicionada também pela resposta das populações existentes nos recifes tal como as migrações e extinções locais (HUGHES et al., 2003), que mudaram a composição ecológica local dos recifes. Após a elevação máxima, o abaixamento do nível do mar promove um aumento na descarga de sedimento para a plataforma continental, como ocorreu na costa brasileira, desde há cerca de 5 mil anos AP. A regressão do mar ocorrida durante o Holoceno permitiu que os recifes brasileiros fossem representados por uma fauna adaptada a ambientes como alta turbidez (KIKUCHI; LEÃO, 1998; LEÃO; KIKUCHI, 2005).

No entanto, a velocidade das mudanças que ocorreram nestes períodos foi inferior à que está sendo observada atualmente. Além disso, as previsões de elevação do nível do mar nos próximos 50 anos, de cerca de um (1) metro, não irá aumentar significativamente a área possível de ocupação dos recifes e a temperatura da água do mar deve elevar-se ainda mais. Para a costa brasileira, isto significa que as mudanças climáticas estão promovendo uma estabilização e/ou inversão no sentido da variação do nível do mar.

Ademais, o impacto das ações antrópicas está promovendo a eutrofização das águas, causada pelo aumento da poluição, o que promove a redução da luz disponível, além da que seria esperada sem a intervenção humana, o que acentua a possibilidade de alteração da relação simbiótica entre os corais e as zooxantelas. Há também a redução da produtividade primária do ecossistema recifal, uma vez que ela é direta e principalmente dependente da abundância do fitoplâncton (clorofila-a), controlada pela temperatura da superfície da mar e pela quantidade de luz visível (ISHIZAKA, 2010). Estes fatores desequilibram as reações fotossintéticas no menor nível trófico, o fitoplâncton, e desta forma, alteram toda a cadeia trófica em que se inserem os recifes de corais (RIEBESELL, 2004).

As ações antrópicas promovem também a rápida ascensão da concentração dos gases do efeito estufa, causando a alteração da composição atmosférica, especialmente a concentração de CO<sub>2</sub>. Esse excesso de dióxido de carbono além de promover o aquecimento do planeta, é absorvido pelos oceanos, provocando alterações na solubilidade do carbonato de cálcio, o que acarreta a redução na taxa de calcificação e de reprodução dos corais, além de intensificar os casos de branqueamento e de doenças. Somado a isso, há a redução dos estoques pesqueiros, devido à superexploração deste recurso pela população humana, e o aumento da densidade das macroalgas, consequência da redução dos herbívoros, principalmente os peixes

e do excesso de nutrientes na coluna d'água (HUGHES et al., 2003; ALLEMAND et al., 2004; WILD et al., 2011).

As mudanças no nível do mar, portanto, podem afetar de formas distintas os recifes mais próximos da costa e os recifes que estão mais distantes da costa brasileira. Os mais próximos da costa serão, no curto prazo, afetados negativamente pela ação sinérgica das mudanças globais e dos impactos antrópicos, sofrendo alterações e redução na composição e abundância das espécies, em um futuro próximo (LEÃO et al., 2010). O aumento do influxo de sedimento e nutrientes provocará o soterramento de grande parte dos recifes, intensificando a ocorrência de doenças. Além disso, com muito material em suspensão, haverá a redução da luz disponível, levando ao branqueamento e possivelmente à morte por asfixia de boa parte das espécies de corais. Com a redução da luminosidade e o aumento da temperatura do mar, haverá a queda na densidade do fitoplâncton e de todos os níveis tróficos acima deles, o qual incluem os zooplâncton (RIEBESSELL, 2004), alternativa de sobrevivência dos corais sob condições ambientais limitrofes. Contudo, haverá uma maior concentração de matéria orgânica na água do mar, na forma dissolvida ou particulada, que poderá ser aproveitada por aquelas espécies de corais que sejam mais eficientes tanto na absorção dos metabólitos provenientes da heterotrofia, quanto na capacidade de se livrar de sedimento. Não se pode esquecer, porém, que esse aumento na concentração de matéria orgânica também beneficiará as algas frondosas, recrudescendo a competição com os corais. De todo modo, a heterotrofia terá um papel importante na sobrevivência de determinadas espécies de corais. Além disso, maior quantidade de matéria orgânica contribuirá para uma maior redução do pH da água, o que afetará ainda mais o potencial de calcificação dos corais.

Por outro lado, os recifes mais distantes da costa que estiverem além do alcance da sedimentação costeira, das "águas inimigas", não devem sofrer os efeitos do aumento da carga sedimentar. Estarão sujeitos a um pequeno aumento da lâmina d'água, o que será prejudicial apenas nas profundidades maiores, ou seja, para aqueles corais que estiverem no limite de compensação da luz para seu crescimento. Em lâminas d'água de até cerca de 10 metros, haverá impacto significativo, podendo, inclusive lhes ser benéfico. Pela característica regressiva do nível do mar nos últimos 5 mil anos AP, os recifes mais rasos estão no seu limite de crescimento, com possibilidade de colonização pelos corais limitada. Naqueles recifes cujos topos estão próximos do nível do mar, como em Abrolhos, por exemplo, o aumento da lâmina d'água proporcionará um aumento de espaço potencial de colonização para

os corais, que poderão usufruir plenamente da sua capacidade autotrófica para calcificarem seus esqueletos.

De todo modo, problemas como o aquecimento das águas, a alteração do sistema químico do carbonato, a sobrepesca e a redução da disponibilidade de plâncton afetarão todos os recifes, indistintamente.

Desde a década de 1990, diversos estudos vêm sendo desenvolvidos sobre o branqueamento dos corais (ROWAN et al., 1997; HOEGH-GULDBERG, 1999) e produtividade primária (FALKOWSKI et al., 1998). Até a presente data, um grande volume de artigos têm sido publicados, mais ainda muito pouco sobre os impactos das mudanças climáticas sobre os recifes brasileiros. Ademais, pouco se conhece sobre a fisiologia das espécies de corais mais abundantes nos recifes do Atlântico Sul Ocidental.

A despeito dessas lacunas, é lícito supor que o aumento da incidência de eventos de branqueamento juntamente com o aumento da turbidez da água, e/ou com uma pequena redução na quantidade de luz associada ao aumento da lâmina d'água, proporcionará uma vantagem competitiva para as espécies de corais que forem mais eficazes na heterotrofia e suportarem melhor as variações de luminosidade. Isto posto, provavelmente haverá uma janela de oportunidade para espécies corais de pólipos grandes e eficazes na captura de plâncton, considerados especialistas na captura de plancton no modelo elaborado por Porter (1976), e que sejam resilientes ao branqueamento, principalmente devido à sua associação com zooxantelas onde as clades A e D estejam presentes. A morfologia e a distribuição conhecida dos corais em águas brasileiras aponta para o sucesso de espécies como *Montastraea cavernosa*, *Siderastrea stellata* e as espécies do gênero *Mussismilia*.

A primeira espécie, *Montastraea cavernosa*, é reconhecida como tolerantes a grandes variações de luminosidade, pois é encontrada desde zonas rasas até grandes profundidades superiores a 90m (REED 1985). A segunda, *Siderastrea stellata* é uma espécie tolerante a temperaturas elevadas, encontrada em poças de maré onde se mede até 40°C, e é também encontrada em locais sombreados e altamente turvos. As espécies do gênero *Mussismilia* são os corais que possuem os maiores pólipos e, dessa forma, devem ser as mais eficientes na captura de plâncton. Não são, contudo, muito tolerantes a altas temperaturas, pois são as que mais frequentemente branquearam durante os episódios mais fortes de anomalias térmicas anotados na costa brasileira (DUTRA, 2000; LEÃO et al, 2008b). Contudo, o fato de ainda não se ter identificado mortalidade em grande escala durante os eventos intensos de branqueamento de 1997-8, 2003-4 e 2010-11

(LEÃO et al, 2008b; MIRANDA et al, no prelo), pode indicar que tenham a capacidade de se repovoar com novas linhagens de zooxantelas após o término do evento de anomalia térmica.

Assim, para avançarmos na capacidade de avaliar os impactos das mudanças globais e das alterações locais induzidas pelo Homem, entendemos ser urgente conhecer as espécies de *Symbiodinium* que ocorrem associados aos corais mais suscetíveis e os mais resistentes ao branqueamento, estabelecer estudos comparativos da tolerância das espécies de corais com diferentes tamanhos e aparatos morfológicos para a captura de alimento da lâmina d'água, compreender as interações alimentares entre corais e dinoflagelados e o mecanismo de biomineralização dos corais identificando os recursos alimentares que contribuem para este fim.

### AGRADECIMENTOS

LMF recebeu bolsa de mestrado do CNPq (Processo 558466/2010-9), MDMO é bolsista PNPd-CNPq (Processo 558.772/2008-0) e RKPK é bolsista PQ2 do CNPq. Esta é uma contribuição do Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia (INCT) para as Mudanças Climáticas, Subprojeto Zonas Costeiras.

### REFERÊNCIAS

- ALLEMAND, D.; FERRIER-PAGÈS, C.; FURLA, P.; HOULBRÈQUE, F.; PUVREL, S.; REYNAUD, S.; TAMBUTTÉ, É.; TAMBUTTÉ, S.; ZOCCOLA, D. Biomineralisation in reef-building corals: from molecular mechanisms to environmental control. **General Palaeontology (Palaeobiochemistry)**, p. 453-467, 2004.
- BACHOK, Z.; MFILINGE, P.; TSUCHIYA, M. Characterization of fatty acid composition in healthy and bleached corals from Okinawa, Japan. **Coral Reefs**, v. 25, p. 545-554, 2006.
- BAKER, A.C. Reef corals bleach to survive change. **Nature**, v. 411, p. 765-766, 2001.
- BORELL, E.M.; BISCHOF, K. Feeding sustains photosynthetic quantum yield of a scleractinian coral during thermal stress. **Oecologia**, v. 157, p. 593-601, 2008.
- BORELL, E.M.; YULIANTRI, A.R.; BISCHOF, K.; RICHTER, C. The effect of heterotrophy on photosynthesis and tissue composition of two scleractinian corals under elevated temperature. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 364, p. 116-123, 2008.
- CASTRO, C. B.; PIRES, D. O. A bleaching event in a Brazilian Reef. **Revista Brasileira de Oceanografia**, v. 47, n. 1, p. 87-90, 1999.
- CASTRO, C. B.; PIRES, D. O. Brazilian coral reefs: what we already know and what is still missing. **Bulletin of Marine Science**, v. 69, p. 357-371, 2001.
- COLOMBO-PALLOTTA, M.F.; RODRÍGUEZ-ROMÁN, A.; IGLESIAS-PRIETO, R. Calcification in bleached and unbleached *Montastraea faveolata*: evaluating the role of oxygen and glycerol. **Coral Reefs**, v. 29, p. 899-907, 2010.
- CONNOLLY, S.; LOPEZ-YGLESÍAS, M.; ANTHONY, K. Food availability promotes rapid recovery from thermal stress in a scleractinian coral. **Coral Reefs**, p. 1-10, 2012.
- CREED, J. C. Two invasive alien azooxanthellate corals, *Tubastraea coccinea* and *Tubastraea tagusensis*, dominate the native zooxanthellate *Mussismilia hispida* in Brazil. **Coral Reefs**, v. 25, n. 3, p. 350-350, 2006.
- CRUZ, I.C.S.; KIKUCHI, R.K.P.; LEÃO, Z.M.A.N. Caracterização dos Recifes de Corais da Área de Preservação Ambiental da Baía de Todos os Santos para Fins de Manejo, Bahia, Brasil. **Revista da Gestão Costeira Integrada**, v. 3, p. 3-23, 2009.
- DAVIES, P. J.; L. MONTAGGIONI. Reef growth and sea-level change: the environmental signature. INTERNATIONAL CORAL REEF SYMPOSIUM, Tahiti, Antenne Museum EPHE, 1985.
- DE'ATH, G.; LOUGH, J. M.; FABRICIUS, K. E. Declining Coral Calcification on the Great Barrier Reef. **Science**, v. 323, p. 116-119, 2009.
- DUTRA, L. X. C. **Branqueamento de corais no Litoral Norte da Bahia causado pelo El Niño 1997-1998**. 80 f. Monografia (Graduação) - Instituto de Biologia, Universidade Federal da Bahia, Salvador, 2000.
- EDWARDS, M.; RICHARDSON, A.J. The impact of climate change on the phenology of the plankton community and trophic mismatch. **Nature**, v. 430, p.881-884, 2004.
- FALKOWSKI, P. G.; BARBER, R. T.; SMETACEK, V. Biogeochemical controls and feedbacks on ocean primary production. **Science**, v. 281, p.200-206, 1998.
- FERRIER-PAGÈS, C.; ALLEMAND, D.; GATTUSO, J. P.; JAUBERT, J.; RASSOULZADEGAN, F. Microheterotrophy in the zooxanthellate coral *Stylophora pistillata*: effects of light and ciliate density. **Limnology and Oceanography**, v. 43, p. 1639-1648, 1998.

- FERRIER-PAGÈS, C.; WITTING, J.; TAMBUTTÉ, E.; SEBENS, K.P. Effect of natural zooplankton feeding on the tissue and skeletal growth of the scleractinian coral *Stylophora pistillata*. **Coral Reefs**, v. 22, p. 229-240, 2003.
- FERRIER-PAGÈS, C.; HOOGENBOOM, M.; HOULBRÈQUE, F. The Role of Plankton in Coral Trophodynamics. In: DUBINSKY, Z.; STAMBLER, N. (Eds.). **Coral Reefs: an ecosystem in transition**. New York: Springer, 2011. p. 215-229.
- FRANCINI-FILHO, R. B.; MOURA, R. L.; KAUFMAN, L.; KIKUCHI, R. K. P.; LEÃO, Z. M. A. N.; THOMPSON, F. L.; REIS, R. M. Diseases leading to accelerated decline of reef corals in the largest South Atlantic reef complex (Abrolhos Bank, eastern Brazil). **Marine Pollution Bulletin**, v. 56, n. 5, p. 1008, 2008.
- GATES, R. D.; BAGHDASARIAN, G.; MUSCATINE, L. Temperature Stress Causes Host Cell Detachment in Symbiotic Cnidarians: Implications for Coral Bleaching. **Biol. Bull.**, v. 182, p. 324-332, 1992.
- GATTUSO, J. P.; D. ALLEMAND.; FRANKIGNOULLE. Photosynthesis and calcification at cellular, organismal and community levels in coral reefs: a review on interactions and control by carbonate chemistry. **Am. Zool.**, v. 39, p.160– 183, 1999.
- GATTUSO, J.-P.; GENTILI, B.; DUARTE, C. M.; KLEYPAS, J. A.; MIDDELBURG, J. J.; ANTOINE, D. Light availability in the coastal ocean: impact on the distribution of benthic photosynthetic organisms and their contribution to primary production. **Biogeosciences**, v. 3, p. 489-513, 2006.
- GINSBURG, R. N.; SHINN, E. A. Distribution of reef-building communities in Florida and the Bahamas. Abstract. **American Association of Petroleum Geologists Bulletin**, v. 48, p. 527, 1964.
- GODHANTARAMAN, N. Impacts of climate variability and change on marine plankton communities in tropical coastal ecosystems, South India. **IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science**, v. 6, 2009.
- GOODBODY-GRINGLEY, G.; WOOLLACOTT, R. M.; GIRIBET, G. Population structure and connectivity in the Atlantic scleractinian coral *Montastraea cavernosa* (Linnaeus, 1767). **Marine Ecology**, p. 1-17, 2011.
- GOREAU, T.F.; GOREAU, I.N.; YONGE, C.M. Reef corals: autotrophs or heterotrophs. **Biol. Bull.**, v. 141, p. 247-260, 1971.
- GROTTOLI, A.G.; RODRIGUES, L.J.; PALARDY, J.E. Heterotrophic plasticity and resilience in bleached corals. **Nature**, v. 440, p. 1186-1189, 2006.
- HENNIGE S.J.; SMITH D.J.; PERKINS, R.; CONSALVEY, M.; PATERSON, D.M.; SUGGETT, D.J. Photoacclimation, growth and distribution of massive coral species in clear and turbid waters. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 369, p. 77-88, 2008.
- HENNIGE, S.J.; SUGGETT, D.J.; WARNER, M.E.; MCDOUGALL, K.E.; SMITH, D.J. Photobiology of Symbiodinium revisited: bio-physical and bio-optical signatures. **Coral Reefs**, v. 28, p. 179–195, 2009.
- HENNIGE, S.J.; MCGINLEY, M.P.; GROTTOLI, A.G.; WARNER, M.E. Photoinhibition of Symbiodinium spp. within the reef corals *Montastraea faveolata* and *Porites astreoides*: implications for coral bleaching. **Marine Biology**, p. 1-12, 2011.
- HIL, Y.S.; SOO, C.L.; LIEW, H.C. Feeding of scleractinian coral, *Galaxea fascicularis* on *Artemia salina* nauplii in captivity. **Aquaculture International**, v. 17, p. 363-376, 2009.
- HOEGH-GULDBERG, O. Climate Change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. **Mar. Freshw. Res.**, v. 50, p. 839, 1999.
- HOEGH-GULDBERG, O.; MUMBY, P. J.; HOOTEN, A. J.; STENECK, R. S.; GREENFIELD, P.; GOMEZ, E.; HARVELL, C. D.; SALE, P. F.; EDWARDS, A. J.; CALDEIRA, K. L.; KNOWTON, N.; EAKIM, C.M.; IGLESIAS-PRIETO, R.; MUTHIGA, N.; BRANDBURY, R.H.; DUBI, A.; HATZIOLOS, M.E. Coral Reefs Under Rapid Climate Change and Ocean Acidification. **Science**, v. 318, p. 1737-1742, 2007.
- HOEGH-GULDBERG, O.; BRUNO, J. F. The Impact of Climate Change on the World' Marine Ecosystems. **Science**, v. 328, p. 1523-1528, 2010.
- HOEGH-GULDBERG, O. The Impact of Climate Change on Coral Reef Ecosystems. In: DUBINSKY, Z.; STAMBLER, N. (Eds.). **Coral Reefs: an ecosystem in transition**. Netherlands: Springer, 391-403, 2011.
- HOOGENBOOM M.O.; CAMPBELL D.A.; BERAUD, E.; DEZEEUW, K.; FERRIER-PAGÈS, C. Effects of Light, Food Availability and Temperature Stress on the Function of Photosystem II and Photosystem I of Coral Symbionts. **PLoS ONE**, v. 7, p. 1, 2012.
- HOULBRÈQUE, F.; TAMBUTTÉ, E.; FERRIER-PAGÈS, C. Effect of zooplankton availability on the rates of photosynthesis, and tissue and skeletal growth in the scleractinian coral *Stylophora pistillata*. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 296, p. 145-166, 2003.

- HOULBRÈQUE, F.; TAMBUTTÈ, E.; ALLEMAND, D.; FERRIER-PAGÈS, C. Interactions between zooplankton feeding, photosynthesis and skeletal growth in the scleractinian coral *Stylophora pistillata*. **The Journal of Experimental Biology**, v. 207, p. 1461–1469, 2004.
- HOULBRÈQUE, F.; FERRIER-PAGÈS, C. Heterotrophy in tropical scleractinian corals. **Biological Reviews**, v. 84, p. 1-17, 2009.
- HUGHES, T.P.; BAIRD, A.H.; BELLWOOD, D.R.; CARD, M.; CONNOLLY, S.R.; FOLKE, C.; GROSBERG, R.; HOEGH-GULDBERG, O.; JACKSON, J.B.C.; KLEYPAS, J.; LOUGH, J.M.; MARSHALL, P.; NYSTRÖM, M.; PALUMBI, S.R.; PANDOLFI, J.M.; ROSEN, B.; ROUGHGARDEN, J. Climate Change, Human Impacts, and the Resilience of Coral Reefs. **Science**, v. 301, p. 929-933, 2003.
- IGLESIAS-PRieto, R.; MATTA, J.L.; ROBINS, W.A.; TRENCH, R.K. Photosynthetic response to elevated temperature in the symbiotic dinoflagellate in culture. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 89, p. 10302-10305, 1992.
- (IPCC, 2007) SOLOMON, S.; QIN, D.; MANNING, M.; CHEN, Z.; MARQUIS, M.; AVERYT, K. B.; TIGNOR, M.; MILLER, H. L. (Eds.) Climate Change 2007: The Physical Science Basis - Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.; Cambridge University Press, p.996, 2007.
- (IPCC 2010) STOCKER, T.F.; FIELD, C.B.; QIN, D.; BARROS, V.; PLATTNER, G.-K.; TIDNOR, M.; MIDGLEY, P.M.; EBI, K.L. (Eds.) Meeting Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change Expert Meeting on Detection and Attribution Related to Anthropogenic Climate Change. Bern: University of Bern, p.55, 2010.
- ISHIZAKA, J. Climate change and marine ecosystem. **International Archives of the Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Science**, v. 37, p.1-2, 2010.
- KIKUCHI, R. K. P.; LEÃO, Z. M. A. N. The effects of Holocene sea level fluctuation on reef development and coral community structure, northern Bahia, Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 70, p. 159-171, 1998.
- KIKUCHI, R. K. P.; LEÃO, Z. M. A. N.; OLIVEIRA, M. D. M. Conservation status and spatial patterns of AGRRA vitality indices in Southwestern Atlantic Reefs. **Revista de Biologia Tropical**, v. 58, n. Suppl. 1, p. 1-31, 2010.
- KLEYPAS, J.A.; BUDDEMEIER, R.W.; ARCHER, D.; GATTUSO, J.-P.; LANGDON, C.; OPDYKE, B.N. 1999. Geochemical consequences of increased atmospheric carbon dioxide on coral reefs. **Science**, v. 284, p. 118-120.
- KRUG, L. A.; GHERARDI, D. F. M.; STECH, J. L.; LEÃO, Z. M. A. N.; KIKUCHI, R. K. P. Characterization of coral bleaching environments and their variation along the Bahia state coast, Brazil. **International Journal of Remote Sensing**, v. 33, p. 4059-4070, 2011.
- LAJEUNESSE, T.L. Diversity and community structure of symbiotic dinoflagellates from Caribbean coral reefs. **Marine Biology**, v. 141, p. 387-400, 2002.
- LEÃO, Z.M.A.N. The coral reefs of Bahia: morphology, distribution and the major environmental impacts. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 68, n. 3, p. 439-452, 1996.
- LEÃO, Z.M.A.N.; GINSBURG, R.N. Living reefs surrounded by siliciclastic sediments: the Abrolhos coastal reefs, Bahia, Brazil. In: INTERNATIONAL CORAL REEF SYMPOSIUM, 8. Panamá, 1997. **Proceedings**, v. 2, p. 1767-1772, 1997.
- LEÃO, Z. M. A. N.; KIKUCHI, R. K. P.; TESTA, V. Corals and coral reefs of Brazil. **Latin American Coral reefs**, p. 1-44, 2003.
- LEÃO, Z. M. A. N.; KIKUCHI, R. K. P. A relic coral fauna threatened by global changes and human activities, Eastern Brazil. **Marine Pollution Bulletin**, v. 51, p. 599-611, 2005.
- LEÃO, Z. M. A. N.; KIKUCHI, R. K. P.; OLIVEIRA, M. D. M. Os recifes de coral da APA Ponta da Baleia, Bahia. **OLAM Ciência & Tecnologia**, v. 8, p. 287, 2008a.
- LEÃO, Z. M. A. N.; KIKUCHI, R. K. P.; OLIVEIRA, M. D. M. Branqueamento de corais nos recifes da Bahia e sua relação com eventos de anomalias térmicas nas águas superficiais do oceano. **Biota Neotropica**, v. 8, p. 69-82, 2008b.
- LEÃO, Z. M. A. N.; KIKUCHI, R. K. P.; OLIVEIRA, M. D. M.; VASCONCELLOS, V. Status of Eastern Brazilian coral reefs in reefs in time of climate changes. **Pan-American Journal of Aquatic Sciences**, v. 2, p. 224-235, 2010.
- LESSER, M.P.; SLATTERY, M.; STAT, M.; OJIMI, M.; GATES, R.D.; GROTTOLI, A. 2010. Photoacclimatization by the coral *Montastraea cavernosa* in the mesophotic zone: light, food, and genetics. **Ecology**, v. 91, p. 990-1003.
- MASS, T.; GENIN, A.; SHAVIT, U.; GRINSTEIN, M TCHERNOV, D. Flow enhances photosynthesis in marine benthic autotrophs by increasing the efflux of oxygen from the organism to the water. **Proc. Natl. Acad. Sci.**, n. 6, p. 2527-31, 2010.

- MARTIN, L.; BITTENCOURT, A. C. S. P.; VILASBOAS, G. S.; FLEXOR, J.-M. **Mapa geológico do Quaternário costeiro do estado da Bahia - 1:250.000 - Texto explicativo.** Salvador: Secretaria das Minas e Energia/Coordenação da Produção Mineral, 1980.
- MIGOTTO, A. Anthozoa bleaching on the southeastern coast of Brazil in the summer of 1994. In: INTERNATIONAL CONFERENCE COELENTERATE BIOL, 6. **Proceedings**, p. 329-335, 1997.
- MILOSLAVICH, P.; DÍAZ, J.M.; KLEIN, E.; ALVARADO, J.J.; DÍAZ, C.; GOBIN, J.; ESCOBAR-BRIONES, E.; CRUZ-MOTTA, J.J.; WEIL, E.; CORTÉS, J.; BASTIDAS, A.C.; ROBERTSON, R.; ZAPATA, F.; MARTÍNS, A.; CASTILHO, J.; KAZANDJIAN, A.; ORTIZ, M. Marine Biodiversity in the Caribbean: Regional Estimates and Distribution Patterns. **PLoS ONE**, v.5, n. 8, p. 25, 2010.
- MIRANDA, R. J.; CRUZ, I. C. S.; LEÃO, Z. M. A. N. Coral bleaching in the Caramuanas reef (Todos os Santos Bay, Brazil) during the 2010 El Niño event. **Latin American Journal of Aquatic Research**, no prelo.
- MOBERG, F.; FOLKE, C. Ecological goods and services of coral reef ecosystems. **Ecol. Econ**, v. 29, p. 2151-2233, 1999.
- MOREIRA, G.S. Sobre a migração vertical diária do plâncton ao largo de Santos, estado de São Paulo, Brasil. **Boletim do Instituto Oceanográfico**, v. 25, p. 55-76, 1976.
- MUSCATINE, L.; CERNICHIARI, E. Assimilation of photosynthetic products of zooxanthellae by a reef coral. **Biol. Bull.**, v. 137, p. 506-523, 1969.
- MUSCATINE, L.; FALKOWSKI, P. G.; DUBINSKY, Z.; COOK, P. A.; MCCLOSKEY, L. R. The Effect of External Nutrient Resources on the Population Dynamics of Zooxanthellae in a Reef Coral. **Proceedings of the Royal Society of London**, v. 236, p. 311-324, 1989.
- NEVES, E. G.; JOHNSON, R.; SAMPAIO, C.; PICHON, M. The occurrence of *Scolymia cubensis* in Brazil: revising the problem of the Caribbean solitary mussids. **Zootaxa**, 2006
- NEVES, E. G.; ANDRADE, S. C. S.; DA SILVEIRA, F. L.; SOLFERINI, V. N. Genetic variation and population structuring in two brooding coral species (*Siderastrea stellata* and *Siderastrea radians*) from Brazil. **Genetica**, v. 132, n. 3, p. 243-254, 2008.
- NEVES, E. G.; JOHNSON, R. Taxonomic revision of the southwestern Atlantic *Madracis* and the description of *Madracis fragilis* n. sp. (Scleractinia: Pocilloporidae), a new coral species from Brazil. **Scientia Marina**, v. 73, n. 4, p. 735-742, 2009.
- NUNES, F.; NORRIS, R. D.; KNOWLTON, N. Implications of isolation and low genetic diversity in peripheral populations of an amphi-Atlantic coral. **Molecular Ecology**, v. 18, p. 4283-4297, 2009.
- OLIVER, T. A.; PALUMBI, S. R. Distributions of stress-resistant coral symbionts match environmental patterns at local but not regional scales. **Marine ecology progress series**, v. 378, p. 93-103, 2009.
- OLIVER, T.; PALUMBI, S. Many corals host thermally resistant symbionts in high-temperature habitat. **Coral Reefs**, v. 30, p. 241-250, 2011.
- PALARDY, J.E.; GROTTOLI, A.G.; MATTHEWS, K.A. Effects of upwelling, depth, morphology and polyp size on feeding in three species of Panamanian corals. **Marine Ecology Progress Series**, v. 300, p. 79-89, 2005.
- PALARDY, J.E.; RODRIGUES, L.J.; GROTTOLI, A.G. The importance of zooplankton to the daily metabolic carbon requirements of healthy and bleached corals at two depths. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 367, p. 180-188, 2008.
- PANDOLFI, J. M.; CONNOLLY, S. R.; MARSHALL, D. J.; COHEN, A. L. Projecting Coral Reef Futures Under Global Warming and Ocean Acidification. **Science**, v. 333, p. 418-422, 2011.
- PORTER, J. W. Autotrophy, heterotrophy, and resource partitioning in Caribbean reef-building corals. **American Naturalist**, v. 110, n. 975, p. 731-742, 1976.
- PRIMO, A.L.; AZEITEIRO, U. M.; MARQUES, S.C.; MIGUEL, F.M. Changes in zooplankton diversity and distribution pattern under varying precipitation regimes in a southern temperate estuary. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 82, p. 341-347, 2009.
- RAGNI, M.; AIRS, R.L.; HENNIGE, S. J.; SUGGETT, D.J.; WARNER, M.E.; GEIDER, R.J. PSII photoinhibition and photorepair in Symbiodinium (Pyrrophyta) differs between thermally tolerant and sensitive phylotypes. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 406, p. 57-70, 2010.
- REED, J.K., 1985. Deepest distribution of Atlantic hermatypic corals discovered in the Bahamas. **Proceedings of Fifth International Coral Reef Congress 6**, 249-254.
- RIEBESELL, U. Effects of CO2 Enrichment on Marine Phytoplankton. **Journal of Oceanography**, 60, 719-729, 2004.
- ROBISON, J.D.; WARNER, M.E. 2006. Differential impacts of photoacclimation and thermal stress on

the photobiology of four different phylotypes of *Symbiodinium* (pyrrhophyta). **Journal of Phycology**, 42: 568–579.

RODRIGUES, L.J.; GROTTOLI, A.G. Calcification rate and the stable carbon, oxygen, and nitrogen isotopes in the skeleton, host tissue, and zooxanthellae of bleached and recovering Hawaiian corals. **Geochimica et Cosmochimica Acta**, 70, 2781-2789, 2006.

RODRIGUES, L. J.; GROTTOLI, A. G. Energy reserves and metabolism as indicators of coral recovery from bleaching. **Limnology and Oceanography**, 52, 1874-1882, 2007.

ROWAN, R.; KNOWLTON, N.; BAKER, A.; JARA, J. Landscape ecology of algal symbionts creates variation in episodes of coral bleaching. **Nature**, 388, 265-269, 1997.

SEBENS, K.P.; GRACE, S.P.; HELMUTH, B.; MANEY JR, E.J.; MILES, J.S. Water flow and prey capture by three scleractinian corals, *Madracis mirabilis*, *Montastrea cavernosa* and *Porites porites*, in a field enclosure. **Marine Biology**, 131, 347-360, 1998.

STAMBLER, N. Zooxanthellae: The Yellow Symbionts Inside Animals. In: Dubinsky, Z.; Stambler, N (Eds.). **Coral Reefs: An Ecosystem in Transition**. New York: Springer, 2011. p. 87-106.

SUGGETT, D.J.; MOORE, C.M.; MARANON, E.; OMACHI, C.; VARELA, R.A.; AIKEN, J.; HOLLIGAN P.M. 2006. Photosynthetic electron turnover in the tropical and subtropical Atlantic Ocean. *Deep-Sea Res II* 53:1573–1592

SUGGETT, D J.; MOORE, C.R .; GEIDER, R. J. 2010. Estimating Aquatic Productivity from Active Fluorescence Measurements. In **Chlorophyll a Fluorescence in Aquatic Sciences: Methods and Applications**, ed. D J Suggett, O Prasil, and M A Borowitzka, 103–127. Springer Inc.

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

SUGUIO, K.; MARTIN, L.; BITTENCOURT, A. C. S. P.; DOMINGUEZ, J. M. L.; FLEXOR, J.-M.; AZEVEDO, A. E. G. Flutuações do nível relativo do mar durante o Quaternário superior ao longo do litoral brasileiro e suas implicações na sedimentação costeira. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 15, n. 4, p. 273-286, 1985.

TAMBUITE, E.; D. ALLEMAND.; MUELLER, E.; JAUBERT, J. A compartmental approach to the mechanism of calcification in hermatypic corals. **Journal Experimental Marine Biology and Ecology**, 1029-1041, 1996.

TEECE, M.A.; ESTES, B.; GELSLEICHTER, E.; LIRMAN, D. Heterotrophic and autotrophic assimilation of fatty acids by two scleractinian corals, *Montastraea faveolata* and *Porites astreoides*. **Limnology and Oceanography**. 56, 1285-1296, 2011.

TOLLER, W.; W, ROWAN, R.; KNOWLTON, N. Zooxanthellae of the *Montastraea annularis* Species Complex: Patterns of distribution of four taxa of *Symbiodinium* on different reefs and across depths. **Biol. Bull.**, v. 201, p. 348-359, 2001.

TOLOSA, I.; TREIGNIER, C.; GROVER, R.; FERRIER-PAGÉS, C. Impact of feeding and short-term temperature stress on the content and isotopic signature of fatty acids, sterols, and alcohols in the scleractinian coral *Turbinaria reniformis*. **Coral Reefs**, v. 30, p. 763-774, 2011.

VAN OPPEN, M. J. H. Mode of zooxanthella transmission does not affect zooxanthella diversity in acroporid corals. **Marine Biology**, v. 144, p. 1-7, 2004.

VENN, A.A.; WILSON, M.A.; TRAPIDO-ROSENTHAL, H.G.; KEELY, B.J.; DOUGLAS, A.E. The impact of coral bleaching on the pigment profile of the symbiotic alga, *Symbiodinium*. **Plant, Cell and Environment**, v. 29, p. 2133-2142, 2006.

WARNER, M.E.; FITT, W.K.; SCHMIDT, G.W. Damage to photosystem II in symbiotic dinoflagellates: A determinant of coral bleaching. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 96, p. 8007–8012, 1999.

WEIS, V.M.; ALLEMAND, D. What determines coral health? **Science**, v. 324, n. 5931, p. 1153-1155, 2009.

WICKS, L.; GARDNER, J.; DAVY, S. Host tolerance, not symbiont tolerance, determines the distribution of coral species in relation to their environment at a Central Pacific atoll. **Coral Reefs**, p. 1-10, 2011.

WIJGERDE, T.; DIANTARI, R.; LEWARU, M.W.; VERRETH, J.A.J.; OSINGA, R. Extracoelenteric zooplankton feeding is a key mechanism of nutrient acquisition for the scleractinian coral *Galaxea fascicularis*. **The Journal of Experimental Biology**, v. 214, p. 3351-3357, 2011.

WILD, C.; HOEGH-GULDBERG, O.; NAUMANN, M.S.; COLOMBO-PALLOTTA, M.F.; ATEWEBERHAN, M.; FITT, W.K.; IGLESIAS-PRIETO, R.; PALMER, C.; BYTHELL, J.C.; ORTIZ, J.-C.; LOYA, Y.; WOESIK, R. Climate change impedes scleractinian corals as primary reef ecosystem engineers. **Marine and Freshwater Research**, v. 62, p. 205-215, 2011.