

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PELOTAS

Instituto de Biologia

Curso Ciências Biológicas - Bacharelado



Trabalho de Conclusão de Curso

Branqueamento e concentração de clorofila α no coral *Mussismilia harttii* e no hidrocoral *Millepora alciornis* durante o evento de El Niño 2015-2016

Mariana Semola Angonese

Pelotas, 2018

Mariana Semola Angonese

Branqueamento e concentração de clorofila α no coral *Mussismilia harttii* e no hidrocoral *Millepora alciornis* durante o evento de El Niño 2015-2016

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Instituto de Biologia da Universidade Federal de Pelotas, como requisito parcial à obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Adalto Bianchini

Coorientador: Prof. Dr. Ricardo Berteaux Robaldo

Pelotas, 2018

Universidade Federal de Pelotas / Sistema de Bibliotecas
Catalogação na Publicação

A111b Angonese, Mariana Semola

Branqueamento e concentração de clorofila a no coral *Mussismilia harttii* e no hidrocoral *Millepora alcicornis* durante o evento de El Niño 2015-2016 / Mariana Semola Angonese ; Adalto Bianchini, orientador ; Ricardo Robaldo, coorientador. — Pelotas, 2018.

35 f.

Trabalho de Conclusão de Curso (Bacharelado em Ciências Biológicas) — Instituto de Biologia, Universidade Federal de Pelotas, 2018.

1. Aquecimento global. 2. Branqueamento. 3. Corais-pétreos. 4. Hidrocoral. I. Bianchini, Adalto, orient. II. Robaldo, Ricardo, coorient. III. Título.

CDD : 593.6

Elaborada por Ubirajara Buddin Cruz CRB: 10/901

Navegar é preciso

Viver não é preciso

Agradecimentos

Gostaria primeiramente de agradecer à minha família por todo apoio incomparável que obtive durante minha vida. Foram momentos de muita superação e aprendizagem pessoal e sem auxílio deles não seria capaz de estar aqui escrevendo estas linhas. Obrigada por acreditarem em mim e por sonharem junto comigo.

À minha irmã Daniela Semola Angonese e minha à sobrinha Brígida que me ensinaram o que é amar incondicionalmente com os sentimentos mais puros que possam existir.

Também gostaria de agradecer enormemente aos meus verdadeiros amigos que acompanharam meu crescimento pessoal por bons e vividos anos. Não posso deixar de mencionar meus melhores amigos da faculdade principalmente a Camila Bosenbecker, Karine Gawlinski, Mauricio Roza, Sabrina Lorandi, Felipe Ferreira Cougo, Gabriela Marafina, entre tantos outros que me ajudaram, lutaram, choraram e riram junto comigo nessa caminhada de longas e intensas aventuras.

Não posso deixar de agradecer à Universidade Federal de Pelotas pela oportunidade de viajar para um país do outro lado do mundo com o programa Ciência Sem Fronteiras e agradecer às irmãs Erika Sedlacek e Flávia Chaves que achei na Austrália. Amigos, deixo aqui o meu mais verdadeiro agradecimento.

Finalmente, gostaria de agradecer ao meu orientador Adalto Bianchini por ter me oferecido a oportunidade de estudar e trabalhar com os animais mais curiosos e belos do oceano, os corais.

Resumo

ANGONESE, Mariana. **Branqueamento e concentração de clorofila α no coral *Mussismilia harttii* e no hidrocoral *Millepora alcicornis* durante o evento de El Niño 2015-2016.** 35 f. 2018. Trabalho de Conclusão de Curso - Graduação em Ciências Biológicas, Instituto de Biologia, Universidade Federal de Pelotas, 2018.

Os recifes de corais são ecossistemas marinhos complexos e biologicamente diversos. São compostos por organismos que realizam a deposição de esqueletos calcários, como o coral escleractíneo *Mussismilia harttii*, endêmico do Brasil, e o hidrocoral cosmopolita *Millepora alcicornis*. Estes organismos apresentam associação simbiótica com algas do gênero *Symbiodinium* spp. Atualmente, uma das grandes ameaças à saúde dos recifes coralíneos é o aumento anormal da temperatura superficial dos oceanos associado a fenômenos climáticos, como o *El Niño*. O aumento anormal da temperatura pode interferir na relação coral-alga, gerando um possível branqueamento do tecido do coral, como consequência da expulsão das algas. Além disso, pode também levar à degradação do principal pigmento fotossintetizante destas algas, a clorofila α , como resposta ao estresse oxidativo. A clorofila α é bastante utilizada como *proxy* de capacidade fotossintetizante e biomassa de endossimbiontes. Desta forma, devido ao alerta mundial da *National Oceanic and Atmospheric Administration* (NOAA), a Rede de Pesquisa Coral Vivo realizou um monitoramento das comunidades do Recife de Fora (Porto Seguro, BA), durante o evento de El Niño 2015-2016. No contexto deste monitoramento, o presente estudo avaliou as anomalias térmicas acumuladas no período de Dezembro de 2015 a Junho de 2016, bem como a taxa de branqueamento visual e a concentração de clorofila α nos corais *Mussismilia harttii* e *Millepora alcicornis*. Os maiores acúmulos de anomalias térmicas foram observados em Abril e Maio de 2016, atingindo inclusive o limiar estabelecido pela NOAA para branqueamento em massa em corais. Em *M. harttii*, as maiores taxas de branqueamento visual foram observadas em Abril e Maio de 2016, enquanto em *M. alcicornis* isso ocorreu em Março, Abril e Maio de 2016. Não foram observadas diferenças significativas na concentração de clorofila α entre o coral e o hidrocoral, ao longo do período de monitoramento. Porém, nas duas espécies avaliadas, houve um aumento significativo na concentração deste pigmento em Maio de 2016, em relação àquela observada no início do monitoramento (Dezembro de 2015). Os resultados do presente estudo indicam que o acúmulo de anomalias térmicas causadas pelo El Niño 2015-2016, como previsto pela NOAA, foi suficiente para induzir branqueamento em *M. harttii* e *M. alcicornis*, o qual esteve associado a um aumento na concentração de clorofila α , em ambas as espécies. Porém, foi observado que hidrocoral *M. alcicornis* se mostrou mais sensível ao acúmulo de anomalias térmicas do que o coral *M. harttii*. Portanto, as informações geradas no presente estudo suportam a hipótese heterotrófica e são essenciais para auxiliar no estabelecimento de estratégias para a conservação de comunidades recifais.

Palavras-chave: aquecimento global; branqueamento; corais-pétreos; hidrocoral

Abstract

ANGONESE, Mariana. **Bleaching and chlorophyll α concentration in the coral *Mussismilia harttii* and the hydrocoral *Millepora alcicornis* over the El Niño event 2015-2016**. 35 p. 2018. BSc Thesis - Biological Sciences, Institute of Biology, Federal University of Pelotas, 2018.

Coral reefs are complex and biologically diverse marine ecosystems. They are structured by calcifying organisms, such as the scleractinean coral *Mussismilia harttii*, endemic from Brazil, and the cosmopolitan hydrocoral *Millepora alcicornis*. These organisms show symbiotic association with algae of the genus *Symbiodinium* spp. Currently, one of the major threats to the health of coral reefs is the abnormal increases in the water temperature of the ocean surface associated with climatic phenomena, such as the El Niño event. The abnormal increase in temperature can interfere with the coral-algae relationship, thus generating a possible whitening of coral tissue, as a consequence of the algae expulsion. In addition, it may also lead to the degradation of the main photosynthetic pigment of these algae, the chlorophyll α , as a response to oxidative stress. Chlorophyll- α is widely used as a proxy for photosynthetic capacity and biomass of symbiotic organisms. Considering the global alert announced by the National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA), the Coral Vivo Research Network carried out a monitoring of the "Recife de Fora" (Porto Seguro, BA) communities during the El Niño 2015-2016 event. In the scope of this monitoring, the present study aimed to evaluate the thermal anomalies accumulated from December 2015 to June 2016, as well as the rate of visual bleaching and chlorophyll- α concentration in the coral *Mussismilia harttii* and the hydrocoral *Millepora alcicornis*. The higher values of thermal anomalies accumulated over the period were observed in April and May 2016, reaching the threshold for mass coral bleaching established by the NOAA. In *M. alcicornis*, the higher rates of visual bleaching were observed in March, April and May 2016, while in *M. harttii* these values occurred in March, April and May 2016. No significant differences in chlorophyll α concentration was observed between the coral and the hydrocoral over the monitoring period. However, for both species, there was a significant increase in the concentration of this pigment in May 2016, respect with that observed in the beginning of the monitoring period (December 2015). As predicted by the NOAA, results from the present study indicate that the accumulation of thermal anomalies associated with the El Niño 2015-2016 induced visual bleaching in *M. harttii* and *M. alcicornis*, which was associated with an increase in chlorophyll α concentration in both species. However, they also indicate that the hydrocoral *M. alcicornis* was more sensitive to the accumulated thermal anomalies than the coral *M. harttii*. Therefore, information generated in the present study support the heterotrophic hypotheses and is key for the establishment of strategies for reef communities conservation.

Keywords: global warming; bleaching; stony corals; hydrocorals.

Lista de Figuras

Figura 1	Média dos valores de anomalias térmicas acumuladas ao longo do período de Dezembro de 2015 a Junho de 2016 para o complexo de Abrolhos. A linha vermelha indica o valor limite de alerta de branqueamento (DHW = 4) estabelecido pela NOAA.....	19
Figura 2	Taxa de branqueamento visual para o coral <i>Mussismilia harttii</i> de Dezembro de 2015 a Junho de 2016 no Recife de Fora (Porto Seguro, BA).....	20
Figura 3	Taxa de branqueamento visual para o coral <i>Millepora alcicornisi</i> de Dezembro de 2015 a Junho de 2016 no Recife de Fora (Porto Seguro, BA).....	20
Figura 4	Concentração de clorofila α no coral <i>Mussismilia harttii</i> e no hidrocoral <i>Millepora alcicornis</i> coletados em diferentes áreas do Recife de Fora (Porto Seguro, BA), ao longo dos meses de El Niño 2015-2016. Os dados são expressos como média \pm erro padrão ($n = 3$). Letras minúsculas diferentes indicam médias significativamente diferentes ao longo dos meses do ano para o coral <i>M. harttii</i> . Letras maiúsculas diferentes indicam médias significativamente diferentes ao longo dos meses do ano para o hidrocoral <i>M. alcicornis</i> . Em cada mês do ano, não foram observadas diferenças significativas entre o coral e o hidrocoral.....	21

Sumário

1	Introdução.....	9
1.1	Objetivos.....	10
1.1.1	Objetivo Geral.....	10
1.1.2	Objetivos Específicos.....	10
2	Revisão da Literatura.....	10
2.1	Os Recifes de Coral Brasileiros.....	11
2.2	Associação Coral-Zooxantela.....	12
2.3	Branqueamento.....	14
2.4	<i>El Niño Southern Oscillation (ENSO)</i>.....	15
3	Materiais e Métodos.....	16
3.1	A Rede de Pesquisa Coral Vivo.....	16
3.2	A Coleta dos Dados Ambientais e das Amostras Biológicas.....	17
3.3	Análise da Concentração de Clorofila α.....	17
3.4	Determinação da Concentração de Proteínas Totais.....	18
3.5	Análise dos Dados.....	18
4	Resultados.....	19
5	Discussão.....	22
6	Conclusão.....	27
7	Referências Bibliográficas.....	27

1 Introdução

Os recifes de corais são ecossistemas marinhos complexos (FERRARI et al. 2016) e biologicamente diversos (BURKE et al. 2011). Ocupam grande parte das águas rasas tropicais e subtropicais. São ambientes compostos por organismos que realizam a deposição de esqueletos calcários (STANLEY et al. 2003), tais como o coral escleractíneo *Mussismilia harttii* e o hidrocoral *Millepora alcicornis*.

Sabe-se que os corais apresentam endossimbiose com algas dinoflageladas do gênero *Symbiodinium*, conhecidas como zooxantelas, as quais são responsáveis por suprir grande parte da demanda energética dos corais formadores de recifes (ZHAO & YU, 2014), elevando suas taxas de calcificação (BAKER et al. 2008). Porém, apesar dessa relação simbiótica gerar muitos benefícios, ela pode também alterar a fisiologia do holobionte. Neste caso, a principal consequência é o processo denominado branqueamento. Esse processo ocorre como resposta final de defesa contra o estresse oxidativo (DOWNS et al. 2002), onde o coral expulsa suas zooxantelas e, desta forma, perde seus principais pigmentos fotossintetizantes, como a clorofila α . De fato, atualmente uma das grandes preocupações, no que se refere à saúde dos ecossistemas coralíneos, são os eventos de branqueamento em massa que acabam sendo agravados por fenômenos climáticos em escala global, como é o caso do aquecimento associado ao efeito estufa.

Nesse contexto, a *National Oceanic and Atmospheric Administration* (NOAA) emitiu um alerta mundial para a possível ocorrência do terceiro evento de branqueamento em massa nos recifes de coral do planeta, possivelmente causado pelo evento El Niño 2015-2016. De fato, este foi considerado o evento mais intenso e duradouro dentre as outras ocorrências do mesmo. Visando um melhor entendimento sobre os possíveis efeitos do evento El Niño 2015-2016 sobre as comunidades recifais brasileiras, a Rede de Pesquisa Coral Vivo realizou o monitoramento de um coral (*Mussismilia harttii*) e de um hidrocoral (*Millepora alcicornis*) ao longo do evento El Niño 2015-2016. No contexto desse monitoramento, o presente estudo visou avaliar a variação na concentração de clorofila α e sua possível relação com a taxa de branqueamento visual nas duas espécies monitoradas.

1.1 Objetivos

1.1.1 Objetivo Geral

Contribuir para a avaliação da resposta de corais recifais brasileiros a eventos de branqueamento causados por anomalias térmicas globais.

1.1.2 Objetivos Específicos

- i. Avaliar a resposta do coral escleractíneo *Mussismilia harttii* ao evento de El Niño 2015-2016, a partir das análises da taxa de branqueamento visual e da concentração de clorofila α .
- ii. Avaliar a resposta de branqueamento no hidrocoral *Millepora alcicornis* ao evento de El Niño 2015-2016, a partir das análises da taxa de branqueamento visual e da concentração de clorofila α .
- iii. Analisar a possível utilização da concentração de clorofila α como um biomarcador de branqueamento visual em corais.

2 Revisão da Literatura

Os corais são animais pertencentes ao Filo Cnidaria e pertencem, em sua maioria, à Classe Anthozoa e Hydrozoa. Os cnidários possuem os pólipos como fase dominante ao longo de suas vidas. Estes são colônias sésseis que secretam um exoesqueleto de carbonato de cálcio, onde o acúmulo desse esqueleto forma estruturas conhecidas como recifes de coral. Esse esqueleto secretado pelos pólipos forma uma estrutura rochosa, rígida e resistente às ações mecânicas de ondas e correntes marinhas. Cabe ressaltar que os recifes de coral são ecossistemas marinhos complexos (FERRARI et al. 2016) e de elevada produtividade (MARTÍNEZ et al. 2007). Eles se restringem a regiões de águas tropicais e subtropicais e dependem, em sua maioria, de águas rasas, limpas, oligotróficas

e com temperaturas elevadas, preferencialmente entre 26 e 28°C (CASTELLO & KRUG, 2015).

Um dos principais fatores para a distribuição dos recifes ao redor dos trópicos é sua estreita relação simbiótica com algas fotossintetizantes, também conhecidas como zooxantelas, as quais suprem grande parte do metabolismo energético dos corais. Entretanto, sob condições de agentes estressores, como é o caso das anomalias térmicas e acidificação marinha, essa simbiose pode ser afetada, dependendo da intensidade e da duração da ação dos agentes estressores (HOEGH-GULDBERG et al, 2007).

Os ambientes recifais ocupam cerca de aproximadamente 225.000 km² da superfície terrestre e proporcionam alta complexidade de habitat e de elevada produtividade. Abrigam cerca de um terço de todas as espécies de peixes marinhos. Além disso, eles possuem extrema importância social e econômica, sendo uma importante fonte de recursos econômicos para centenas de milhares de pessoas que vivem nas regiões tropicais do nosso planeta (MOBERG & FOLKE, 1999). Por isso, é considerado um dos ecossistemas mais importantes do mundo (WILKINSON, 2008).

2.1 Os Recifes de Coral Brasileiros

No cenário brasileiro, os recifes de coral estão distribuídos por uma extensa área de 3.000 km², do norte da costa brasileira até aproximadamente o litoral do estado do Rio de Janeiro. Na costa brasileira, existem diferentes tipos de bancos recifais, tais como recifes em franja, "chapeirões" isolados e um atol (LEÃO et al. 2016). Nesta extensão de distribuição, destaca-se o complexo de Abrolhos, na região sul da Bahia (CASTELLO & KRUG, 2015). De fato, esta é a formação coralínea mais importante do Atlântico Sul (PEREIRA & SOARES-GOMES, 2002), devido ao alto grau de endemismo das espécies habitantes desta formação, bem como à sua forma de crescimento, a qual se dá através de pináculos coralíneos em forma de cogumelo, chamados "chapeirões" (LEÃO et al. 2016).

Quanto à composição da fauna coralínea do complexo de Abrolhos, destaca-se o coral escleractíneo *Mussismilia harttii* (VERRILL, 1868) (Família Mussidae; Ordem Scleractinia; Classe Anthozoa) e o hidrocoral *Millepora alcicornis* (LINNAEUS, 1758) (Família Milleporidae; Ordem Milleporina, Classe Hydrozoa).

Os corais pertencentes ao gênero *Mussismilia* spp. são os principais responsáveis pela formação de exoesqueletos maciços, também conhecidos como corais-cérebro. Leão et al. (1983) relataram que estes corais dão aos recifes brasileiros a característica de um alto grau de endemismo e baixa diversidade de espécies. Estes autores também caracterizaram o coral *M. harttii* como sendo um verdadeiro fóssil-vivo pela presença de fósseis dessa espécie em outros complexos recifais do mundo, durante o período Terciário (EDMUNDS, 1999). Porém, cabe ressaltar que atualmente o coral *M. harttii* é endêmico do Brasil.

O hidrocoral *Millepora alcicornis* é cosmopolita e, apesar de não ser um coral-pétreo ou verdadeiro, é o segundo maior formador de recifes de corais no Brasil, depois de *M. harttii* (LEWIS, 2006). Também conhecido como coral-de-fogo, esse hidrocoral forma configurações que geram uma maior complexidade e heterogeneidade na estrutura de habitats dentro do ecossistema recifal, pois são os únicos corais brasileiros que apresentam ramificações (CONI et al. 2013). Como consequência, eles provêm um maior número de nichos para espécies de vertebrados e invertebrados que habitam os recifes coralíneos (NOGUEIRA, NEVES & JOHANSSON, 2015).

2.2 Associação Coral-Zooxantela

O sucesso evolutivo dos corais formadores de recifes em regiões rasas e oligotróficas, ou seja, com poucos nutrientes, é devido sua associação mutualística com algas fotossintetizantes dinoflageladas do gênero *Symbiodinium* spp. (NIR et al. 2014), também conhecidas como zooxantelas. As zooxantelas vivem no compartimento celular conhecido como simbioossoma, que se localiza na gastroderma do coral (DAVY et al. 2012). Neste compartimento, as algas permanecem protegidas do ambiente externo e

consomem o dióxido de carbono (CO₂) proveniente da respiração celular e componentes inorgânicos do coral, tais como amônia, nitratos e fosfatos. Em contrapartida, o hospedeiro recebe produtos orgânicos provenientes da fotossíntese, tais como oxigênio e glicose (STAT et al. 2012).

Por habitarem um ambiente com pouca disponibilidade de nutrientes, a luz é um recurso de extrema importância para a manutenção dos corais. Desta forma, em condições normais, a simbiose com as zooxantelas supre aproximadamente 95% das demandas energéticas do coral (HÉDOUIN et al. 2016), possibilitando que estes organismos mantenham uma elevada taxa de calcificação (AL-HORANI et al. 2006) quando comparados àquelas dos corais azooxantelados (STANLEY et al. 2006).

Dentre os diversos tipos de pigmentos presentes nas zooxantelas dos tecidos de corais, a clorofila α (*Peridinin-chlorophyll a-proteins* -PCPs) é comumente encontrada no gênero *Symbiodinium* (JIANG et al. 2014). Por desempenhar um papel fotossintetizante, é um pigmento bastante sensível à intensidade de luz (JIANG et al. 2014) e à elevadas temperaturas (WARNER et al. 1996). De acordo com os experimentos realizados por Schimdt et al. (2011), a concentração de clorofila α pode ser utilizada como *proxy* de biomassa simbiótica e como índice de motilidade em foraminíferos à medida que se aumenta a temperatura. Assim, como demonstrado por Zhao & Yu (2014), a quantificação destes fatores vem sendo bastante utilizada como medida da capacidade fotossintetizante dos organismos simbióticos. Marco Agustín et al. (2006) também demonstraram em *Pocillopora capitata*, coral escleractíneo presente na costa do Pacífico do México, que a razão entre a concentração total de clorofila α e a concentração total de carotenoides pode ser utilizada para avaliar situações de estresse ambiental nos ambientes coralíneos.

A avaliação da concentração de clorofila presente nos tecidos dos corais pode ser realizada através da quantificação de clorofila pela superfície de tecido (cm²) (WINTERS et al. 2009), da densidade de algas e de métodos de fluorescência (SARTORY & GROBBELAAR, 1984; SCHIMIDT et al. 2011). Tecidos com menor concentração de clorofila α apresentam uma maior refletância (YAMANO 2004; CRUZ et al. 2015).

2.3 Branqueamento

Em diversas partes do mundo, assim como no Brasil, o fenômeno de branqueamento de corais coincide com o aumento anormal da temperatura da superfície dos oceanos, o qual está associado a fenômenos climáticos globais, tais como o evento conhecido como *El Niño Southern Oscillation (ENSO)*. De fato, este evento é uma das grandes ameaças aos recifes coralíneos, sendo que o evento de *El Niño* de 2015-2016 vem sendo considerado o mais intenso e o mais duradouro dos últimos anos (HERON et al. 2016).

A severidade do branqueamento dos recifes de corais depende de diversos fatores, tais como a composição das espécies coralíneas, a constituição genética das algas simbiotas que compõem o tecido coralino (ROWAN, 2004) e o histórico de aumento de temperatura do local afetado. Glynn et al. (1984) verificaram o primeiro evento de branqueamento em corais do Oceano Pacífico relacionado ao aumento de temperatura das águas superficiais. No contexto atual, observa-se que a severidade e a frequência do branqueamento vêm aumentando nos últimos 30 anos (CAI et al. 2014). Porém, no Brasil não existe, até o momento, nenhum relato de branqueamento em massa dos recifes de corais.

A relação simbiótica entre o coral e as zooxantelas pode ser afetada em condições ambientais extremas, sendo essas consideradas importantes agentes estressores para corais escleractíneos. Dentre essas, destacam-se as elevadas temperaturas e a acidificação marinha (HOEGH-GULDBERG et al. 2007), além da exposição elevada à radiação UV (SCHIMIDT et al. 2011). Estes agentes estressores podem danificar a maquinaria de produção de energia do fotossistema II (TAKAHASHI et al. 2008; HILL et al. 2012), podendo levar a uma degradação dos pigmentos fotossintetizantes (SLAVOV et al. 2016). Dependendo da intensidade e da duração do estresse, pode ocorrer o fenômeno de branqueamento, o qual consiste em uma resposta final de defesa do coral frente aos agentes estressores (DOWNS et al. 2002). Essa

resposta envolve a expulsão das zooxantelas, quando então o tecido do coral permanece translúcido sobre seu esqueleto de carbonato de cálcio (CaCO_3).

Quando o dano afeta a cadeia transportadora de elétrons do simbiote fotossintetizante, este provoca uma elevação considerável da produção de oxigênio (BAKER et al. 2008), com conseqüente aumento na produção de espécies reativas de oxigênio (ERO) nas membranas dos cloroplastos (LESSER, 1996; DOWNS et al. 2002). O aumento da temperatura também pode aumentar a taxa metabólica no coral e elevar a produção de ERO na cadeia respiratória. Essa resposta faz com que o coral tenha uma fonte adicional de estresse e desencadeie a expulsão das zooxantelas (MARANGONI et al. 2017). Por sua vez, estas ERO são difundidas para as células do hospedeiro (ROTCHHELL & OSTRANDER, 2011).

O branqueamento passa a ocorrer quando existe um determinado grau de dano oxidativo, sendo que esse grau ocorre quando a capacidade antioxidante dos organismos é excedida (SIES & JONES, 2007). Desta forma, expulsando suas zooxantelas, os corais erradicam a fonte de produção de ERO (DOWNS et al. 2002). O estresse oxidativo, com conseqüente branqueamento, aumenta a susceptibilidade dos corais, principalmente a doenças (WELLE et al. 2017). Por sua vez, o aumento da mortalidade dos corais gera perda de biodiversidade, sendo que é sabido que esta já sofreu intenso declínio nos últimos 20 anos (COSTA et al. 2008).

Em contrapartida, os organismos coralíneos apresentam mecanismos fisiológicos de defesa frente a agentes estressores (MARANGONI et al. 2016). Por exemplo, os corais apresentam algumas formas de defesa contra as ERO, tais como as defesas antioxidantes enzimáticas e não enzimáticas, que visam neutralizar as ERO (LESSER, et al. 1990). Por sua vez, o ciclo da xantofila dissipa o excesso de energia absorvida (BROWN et al. 1999). Assim, os ambientes recifais possuem certa capacidade de resiliência frente à ação de agentes estressores (HUGHES, 1994).

2.4 *El Niño Southern Oscillation (ENSO)*

Dentre as principais causas do branqueamento em massa dos recifes coralíneos, destacam-se eventos de mudanças climáticas em escala global. Atualmente, sabe-se

que o fenômeno climático *El Niño Southern Oscillation (ENSO)* gera eventos oceanográficos associados ao clima e que é considerada a causa mais provável para o branqueamento em massa dos corais (BAKER et al. 2008). O primeiro registro de branqueamento de corais relacionado ao *El Niño* no Brasil ocorreu no verão de 1994 (MIGOTTO, 1997). Após, foram observados eventos de branqueamento em Abrolhos, na Bahia (CASTRO & PIRES, 1999; DUTRA, 2000). Desde então, foram observados vários casos de branqueamento (LEÃO et al. 2003; LEÃO et al. 2010) após eventos climáticos que acarretam um aumento da temperatura superficial das águas (KIKUCHI et al. 2010; FERREIRA et al. 2012; ELLIFF & KIKUCHI, 2017).

O evento de *El Niño* é um fenômeno climático que ocorre com o aumento anormal das águas do Oceano Pacífico, afetando os padrões de circulação atmosférica e gerando anomalias térmicas globais. Acredita-se que as condições recentes do *El Niño* 2015-2016 são as mais severas e mais duradouras dentro do histórico do mesmo evento (HERON et al. 2016). Em 2015, a *National Oceanic and Atmospheric Administration* (NOAA) emitiu um alerta mundial para a possível ocorrência do terceiro evento de branqueamento em massa nos recifes de coral do planeta, sendo que estaria então associado ao evento de *El Niño* 2015-2016. Considerando este alerta mundial, a Rede de Pesquisa Coral Vivo realizou um monitoramento das comunidades recifais brasileiras durante o evento de *El Niño* 2015-2016, visando avaliar os efeitos deste fenômeno climático sobre estas comunidades.

No contexto do monitoramento descrito acima, o presente estudo objetivou gerar dados sobre as anomalias térmicas acumuladas, a taxa de branqueamento visual e a concentração de clorofila α no coral *Mussismilia harttii* e no hidrocoral *Millepora alcicornis* no Parque Municipal Marinho do Recife de Fora (Porto Seguro, BA), ao longo do evento de *El Niño* 2015-2016.

3 Materiais e Métodos

3.1 A Rede de Pesquisa Coral Vivo

O presente estudo foi realizado no âmbito da Rede de Pesquisa Coral Vivo, que mantém sua Base de Pesquisas em Arraial d'Ajuda (Porto Seguro, BA), com o apoio do Arraial d'Ajuda Eco Parque.

3.2 A Coleta dos Dados Ambientais e das Amostras Biológicas

O monitoramento das colônias do coral *Mussismilia harttii* e do hidrocoral *Millepora alcicornis* foi realizado quinzenalmente entre os meses de Dezembro de 2015 a Junho de 2016.

Os pontos de coleta foram:

- Taquaruçu (S16°, 24', 29,82"; W038°, 58', 36,42")
- Funil (S16°, 25', 0,42"; W038°, 58', 55,5")
- Mourão (S16°; 24', 42,06"; W038°, 59', 5,08")

Os corais e hidrocorais foram monitorados ao longo do período de estudo quanto à taxa de branqueamento visual. Por sua vez, os valores de temperatura da água do mar nos pontos de coleta foram obtidos através de registradores HOB0 *Water Temperature Data Logger* (U22-001). Além disso, fragmentos de pólipos de foram coletados para análises de concentração da clorofila α ($n = 8$ para cada espécie/ponto de coleta). As amostras biológicas foram armazenadas em ultrafreezer (-80°C) até o momento das análises laboratoriais, as quais foram realizadas no Instituto de Ciências Biológicas (ICB) da Universidade Federal do Rio Grande (FURG).

De acordo com a NOAA, o DHW (*Degree Heating Weeks*) é o acúmulo de anomalias térmicas acima do tolerado pelos corais por um determinado período de tempo. Estes registros são obtidos a partir de imagens via satélite. A anomalia térmica considerada pela NOAA é calculada quando os valores de temperatura da água do mar no entorno dos corais é acima do limite tolerado por estes, antes de ocorrer o

branqueamento. Este cálculo é realizado considerando um período de tempo (3, 6 ou 12 meses). O período para o cálculo da DHW no presente estudo foi de 3 meses.

3.2 Análise da Concentração de Clorofila α

A análise da concentração de clorofila α das amostras foram realizadas conforme descrito por Sartory & Grobbelaar (1984) e adaptado por Schmidt et al. (2011). Resumidamente, as amostras foram distribuídas em tubos tipo Eppendorf de 1,5 mL. Posteriormente, foram adicionados 0,4 mL de etanol 95% e as amostras foram incubadas em banho-maria (80°C) por 5 min. Em seguida, as amostras foram colocadas em freezer para extração dos pigmentos. Após 24 h, as amostras foram centrifugadas a 5.200 rpm a 4°C, por 5 min. Foram realizadas leituras de absorvância em dois comprimentos de onda (665 nm e 750 nm), utilizando-se para tal 320 μ L de amostra.

3.3 Determinação da Concentração de Proteínas Totais

A determinação do conteúdo de proteínas totais nas amostras foi realizada através do método de Bradford, o qual consiste em um ensaio colorimétrico para determinação total de proteínas a partir da mudança de absorvância (550 nm) do corante *Azul Brilhante de Coomassie G-250*, que se liga às proteínas. Para tal, as amostras foram degeladas e centrifugadas a 13.000 RCF. Em seguida, 5 μ L do sobrenadante foi pipetado em uma placa transparente de leitura de ELISA. Para a obtenção da curva de referência, foram utilizadas soluções padrões de 0,25; 0,5; e 1 mg/mL, as quais foram diluídas conforme o protocolo do kit de reagentes utilizado. O reagente de Bradford do mesmo kit de determinação de proteínas foi utilizado para a obtenção da curva padrão.

3.5 Análise dos Dados

Os dados foram expressos como média \pm erro padrão. Os valores médios de concentração de clorofila α ao longo dos meses de monitoramento para cada espécie,

bem como entre as duas espécies para cada mês do estudo, foram comparados através de uma Análise de Variância (ANOVA) de duas vias seguida do teste de Fisher LSD. O nível de significância adotado foi de 95% ($\alpha = 0,05$).

4 Resultados

4.1 Anomalias Térmicas Acumuladas (DHW)

As anomalias térmicas acumuladas nos diferentes pontos de coleta aumentaram continuamente desde o início do monitoramento (Dezembro de 2015) até Maio de 2016, sendo que os maiores valores médios foram observados nos meses de Abril e Maio deste ano (Fig. 1).

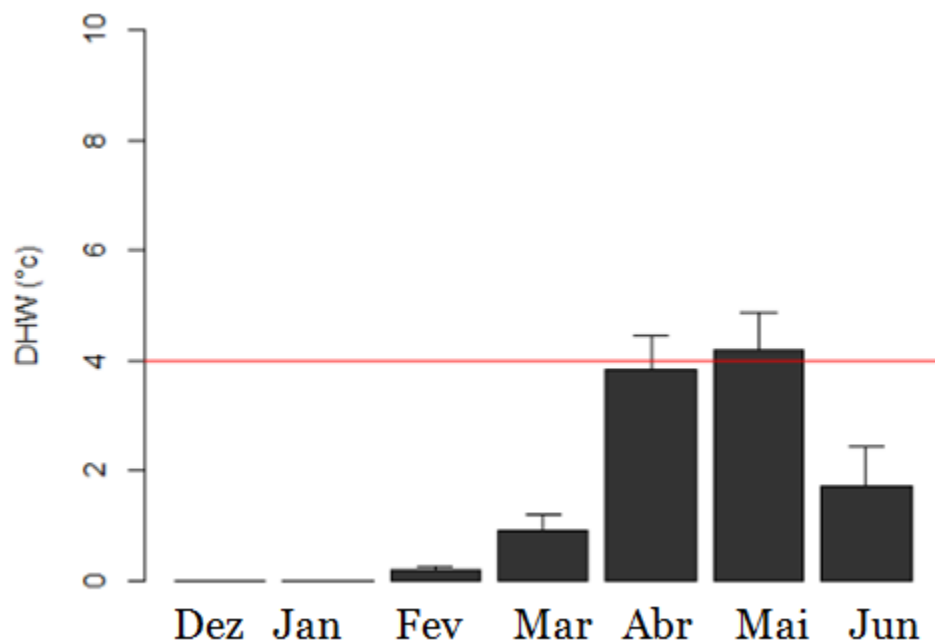


Figura 1. Média dos valores de anomalias térmicas acumuladas ao longo do período de Dezembro de 2015 a Junho de 2016 para o complexo de Abrolhos. A linha vermelha indica o valor limite de alerta de branqueamento (DHW = 4) estabelecido pela NOAA.

4.2 Taxa de Branqueamento Visual

No coral *M.harttii*, as taxas de branqueamento foram virtualmente inexistentes nos meses de Dezembro de 2015 e Janeiro e Junho de 2016. Porém, observa-se um início de branqueamento no mês de Fevereiro de 2016 e uma maior frequência de branqueamento nos meses de Março, Abril e Maio de 2016 (Fig. 2).

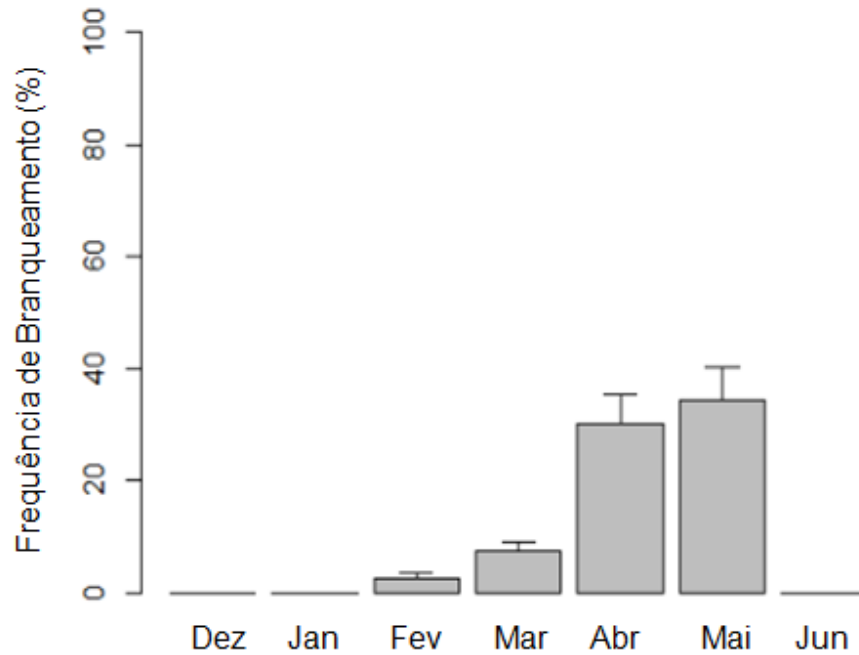


Figura 2. Taxa de branqueamento visual para o coral *Mussismilia harttii* de Dezembro de 2015 a Junho de 2016 no Recife de Fora (Porto Seguro, BA).

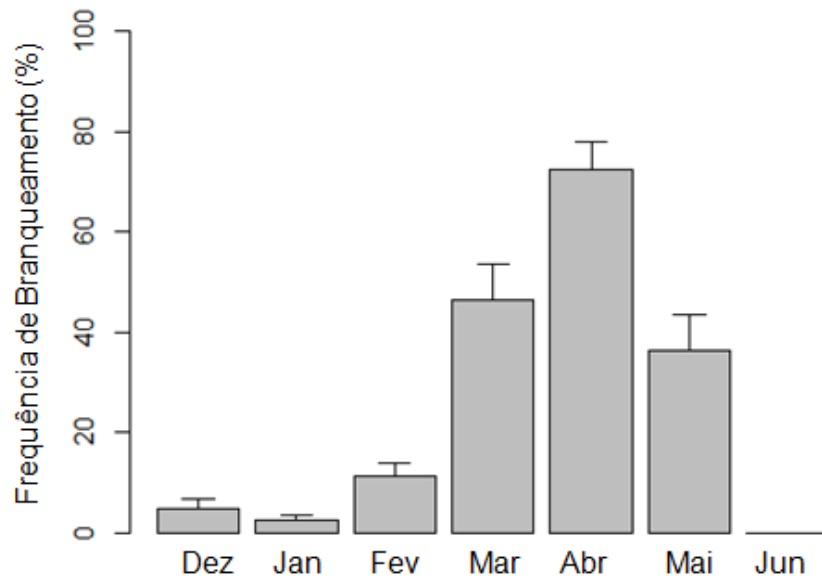


Figura 3. Taxa de branqueamento visual para o hidrocoral *Millepora alcicornis* de Dezembro de 2015 a Junho de 2016 no Recife de Fora (Porto Seguro, BA).

Assim como o coral *M. hartii*, o hidrocoral *M. alcicornis* também apresentou maiores taxas de branqueamento visual para nos meses de Março, Abril e Maio de 2016. Porém, no caso de *M. alcicornis* já foi observada uma taxa de branqueamento visual nos meses de Dezembro de 2015 e Janeiro de 2016 (Fig. 3).

4.3 Concentração de Clorofila α

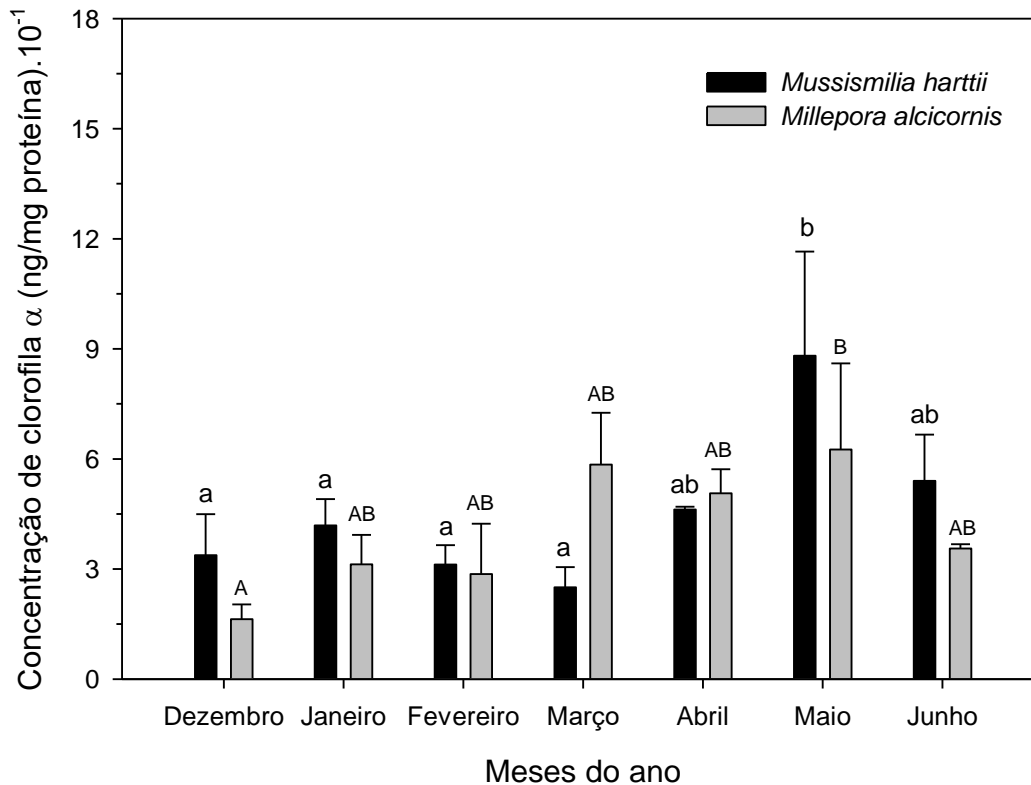


Figura 4. Concentração de clorofila α no coral *Mussismilia harttii* e no hidrocoral *Millepora alcicornis* coletados em diferentes áreas do Recife de Fora (Porto Seguro, BA), ao longo dos meses de El Niño 2015-2016. Os dados são expressos como média \pm erro padrão ($n = 3$). Letras minúsculas diferentes indicam médias significativamente diferentes ao longo dos meses do ano para o coral *M. harttii*. Letras maiúsculas diferentes indicam médias significativamente diferentes ao longo dos meses do ano para o hidrocoral *M. alcicornis*. Em cada mês do ano, não foram observadas diferenças significativas entre o coral e o hidrocoral.

No coral *M. harttii*, a concentração de clorofila α se manteve constante entre os meses de Dezembro de 2015 e Março de 2016. Porém, foi observado um aumento significativo desta concentração em Maio de 2016. Em Abril e Junho de 2016, os valores de concentração média de clorofila α foram intermediários àqueles observados entre os demais meses do período de monitoramento (Fig. 4).

No hidrocoral *M. alcicornis*, a concentração de clorofila α aumentou constantemente entre os meses de Dezembro de 2015 e Maio de 2016, sendo significativamente diferente entre si nesses dois meses. Porém, foi observado um aumento significativo desta concentração em Maio de 2016. Em Junho de 2016, o valor médio de concentração de clorofila α foi intermediário àqueles observados em Dezembro de 2015 e Maio de 2016 (Fig. 4).

Por fim, não foram observadas diferenças significativas entre os corais e os hidrocorais em cada mês de monitoramento (Fig. 4).

5 Discussão

No presente estudo foram realizadas análises das anomalias térmicas acumuladas e suas possíveis relações com a taxa de branqueamento e a concentração de clorofila α no coral endêmico do Brasil *Mussismillia harttii* e no hidrocoral cosmopolita *Millepora alcicornis* do Parque Municipal Marinho do Recife de Fora (Porto Seguro, BA), ao longo do evento de *El Niño* 2015-2016. Dias & Gondim (2016) relataram eventos de branqueamento no coral *M. harttii* e no hidrocoral *M. alcicornis* no nordeste da costa brasileira no ano de 2010. Estes autores relataram também o estado de saúde dos corais quatro anos após o evento de branqueamento, sendo que os indivíduos de ambas as espécies foram encontrados ainda vivos após esse período. Como realizado no presente estudo, Dias & Gondim (2016) também utilizaram dados de alarme de branqueamento da NOAA (DHW - Alert Level $\sim 1^{\circ}\text{C}$) e relataram que o mês de Março de 2010 foi o mais quente desde o início dos relatos de aumento anormal de temperatura em 1880. Os resultados obtidos no presente estudo corroboram com o que foi observado anteriormente, sendo Março o mês com a maior temperatura com alerta de branqueamento.

Conforme previsto pelo alerta emanado pela NOAA, foi observado o branqueamento visual de ambas as espécies analisadas. Além disso, as maiores taxas de branqueamento ocorreram nos períodos em que as anomalias térmicas acumuladas foram as mais elevadas. De fato, de acordo com Ainsworth et al. (2016), a frequência e

a intensidade de eventos de estresse térmico, como o branqueamento de corais, estão propensos a aumentar à medida que as temperaturas superficiais dos oceanos também aumentam, como consequência dos efeitos do aquecimento global. Entretanto, diversos estudos demonstram que os corais têm a capacidade de se adaptarem e aclimatizarem às futuras temperaturas elevadas, reduzindo assim as suas taxas de branqueamento e diminuindo assim as suas taxas de mortalidade. De fato, no presente estudo foi observada uma clara resposta do coral *M. harttii* e do hidrocoral *M. alcicornis* frente ao estresse térmico, a qual foi caracterizada por um aumento significativo da concentração de clorofila α em Maio de 2016, mês este que apresentou o maior valor de anomalias térmicas acumuladas.

Apesar da ocorrência da aclimatização ainda ser incerta, diversos estudos empíricos de corais expostos em situações de pré-estresse térmico na grande barreira de corais demonstraram que esses eventos servem para melhorar a capacidade fisiológica para eventos intensos de aumento de temperatura, que resultam em branqueamento em massa dos recifes coralíneos. Neste contexto, Baker (2001) propõe então a Teoria do Branqueamento Adaptativo, segundo a qual os corais branqueariam para sobreviver às mudanças ambientais. Os corais expostos às situações de estresse perderiam suas algas dinoflageladas durante o momento de estresse e em seguida poderiam ser recolonizadas por outro conjunto de espécies de algas simbiotes disponíveis no recife coralíneo (BUDDEMEIER & FAUTIN, 1993). Isto poderia conferir ao coral uma maior resistência a um futuro estresse. Assim, Teoria do Branqueamento Adaptativo poderia explicar porque os corais sobreviveram aos eventos de aumento de temperatura ao longo do tempo geológico. Entretanto, Baker et al. (2004) debatem esta teoria, pois afirmam ser necessário conhecer o genótipo das algas simbiotes para se ter a certeza que estas irão conferir ao coral uma melhor adaptabilidade à novas situações de estresse. Portanto a taxonomia dos *Symbiodinium* sp. e a caracterização genética destes é fundamental para se melhor compreender as respostas ao branqueamento, uma vez que as respostas fisiológicas dos corais expostos à situações de estresse estão diretamente relacionadas às possíveis combinações destas algas (BUDDEMEIER & FAUTIN, 1993). Cabe salientar que no presente estudo foram realizadas análises da concentração de clorofila α , como *proxi* da densidade/biomassa

de zooxantelas. Porém, não foram realizados estudos relacionados à taxonomia e/ou caracterização genética dos endossimbiontes.

No que se refere à sensibilidade de *M. harttii* e *M. alcicornis* ao estresse térmico, cabe ressaltar que não foram observadas diferenças significativas na concentração de clorofila α entre os corais e os hidrocorais, em cada mês do período de estudo. No entanto, foi observado que o hidrocoral *M. alcicornis* apresentou um aumento constante na concentração de clorofila α ao longo do período de *El Niño* 2015-2016, atingindo um aumento máximo e significativo em Maio de 2016, quando foram também observados os maiores valores de anomalias térmicas acumuladas. Diferentemente, o coral *M. harttii* manteve constante a concentração de clorofila α durante a maior parte do período de estudo, apresentando um aumento mais abrupto e significativo na concentração do pigmento em Maio de 2016, quando foram observados também os maiores valores de anomalias térmicas. Portanto, claramente o hidrocoral *M. alcicornis* demonstrou uma resposta preparatória mais longa ao estresse térmico do que o coral *M. harttii*. Nesse contexto, cabe salientar que as maiores taxas de branqueamento visual foram observadas no hidrocoral *M. alcicornis*, indicando que uma resposta mais lenta da concentração de clorofila α teria sido menos eficaz que o aumento abrupto da concentração deste pigmento num período bem mais próximo do nível máximo de estresse térmico, como foi apresentado pelo coral *M. harttii*. Nesse caso, a resposta apresentada pelo coral foi associada a uma menor taxa de branqueamento visual.

As diferenças nas respostas apresentadas pelo coral *M. harttii* e o hidrocoral *M. alcicornis* discutidas acima, conduzem a uma reflexão sobre a hipótese heterotrófica, a qual é fundamental para que estratégias de conservação possam ser elaboradas e aplicadas na mais importante comunidade coralínea do Atlântico Sul. De fato, foi demonstrado no coral escleractíneo do gênero *Acropora* que os diferentes graus de heterotrofia são importantes para a resiliência dos corais expostos ao estresse térmico. Nesse caso, corais expostos ao aumento de temperatura na presença de alimento apresentaram maiores taxas de sobrevivência do que aqueles expostos ao aumento de temperatura na ausência de alimento, pois estes foram capazes de manter um balanço

energético positivo, mesmo apresentando uma redução da concentração de clorofila α (CONNOLLY, YGLESIAS & ANTHONY, 2012).

No caso do presente estudo, a Teoria do Branqueamento Adaptativo pode também ser considerada, a fim de explicar as diferenças observadas nas respostas dos corais e dos hidrocorais ao estresse térmico, especialmente no que se refere à taxa de branqueamento visual. De fato, diversos estudos comprovam que os corais são predadores ativos de organismos planctônicos na presença de muita matéria particulada em suspensão e, portanto, não dependem exclusivamente da foto-autotrofia estabelecida pela associação simbiótica (ANTHONY & FABRICIUS, 2000). Estudos anteriores relatam um elevado grau de heterotrofia nos organismos escleractíneos (TENÓRIO, 2016), sugerindo assim uma possível maior heterotrofia do coral *M. harttii* quando comparado ao hidrocoral *Millepora alcicornis*.

Outra possível explicação para o fato do hidrocoral *M. alcicornis* ser mais susceptível ao branqueamento frente ao estresse térmico do que o coral *M. harttii* é o fato de que corais que apresentam ramificações finas branqueiam mais rapidamente quando comparados aos corais maciços ou com ramos mais grossos (LOYA et al. 2001). Nesse caso, a maior susceptibilidade do hidrocoral *M. alcicornis* ao branqueamento frente ao estresse térmico, devido a sua morfologia de ramos mais finos, é de extrema importância para a conservação dos recifes brasileiros, pois esta é a única espécie que gera ramificações, sendo responsável pela complexidade estrutural dos recifes coralíneos brasileiros.

Outra questão importante a ser discutida é a qualidade da análise da concentração de clorofila α como um biomarcador de branqueamento em corais. O branqueamento é amplamente descrito na literatura como sendo uma perda das algas simbióticas e/ou a perda do pigmento fotossintético. Portanto, seria esperado que as maiores taxas de branqueamento estivessem associadas às menores concentrações de clorofila α . Porém, no presente estudo, a maior concentração de clorofila α no coral *M. harttii* e no hidrocoral *M. alcicornis* foi observada no mês de Maio de 2016, quando foi observado o maior valor médio de anomalias térmicas acumuladas e as maiores taxas de branqueamento visual. Portanto, o resultado obtido no presente estudo não suporta

o uso da redução da concentração de clorofila α , quando normalizada pelo conteúdo de proteínas totais da amostra, como um biomarcador do branqueamento visual, tanto no coral *M. harttii* quanto no hidrocoral *M. alcicornis*. Com base nos resultados obtidos no presente estudo, aumentos da concentração de clorofila α estariam mais associados às maiores taxas de branqueamento visual em ambas as espécies analisadas. Isto indicaria, ao contrário do esperado, que um aumento na concentração da clorofila α seria um biomarcador mais confiável do branqueamento visual do que uma redução na concentração deste pigmento fotossintético frente ao estresse térmico.

No entanto, há que se ressaltar que as medidas de concentração de clorofila α no presente estudo foram normalizadas considerando-se a concentração de proteínas totais na amostra. O uso de outros normalizadores deve ser um fator a ser considerado no escopo da discussão realizada acima quanto ao uso da concentração de clorofila α como um biomarcador do branqueamento visual em corais e hidrocorais. Neste caso, além da normalização da concentração de clorofila α pelo conteúdo de proteínas totais, os dados poderiam também ser normalizados por área tecidual ou pela contagem de números de algas, o que não foi realizado no presente estudo. Com base nos resultados obtidos utilizando-se estes diferentes normalizadores, seria possível então realizar uma avaliação mais adequada do uso das variações da concentração de clorofila α como um possível biomarcador de branqueamento visual em corais e hidrocorais. Além disso, técnicas moleculares poderiam também ser aplicadas, visando fornecer informações relevantes quanto às espécies de zooxantelas que estão presentes no tecido coralíneo do holobionte, bem como sobre as respostas destes endossimbiontes quando expostos ao aumento de temperatura.

6 Conclusão

A partir dos resultados obtidos no presente estudo, conclui-se que as anomalias térmicas acumuladas entre os meses de Dezembro de 2015 e Junho de 2016, associadas ao evento de *El Niño* 2015-2016, causaram, como previsto pela NOAA, taxas significativas de branqueamento visual no coral *Mussimillia harttii* e no hidrocoral

Millepora alcicornis. As maiores taxas de branqueamento estiveram associadas às maiores concentrações de clorofila α nos endossimbiontes, o que pode indicar uma resposta compensatória dos organismos frente ao estresse térmico. Além disso, os dados obtidos indicam que o hidrocoral *M. alcicornis* é mais sensível às anomalias térmicas acumuladas do que o coral endêmico do Brasil *M. harttii*.

7 Referências Bibliográficas

AINSWORTH, T.D., HERON, S.F., ORTIZ, J.C., MUMBY, P.J., GRECH, A., OGAWA, D., & LEGGAT, W. (2016). Climate change disables coral bleaching protection on the Great Barrier Reef. **Science**, 352, 338-342.

BAKER, A.C., GLYNN, P.W., & RIEGL, B. (2008). Climate change and coral reef bleaching: An ecological assessment of long-term impacts, recovery trends and future outlook. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**. 80, 435-471

BAKER, A.C., STARGER, C.J., MCCLANAHAN, T.R., & GLYNN, P.W. (2004). Coral reefs: corals' adaptive response to climate change. **Nature**, 430, 741-741.

BROWN, B.E. (1999). Coral Bleaching: causes and consequences. **Coral Reefs**, 16, 129-138.

BUDDEMEIER, R.W., & FAUTIN, D.G. (1993). Coral bleaching as an adaptive mechanism. **Bioscience**, 43, 320-326.

BURKE, L., REYTAR, K., SPAULDING, M., & PERRY, A. (2011). Reefs at risk (revisited). **Washington, World Resources Institute**. 114 p.

CASTELLO, J.P., & KRUG, L.C. (2015). Os recifes de Corais. In: Castello, J.P., & Krug, L.C., **Introdução às Ciências do Mar**, 1ª Edição (2015). pp.493-499.

CASTRO, C.B., & PIRES, D.O. (1999). A bleaching event on a Brazilian coral reef. **Revista brasileira de Oceanografia**, 47, 87-90.

CONI, E.O.C., FERREIRA, C.M., DE MOURA, R.L., MEIRELLES, P.M., KAUFMAN, L., & FRANCINI-FILHO, R.B. (2013). An evaluation of the use of branching fire-coral

(*Millepora* spp.) as refuge by reef fish in the Abrolhos Bank, eastern Brazil. **Environmental Biology of Fishes**, 96, 45-55.

COSTA, O.S., NIMMO, M., & ATTRILL, M. J. (2008). Coastal nutrification in Brazil: a review of the role of nutrient excess on coral reef demise. **Journal of South American Earth Sciences**, 25, 257-270.

CRUZ, I.C., LEAL, M.C., MENDES, C.R., KIKUCHI, R.K., ROSA, R., SOARES, A.M., ... & ROCHA, R.J. (2015). White but not bleached: photophysiological evidence from white *Montastraea cavernosa* reveals potential overestimation of coral bleaching. **Marine Biology**, 162, 889-899.

DIAS, T.L.P., & GONDIM, A.I. (2016). Bleaching in scleractinians, hydrocorals, and octocorals during thermal stress in a northeastern Brazilian reef. **Marine Biodiversity**, 46, 303-307.

DOWNS, C.A., FAUTH, J.E., HALAS, J.C., DUSTAN, P., BEMISS, J., & WOODLEY, C.M. (2002). Oxidative stress and seasonal coral bleaching. **Free Radical Biology and Medicine**, 33, 533-543.

DUTRA, L.X.C. (2000). **O branqueamento de corais hermatípicos no litoral norte da Bahia associado ao evento el niño/98**. Tese de Doutorado. Instituto de Biologia. Universidade Federal da Bahia, Salvador, BA, Brasil.

EDMUNDS, P.J. (1999). The role of colony morphology and substratum inclination in the success of *Millepora alcicornis* on shallow coral reefs. **Coral Reefs**, 18, 133-140.

ELLIFF, C.I., & KIKUCHI, R.K. (2017). Ecosystem services provided by coral reefs in a Southwestern Atlantic Archipelago. **Ocean & Coastal Management**, 136, 49-55.

FERRARI, R., BRYSON, M., BRIDGE, T., HUSTACHE, J., WILLIAMS, S.B., BYRNE, M., & FIGUEIRA, W. (2016). Quantifying the response of structural complexity and community composition to environmental change in marine communities. **Global Change Biology**. 22, 1965-1975.

HERON, S.F., MAYNARD, J.A., & VAN HOOIDONK, R., EAKIM, C.M. (2016). Warming trends and bleaching stress of the World's coral reefs 1985–2012. **Scientific reports**, 6.

HÉDOUIN, L.S., WOLF, R.E., PHILLIPS, J., & GATES, R.D. (2016). Improving the ecological relevance of toxicity tests on scleractinian corals: Influence of season, life stage, and seawater temperature. **Environmental Pollution**, 213, 240-253.

HILL, R., LARKUM, A.W.D., PRÁŠIL, O., KRAMER, D.M., SZABÓ, M., KUMAR, V., & RALPH, P.J. (2012). Light-induced dissociation of antenna complexes in the symbionts of scleractinian corals correlates with sensitivity to coral bleaching. **Coral Reefs**, 31, 963-975.

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., KNOWLTON, N., EAKIN, C.M., IGLESIAS-PRIETO, R., MUTHIGA, N., BRADBURY, R.H., & HATZIOLOS, M.E. (2007). Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. **Science**. 318, 1737-1742.

HUGHES, T.P. (1994). Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. **Science-AAAS-Weekly Paper Edition**, 265, 1547-1551.

JIANG, J., ZHANG, H., ORF, G.S., LU, Y., XU, W., HARRINGTON, L.B., & BLANKENSHIP, R.E. (2014). Evidence of functional trimeric chlorophyll *a/c2*-peridinin proteins in the dinoflagellate *Symbiodinium*. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics**, 1837, 1904-1912.

KIKUCHI, R.K.P., LEAO, Z.M.A.N., OLIVEIRA, M.D.M. (2010). Conservation status and spatial patterns of AGRRA vitality indices in Southwestern Atlantic Reefs. **Revista de Biologia Tropical** 58, 1-31.

LEÃO, Z.M., KIKUCHI, R.K., FERREIRA, B.P., NEVES, E.G., SOVIERZOSKI, H.H., OLIVEIRA, M.D., & JOHNSON, R. (2016). Brazilian coral reefs in a period of global change: A synthesis. **Brazilian Journal of Oceanography**, 64, 97-116.

LEÃO, Z.M.A.N., KIKUCHI, R.K.P., OLIVEIRA, M.D.M., & VASCONCELLOS, V. (2010). Status of Eastern Brazilian coral reefs in time of climate changes. **Pan American Journal of Aquatic Sciences** 5, 224-235.

LEÃO, Z.M.A.N., KIKUCHI, R.K.P., TESTA, V. (2003). Corals and coral reefs of Brazil. In: Cortes, J. (Ed.), **Latin American Coral Reefs**, first ed. Elsevier, Amsterdam, pp. 9-52. 497 pp.

LEWIS, J.B. (2006). Biology and ecology of the hydrocoral *Millepora* on coral reefs. **Advances in Marine Biology**. v. 50, 1-55.

LOYA, Y., SAKAI, K., YAMAZATO, K., NAKANO, Y., SAMBALI, H., & VAN WOESIK, R. (2001). Coral bleaching: the winners and the losers. **Ecology Letters**, 4, 122-131.

MARANGONI, L.F.B., MARQUES, J.A., & BIANCHINI, A. (2016). **Fisiologia de corais: a simbiose coral-zooxantela, o fenômeno de branqueamento e o processo de calcificação**. In: Barreira, C., Zilberberg, C., Abrantes, D.P., Marques, J.A., Machado, L.F., Marangoni, L.F.B. (eds.). *Conhecendo os Recifes Brasileiros*. Rio de Janeiro: Museu Nacional, UFRJ, p. 56, pp. 60-63.

MARCO AGUSTÍN, L.C., LAURA, F.R., JUAN SEBASTIÁN, Z.S., OSCAR, H.R., & CARLOS, L.C. (2006). Correlation of chlorophyll a and total carotenoid concentrations with coral bleaching from locations on the Pacific coast of Mexico. **Marine and Freshwater Behaviour and Physiology**, 39, 279-291.

MARTÍNEZ, M.L., INTRALAWAN, A., VÁZQUEZ, G., PÉREZ-MAQUEO, O., SUTTON, P., & LANDGRAVE, R. (2007). The coasts of our world: Ecological, economic and social importance. **Ecological Economics**, 63, 254-272.

MIGOTTO, A.E. (1997). Anthozoan bleaching on the southeastern coast of Brazil in the summer of 1994. **Proceedings of the International Conference on Coelenterate Biology** 6, 329-335.

MOBERG, F., FOLKE, C. (1999). Ecological goods and services of coral reef ecosystems. **Ecological Economics**, 29, 215-233.

NATIONAL OCEANIC AND ATMOSPHERIC ADMINISTRATION (NOAA). ENSO: Recent Evolution, Current Evolution and Predictions. Disponível em: http://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/lanina/enso_evolution-status-fcsts-web.pdf. Acessado em 26 de Setembro de 2016.

NIR, O., GRUBER, D.F., SHEMESH, E., GLASSER, E., & TCHERNOV, D. (2014). Seasonal mesophotic coral bleaching of *Stylophora pistillata* in the Northern Red Sea. **PloS One**, 9, e84968.

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

PEREIRA, R.C., & SOARES-GOMES, A. (2002). Recifes de corais. In: PEREIRA, R.C., & SOARES-GOMES, A. *Biologia Marinha*. 2ª edição. **Interciência**, p. 408. pp. 652.

ROTCHHELL, J.M., & OSTRANDER, G.K. (2011). Molecular toxicology of corals: a review. **Journal of Toxicology and Environmental Health. Part B: Critical Reviews**, 14, 571-592.

ROWAN, R. (2004). Coral bleaching: Thermal adaptations in reef coral symbionts. **Nature**, 430, 742.

SARTORY, D. P., & GROBBELAAR, J. U. (1984). Extraction of chlorophyll a from freshwater phytoplankton for spectrophotometric analysis. **Hydrobiology**, 114, 177-187.

SCHMIDT, C., HEINZ, P., KUCERA, M., & UTHICKE, S. (2011). Temperature-induced stress leads to bleaching in larger benthic foraminifera hosting endosymbiotic diatoms. **Limnology and Oceanography**, 56, 1587-1602.

SIES, H., & JONES, D. (2007). Oxidative stress. In: FINK G. (3ed.). **Encyclopedia of stress**. Elsevier. Academic Press, EUA. pp 45-48

SLAVOV, C., SCHRAMEYER, V., REUS, M., RALPH, P.J., HILL, R., BÜCHEL, C. & HOLZWARTH, A.R. (2016). "Super-quenching" state protects *Symbiodinium* from thermal stress - Implications for coral bleaching. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics**, 1857, 840-847.

STANLEY JR, G.D. (2006). Photosymbiosis and the evolution of modern coral reefs. **Science**, 312, 857-858.

STANLEY JR, G.D. (2003). The evolution of modern corals and their early history. **Earth-Science Reviews**, 60, 195-225.

STAT, M., BAKER, A.C., BOURNE, D.G., CORREA, A.M., FORSMAN, Z., HUGGETT, M.J., POCHON, X., SKILLINGS, D., TOONEN, R.J., VAN OPPEN, M.J., & GATES, R.D. (2012). Molecular delineation of species in the coral holobiont. **Advances in Marine Biology**, 63, 1-65.

TENÓRIO, A.A. (2016). **Shifts between autotrophy and heterotrophy in the reef building coral *Mussismilia hispida*: an approach using fatty acid trophic markers**. Dissertação (Oceanografia Biológica) – Universidade de São Paulo, São Paulo, 36 p.

WILKINSON, C. (2008). Status of coral reefs of the World: 2008. **Global Coral Reefs Monitoring Network (GCRMN)**. Townsville, Australia. 296 pp.

WINTERS, G., HOLZMAN, R., BLEKHMANN, A., BEER, S., & LOYA, Y. (2009). Photographic assessment of coral chlorophyll contents: implications for ecophysiological studies and coral monitoring. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 380, 25-35.

ZHAO, M., & YU, K. (2014). Application of chlorophyll fluorescence technique in the study of coral symbiotic zooxanthellae micro-ecology. **Acta Ecologica Sinica** 34, 165-169.